

Etude comparative du rôle de contrôle biologique assuré par les Carabidae dans les cultures intensives

Auteur : Siffert, Camille

Promoteur(s) : Dufrêne, Marc; Vanderpoorten, Alain

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2017-2018

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/5370>

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.

Faculté des Sciences
Département de Biologie, Écologie et Évolution

ÉTUDE COMPARATIVE DU RÔLE DE CONTRÔLE BIOLOGIQUE ASSURÉ PAR LES CARABIDAE DANS LES CULTURES INTENSIVES

Camille SIFFERT



Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Master en Biologie des Organismes et Écologie, à finalité approfondie

Promoteur : Marc DUFRÊNE

Co-promoteur : Alain VANDERPOORTEN

- Septembre 2018 -

Remerciements

Ce mémoire n'aurait pas pu se faire sans la présence de plusieurs personnes, que je souhaite remercier à travers ces quelques lignes.

Tout d'abord, merci à mon promoteur, Marc Dufrière, de m'avoir donné l'opportunité de travailler sur ce projet et de m'avoir guidée tout au long de sa réalisation. Je remercie également mon co-promoteur, Alain Vanderpoorten, pour ses précieux conseils. Un immense merci à nos fabuleuses stagiaires, Hermine, Linda et Soline, pour leur investissement et leur bonne humeur pendant ces 3 mois passés ensemble ! J'ai eu beaucoup de plaisir à travailler dans cette équipe incroyable, aux côtés de Julien et Melvin, qui m'ont toujours apporté leur aide et leur soutien.

Je remercie également tous ceux sans qui la mise en place de ce travail n'aurait pas été possible. Merci à Bernard Bodson, pour m'avoir permis d'étudier les parcelles de Gembloux Agro-Bio Tech. Merci à Damien Eylenbosch et à Émilie Pêcheur de m'avoir renseigné toutes les informations dont j'ai pu avoir besoin. Je tiens à exprimer ma reconnaissance à Cynthia Thomas, pour son aide précieuse, notamment pour l'accès et la gestion des ressources matérielles.

Un grand merci aux TFistes du GP, pour leur aide, mais aussi pour tous ces moments passés ensemble, à l'intérieur comme à l'extérieur du laboratoire ! J'emporte avec moi de merveilleux souvenirs de mes passages à Gembloux. Une mention spéciale à Audrey, notre voisine de paillasse !

Je voudrais également remercier chacune des personnes avec qui j'ai pu partager des moments inoubliables, des instants qui m'ont été précieux pour m'investir avec toujours plus de motivation. Que ce soit à Liège, à Gembloux, à Strasbourg, ou pendant mon stage en Roumanie, je suis reconnaissante pour toutes ces rencontres que j'ai pu faire et qui m'ont accompagnée au quotidien.

J'adresse mes sentiments les plus forts à ma famille, qui a toujours été à mes côtés, malgré les centaines de kilomètres qui nous séparaient !

Je terminerai avec ces quelques mots, une pensée profonde, que j'envoie à ma grand-mère (Manou) et à mon grand-père (Papi) qui nous ont quittés pendant cette année 2018.

ÉTUDE COMPARATIVE DU RÔLE DE CONTRÔLE BIOLOGIQUE ASSURÉ
PAR LES CARABIDAE DANS LES CULTURES INTENSIVES

Résumé

L'agriculture est amenée à évoluer continuellement face aux nouveaux enjeux qu'elle rencontre. Face à la demande alimentaire croissante, au changement climatique et à l'appauvrissement de la biodiversité, l'agriculture conventionnelle est remise en question. Dans ce cadre, la prédation des ennemis naturels des ravageurs de culture est étudiée, afin de s'émanciper des pesticides. Les Carabidae ont été largement étudiés pour leur potentiel à réguler les dégâts causés sur les rendements agricoles. La diversité de leurs morphologies buccales et de leurs modes de nutrition en font des prédateurs capables de limiter la prolifération de nombreux insectes, des limaces et des adventices. Cependant, la composition des communautés de Carabidae n'est pas la même entre le début et la fin d'une transition vers des pratiques agroécologiques. Il a été démontré que l'usage des intrants appauvrit la biodiversité, ce qui inclut les populations de carabes. Dans la perspective de remplacer les pesticides par la prédation, nous avons cherché à établir la composition des communautés de Carabidae dans des parcelles sous agriculture intensive avant leur transition. L'objectif a été d'estimer le potentiel de contrôle biologique. Notre étude s'est déroulée sur trois sites de Gembloux et a visé à comparer des milieux non-cultivés et différents types de culture. Pour cela, deux méthodes de piégeage ont été utilisées : le piège à fosse et le piège à émergence. Nous avons identifié les carabes jusqu'à l'espèce et nous avons déterminé le sexe et le système alaire. Puis, nous avons étudié la diversité alpha (par station) et la diversité beta (entre les stations). Elles nous ont permis de caractériser trois composantes des communautés de Carabidae : l'abondance, la richesse spécifique et la composition. L'analyse de ces composantes a mis en évidence les différences entre les communautés. En effet, ces dernières sont dépendantes de la dynamique spatio-temporelle du paysage. Par conséquent, deux communautés situées à deux points espacés dans le paysage vont évoluer individuellement, dès lors qu'il y aura une modification dans la structure ou la composition de son habitat. La plupart des espèces recensées sont ailées, ce qui leur permet une dispersion efficace. Nous avons également pu constater que certaines espèces présentaient des ailes atrophiées mais étaient présentes en abondance, ce qui indique une tolérance aux perturbations. Pour finir, nous avons pu déterminer le potentiel de prédation dans les différents milieux, divisés en quatre groupes définis par leurs espèces bioindicatrices. Les modes de nutrition représentés sont diversifiés et ciblent aussi bien les invertébrés que les adventices. En poursuivant des études comme celle-ci, nous pourrions plus facilement appréhender la formation des communautés de Carabidae, et ainsi adapter les futurs aménagements des parcelles agricoles, dans la perspective de leur transition vers des pratiques agroécologiques.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	1
1. Les enjeux de l'agriculture : de la première à la deuxième « révolution verte ».....	1
1.1. La dynamique évolutive des pratiques agricoles.....	1
1.2. L'agriculture face à de nouveaux enjeux : les limites des pratiques conventionnelles.....	2
1.3. La deuxième « révolution verte » : vers la valorisation de l'agroécologie et des services écosystémiques.....	4
2. Les services écosystémiques appliqués au contrôle biologique des ravageurs de cultures : utilisation de la prédation des Carabidae.....	5
2.1. Caractérisation des ravageurs de cultures et définition du contrôle biologique.....	5
2.2. Les Carabidae : description et intérêt pour le contrôle biologique.....	6
2.3. Prise en compte de la relation entre la composition des communautés de Carabidae et les pratiques agricoles dans le cadre de la transition des parcelles.....	10
3. Objectifs.....	10
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	11
1. Installation des stations de piégeage.....	11
1.1. Choix des parcelles d'échantillonnage.....	11
1.2. Pièges à fosse.....	13
1.3. Pièges à émergence.....	13
2. Échantillonnage.....	14
2.1. Relevés.....	14
2.2. Identifications.....	15
3. Analyses.....	16
3.1. Courbes de raréfaction.....	16
3.2. Analyse de la diversité alpha.....	16
3.3. Analyse de la diversité beta.....	17
3.3.1. Indices de dissimilarité.....	17
3.3.2. Groupements et ordinations.....	19
3.3.3. Espèces bioindicatrices.....	19
3.4. Détermination du sexe ratio.....	19
3.5. Interprétation du système alaire.....	19
3.6. Analyse des émergences.....	20
3.7. Estimation de la prédation sur les limaces.....	20

RÉSULTATS.....	20
1. Courbes de raréfaction.....	21
2. Analyse de la diversité alpha.....	22
2.1. Relevés confondus.....	23
2.2. Relevés séparés.....	24
3. Analyse de la diversité beta.....	27
3.1. Relevés confondus.....	27
3.1.1. Indices de dissimilarité.....	27
3.1.2. Groupements et ordinations.....	28
3.1.3. Espèces bioindicatrices.....	29
3.2. Relevés séparés.....	30
3.2.1. Indices de dissimilarité.....	30
3.2.2. Groupements et ordinations.....	30
3.2.3. Espèces bioindicatrices.....	33
4. Détermination du sexe ratio.....	34
5. Interprétation du système alaire.....	35
6. Analyse des émergences.....	37
7. Estimation de la prédation sur les limaces.....	38
DISCUSSION.....	40
1. Réflexions sur la méthodologie.....	40
1.1. Les pièges à fosse.....	40
1.2. Les pièges à émergence.....	41
2. Caractérisation des communautés de Carabidae.....	42
2.1 Abondance, richesse spécifique et composition.....	42
2.2. Sexe ratio.....	43
3. Les effets de la dynamique spatio-temporelle du paysage sur les communautés de Carabidae.....	43
3.1. Variations dans l'espace.....	43
3.2. Variations dans le temps.....	46
4. Estimation du potentiel de prédation.....	48
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	50

1.2. L'agriculture face à de nouveaux enjeux : les limites des pratiques conventionnelles

Lors de la « révolution verte » qui a débuté dans les années 1960, l'agriculture s'est intensifiée face à l'accroissement démographique mondial, par la mise en application des progrès technologiques. Le développement de la mécanisation et des intrants a alors permis de répondre à la demande alimentaire croissante. Dans le contexte de l'époque, le principal enjeu était une population mondiale estimée à 6 milliards d'habitants à l'entrée du prochain millénaire. En intensifiant les parcelles agricoles, l'objectif était d'augmenter le rendement et la qualité des récoltes pour une même surface au sol (Tilman *et al.*, 2002).

En 2050, la population mondiale devrait dépasser les 9 milliards d'habitants, impliquant également une hausse de 60 à 70 % de la demande alimentaire par rapport au début des années 2000 (Bellamy & Ioris, 2017; FAO, 2016; Gomiero, 2013). Cela inclut une augmentation de la consommation en eau, d'une part directement par la population, d'autre part pour la production agricole. Actuellement, l'irrigation des cultures représente 70 % de l'eau consommée et elle est amenée à augmenter avec la croissance de la population mondiale. Si l'eau est consommée plus rapidement qu'il ne lui faut de temps pour effectuer son cycle, les réserves pourraient s'épuiser, par conséquent la production agricole diminuerait (Beddington, 2010; Evans, 2009; FAO, 2017; Gomiero, 2013). Ainsi, la sécurité alimentaire est l'un des grands enjeux de la composante socio-économique (FAO, FIDA, OMS, PAM, & UNICEF, 2017). A celle-ci s'ajoutent deux grands enjeux environnementaux : le changement climatique et le taux d'extinction croissant de la biodiversité. L'implication des activités agricoles dans ces enjeux vient remettre en question l'usage de l'agriculture conventionnelle.

Agriculture et changement climatique

Le secteur agricole est impliqué dans le rejet de substances dans l'environnement, ce qui le classe parmi les activités anthropiques contribuant au changement climatique. Le cinquième rapport du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) a révélé que le secteur agricole est à l'origine de 10 à 12 % des émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique (Smith *et al.*, 2014).

En outre, les fertilisants de synthèse infiltrent fortement les sols et les écosystèmes aquatiques. En poursuivant les pratiques agricoles actuelles, leur utilisation est amenée à doubler avec l'augmentation de la demande alimentaire, d'autant que leur efficacité tend à diminuer. En effet, l'application de macronutriments contenus dans les fertilisants de synthèse et la surexploitation conduisent à l'épuisement des micronutriments du sol et à une réduction du pH. Il en résulte un appauvrissement du sol (Beddington, 2010; Gomiero, 2013; Habel *et al.*, 2015).

Réciproquement, le secteur agricole est impacté par les conséquences du changement climatique. Certaines cultures étant dépendantes des conditions climatiques, leurs perturbations créent une pression supplémentaire sur la production agricole (FAO, 2016; Habel *et al.*, 2015).

Agriculture et perte de biodiversité

Du fait des interactions entre les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes, l'appauvrissement et la contamination du sol sont associés à une diminution de la biodiversité. Les fertilisants de synthèse dérèglent les processus naturels du sol, ce qui modifie les cycles biologiques qui lui sont associés (Gomiero, 2013). En conséquence, les organismes dépendants des propriétés du sol vont être impactés.

De plus, l'agriculture intensive vise à maximiser la densité de la culture d'intérêt, ce qui est obtenu par la suppression des éléments structurants le paysage (arbres, buissons, bandes herbeuses...) et l'augmentation de la densité des cultures (Ameixa & Kindlmann, 2008; Gabriel, Sait, Kunin, & Benton, 2013). En d'autres termes, l'intensification des parcelles agricoles est associée à une simplification du paysage. L'homogénéisation du milieu induit une diminution de la biodiversité, par effets directs sur les individus (réduction des habitats, incluant les corridors écologiques, les refuges, les ressources alimentaires...) et indirects (par le biais des relations intra- et interspécifiques) (Benton, Vickery, & Wilson, 2003).

Les pratiques intensives impactent donc la biodiversité à travers les perturbations environnementales qu'elles engendrent, mais elles nuisent également aux organismes eux-mêmes. Les pesticides sont utilisés pour éliminer un organisme nuisible, or ils affectent aussi les communautés à proximité. Plusieurs produits ont déjà été diagnostiqués comme étant des dérégulateurs endocriniens, causant des dommages dans le cycle de reproduction des individus (Gomiero, 2013). Des études sur certains herbicides ont démontré qu'ils affectent non seulement des plantes non-ciblées par le traitement, mais également des communautés d'arthropodes (Egan, Bohnenblust, Goslee, Mortensen, & Tooker, 2014).

Ainsi, la biodiversité inféodée à un milieu agricole est dépendante des pratiques et de la structure paysagère qui le régissent. L'agriculture intensive impacte négativement la richesse spécifique, mais aussi la diversité fonctionnelle et la diversité phylogénétique (Van Meerbeek, Helsen, & Hermy, 2014). Ces pertes sont prises en considération dans les perspectives agricoles, car elles s'inscrivent dans le contexte d'un taux d'extinction croissant, estimé mille fois supérieur au taux d'extinction moyen (Beddington, 2010; Chappell & LaValle, 2011).

1.3. La deuxième « révolution verte » : vers la valorisation de l'agroécologie et des services écosystémiques

Afin de répondre à ces enjeux, des pratiques agricoles alternatives sont élaborées, ce qui implique un profond remaniement des techniques issues de la « révolution verte » de 1960. De ce fait, plusieurs études font référence à une deuxième « révolution verte » (Beddington, 2010; De Schutter & Vanloqueren, 2011; Evans, 2009; Horlings & Marsden, 2011). Les auteurs la décrivent plus centrée sur l'écologie (« greener », d'après Beddington, 2010) et sur l'utilisation des connaissances (« knowledge-intensive », d'après Evans, 2009, et Horlings & Marsden, 2011), car elle se caractérise par la mobilisation de l'ensemble des ressources scientifiques et technologiques permettant de concilier la sécurité alimentaire et la préservation de l'environnement.

Une nouvelle approche de l'agriculture a pu se développer avec l'étude de l'agroécologie. Le terme « agroécologie » a été cité pour la première fois en 1928 pour désigner l'intégration de méthodes écologiques dans le développement des cultures commercialisables (Wezel *et al.*, 2009). Depuis, la notion d'agroécologie en tant que science a évolué, notamment à partir des années 1970, dans le contexte de la généralisation de l'agriculture intensive (Wezel *et al.*, 2009; Wezel & Soldat, 2009). Aujourd'hui, elle se réfère à l'étude des processus écologiques au sein des systèmes de productions agricoles (Bellamy & Ioris, 2017; Wezel *et al.*, 2009).

A partir de cette science, des alternatives à l'agriculture conventionnelle ont été mises au point. Ces pratiques, dites agroécologiques, visent d'une part à s'émanciper des fertilisants de synthèse, des pesticides et de la mécanisation, d'autre part à remplacer ces usages par des processus écologiques (Bellamy & Ioris, 2017; Chappell & LaValle, 2011; Hatt, Artu, Brédart, Lassois, & Francis, 2016). Les produits de ces processus sont qualifiés de services écosystémiques lorsqu'ils contribuent directement ou indirectement au bien-être humain (De Groot, Alkemade, Braat, Hein, & Willemsen, 2010; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2014) (Figure 2). Par exemple, pour remplacer l'usage de fertilisants de synthèse, les pratiques agroécologiques vont s'appuyer sur les propriétés de diverses espèces végétales afin de diminuer l'érosion du sol et accroître le stockage des nutriments (Hatt, Boeraeve, Artu, Dufrêne, & Francis, 2018; Rey Benayas & Bullock, 2012). Quant à la protection des cultures, en l'absence de pesticides, la plantation de bandes herbeuses en bordure des champs fournit des refuges et des ressources nutritives favorables aux prédateurs des ravageurs (Hatt *et al.*, 2018; Puech, Poggi, Baudry, & Aviron, 2015; Rey Benayas & Bullock, 2012). Ainsi, il existe une diversité de pratiques agroécologiques (mise en jachère, rotation des cultures, sélection et association de variétés végétales...) qui visent à favoriser la contribution des services écosystémiques (lutte contre les ravageurs de cultures, pollinisation, diminution de l'érosion des sols, amélioration de la qualité de l'air et de l'eau...) dans les systèmes agricoles (Chappell & LaValle, 2011; Hatt *et al.*, 2016; Rey Benayas & Bullock, 2012).

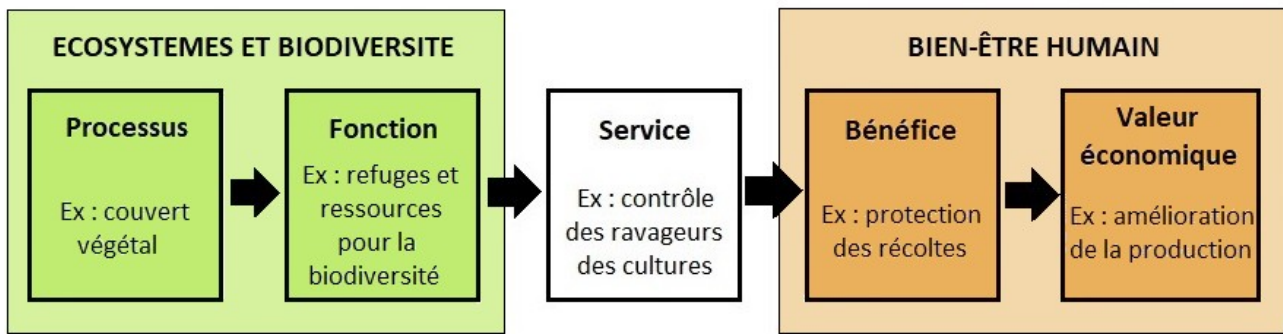


Figure 2 - Relation entre les écosystèmes et le bien-être humain (adapté de : De Groot *et al.*, 2010).

2. Les services écosystémiques appliqués au contrôle biologique des ravageurs de cultures : utilisation de la prédation des Carabidae

2.1. Caractérisation des ravageurs de cultures et définition du contrôle biologique

Les ravageurs de cultures sont des organismes dont l'interaction avec la plante provoque un stress biotique induisant une diminution du potentiel de production. Ils appartiennent à de nombreux taxons, mais ils sont généralement regroupés en 3 grandes catégories : les adventices, les ravageurs animaux et les pathogènes. Par conséquent, il existe une diversité de types d'interaction entre les ravageurs et les cultures agricoles. Les adventices comprennent les monocotylédones et les dicotylédones, qui vont principalement interagir avec la plante cultivée par compétition, en lui limitant l'accès aux ressources tels que les nutriments du sol et la lumière. Ce groupe inclut également des plantes parasites. Les ravageurs animaux se répartissent dans une multitude de taxons, notamment les insectes, les nématodes, les limaces, les escargots, les rongeurs ou encore les oiseaux. Dans la majorité des cas, ils affaiblissent les cultures en consommant une partie de la plante à un moment donné de son cycle de vie. Certains sont également des vecteurs de micro-organismes pathogènes. Parmi les pathogènes, on trouve principalement les champignons, les chromistes, les bactéries et les virus. En plus de la transmission à la plante par un vecteur, ils peuvent l'infecter directement, par les racines, quand ils sont présents dans le sol, ou par les parties aériennes. En la parasitant, les organismes pathogènes ont des effets qui menacent la survie de la culture. Par exemple, ils peuvent induire une diminution du taux photosynthétique, ou encore provoquer une sénescence précoce des parties foliaires (Hatt *et al.*, 2018; Lundgren, 2009; Oerke, 2006).

La diversité des ravageurs de cultures va de paire avec les multiples menaces qui pèsent sur chaque étape de la production. Tout d'abord, des pertes peuvent être occasionnées avant et après la récolte. Avant la récolte, les différents stades du développement de la plante peuvent être la cible de ravageurs. En effet, la graine subit la pression des adventices compétitrices et des consommateurs

granivores (Kulkarni, Dossall, Spence, & Willenborg, 2016; Lundgren, 2009; Zimdahl, 2004). Une fois la plante germée, son système racinaire, ses parties foliaires, ou encore les fleurs et les fruits peuvent également être altérés (Oerke, 2006). Après la récolte, en fonction des conditions dans lesquelles la récolte est transportée et stockée, elle sera plus ou moins facilement atteinte par les ravageurs (Habel *et al.*, 2015). Les pertes peuvent être qualitatives ou quantitatives. La réduction de la qualité donnera un produit contenant moins de nutriments ou dont la valeur marchande sera réduite (par exemple, suite à l'apparition d'une pigmentation) (Oerke, 2006). Les pertes quantitatives sont quant à elles associées à un plus faible rendement.

Ces pertes occasionnées par les ravageurs de cultures sont conséquentes. Beddington (2010) rapporte qu'une culture agricole voit sa production diminuer de 40 % en moyenne sous l'effet des ravageurs ; cette estimation varie selon les pays et les types de cultures. Les adventices sont responsables de la majorité des pertes agricoles, avec un taux estimé à 34 %. Suivent les animaux et les pathogènes, avec respectivement 18 % et 16 % (Oerke, 2006).

Différents moyens de lutte existent pour réguler les ravageurs de cultures : physiquement par l'utilisation de la mécanisation, chimiquement avec l'épandage de pesticides, ou encore biologiquement (Oerke, 2006). Le contrôle biologique consiste à maintenir la densité d'une population sous un seuil défini, par l'action des mécanismes environnementaux (Huffaker, 2012). En agronomie, le contrôle biologique d'un ravageur de cultures se fait généralement par l'intermédiaire des relations antagonistes (proie/prédateur ou parasite/hôte) qu'il entretient avec une autre espèce, appelée auxiliaire de culture. En favorisant la population de l'auxiliaire de cultures, la propagation du ravageur est limitée. Cela implique de tenir compte de plusieurs caractéristiques propres à l'auxiliaire. D'une part, il faut connaître son degré de spécialisation, pour qu'il n'affecte pas un organisme non-ciblé, notamment les cultures. D'autre part, il est nécessaire de savoir si son écologie est compatible avec les pratiques agricoles en place pour assurer sa présence sur le long terme (Jourdeuil, Grison, & Fraval, 1991).

2.2. Les Carabidae : description et intérêt pour le contrôle biologique

La famille des Carabidae comporte plusieurs critères qui permettent son identification, les principaux étant (Figure 3) :

- Les trochanters des pattes postérieures très développés
- Tous les tarsi composés de 5 articles
- Les antennes filiformes et composées de 11 articles

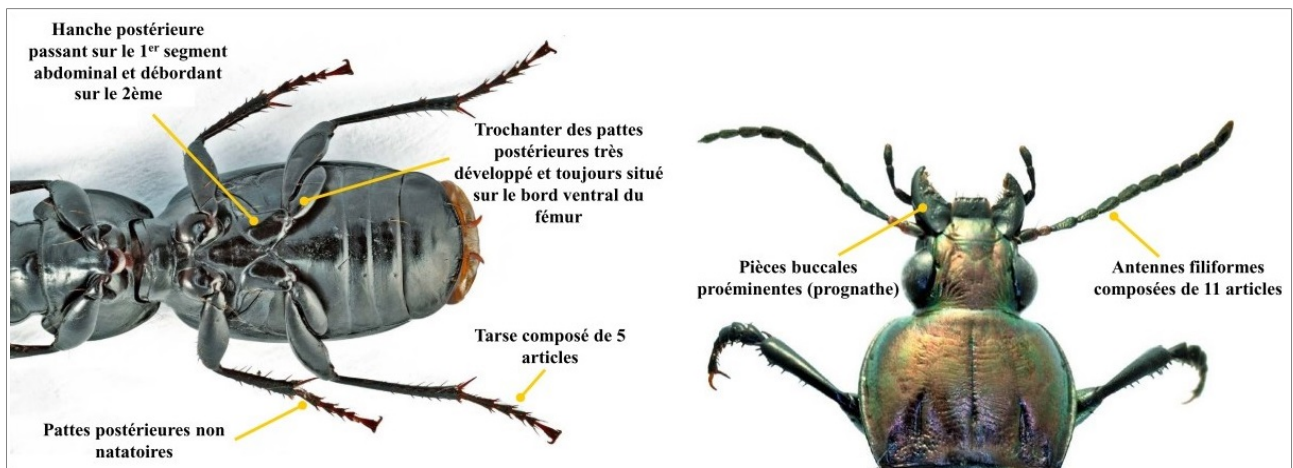


Figure 3 - Critères d'identification de la famille des Carabidae (d'après : Roger, Jambon, & Bouger, 2013).

En Belgique, plus de 400 espèces de Carabidae ont été recensées. Ce groupe très diversifié occupe tout type d'habitat terrestre, aussi bien les milieux naturels et semi-naturels, que les milieux modifiés par les activités humaines, comme c'est le cas des parcelles agricoles (Dufrêne & Desender, 2007). La majorité des carabes de milieux tempérés vivent à la surface du sol, après un développement larvaire sous terre. Ces coléoptères produisent généralement une génération par an, à deux périodes de l'année selon les espèces : soit ils s'accouplent vers la fin de l'été et en automne, auquel cas la nouvelle génération passera l'hiver au stade larvaire et l'adulte sortira le printemps suivant ; soit ils s'accouplent au printemps et en début d'été, et dans ce cas la nouvelle génération atteint le stade adulte avant l'hiver (Kromp, 1999; Lövei, 1996).

Selon les espèces, les Carabidae sont de tailles très différentes et ils possèdent une grande diversité de morphologies des pièces buccales. Une espèce comme *Dyschirius globus* ne mesure que 2 à 3 mm, tandis que *Abax ater* peut mesurer jusqu'à 24 mm. Certains représentants du genre *Carabus* dépassent les 30 mm (Roger *et al.*, 2013). Cette diversité de tailles parmi les individus est associée à une diversité de taille de proies. En outre, la forme et la taille de leurs pièces buccales leur confèrent différentes aptitudes à la consommation. Il existe de nombreux modes d'alimentation parmi les Carabidae, allant du mode de nutrition omnivore et opportuniste à un mode de nutrition spécialiste (Talarico, Giglio, Pizzolotto, & Brandmayr, 2016). Pour représenter cette diversité, nous pouvons citer les exemples suivants (Forsythe, 1983) :

- *Agonum dorsale* possède des mandibules non-spécialisées et multi-fonctionnelles. Elles lui permettent un mode d'alimentation omnivore et opportuniste.
- *Stomis pumicatus* porte des pièces buccales avec des structures dentées qui lui permettent de briser les cuticules d'arthropodes. C'est un prédateur généraliste capable de se nourrir de larges proies.
- *Loricera pilicornis* a des pièces buccales particulièrement bien adaptées à la capture. C'est un prédateur spécialiste des collemboles.

Même s'ils tendent vers un type de régime alimentaire, la plupart des carabes consomment aussi bien des petits invertébrés que des parties végétales. En outre, le régime alimentaire de l'adulte est souvent différent de celui de la larve, qui tend généralement plus vers un régime carnivore (Kromp, 1999).

Du fait de leurs multiples modes de nutrition, les Carabidae ont été largement étudiés comme agents de contrôle des ravageurs. Nous allons voir ici les groupes les plus représentés.

➤ Les pucerons

Plusieurs espèces de Carabidae consomment les Aphidoidea, avec une fréquence variable. Parmi les espèces les plus consommatrices, on peut citer *Agonum dorsale*, *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes* et *Nebria brevicollis*. Toutefois, des traces de la consommation de pucerons ont déjà été trouvées dans les voies digestives d'autres espèces de Carabidae (Edwards, Sunderland, & George, 1979; Forsythe, 1983; Kromp, 1999). Il semble donc que les relations trophiques entre les Carabidae et les Aphidoidea forment un réseau complexe qui n'a pas encore été totalement établi. En outre, la pression exercée par la prédation se révèle être efficace. Collins *et al.* (2002) ont isolé les pucerons des prédateurs généralistes (incluant plusieurs familles de coléoptères) par un système d'enclos et ont vu la population augmenter de 34 % en l'absence de prédation.

➤ Les diptères

Contrairement aux proies qui passent toute leur vie au sol, les carabes consomment surtout les diptères aux premiers stades de leur cycle de vie (œufs, larves, pupes). Les œufs sont généralement consommés par les petites et moyennes espèces de Carabidae, tels que *Bembidion lampros*, *Trechus quadristriatus* ou encore *Bembidion tetracolum*, mais également par quelques grandes espèces comme *Pterostichus melanarius*. Le taux de prédation sur les œufs de diptères avoisine les 20-30 % (Kromp, 1999; Prasad & Snyder, 2004). Néanmoins, il arrive également que quelques imagos soient consommés ; des restes ont déjà été trouvés dans les voies digestives de *Notiophilus biguttatus* (Forsythe, 1983).

➤ Les coléoptères

D'après Kromp (1999), plusieurs études ont mis en évidence un potentiel de prédation des carabes contre les œufs et les larves de certains coléoptères, notamment le doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata*. Il rapporte plusieurs recherches effectuées en Russie, au Mexique et en Amérique du Nord, mais peu ont été menées en Europe hors du laboratoire. D'après ces études, les Carabidae capables de réguler les populations de coléoptères ravageurs sont notamment *Pterostichus melanarius* et *Carabus sp.*

➤ Les limaces

Les recherches de Bohan *et al.* (2000) ont démontré que la dynamique spatio-temporelle des limaces et celle des carabes sont corrélées. Pour cela, ils ont suivi la répartition d'une espèce en

particulier, à savoir *Pterostichus melanarius*. Ils ont observé que les carabes s'agrègent en fonction de la distribution des limaces. En outre, ces dernières voient leurs effectifs augmenter en juin, puis diminuer en juillet. L'étude établit le lien avec les effectifs de *P. melanarius*, qui augmentent tout au long des mois de juin et juillet. Elle en conclut que la consommation des limaces par les carabes n'est pas due à un comportement opportuniste, mais le produit d'une prédation ciblée et dynamique. Plus récemment, l'étude réalisée par El-Danasoury *et al.* (2017) a eu pour objectif de tester le potentiel de prédation de *Harpalus rufipes* sur la limace *Deroceras reticulatum*. Ils ont observé la suppression des différents stades du ravageur (œufs, larves, adultes) et l'influence de la présence de proies alternatives. Ils en ont déduit que *H. rufipes* est un bon auxiliaire de culture pour la régulation des populations de limaces, et ce malgré la présence d'autres proies.

➤ Les adventices

Lundgren (2005) a testé la consommation des graines d'adventices par les Carabidae, en laboratoire et dans les champs. Pour cela, il a sélectionné des graines de tailles et de structures variées. Il a observé que la consommation de chacune dépendait de caractéristiques propres au carabe, qui lui donnent la capacité d'assimiler et de digérer la graine. Dans un cadre similaire, la thèse de Deroulers (2017) a consisté à établir les relations trophiques entre les communautés de carabes et différentes adventices. Il a publié un graphique illustrant les relations trophiques entre 40 espèces d'adventices et 4 espèces de carabes. Son étude soutient la complexité du réseau d'interactions qui unit les carabes aux adventices. La consommation d'une même graine varie d'une espèce de Carabidae à une autre, en fonction des défenses chimiques et physiques de la graine d'une part, et des adaptations morphologiques et physiologiques du carabe d'autre part. Les publications de Kulkarni *et al.* (2015 et 2016) soulignent également l'importance de la taille du carabe par rapport à celle de la graine, ainsi que le stade de développement et la qualité nutritionnelle de la graine. Elles impliquent également le comportement. La plupart des carabes consommant les graines sont omnivores, or il est possible que leur choix s'oriente vers d'autres ressources alimentaires, selon la période à laquelle la graine est disponible. Ainsi, bien que plusieurs études aient conclu à l'efficacité de la prédation des Carabidae pour éliminer les adventices des systèmes agricoles, il apparaît que les relations trophiques sont d'une complexité qui n'a pas encore été entièrement décrite (Bohan, Boursault, Brooks, & Petit, 2011; Honek, Matrinkova, & Jarosik, 2003; Sandrine Petit, Boursault, & Bohan, 2014).

Les quelque 400 espèces de Carabidae recensées en Belgique sont d'une grande diversité de tailles et de morphologies, et sont associées à plusieurs types de régimes alimentaires, qu'ils soient spécialistes ou généralistes. Les interactions trophiques établies entre les carabes et leurs proies, pouvant être d'origines animales ou végétales, sont complexes. Cela nous suggère que les Carabidae ont un potentiel de prédation qui fait de ce groupe un modèle d'étude approprié.

2.3. Prise en compte de la relation entre la composition des communautés de Carabidae et les pratiques agricoles dans le cadre de la transition des parcelles

La transition d'une agriculture intensive vers des pratiques agroécologiques implique un profond changement quant à la considération et à la gestion du sol. En effet, si celui-ci est perçu comme un substrat dans le cadre des pratiques intensives, il sera davantage considéré comme le milieu de vie de nombreux organismes en agroécologie (Vankeerberghen & Stassart, 2016). Pendant la transition, les pratiques mises en place visent à maximiser la biodiversité du sol. Bien que positif à long terme pour les organismes qu'il abrite, tout changement implique une perturbation pour les espèces établies. Les carabes n'échappent pas à ce principe. Chaque espèce de Carabidae est associée à un habitat, avec un seuil de tolérance plus ou moins élevé. Bien que ces insectes soient communs dans les milieux agricoles, ils ne se répartissent pas de la même manière selon les pratiques en place. Plusieurs études ont démontré une différence significative dans la composition des communautés de carabes en agriculture intensive, comparées à celles en agriculture biologique ou en agroécologie (Ameixa & Kindlmann, 2008; Boutin, Martin, & Baril, 2009; Kromp, 1999; Lövei, 1996). Ainsi, au moment de la transition, les communautés de carabes établies dans les différentes cultures ne seront pas les mêmes qu'après la transition. Dans la perspective d'utiliser le potentiel de prédation des carabes pour lutter contre les ravageurs de cultures, il est important de connaître la composition des communautés dans les différentes cultures dès le début de la transition.

3. Objectifs

Notre objectif principal sera d'estimer le potentiel de contrôle biologique assuré par les communautés de Carabidae présentes dans les cultures intensives avant une transition vers des pratiques agroécologiques. Pour l'atteindre, nous analyserons la diversité des communautés de Carabidae, à travers l'abondance et la richesse spécifique. Puis, nous comparerons la composition de ces communautés en fonction du milieu. Enfin, nous exploiterons notre base de données des régimes alimentaires des espèces de Carabidae recensées, constituée à partir des données de la littérature.

Cette étude nous permettra de répondre à trois questions qui s'axent autour de la transition d'une culture, et pour lesquelles nous formulons des hypothèses : **(1)** Quelle est la diversité spécifique des communautés de Carabidae établies ? Nous pensons obtenir une diversité en Carabidae similaire entre les milieux de culture, et moindre par rapport aux milieux non-cultivés. **(2)** Quels sont les facteurs qui conditionnent leur formation ? Nous suggérons que les communautés de Carabidae dépendent de la diversité végétale et des traitements appliqués au sol. **(3)** Quels sont les modes de nutrition associés aux différentes communautés ? En corrélation avec la diversité en Carabidae, nous pensons trouver une large gamme de modes de nutrition dans les milieux non-

cultivés, à l'inverse des milieux de culture (Boutin *et al.*, 2009; Kosewska, Skalski, & Nietupski, 2014; Kotze & O'Hara, 2003; Puech *et al.*, 2015).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1. Installation des stations de piégeage

1.1. Choix des parcelles d'échantillonnage

L'étude s'est déroulée sur deux sites à Gembloux : sur les parcelles de la ferme expérimentale de Gembloux Agro-Bio Tech (Figure 4a) et sur des parcelles situées à Isnes (Figures 4b et 4c). La ferme expérimentale possède une surface agricole de 50 hectares dédiée à la recherche. Sur celle-ci, des projets sont menés en faveur du développement des services écosystémiques, du respect des cycles biologiques (eau, carbone, azote) et de la réduction des émissions nocives pour l'environnement. Pour compléter ces approches, Gembloux Agro-Bio Tech travaille régulièrement sur d'autres surfaces agricoles aux alentours de Gembloux. Les parcelles sont actuellement gérées selon des pratiques agricoles conventionnelles. Les projets futurs prévoient une évolution vers de nouvelles pratiques et une réduction des intrants ("Agriculture Is Life," 2018; "The experimental farm," 2015). En 2017-2018, principalement 7 cultures ont été réparties : l'escourgeon, le froment, la chicorée, le colza, le pois, la betterave et la pomme de terre. En 2016-2017, l'escourgeon n'avait pas été planté, mais on trouvait une autre variété de céréales, à savoir l'avoine. La répartition des différentes cultures changent d'une parcelle à l'autre chaque année, ce qui implique que les traitements des parcelles diffèrent également (Annexe 1). Les 7 cultures plantées en 2017-2018 ont été étudiées. Toutes les parcelles agricoles échantillonnées ont été traitées par des intrants, sauf deux : celles correspondant aux stations POI2 et COL3 (Figure 4b). Nous avons également sélectionné des milieux non-cultivés à titre de comparaison : une forêt, deux prairies et des bandes agroforestières. Il est à noter que PRA1 est une prairie temporaire, tandis que PRA2 est une prairie non-exploitée située entre une prairie de pâture et une zone boisée. Retenons également que ARB1 et ARB2 sont placées dans la même zone forestière, mais que ARB1 a été posée en lisière, tandis que ARB2 se trouve au milieu du bois. Enfin, POI1 est une culture de pois associée à du froment, tandis que POI2 n'est constituée que de pois. Pour l'échantillonnage des Carabidae, deux méthodes de piégeage ont été utilisées : le piège à fosse, qui est une méthode couramment utilisée, et le piège à émergence, qui est une méthode plus récente et expérimentale à Gembloux Agro-Bio Tech.

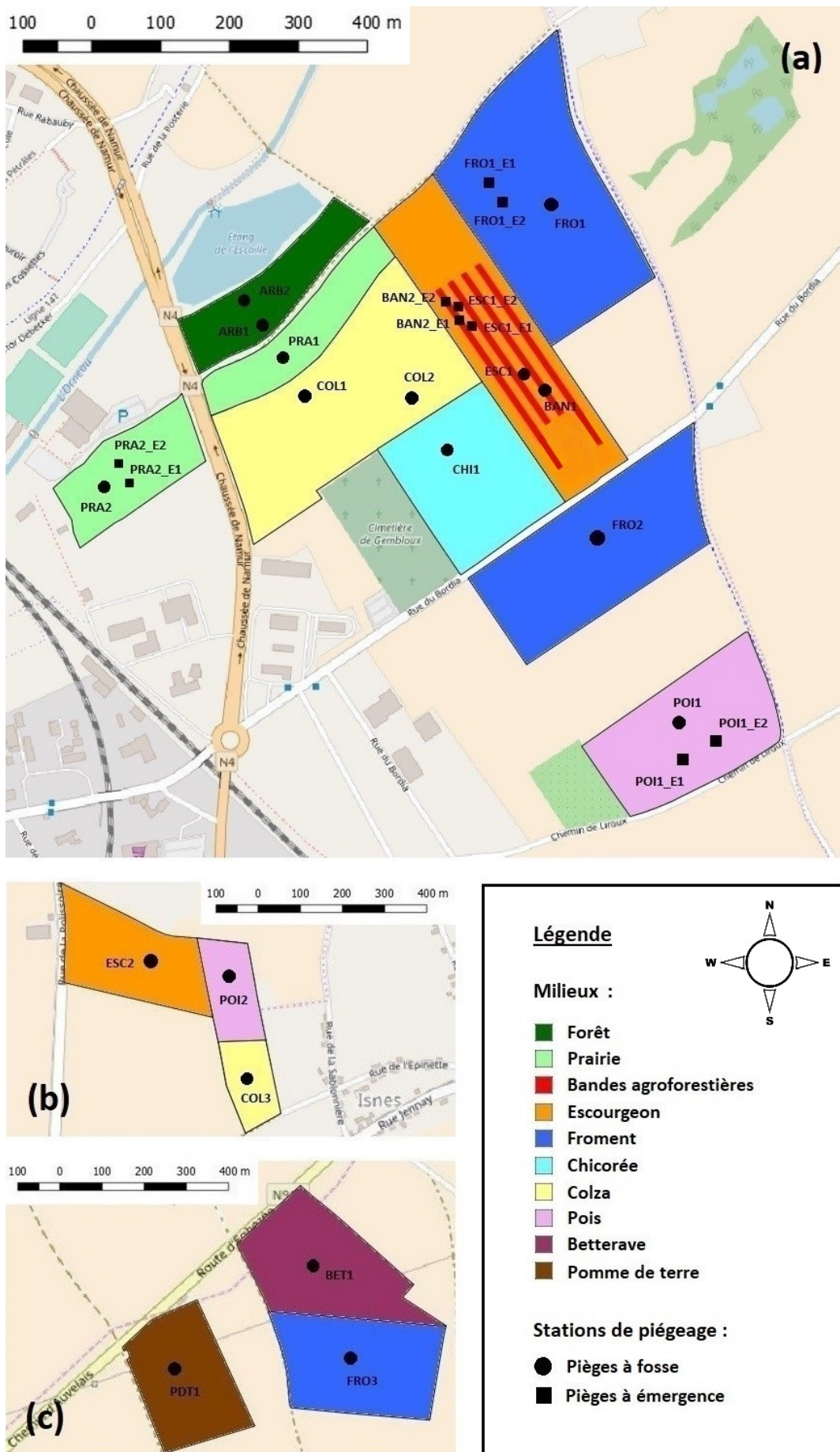


Figure 4 - Plans des parcelles échantillonnées (a) sur la ferme expérimentale de Gembloux Agro-Bio Tech et (b-c) à Isnes.

1.2. Pièges à fosse

Le piège à fosse est enterré dans le sol, de telle manière que les rebords coïncident avec le niveau du sol, pour ne pas gêner la capture des plus petits carabes. Le dispositif consiste en deux pots emboîtés l'un sur l'autre ; l'un reste dans le sol, tandis que l'autre peut être renouvelé facilement. Pour limiter le piégeage de la micro-faune, des grilles ont été installées au-dessus des pièges. Enfin, des protections contre la pluie et la chute de matières végétales ont été montées à l'aide de couvercle et de piques en bois (Figure 5). Chaque piège à fosse a été rempli avec un liquide de piégeage composé de propylène glycol dilué à 30 % et de quelques gouttes de savon. Le premier a servi de liquide conservateur, et le second a permis de diminuer la tension de surface (Brown & Matthews, 2016).



Figure 5 - Photographie d'un piège à fosse.

Les pièges à fosse ont été placés au nombre de 3 par station, avec un écart de 4 mètres entre chacun. Chaque station a été marquée d'un piquet afin de pouvoir la localiser. Au total, 18 stations de 3 pièges à fosse chacune ont été étudiées. Un code leur a été attribué en fonction du milieu dans lequel elles ont été posées (Tableau 1).

1.3. Pièges à émergence

Le piège à émergence consiste à isoler un carré de sol de manière à capturer les organismes qui s'y trouvent lorsqu'ils émergent. Pour cela, nous avons utilisé 4 plaques de plexiglas mesurant 1 mètre de long pour 25 centimètres de large. Nous les avons disposées en carré et enterrées sur 12-15 centimètres de profondeur. Des pièges à fosse ont été disposés dans deux coins opposés de la surface ainsi délimitée. Une plaque de plexiglas a été fixée dans la diagonale pour orienter les individus qui émergent vers ces pièges. Le dispositif ainsi établi a été recouvert d'une toile anti-insectes pour l'isoler et donc empêcher l'accès aux insectes circulant autour du piège (Purvis & Fadl, 1996) (Figure 6).



Figure 6 - Photographie d'un piège à émergence (ouvert et fermé).

Comme cette méthode a été utilisée à titre expérimental, seuls 5 milieux ont été échantillonnés avec des pièges à émergence. Dans chacun, 2 stations comme celle décrite ci-dessus ont été placées, soit un total de 10 pièges à émergence. Le code associé est basé sur celui des pièges à fosse, complété de l'initiale E pour indiquer qu'il s'agit d'un piège à émergence (Tableau 1).

Milieu	Stations de pièges à fosse	Stations de pièges à émergence
Forêt	ARB1 ; ARB2	
Prairie	PRA1 ; PRA2	PRA2_E1 ; PRA2_E2
Bande agroforestière	BAN1	BAN2_E1 ; BAN2_E2
Escourgeon	ESC1 ; ESC2	ESC1_E1 ; ESC1_E2
Froment	FRO1 ; FRO2 ; FRO3	FRO1_E1 ; FRO1_E2
Chicorée	CHI1	
Colza	COL1 ; COL2 ; COL3	
Pois	POI1 ; POI2	POI1_E1 ; POI1_E2
Betterave	BET1	
Pomme de terre	PDT1	

Tableau 1 - Codes des stations de pièges à fosse et de pièges à émergence dans chaque milieu.

2. Échantillonnage

2.1. Relevés

Pour les deux méthodes, les pièges ont été renouvelés tous les 11 à 14 jours, en fonction des conditions météorologiques. Quand les pluies sont trop fortes, le liquide de piégeage se retrouve dilué, voire déborde du pot. A l'inverse, s'il fait trop chaud, le liquide s'évapore et risque de devenir insuffisant pour assurer le piégeage. Une fois collectés, les pots ont été triés pour isoler les carabes des autres organismes capturés. En parallèle, les limaces piégées ont été comptées et triées en deux catégories de tailles : celles de taille inférieure ou égale à 1,5 centimètres et celles de taille

supérieure à 1,5 centimètres. Une fois triés, les organismes ont été conservés dans de l'éthanol à 70 %. Au total, 6 relevés ont été étudiés, du 17 avril 2018 au 20 juin 2018 (Tableau 2). Les 2 premiers n'ont été fait que sur 4 stations, afin d'estimer si les carabes avaient atteint un niveau d'activité suffisant après la sortie de l'hiver pour permettre l'échantillonnage. Les stations non-échantillonnées lors du troisième relevé ont été installées après avoir obtenu les autorisations nécessaires. Les pièges à fosse ont été étudiés jusqu'au 6 juin 2018, tandis que les pièges à émergence ont été échantillonnés les 6 et 20 juin 2018.

N° de relevé	Date	Stations échantillonnées
1	17/04/2018	4 stations de pièges à fosse
2	30/04/2018	4 stations de pièges à fosse
3	14/05/2018	12 stations de pièges à fosse
4	25/05/2018	18 stations de pièges à fosse
5	06/06/2018	18 stations de pièges à fosse et 10 pièges à émergence
6	20/06/2018	10 pièges à émergence

Tableau 2 - Dates des relevés associées au nombre de stations échantillonnées.

2.2. Identifications

Les espèces de Carabidae ont été déterminées à la loupe binoculaire à l'aide de clés d'identification, hormis celles qui ne pouvaient être identifiées sans une dissection :

- *Amara similata*, *Amara ovata* et *Amara eurynota* ont été rassemblés sous *Amara sp.*
- *Asaphidion flavipes*, *Asaphion stierlini* et *Asaphidion curtum* ont été rassemblés sous *Asaphidion sp.*

En plus de la détermination de l'espèce, le sexe et le système alaire ont été reportés sur un relevé pour chaque station. Pour identifier si l'individu était mâle ou femelle, deux critères ont été observés. Le premier consiste à regarder la morphologie des genitalia, quand ceux-ci sont visibles (Takami, 2003). Le second critère utilise le dimorphisme des coussinets adhésifs des tarsi antérieurs. Chez le mâle, ces structures sont plus développées, ce qui lui assure un meilleur maintien à la femelle pendant l'accouplement (Dufrêne, 1992; Gloyna, Thieme, Gorb, & Voigt, 2014; Voigt, Schuppert, Dattinger, & Gorb, 2008). Concernant le système alaire, la taille des ailes a été divisée en 3 catégories. Si l'individu présentait une absence totale d'aile, il était noté aptère. Quand ses ailes avaient une longueur inférieure aux deux-tiers de la longueur des élytres, il était classé brachyptère. Dans le cas où elles étaient plus longues que les deux-tiers de la longueur des élytres, il était considéré macroptère (Venn, 2007). Chaque espèce recensée a été associée à un code composé des 3 premières lettres du nom de genre et des 3 premières lettres du nom d'espèce, et le mode de nutrition et le système alaire ont été renseignés à partir des données de la littérature (Annexe 2).

3. Analyses

3.1. Courbes de raréfaction

Lorsqu'on recense les espèces d'une même communauté, il est utile de s'assurer que l'échantillonnage nous fournit des données représentatives de la richesse spécifique réelle. C'est ce que la courbe de raréfaction permet d'estimer. Cette méthode consiste à accumuler le nombre d'espèces recensées dans chaque piège d'une même station, puis à représenter graphiquement son évolution. Dans notre cas, nous avons 3 pièges par station de pièges à fosse. Nous aurons donc 3 points à notre courbe, le premier représentant la moyenne des espèces quand les pièges sont pris un à un, le deuxième correspondant aux pièges additionnés 2 à 2, et le troisième cumulant les 3 pièges ensemble. Si la courbe marque une pente forte sans asymptote, cela signifie que le nombre de piège par station n'a pas suffi à atteindre la richesse spécifique estimée du milieu. En revanche, si la courbe forme un plateau, cela laisse supposer qu'elle tend vers la richesse spécifique, et donc que la station est suffisamment efficace pour expliquer la diversité du milieu (Crist & Veech, 2006; Gotelli & Colwell, 2001; Magurran, 2003). Les courbes de raréfaction ont été réalisées à l'aide de la fonction « specaccum » de la librairie « vegan » sur le logiciel R (version 3.5.0.).

3.2. Analyse de la diversité alpha

La diversité alpha correspond à la diversité au sein d'une même communauté (Jost, 2007). Dans notre cas, chaque communauté est représentée par une station d'échantillonnage. Il s'agit donc d'analyser la diversité présente dans chaque station, séparément des autres. Pour cela, nous avons utilisé 3 indices de diversité : l'indice de Shannon, l'indice de Simpson et l'indice de Berger-Parker. Ils font intervenir deux concepts : l'abondance et la richesse spécifique. L'abondance décrit le nombre d'individus, indépendamment de l'espèce à laquelle ils appartiennent. Quant à la richesse spécifique, elle est relative au nombre d'espèces. Le détail du nombre d'individus par espèce pour chaque station est fourni en annexe pour compléter l'analyse des indices ([Annexe 3](#)).

- L'indice de Shannon permet de décrire la richesse spécifique d'une communauté, tout en étant pondéré par l'abondance. En effet, il est corrélé à la fois au nombre d'espèces et à la répartition des individus entre chacune. Il est exprimé par :

$$H' = - \sum \left(\frac{n_i}{N} \times \ln \left(\frac{n_i}{N} \right) \right)$$

où n_i est le nombre d'individus de l'espèce i , et N le nombre total d'individus dans la communauté. Plus la valeur de l'indice est élevée, plus il y a d'espèces dans la communauté. La valeur obtenue est généralement comprise entre 1,5 et 3,5 (Magurran, 2003).

- L'indice de Simpson se base sur l'abondance, tout en étant pondéré par la richesse spécifique. Il mesure la probabilité que deux individus tirés au hasard dans une même communauté appartiennent à la même espèce. Il est exprimé par :

$$D = \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

où n_i est le nombre d'individus de l'espèce i , et N le nombre total d'individus dans la communauté. Plus la valeur de l'indice est faible, plus la diversité augmente (Magurran, 2003).

- L'indice de Berger-Parker est un bon complément à l'indice de Simpson. Il correspond au rapport de l'abondance de l'espèce la plus abondante sur le nombre total d'individu dans la communauté :

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

où n_{max} est le nombre d'individus appartenant à l'espèce la plus abondante, et N le nombre total d'individus dans la communauté (Magurran, 2003).

Afin d'inclure une composante temporelle, nous avons calculé ces indices d'une part en mélangeant les relevés, d'autre part en les dissociant. Nous avons utilisé les relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018, en sélectionnant les données des pièges à fosse. Les indices ont été calculés à partir de la fonction « diversity » de la librairie « diverse » sur le logiciel R (version 3.5.0.).

3.3. Analyse de la diversité beta

De même que pour la diversité alpha, toutes les analyses sur la diversité beta ont été faites dans un premier temps sur les relevés de pièges à fosse du 25/05/2018 et du 06/06/2018 cumulés, dans un deuxième temps sur ces mêmes relevés séparés.

3.3.1. Indices de dissimilarité

Nous avons vu que la diversité alpha décrit l'abondance et la richesse spécifique au sein d'une même communauté. Avec la diversité beta, nous allons nous intéresser aux variations de composition des communautés entre nos différentes stations (Jost, 2007). Pour ce faire, nous avons utilisé 3 indices de dissimilarité multi-sites : l'indice de dissimilarité de Sorensen, l'indice de dissimilarité de Simpson et la dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés (« nestedness-resultant dissimilarity » en anglais). Ceux-ci font intervenir deux notions : d'une part, l'imbrication des communautés (« nestedness » en anglais), qui intervient lorsque les espèces rattachées à un site sont un sous-ensemble d'un site avec un plus grand nombre d'espèces (Figure 7a), d'autre part le remplacement des espèces d'un habitat à un autre (« turnover » en anglais) (Figure 7b). Tous deux sont la conséquence de facteurs induisant soit une perte, soit un

remplacement d'espèces, et peuvent également se combiner (Figure 7c). Il en résulte une dynamique spatio-temporelle de la composition des communautés (Baselga, 2010).

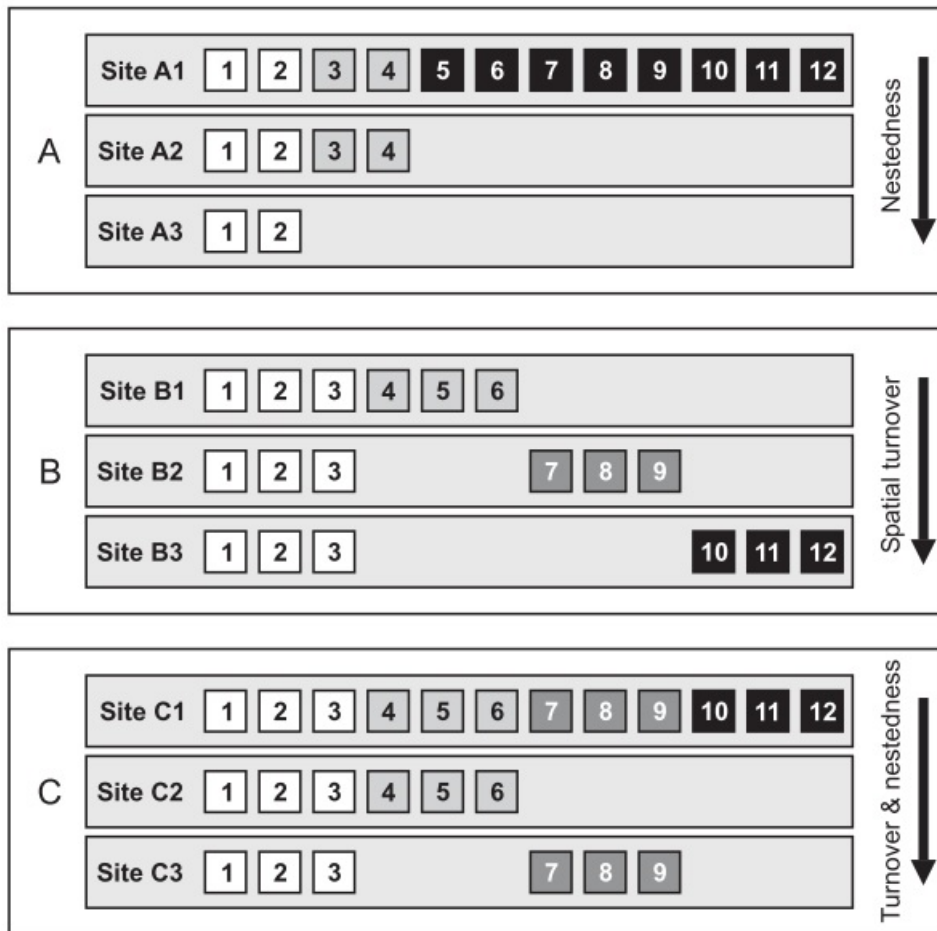


Figure 7 - Représentation schématique des concepts de « nestedness » et de « turnover » (d'après : Baselga, 2010). Les encadrés numérotés 1 à 12 correspondent aux espèces réparties dans les différents sites, annotés A1 à A3, B1 à B3 et C1 à C3.

L'indice de dissimilarité multi-sites de Sorensen (β_{SOR}) renseigne sur la similarité ou la dissimilarité des stations en terme de composition des communautés. Lorsque sa valeur tend vers 0, les communautés ont des compositions similaires, et si elle tend vers 1, alors les communautés ont plutôt des compositions différentes. Les deux autres indices permettent de compléter ce premier. L'indice de dissimilarité multi-sites de Simpson (β_{SIM}) est axé sur le « turnover », autrement dit sur la proportion d'espèces qui diffèrent entre les stations. De même que pour le premier indice, ses valeurs sont comprises entre 0 et 1, et elles s'interprètent de la même manière. La dissimilarité résultante de l'imbrication (β_{NES}) est, quant à elle, basée sur la proportion d'espèces communes entre les stations. Sa valeur correspond à la différence entre l'indice de Sorensen et l'indice de Simpson (Baselga, 2010). Les indices ont été déterminés à partir de la fonction « beta.multi » de la librairie « betapart » sur le logiciel R (version 3.5.0.).

3.3.2. Groupements et ordinations

Après avoir déterminé si les communautés sont globalement similaires ou différentes, nous avons cherché à établir lesquelles sont les plus proches ou les plus éloignées en terme de composition d'espèces. Pour cela, nous avons réalisé des matrices de distances basées sur la méthode de Bray-Curtis, que nous avons ensuite exploitées avec la méthode de Ward pour obtenir des groupements. Afin de mettre en évidence un gradient entre les stations, nous avons effectué des analyses en coordonnées principales. Celles-ci projettent les stations dans un espace à deux dimensions, de façon à visualiser les distances qui les séparent. Groupements et ordinations ont tous deux été réalisés avec la librairie « vegan » du logiciel R (version 3.5.0.).

3.3.3. Espèces bioindicatrices

Nous avons terminé notre analyse de la diversité beta avec la détermination des espèces bioindicatrices, en utilisant l'indice Indval (« Indicator value ») développé par Dufrene et Legendre. Cette méthode se base sur les groupements que nous avons réalisés avec la méthode de Ward. Pour être considérée comme indicatrice, une espèce doit être présente en majorité dans un seul groupe et recensée dans la majorité des stations appartenant à ce groupe (Dufrene & Legendre, 1997). Cette analyse a été réalisée avec la fonction « indval » de la librairie « labdsv » sur le logiciel R (version 3.5.0.).

3.4. Détermination du sexe ratio

Afin de compléter notre étude de la composition des communautés de Carabidae, nous avons procédé à la détermination du sexe ratio. Pour cela, nous avons tout d'abord construit un tableau résumant pour chaque espèce le nombre d'individus et le pourcentage de femelles. En effet, si la proportion de femelles est forte pour une espèce et faible pour une autre, alors celles-ci se cumulent et nous donnent une mauvaise estimation du sexe ratio de la communauté. Nous avons choisi arbitrairement d'éliminer toutes les espèces qui avaient moins de 10 individus recensés. Puis, à partir de ce nouveau jeu de données, nous avons généré un tableau reprenant le pourcentage de femelles par station, autrement dit par communauté. Nous y avons également associé le nombre total d'individus, afin de pouvoir mesurer la fiabilité du pourcentage.

3.5. Interprétation du système alaire

Nous nous sommes également intéressés à une composante de la communauté susceptible de nous fournir une information sur son habitat. En effet, la taille des ailes des carabes peut être mise en corrélation avec la stabilité du milieu. Plus les ailes sont longues, plus le milieu est considéré instable et donc subissant de brusques modifications sur un court intervalle de temps. Par

conséquent, les individus macroptères seront associés à un milieu instable, tandis que les individus brachyptères et aptères seront plutôt représentatifs d'un milieu stable. Ainsi, en fonction de la proportion des trois morphes au sein d'un même milieu, il nous est possible d'estimer sa stabilité. Cependant, certaines espèces sont exclusivement représentées par un seul morphe, tandis que d'autres sont dimorphes. Ces dernières sont susceptibles de présenter davantage l'une des catégories d'ailes en fonction du milieu dans lequel elles se trouvent (Venn, 2007). Nous avons donc construit deux histogrammes différents. Un premier, plus global, a permis de représenter le nombre d'individus présentant chacune des trois tailles d'ailes, en y incluant toutes les espèces. En revanche, le second a eu pour but de se focaliser uniquement sur les espèces dimorphes ([Annexe 2](#)).

3.6. Analyse des émergences

Lors de l'analyse des pièges à émergence, il faut tenir compte à la fois de l'augmentation et de la diminution des effectifs. En effet, le nombre d'individus capturés pour une même espèce est amené à augmenter lorsque celle-ci est en période d'émergence. Cependant, certaines espèces peuvent voir leurs effectifs chuter entre le premier et le deuxième relevé, si elles ont été encerclées dans le piège alors qu'elles étaient en circulation sur le sol. Dans ce cas, les individus seront en grande partie piégés à l'issue du premier relevé, et s'il n'en émerge pas d'autres, alors l'espèce ne sera plus recensée dans le piège à émergence. Pour tenir compte de ce facteur dans nos analyses, nous avons séparé les effectifs des deux relevés (le 06/06/2018 et le 20/06/2018) et calculé la différence entre les deux. Un premier tableau a permis d'identifier le nombre d'espèces qui se sont ajoutées ou qui ont disparu entre les deux relevés. Un second a mis en évidence l'évolution du nombre d'individus par espèce entre les deux relevés.

3.7. Estimation de la prédation sur les limaces

Le recensement des limaces prélevées dans nos stations nous permet de dresser une première estimation de l'effet de la prédation. Pour cela, nous avons mis en corrélation l'abondance des carabes prédateurs avec celle des limaces. Nous avons déterminé les espèces qui représentent un potentiel de prédation pour réguler les populations de limaces en sélectionnant celles qui sont omnivores ou prédateurs généralistes ([Annexe 2](#)). Puis, nous avons représenté l'évolution des effectifs de limaces et de carabes prédateurs au cours du temps pour chaque type de milieu.

RÉSULTATS

A l'issue de la période d'échantillonnage, 5408 carabes ont été identifiés, dont 4934 issus des pièges à fosse et 474 des pièges à émergence. Au total, 57 espèces ont été recensées ([Annexe 2](#)).

1. Courbes de raréfaction

Les courbes de raréfaction présentent une nette pente entre le premier et le deuxième point, même en tenant compte de l'intervalle de confiance. En revanche, quand tous les pièges d'une station sont cumulés, la pente s'aplanit et tend vers une asymptote (Figure 8).

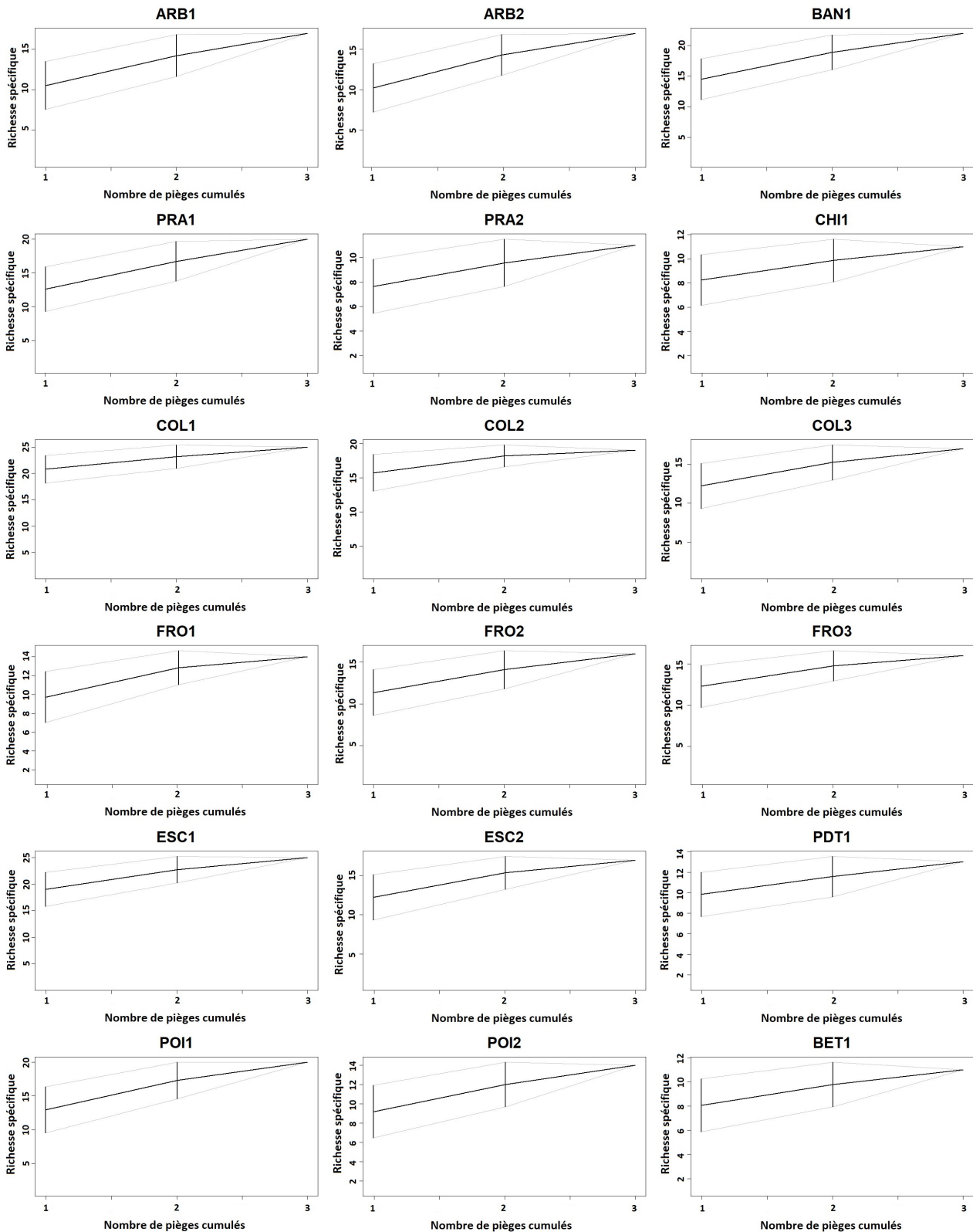


Figure 8 - Courbes de raréfaction réalisées pour chacune des 18 stations de pièges à fosse. Les barres verticales représentent les intervalles de confiance.

2. Analyse de la diversité alpha

Une première approche de la richesse spécifique des relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 nous montre une certaine similitude entre les stations d'un même milieu, mais également entre deux milieux différents. Par exemple, les stations FRO1, FRO2 et FRO3, placées dans du froment, ont un nombre d'espèces très proche, de même que POI1 et POI2, situées dans du pois. D'autre part, ces cinq stations ont un nombre d'espèces similaire entre elles, bien qu'elles proviennent de deux milieux distincts. Les stations situées dans l'escourgeon et le colza sont celles abritant le plus grand nombre d'espèces de Carabidae, avec plus de 15 espèces par station (Figure 9).

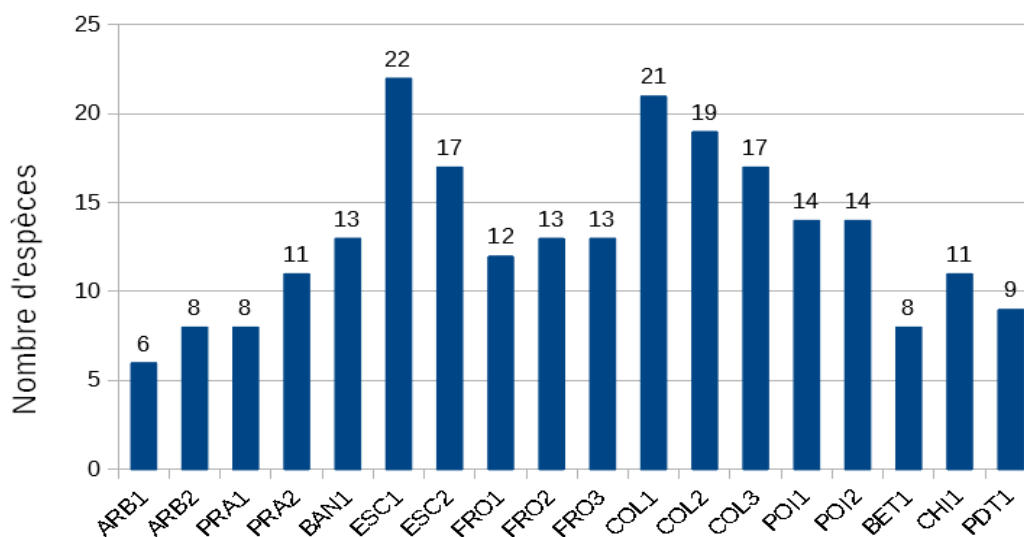


Figure 9 - Histogramme du nombre d'espèces recensées par station.

Une autre approche, cette fois sur l'abondance, nous donne des résultats plus hétérogènes. FRO1 compte 4,7 fois moins d'individus capturés que FRO2 et 3,2 fois moins que FRO3. Le colza présente les plus hauts effectifs, avec tout de même un nombre divisé par 1,5 fois entre COL1 et COL2 (Figure 10).

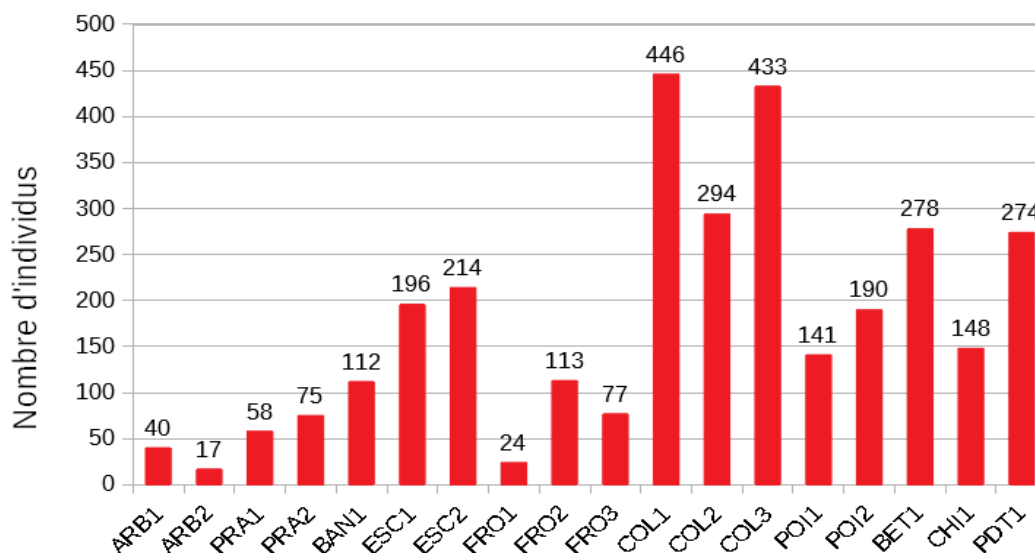


Figure 10 - Histogramme du nombre d'individus recensés par station.

2.1. Relevés confondus

Le calcul des indices confirme ce que l'analyse générale a révélé : certaines stations issues de deux milieux distincts ont un taux de diversité plus proche que les stations provenant d'un même milieu. Ainsi, ESC1 a la plus haute valeur pour l'indice de Shannon (2,46) et la plus faible pour l'indice de Simpson (0,11), ce qui signifie que c'est l'une des stations avec la plus forte diversité. Celle-ci est proche de la diversité représentée par COL1 et FRO3, qui ont également parmi les plus hautes valeurs pour l'indice de Simpson (respectivement 2,37 et 2,21) et parmi les plus faibles pour l'indice de Simpson (0,12 chacune), mais également les plus faibles valeurs pour l'indice de Berger-Parker (0,22 chacune). La plus faible diversité est exprimée par la station BET1, avec 1,06 pour l'indice de Shannon, 0,44 pour l'indice de Simpson et 0,57 pour celui de Berger-Parker (Tableau 3).

	Indice de Shannon	Indice de Simpson	Indice de Berger-Parker
ARB1	1,34	0,36	0,58
ARB2	1,84	0,15	0,35
BAN1	1,80	0,25	0,45
BET1	1,06	0,44	0,57
CHI1	1,89	0,18	0,30
COL1	2,37	0,12	0,22
COL2	2,14	0,21	0,42
COL3	1,70	0,29	0,48
ESC1	2,46	0,11	0,23
ESC2	1,94	0,21	0,32
FRO1	2,05	0,17	0,42
FRO2	1,21	0,48	0,68
FRO3	2,21	0,12	0,22
PDT1	1,66	0,24	0,38
POI1	1,60	0,30	0,48
POI2	1,76	0,23	0,35
PRA1	1,39	0,30	0,45
PRA2	1,90	0,18	0,33

Tableau 3 - Valeurs des indices de Shannon, Simpson et Berger-Parker pour chaque station (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus).

La représentation de ces valeurs sur deux axes permet d'une part de visualiser la corrélation linéaire décroissante entre l'indice de Shannon et l'indice de Berger-Parker, d'autre part d'identifier le niveau de diversité de chacune des stations. Celles issues d'un même milieu ne sont pas forcément les plus proches. Par exemple, FRO2 et FRO3 sont toutes deux associées au froment, pourtant la première a une très faible diversité, contrairement à la seconde (Figure 11).

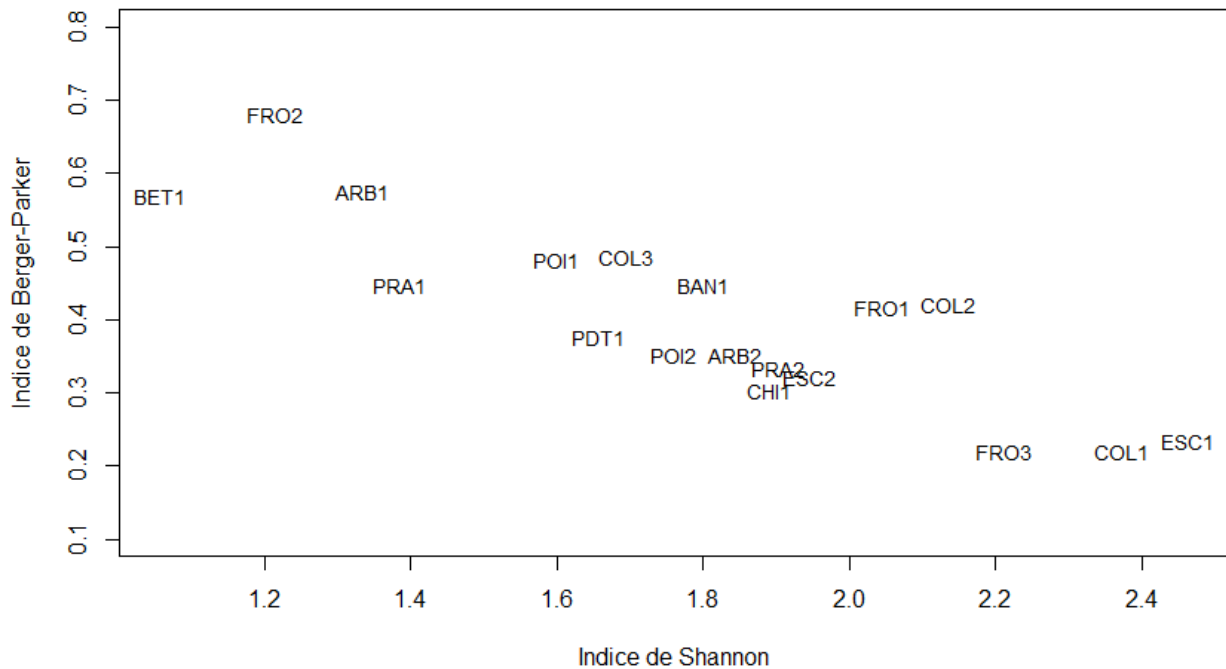


Figure 11 - Distribution des stations dans un repère à deux dimensions définies par les valeurs des indices de Shannon et de Berger-Parker (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus).

2.2. Relevés séparés

➤ Relevé du 25/05/2018 :

Si nous analysons uniquement le relevé du 25/05/2018 à part, nous retrouvons les stations ESC1, FRO3 et COL1 parmi les stations présentant les plus hauts niveaux de diversité. Ces derniers sont également proches de ceux de COL2 et COL3. Tout comme précédemment, la station BET1 est celle qui présente la plus faible diversité. De même, ARB2 présente un faible taux de diversité et se trouve à l'extrémité du nuage de points, tandis qu'avec les relevés groupés cette station se trouvait plus au centre du nuage. Concernant la corrélation entre les axes, le nuage de point est plus diffus, mais forme encore une tendance linéaire décroissante (Tableau 4 ; Figure 12).

	Indice de Shannon	Indice de Simpson	Indice de Berger-Parker
ARB1	1,31	0,32	0,54
ARB2	1,20	0,29	0,50
BAN1	1,49	0,34	0,57
BET1	1,19	0,41	0,60
CHI1	1,94	0,16	0,23
COL1	2,15	0,15	0,25
COL2	2,22	0,17	0,35
COL3	2,15	0,14	0,27
ESC1	2,19	0,17	0,32
ESC2	1,84	0,28	0,50
FRO1	1,87	0,17	0,41
FRO2	1,37	0,40	0,61
FRO3	2,09	0,13	0,24
PDT1	1,42	0,30	0,46
POI1	1,90	0,21	0,38
POI2	1,88	0,19	0,29
PRA1	1,34	0,35	0,57
PRA2	1,78	0,20	0,34

Tableau 4 - Valeurs des indices de Shannon, Simpson et Berger-Parker pour chaque station (relevé du 25/05/2018).

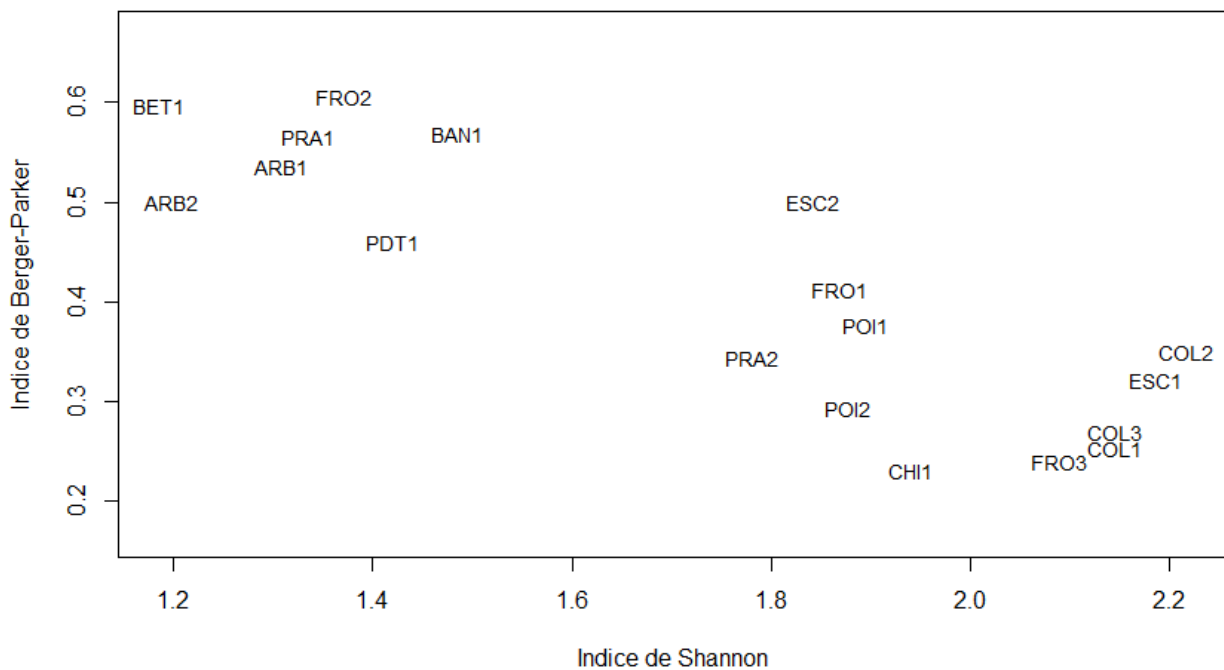


Figure 12 - Distribution des stations dans un repère à deux dimensions définies par les valeurs des indices de Shannon et de Berger-Parker (relevé du 25/05/2018).

➤ **Relevé du 06/06/2018 :**

La structure résultant des valeurs de diversité du relevé du 06/06/2018 s'apparente à celle des relevés groupés. Nous retrouvons ESC1, FRO3 et COL1 parmi les stations présentant la plus forte diversité et BET1 celle avec la plus faible. En outre, le nuage affiche une tendance nettement linéaire, avec les stations ayant une distribution similaire à celle où les relevés sont confondus (Tableau 5 ; Figure 13).

	Indice de Shannon	Indice de Simpson	Indice de Berger-Parker
ARB1	0,82	0,50	0,67
ARB2	1,33	0,23	0,40
BAN1	1,81	0,21	0,34
BET1	0,46	0,79	0,88
CHI1	1,70	0,23	0,38
COL1	2,31	0,12	0,23
COL2	1,73	0,32	0,54
COL3	1,09	0,50	0,68
ESC1	2,24	0,14	0,29
ESC2	1,04	0,58	0,76
FRO1	1,28	0,27	0,43
FRO2	0,64	0,71	0,84
FRO3	2,10	0,14	0,26
PDT1	0,89	0,60	0,76
POI1	0,68	0,69	0,83
POI2	0,66	0,67	0,81
PRA1	0,71	0,59	0,74
PRA2	1,56	0,18	0,25

Tableau 5 - Valeurs des indices de Shannon, Simpson et Berger-Parker pour chaque station (relevé du 06/06/2018).

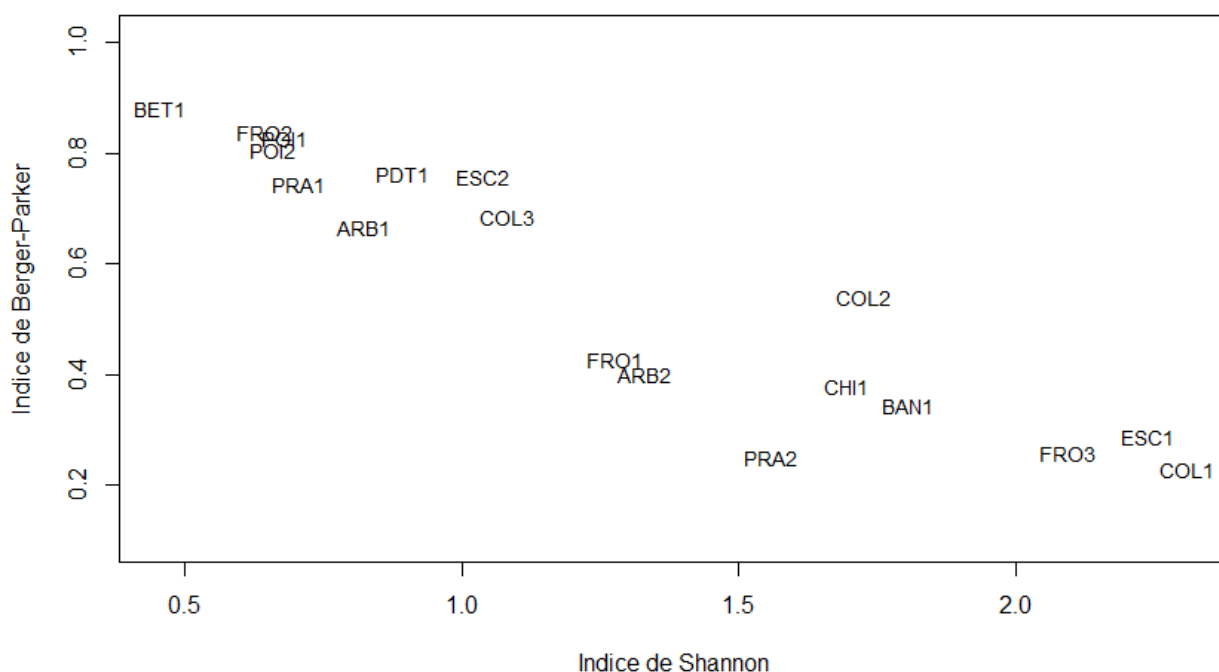


Figure 13 - Distribution des stations dans un repère à deux dimensions définies par les valeurs des indices de Shannon et de Berger-Parker (relevé du 06/06/2018).

3. Analyse de la diversité beta

3.1. Relevés confondus

3.1.1. Indices de dissimilarité

Quand on fusionne les relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018, les indices de dissimilarité de Sorensen et de Simpson sont respectivement de 0,83 et de 0,74, sachant qu'un indice égal à 1 indique que les communautés sont de compositions entièrement différentes. La dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés est égale à 0,09 et est représentative de la proportion d'espèces en commun entre les communautés. Donc, nos trois valeurs nous apprennent que, prises globalement, les stations ont des communautés de compositions très différentes et ne présentent que quelques similitudes (Tableau 6).

	Relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus
Indice de dissimilarité multi-site de Sorensen	0,83
Indice de dissimilarité multi-site de Simpson	0,74
Dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés	0,09

Tableau 6 - Valeurs des indices de dissimilarité multi-sites de Sorensen, de Simpson, et de la dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés, pour l'ensemble des stations (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus).

3.1.2. Groupements et ordinations

La classification a mis en évidence cinq groupes bien distincts. Le groupe 1 est composé des deux stations posées en milieu forestier. Le groupe 2 en revanche rassemble la station posée dans une bande agroforestière et une des stations posées en milieu prairial. La deuxième station posée en prairie a une composition plus proche de celles des communautés situées en FRO1 et FRO3, formant ainsi le groupe 5. Le groupe 4 est constitué des trois stations posées dans le colza. Le dernier groupe contient les autres stations, y compris la troisième station situées dans le froment (Figure 14).

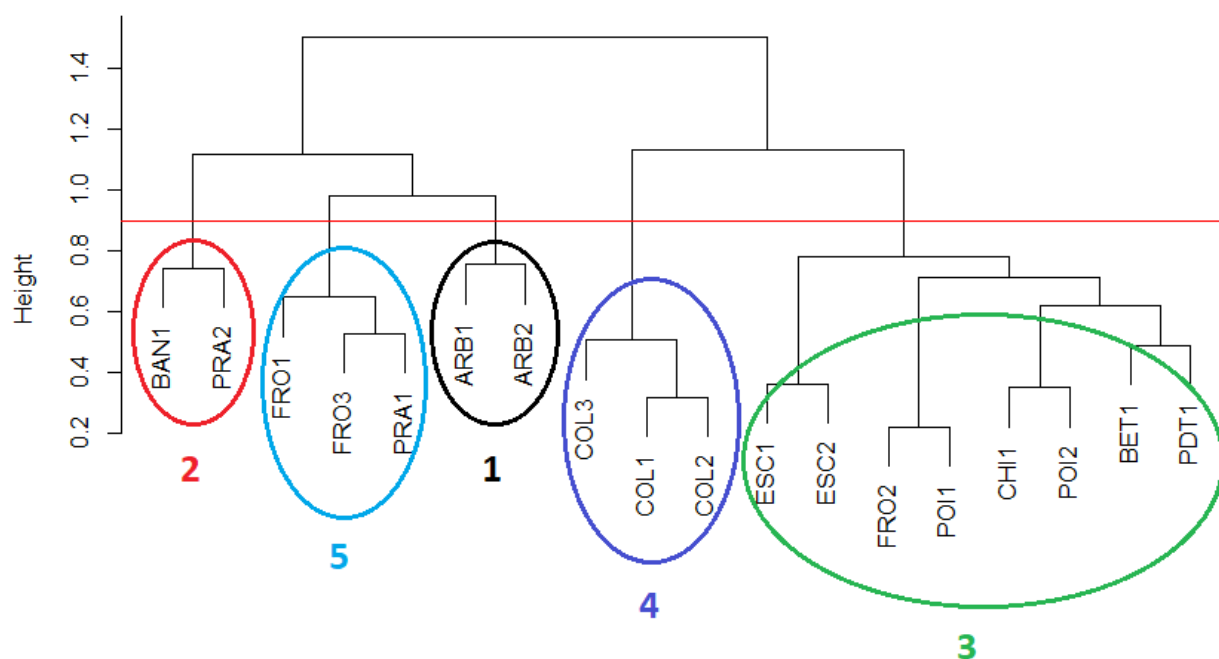


Figure 14 - Dendrogramme issu de la classification par la méthode de Ward, à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis, représentant les groupements des 18 stations (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus).

A partir de l'analyse en coordonnées principales, nous pouvons constater que le colza est un milieu qui se discerne bien des autres ; les trois stations posées dans le colza sont réunies, tout en étant distantes des autres points. Les deux stations en milieu forestier présentent ce même profil. A l'inverse, les trois points correspondant au froment sont assez espacés les uns des autres et sont chacun plus proches de stations provenant d'autres milieux. Cependant, leurs projections sur l'axe en ordonnées met en évidence une similitude entre ces stations issues du froment. BAN1 et PRA2 sont deux stations très peu espacées, donc présentant des compositions très similaires. Enfin, les cultures de pois, chicorée, pomme de terre, betterave, et dans une moindre mesure l'escourgeon et le froment, forment une grappe resserrée qui nous indique des communautés aux compositions proches (Figure 15).

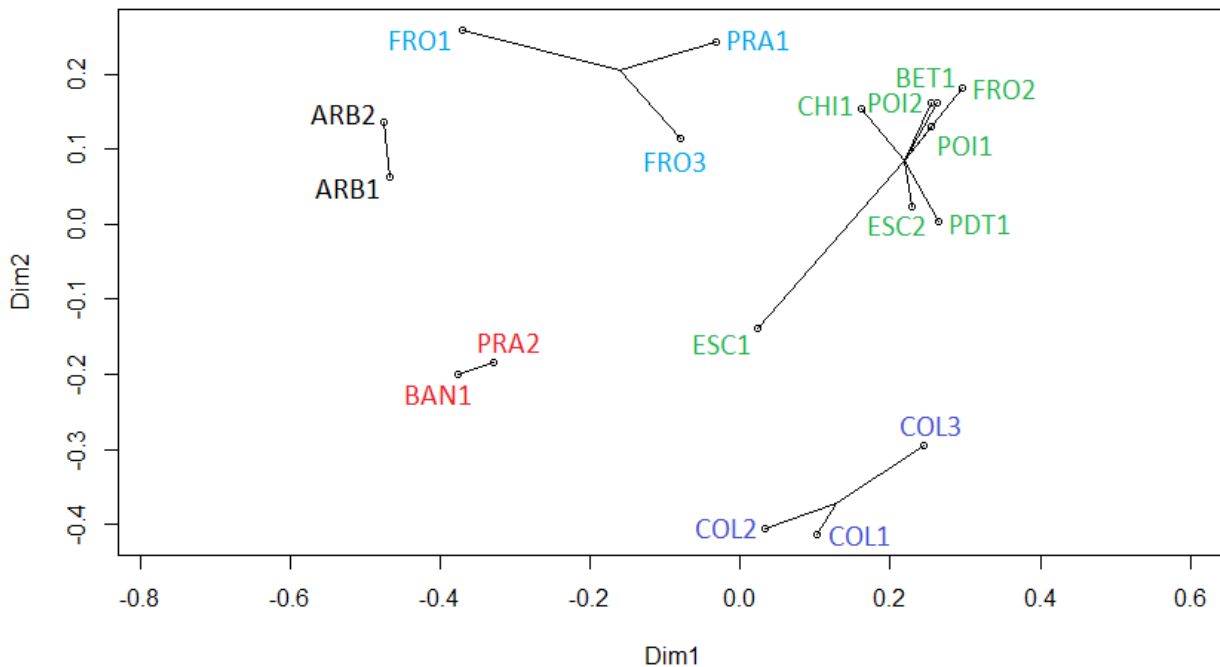


Figure 15 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales réalisées sur les 18 stations (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus).

3.1.3. Espèces bioindicatrices

Nous avons obtenu une valeur Indval pour 10 espèces. Lorsque cette valeur est égale à 1, cela signifie que l'espèce est présente exclusivement dans les sites d'un seul groupe. C'est le cas d'*Amara communis*, qui n'est donc présent que dans les sites du groupe 2, à savoir BAN1 et PRA1. De plus, la valeur de l'indice est significative si elle est associée à une p-valeur inférieure à 0,05. Toutes nos valeurs respectent ce seuil. Ainsi, nous avons deux espèces bioindicatrices dans les sites du groupe 2 (*Amara communis* et *Amara aenea*) et une espèce dans le groupe 3 (*Bembidion quadrimaculatum*). Le groupe 4 ne contient que les stations de colza et présente cinq espèces bioindicatrices (*Pterostichus vernalis*, *Agonum dorsale*, *Loricera pilicornis*, *Bembidion tetracolum* et *Pterostichus cupreus*) et deux genres regroupant chacun trois espèces que nous n'avons pas différenciées (*Amara sp.* et *Asaphidion sp.*) (Tableau 7).

Espèce indicatrice	Groupe	Indice Indval	P-valeur
AMACOM	2	1,00	0,014
AMAAEN	2	0,75	0,032
BEMQUA	3	0,70	0,038
AMARSP	4	0,99	0,003
PTEVEN	4	0,98	0,002
AGODOR	4	0,87	0,005
ASAPSP	4	0,78	0,017
LORPIL	4	0,74	0,005
BEMTET	4	0,66	0,004
PTECUP	4	0,60	0,036

Tableau 7 - Liste des espèces indicatrices, associées à leurs groupes définis par la classification selon la méthode de Ward, à leurs valeurs d'indice Indval et à une p-valeur (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 confondus). Groupe 2 = BAN1 ; PRA1. Groupe 3 = ESC1 ; ESC2 ; FRO2 ; POI1 ; POI2 ; CHI1 ; BET1 ; PDT1. Groupe 4 = COL1 ; COL2 ; COL3.

3.2. Relevés séparés

3.2.1. Indices de dissimilarité

A présent, nous observons le degré de différence entre les compositions des communautés en séparant les deux relevés. Dans les deux cas, les indices de dissimilarité de Sorensen et de Simpson indiquent que, dans l'ensemble, les stations ont des compositions qui diffèrent. La dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés corrobore ces résultats avec des valeurs qui montrent une faible similarité entre les espèces composants les communautés (Tableau 8).

	Relevé du 25/05/2018	Relevé du 06/06/2018
Indice de dissimilarité multi-site de Sorensen	0,85	0,85
Indice de dissimilarité multi-site de Simpson	0,77	0,73
Dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés	0,08	0,13

Tableau 8 - Indices de dissimilarité multi-sites de Sorensen, de Simpson, et dissimilarité résultante de l'imbrication des communautés, calculés sur l'ensemble des stations (relevés du 25/05/2018 et du 06/06/2018 séparés).

3.2.2. Groupements et ordinations

➤ Relevé du 25/05/2018 :

En séparant le relevé du 25/05/2018, nous avons obtenu cinq groupes dont certains différaient de ceux obtenus lors de notre première classification. Les groupes 2 et 4 sont restés les mêmes. Le groupe 1 correspond aux groupes 1 et 4 de notre précédente analyse. Le groupe 5 compte quatre stations, dont deux qui proviennent du même milieu. Le groupe 3 est plus petit, mais contient des stations qui étaient déjà rassemblées à l'issue de l'analyse avec les relevés confondus (Figure 16).

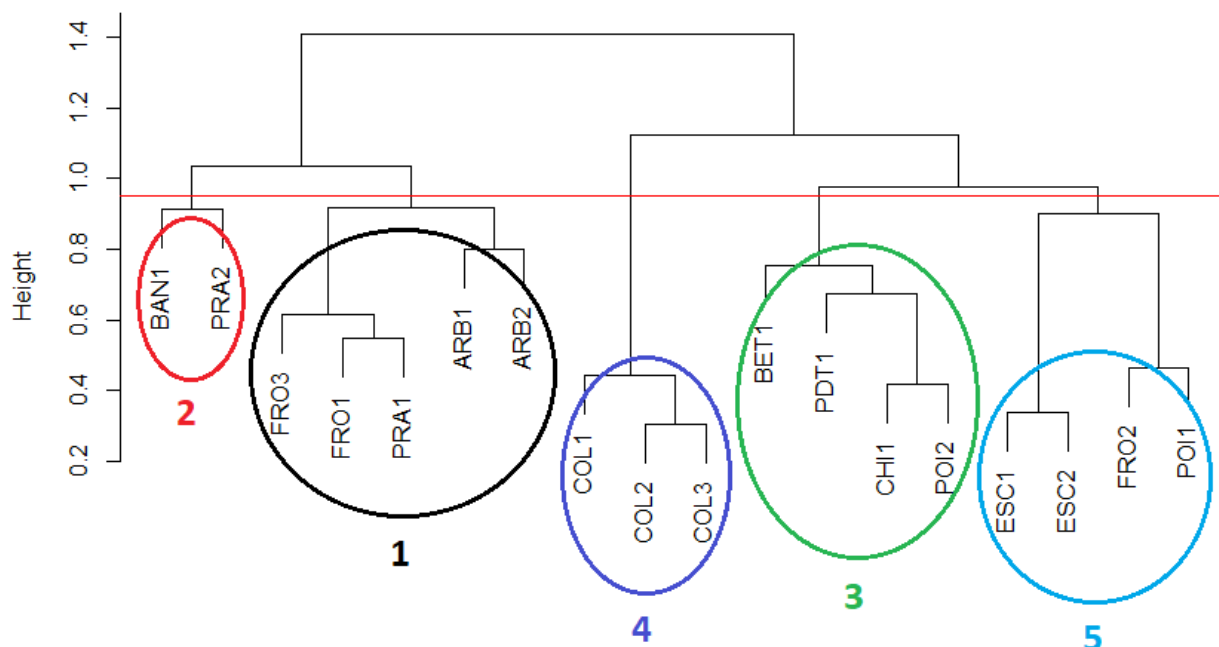


Figure 16 - Dendrogramme issu de la classification par la méthode de Ward, à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis, représentant les groupements des 18 stations (relevé du 25/05/2018).

Sur l'analyse en coordonnées principales réalisée sur le relevé du 25/05/2018 seul, nous pouvons constater que les stations de colza ont des distances entre elles similaires à celles observées avec l'analyse sur les relevés fusionnés. Les stations en forêt, dans l'escourgeon et dans le pois sont chaque fois proches de celles provenant du même milieu qu'elles. Les communautés des cultures de betterave et de chicorée ont des compositions se rapprochant de celles du pois et du froment, tandis que la communauté étudiée dans le champ de pommes de terre ressemble plutôt à celles se développant dans l'escourgeon (Figure 17).

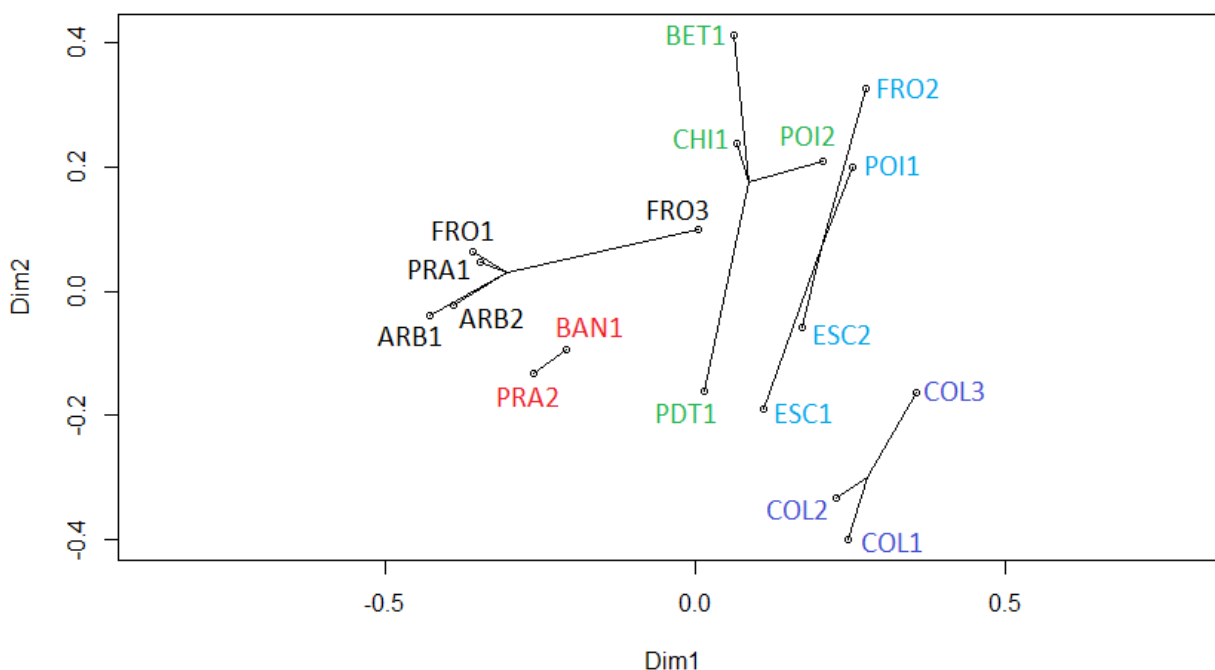


Figure 17 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales réalisées sur les 18 stations (relevé du 25/05/2018).

➤ **Relevé du 06/06/2018 :**

La classification résultante de l'analyse du relevé du 06/06/2018 est fort différente des deux premières. Nous avons obtenu cinq groupes. Parmi ceux-ci, seuls les stations POI1 et POI2 d'une part, et COL1 et COL2 d'autre part, sont classées avec une station provenant du même milieu (Figure 18).

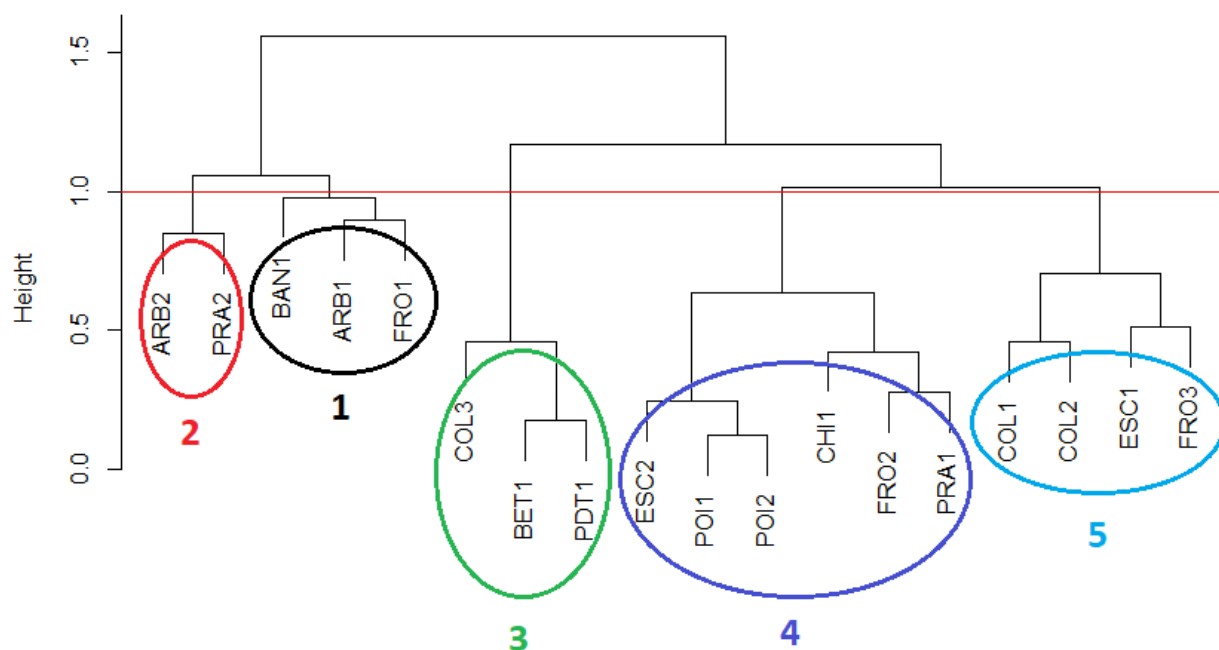


Figure 18 - Dendrogramme issu de la classification par la méthode de Ward, à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis, représentant les groupements des 18 stations (relevé du 06/06/2018).

Tout comme l'avait mis en évidence la classification, l'analyse en coordonnées principales réalisées sur le relevé du 06/06/2018 montrent de nettes différences avec les deux précédentes. Les distances entre les stations de colza sont plus grandes, ce qui les a séparées en deux groupes. BAN1 et PRA2 sont encore assez proches, mais BAN1 est plus proche des stations forestières et PRA2 est à une distance intermédiaire entre ARB2 et FRO1. Les stations placées dans le pois restent très similaires. Celles dans la betterave et la pomme de terre montrent une certaine proximité également (Figure 19).

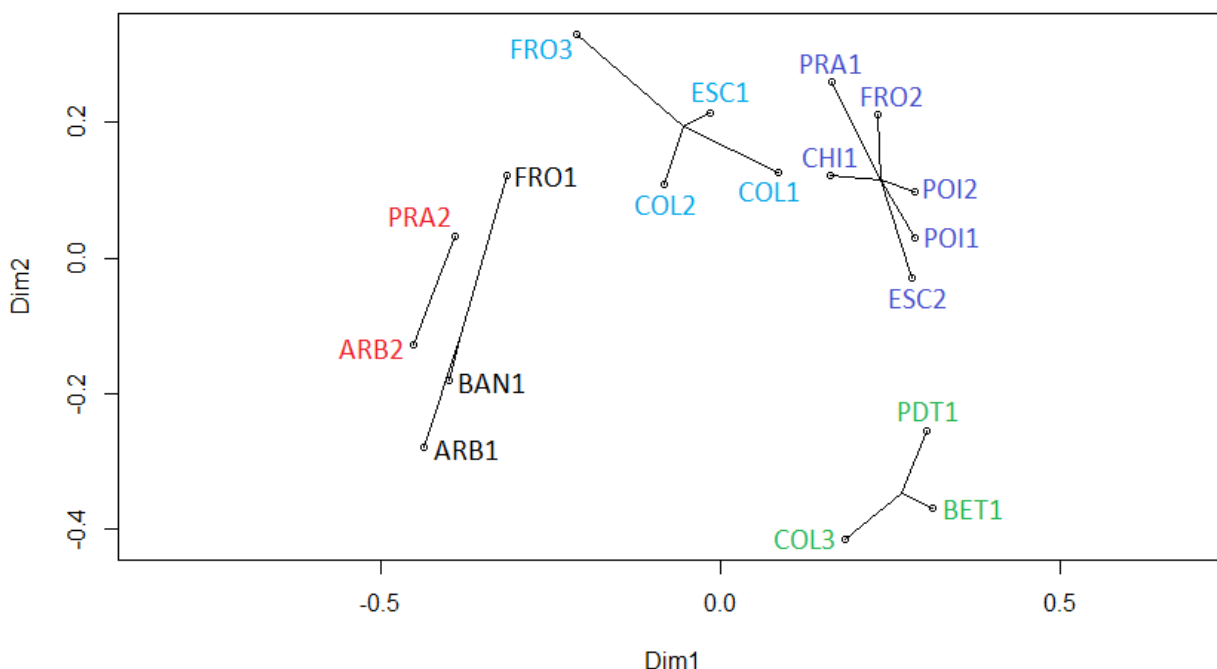


Figure 19 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales réalisées sur les 18 stations (relevé du 06/06/2018).

3.2.3. Espèces bioindicatrices

➤ Relevé du 25/05/2018 :

En ciblant le relevé du 25/05/2018, nous avons obtenu une liste de 10 espèces bioindicatrices, réparties sur quatre groupes. Toutes ont une p-valeur inférieure à 0,05 validant la significativité de l'indice. *Trechus quadristriatus*, *Pterostichus vernalis* et *Amara sp.* (regroupant *A.ovata*, *A.similata* et *A.eurynota*) ont des valeurs d'indice très proches de 1, ce qui signifie qu'elles ont été peu trouvées en-dehors des sites de leurs groupes sur le relevé du 25/05/2018 (Tableau 9).

Espèce indicatrice	Groupe	Indice Indval	P-valeur
AMAAEN	2	0,73	0,031
TREQUA	3	0,94	0,042
BEMQUA	3	0,87	0,001
AMARSP	4	0,99	0,003
PTEVEN	4	0,94	0,001
AGODOR	4	0,86	0,002
ASAPSP	4	0,80	0,003
BEMTET	4	0,53	0,035
NEBSAL	5	0,69	0,037
NOTQUA	5	0,62	0,024

Tableau 9 - Liste des espèces indicatrices, associées à leurs groupes définis par la classification selon la méthode de Ward, à leurs valeurs d'indice Indval et à une p-valeur (relevé du 25/05/2018). Groupe 2 = BAN1 ; PRA2. Groupe 3 = BET1 ; PDT1 ; CHI1 ; POI2. Groupe 4 = COL1 ; COL2 ; COL3. Groupe 5 = ESC1 ; ESC2 ; FRO2 ; POI1.

➤ **Relevé du 06/06/2018 :**

Les groupes formés suite à la classification des données du relevé du 06/06/2018 sont particulièrement différents des précédents, par conséquent la liste des espèces bioindicatrices diffère également. Nous avons déterminé sept espèces, appartenant à deux groupes différents. Leurs valeurs d'indices sont globalement plus faibles que ce que nous avons obtenu précédemment, la valeur la plus élevée étant de 0,77. Le groupe 3, formé de trois stations issues de trois milieux différents, est caractérisé par *Pterostichus melanarius* et *Bembidion tetracolum*. Le groupe 5 est composé de quatre stations réparties sur trois milieux et ses espèces indicatrices sont *Loricera pilicornis*, *Pterostichus cupreus*, *Nebria salina*, *Bembidion properans* et *Asaphidion sp.* (regroupant *A. curtum*, *A. stierlini* et *A. flavipes*) (Tableau 10).

Espèce indicatrice	Groupe	Indice Indval	P-valeur
PTEMEL	3	0,71	0,001
BEMTET	3	0,54	0,028
LORPIL	5	0,77	0,012
ASAPSP	5	0,63	0,037
PTECUP	5	0,59	0,002
NEBSAL	5	0,57	0,031
BEMPRO	5	0,57	0,031

Tableau 10 - Liste des espèces indicatrices, associées à leurs groupes définis par la classification selon la méthode de Ward, à leurs valeurs d'indice Indval et à une p-valeur (relevé du 06/06/2018). Groupe 3 = COL3 ; BET1 ; PDT1. Groupe 5 = COL1 ; COL2 ; ESC1 ; FRO3.

4. Détermination du sexe ratio

Plusieurs espèces ont été trouvées en effectif faible, ce qui peut engendrer des biais dans le sexe ratio. En effet, si nous considérons les espèces dont les effectifs sont inférieurs à 10 individus (en rouge), le pourcentage de femelles oscille entre des valeurs extrêmes. Lorsque les effectifs dépassent 30 individus, il se situe entre 30 % et 60 % (Tableau 11).

Au total, 44 individus répartis sur 16 espèces ont été retirés afin d'étudier le sexe ratio par communauté. De façon générale, il y a moins de femelles que de mâles. Le pourcentage de femelles est supérieur à 50 % dans 5 stations sur 18. Cela se vérifie aussi en observant les stations présentant les plus hauts effectifs, qui assurent une meilleure fiabilité. Enfin, sur l'ensemble des individus, le pourcentage de femelles est proche de 40 % (Tableau 12).

Espèce	Nombre d'individus	% femelles
PTECUP	384	34 %
BEMTET	256	57 %
BEMLAM	234	33 %
NEBSAL	187	44 %
BEMQUA	155	52 %
AMARSP	141	43 %
BEMPRO	113	43 %
AGODOR	90	32 %
PTEMEL	75	49 %
ASAPSP	74	31 %
HARAFF	38	37 %
HARTAR	29	62 %
BEMOBT	26	27 %
HARRUP	24	29 %
AMAAEN	23	35 %
CLICOL	17	47 %
LORPIL	17	35 %
TREQUA	15	47 %
AMACOM	14	21 %
NOTQUA	13	77 %
CLIFOS	12	33 %
NEBBRE	11	45 %
PTEVEN	11	9 %
METFOV	10	50 %
AGOMUE	10	40 %
ANIBIN	7	29 %
AMALUN	7	14 %
BEMDEL	5	80 %
AMAPLE	5	40 %
ACUMER	3	33 %
DYSGLO	3	33 %
ABAATE	2	50 %
BADUNI	2	0 %
NOTBIG	2	0 %
PTESTR	2	0 %
DEMATR	1	100 %
DIAGER	1	100 %
HARLAT	1	0 %
LEIFUL	1	0 %
MICMIN	1	0 %
STOPUM	1	0 %
Total	2023	41 %

Station	Nombre d'individus	% femelles
COL1	240	39 %
POI1	193	33 %
FRO2	190	35 %
COL2	177	42 %
COL3	159	34 %
ESC1	155	50 %
ESC2	131	38 %
POI2	130	48 %
PDT1	129	55 %
PRA1	91	38 %
CHI1	73	52 %
BAN1	64	53 %
FRO1	61	39 %
PRA2	60	33 %
FRO3	47	49 %
BET1	40	53 %
ARB2	20	60 %
ARB1	19	21 %
Total	1979	42 %

Tableau 12 - Nombre total d'individus et pourcentage de femelles dans chaque station.

Tableau 11 - Nombre total d'individus et pourcentage de femelles pour chaque espèce. En rouge : les espèces ayant un effectif inférieur à 10 individus ont été retirées pour la suite des analyses.

5. Interprétation du système alaire

En considérant toutes les espèces, le nombre de macroptères est majoritaire dans tous les milieux, excepté la prairie, où ils constituent quand même 43 % des effectifs. Ils représentent une part de 86 % dans le colza et dans le pois, 80 % dans l'escourgeon et 79 % dans le froment. Dans le milieu prairial, ce sont les brachyptères qui dominant, et c'est également le deuxième morphe le plus représenté dans les autres types de milieu, sauf dans la bande agroforestière, où ce sont les aptères. Ces derniers sont minoritaires, voire absents, dans tous les autres milieux (Figure 20). En sélectionnant les espèces dimorphes, les macroptères représentent une part moins importante des effectifs. Ils passent à 54 % dans le colza, à 66 % dans le pois, à 49 % dans l'escourgeon et à 59 % dans le froment. Cela implique d'une part que la majorité des espèces monomorphes sont des macroptères, d'autre part que parmi les dimorphes, la majorité a développé de longues ailes dans six

types de milieu. En forêt, en prairie et dans la chicorée, les individus dimorphes sont principalement des brachyptères, et dans la bande agroforestière, ce sont majoritairement des aptères (Figure 21). Notons également que dans cette dernière, les macroptères apparaissent majoritaires à 65 % quand toutes les espèces sont prises en compte, et deviennent minoritaires à 7 % en sélectionnant les espèces dimorphes. Les six types de milieux où les dimorphes sont majoritairement macroptères ont été sélectionnés afin de mettre en évidence les espèces dimorphes qui ont développé un morphe aptère ou brachyptère dans ces mêmes milieux. Quatre espèces se sont établies dans ces milieux avec des ailes atrophiées : *Bembidion lampros*, *Bembidion obtusum*, *Bembidion properans* et *Pterostichus melanarius* (Tableau 13).

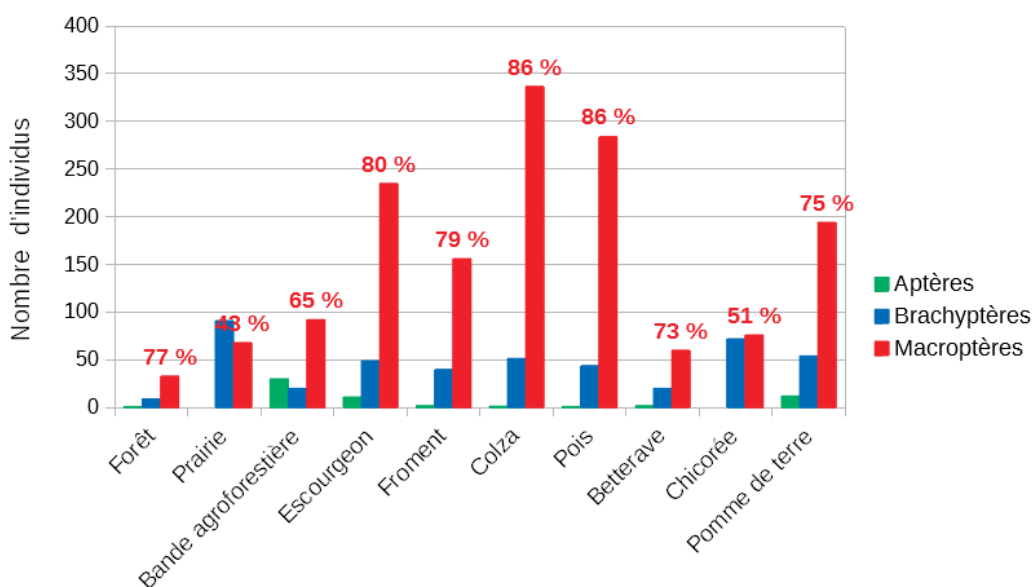


Figure 20 - Histogramme du nombre d'individus aptères, brachyptères et macroptères capturés pour l'ensemble des espèces. En rouge est indiqué le pourcentage de macroptères dans chaque milieu.

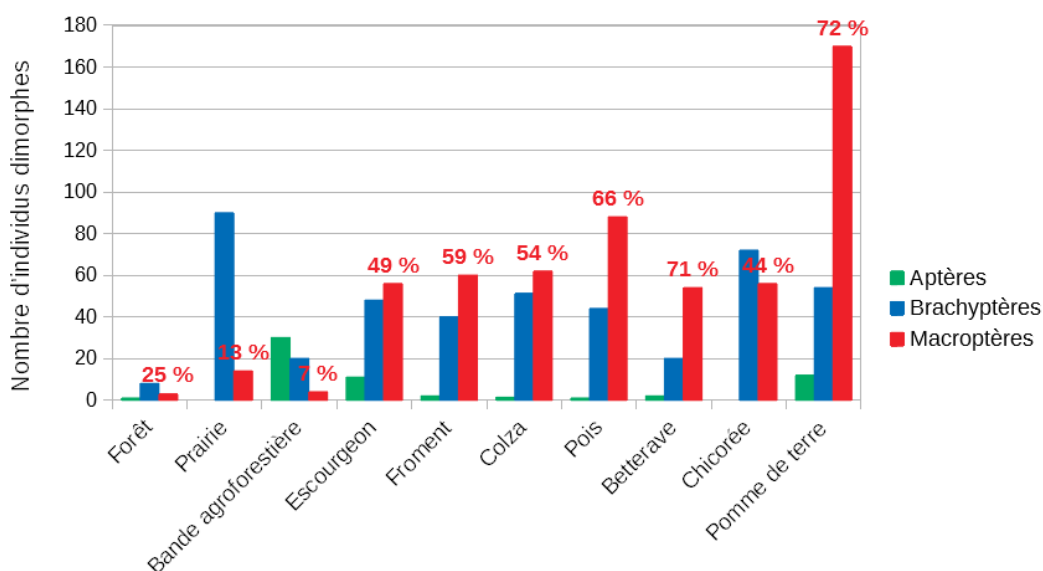


Figure 21 - Histogramme du nombre d'individus aptères, brachyptères et macroptères capturés parmi les espèces dimorphes. En rouge est indiqué le pourcentage de macroptères dans chaque milieu.

Espèce	Nombre d'aptères	Nombre de brachptères	Total
ABAATE	1	1	2
ACUMER	0	0	0
BESLAM	2	143	145
BEMOBT	19	4	23
BEMPRO	0	56	56
BEMQUA	0	0	0
BEMTET	2	4	6
CLICOL	0	0	0
CLIFOS	0	2	2
NOTBIG	0	0	0
NOTQUA	0	0	0
PTEMEL	0	55	55
PTESTR	0	1	1
PTEVEN	0	0	0

Tableau 13 - Nombre d'individus capturés parmi les espèces dimorphes aptères et brachyptères dans les milieux où les macroptères sont majoritaires (escourgeon, froment, colza, pois, betterave, pomme de terre).

6. Analyse des émergences

En comparant le nombre d'espèces comptabilisées entre le premier et le deuxième relevés des pièges à émergence, nous avons constaté que la moitié des pièges avait perdu des espèces, tandis que l'autre moitié en avait gagné. Plus précisément, le nombre d'espèces capturées a diminué dans les pièges posés dans la bande agroforestière et dans le froment, et il a augmenté dans l'escourgeon et dans le pois. Le seul milieu qui présente une discordance est la prairie (Tableau 14). Le détail du nombre d'individus par espèce nous montre que beaucoup d'entre elles n'ont été recensées qu'en petits effectifs. Parmi les espèces présentes en plus grands nombres, celles qui ont vu leurs effectifs diminuer entre le premier et le deuxième relevés sont : *Bembidion lampros*, *Harpalus affinis*, *Pterostichus cupreus* et *Pterostichus melanarius*. En revanche, celles qui ont vu leurs effectifs augmenter sont : *Amara plebeja*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Bembidion tetracolum* et *Trechus quadristriatus*. Les effectifs de *Bembidion properans* et *Harpalus rufipes* sont restés élevés et stables entre les deux relevés (Tableau 15).

Station	Nombre d'espèces au 06/06/18	Nombre d'espèces au 20/06/18	Différence
BAN2_E1	24	15	-9
BAN2_E2	17	14	-3
ESC1_E1	7	11	4
ESC1_E2	5	9	4
FRO1_E1	8	4	-4
FRO1_E2	4	2	-2
POI1_E1	5	9	4
POI1_E2	2	7	5
PRA2_E1	13	9	-4
PRA2_E2	6	13	7

Tableau 14 - Nombre d'espèces recensées dans les pièges à émergence relevés le 06/06/2018 et le 20/06/2018 et calcul du gain ou de la perte d'espèces entre les deux relevés.

Espèce	Nombre d'individus au 06/06/2018	Nombre d'individus au 20/06/2018	Différence
ACUMER	0	1	1
AGODOR	5	2	-3
AGOMUE	2	1	-1
AMAAEN	1	3	2
AMACOM	4	7	3
AMAFAM	3	0	-3
AMALUN	3	1	-2
AMAPLE	5	15	10
AMARSP	0	6	6
ANIBIN	0	1	1
ASAPSP	0	1	1
BADUNI	1	0	-1
BEMLAM	12	4	-8
BEMOBT	1	0	-1
BEMPRO	22	23	1
BEMQUA	2	20	18
BEMTET	4	11	7
CLIFOS	4	2	-2
DEMATR	2	0	-2
DIAGER	2	1	-1
HARAFF	25	12	-13
HARRUB	1	0	-1
HARRUP	10	9	-1
HARTAR	5	4	-1
LORPIL	1	2	1
NEBBRE	0	2	2
NEBSAL	2	0	-2
NOTQUA	2	2	0
PARMAC	0	1	1
PTECUP	21	16	-5
PTEMEL	50	35	-15
PTEVEN	2	0	-2
STETEU	2	0	-2
STOPUM	1	0	-1
TREQUA	13	84	71

Tableau 15 - Nombre d'individus par espèce capturés dans les pièges à émergence relevés le 06/06/2018 et le 20/06/2018 et calcul du gain ou de la perte d'individus entre les deux relevés.

7. Estimation de la prédation sur les limaces

Tout d'abord, nous pouvons noter que le nombre de limaces est nul ou n'excède pas 2 individus dans les cultures de froment, pois, pomme de terre et betterave. Concernant les cinq autres milieux, les effectifs des plus petites limaces ont suivi la même tendance que ceux des carabes prédateurs dans quatre d'entre eux (forêt, prairie, bande agroforestière et escourgeon). Le nombre de grandes limaces a augmenté dans la forêt et dans la bande agroforestière, il est resté stable dans la prairie et a diminué dans l'escourgeon. Le seul milieu qui ne présente pas d'augmentation dans les effectifs des limaces, toute taille confondue, est le colza. En effet, tandis que le nombre de carabes a plus que doublé, celui des grandes limaces est resté stable et celui des petites limaces a été divisé par 5 (Figure 22).

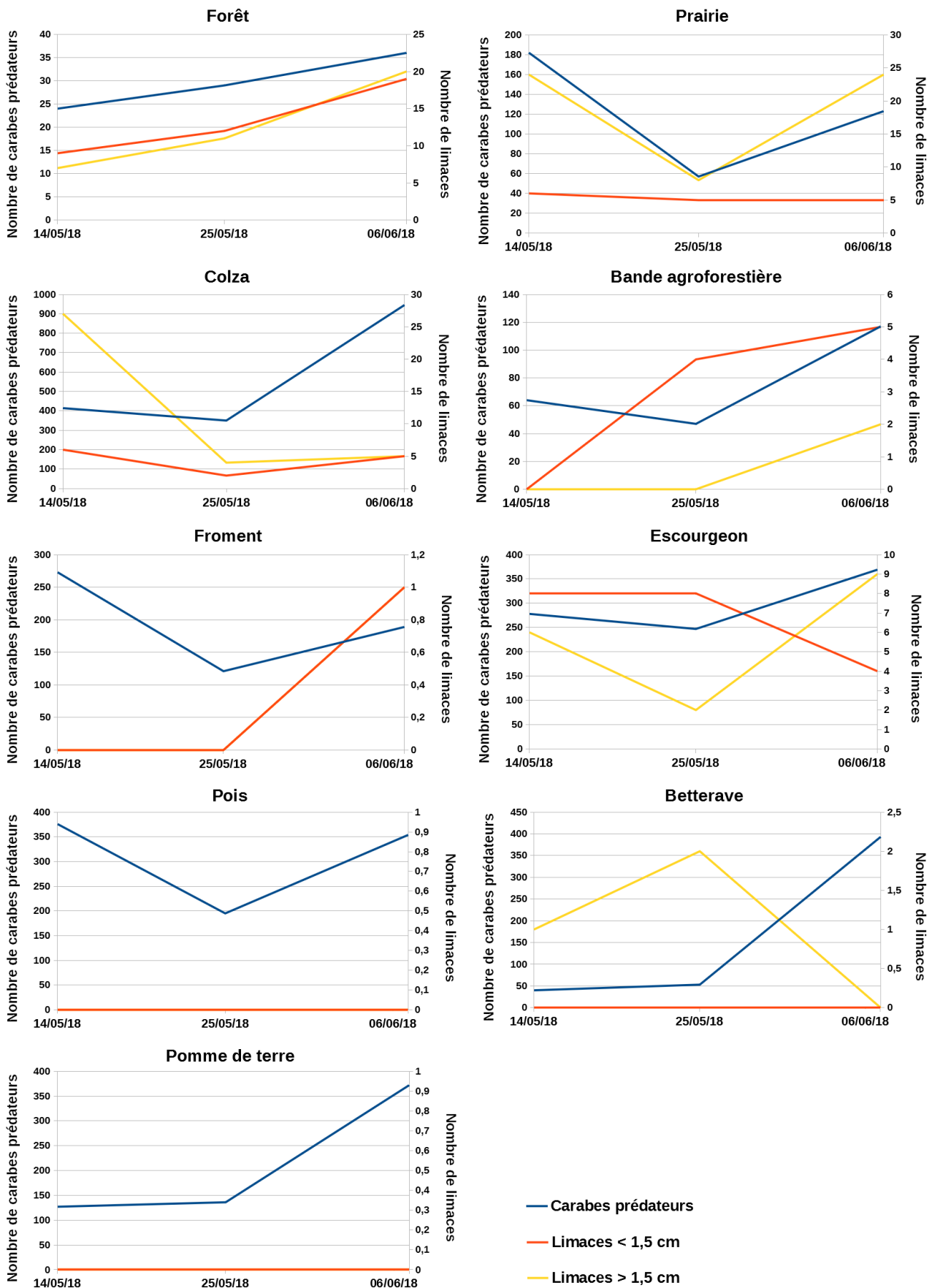


Figure 22 - Représentations graphiques de l'évolution du nombre de carabes prédateurs et de limaces (divisées en deux classes de taille : inférieures ou supérieures à 1,5 cm) entre les relevés du 14/05/2018, du 25/05/2018 et du 06/06/2018.

DISCUSSION

1. Réflexions sur la méthodologie

1.1. Les pièges à fosse

Afin d'optimiser la méthodologie utilisée pour les pièges à fosse, nous allons revenir sur plusieurs aspects :

- A l'échelle de la station, nous pouvons optimiser le nombre de pièges.

D'après ce que nous avons observé sur les courbes de raréfaction (Figure 8), les trois pièges installés par station permettent d'obtenir une richesse spécifique suffisante pour supposer une asymptote. Cependant, cette dernière n'est pas nettement marquée, en particulier pour des milieux tels que la forêt ou la prairie. Nous pouvons associer cela à la balance entre la richesse spécifique et l'abondance. Plus il y a d'espèces dans le milieu, plus il faudra capturer d'individus pour pouvoir toutes les recenser, or si l'abondance en carabes est trop faible par rapport au nombre de pièges, il faudra alors en ajouter afin d'augmenter la probabilité de capture. Le nombre de trois pièges à fosse par station est le minimum nécessaire et semble suffisant pour recenser les carabes, mais poser quatre pièges par station consoliderait les données.

- A l'échelle du paysage, nous pouvons revoir la répartition des stations.

Lorsqu'on cherche à avoir un aperçu de la diversité sur plusieurs types de milieux, il est nécessaire de faire un compromis entre le nombre d'habitats étudiés et le nombre de stations posées par type de milieu. En effet, l'effort d'échantillonnage implique une limite dans le nombre de stations qu'il est possible de caractériser. Dans le cadre de nos analyses, nous avons perçu l'intérêt de confronter les stations issues d'un même type de milieu. Comme l'ont mis en évidence les classifications (Figures 14, 16 et 18), elles peuvent se révéler être semblables, ou au contraire présenter des communautés très différentes. Cependant, plusieurs de nos stations constituaient l'unique source d'information d'un habitat, et n'ont donc pas été comparées avec des échantillons issus du même type de milieu. Par conséquent, dans la perspective d'un échantillonnage global, nous conseillons de prévoir au minimum deux stations par type de milieu, afin de permettre des comparaisons entre des habitats qui soient semblables d'une part, et différents d'autre part.

- Dans le temps, nous pouvons améliorer la planification des relevés.

Parmi les cinq relevés que nous avons effectués, les deux premiers ont essentiellement servi à estimer le retour d'activité des carabes après l'hiver. Les trois autres ont été réalisés dans la perspective de l'analyse des données. Cependant, le relevé du 14/05/2018 compte moins de stations

que les deux suivants, en raison du délai pour obtenir les autorisations. Les données issues de ce relevé ont pu être utilisées en étant pondérées, mais nous avons dû les exclure des analyses de la diversité alpha et de la diversité beta. Cette démarche visait à maximiser le nombre de relevés et donc la quantité de données, or il s'est avéré que l'abondance en carabes sur la fin du mois de mai et le début du mois de juin était suffisante pour que les deux relevés fournissent des résultats interprétables. C'est pourquoi, nous préconisons de favoriser la synchronisation de la pose de toutes les stations d'échantillonnage, plutôt que la maximisation du total de collectes. En prévoyant un nombre de relevés qui est le même pour toutes les stations, cela facilite l'exploitation des données.

1.2. Les pièges à émergence

Lors de l'installation des pièges à émergence, le principal enjeu a été de trouver la méthode la plus efficace pour maintenir les pièges fermés, tout en les rendant simples et rapides à ouvrir pour collecter les échantillons. Nous avons utilisé des piques en bois traversés d'un couvercle en plastique pour fixer le voile au sol, à la manière d'une tente, contre les rebords du piège. Cette méthode s'est révélée réunir les deux critères, à condition de planter suffisamment de piques pour résister aux vents forts.

Nous avons recensé peu d'espèces en période d'émergence. Parmi les 57 espèces recensées, 35 ont été capturées dans les pièges à émergence, mais seules 6 d'entre elles présentent des effectifs supposant qu'elles étaient en période d'émergence : *Amara plebeja*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Bembidion tetracolum*, *Trechus quadristriatus*, *Bembidion properans* et *Harpalus rufipes* (Tableau 15). Pour une étude ciblée sur l'émergence des Carabidae, il conviendrait de prévoir plus de relevés que pour la méthode des pièges à fosse, en commençant l'échantillonnage aux environs des mois d'avril et mai, afin de suivre l'évolution jusqu'à la fin du mois de juin.

Il est intéressant de corréler les données issues des pièges à émergence avec celles provenant des pièges à fosse. En observant le détail des captures dans les pièges à émergence, nous pouvons constater que les effectifs de *T. quadristriatus* se concentrent dans les pièges posés dans la bande agroforestière et dans l'escourgeon. Pourtant, cette même espèce a été peu recensée dans les pièges à fosse avoisinant (Annexe 3). De plus, les individus capturés étaient généralement à un stade ténéral (imago venant de quitter le stade de pupe). Nous pouvons ainsi supposer que *T. quadristriatus* venait de commencer sa période d'émergence quand nous avons posé les pièges. Dans le cas de *B. properans*, ses effectifs se concentrent dans les pièges à émergence posés dans la prairie (Annexe 3) et le nombre d'individus capturés est resté stable entre le premier et le deuxième relevés (Tableau 15). De plus, des pics de présence ont été recensés dans les pièges à fosse à proximité (Annexe 3). Nous pouvons en déduire que cette espèce était déjà bien avancée dans sa période d'émergence.

2. Caractérisation des communautés de Carabidae

2.1 Abondance, richesse spécifique et composition

Les stations qui ont présenté le plus grand nombre d'espèces sont les deux stations posées dans l'escourgeon (22 et 17 espèces) et les trois stations dans le colza (21, 19 et 17 espèces). Celles qui ont eu le moins d'espèces correspondent à des milieux non-cultivés, à savoir la forêt (6 et 8 espèces) et la prairie (8 espèces). Les milieux cultivés avec les plus faibles nombres d'espèces sont la betterave (8 espèces), la pomme de terre (9 espèces) et la chicorée (11 espèces) (Figure 9). Ces résultats coïncident avec ceux des travaux précédents. Lerchs Salazar (2014) a étudié quatre stations de trois pièges à fosse chacune, réparties dans trois types de cultures sous agriculture conventionnelle. 14 espèces ont été recensées dans la station posée dans de l'épeautre, 10 et 11 espèces dans les deux stations posées dans du maïs et 6 espèces dans la station installée dans la chicorée. Le travail de Daigneux (2017) a inclus l'analyse de 24 stations de trois pièges à fosse, divisées en six groupes. Toutes ont été posées dans des cultures de céréales sous agriculture conventionnelle. Chaque groupe de stations a abouti sur le recensement d'un nombre d'espèces compris entre 21 et 27. D'après Lövei (1996), un habitat ne dépasse pas 10 à 40 espèces de Carabidae (selon ses caractéristiques) dans la même saison, ce qui corrobore encore nos résultats.

Notre hypothèse (1) proposait que la diversité en Carabidae serait similaire entre les milieux de culture, et moindre par rapport aux milieux non-cultivés. Lorsque nous avons observé les stations individuellement, à travers l'analyse de la diversité alpha, nous avons constaté la formation d'un gradient de diversité (Figure 11). Nous savons que les indices de Shannon et de Berger-Parker sont liés à la richesse spécifique et à l'abondance. Cependant, nos résultats montrent que ce ne sont pas les seuls paramètres à intervenir. Les stations avec la plus grande diversité sont FRO3, COL1 et ESC1, tandis que BET1 et FRO2 ont la plus faible diversité (Figure 11). Pourtant, FRO3 a une abondance plus faible que FRO2 (respectivement 77 et 113 individus) (Figure 10) et elles ont la même richesse spécifique (13 espèces chacune) (Figure 9). La différence majeure entre ces deux stations provient de la répartition des effectifs entre les espèces : la majorité des individus recensés dans la station FRO2 se répartissent sur seulement deux espèces, contrairement à FRO3, où les effectifs se répartissent davantage entre les différentes espèces (Annexe 3). En analysant les stations dans leur ensemble, dans le cadre de l'analyse de la diversité beta, nous avons obtenu des indices de dissimilarité laissant supposer de fortes différences dans la composition des communautés de Carabidae (Tableau 6).

Ainsi, à partir de l'abondance, de la richesse spécifique et de la composition des communautés de Carabidae, nous pouvons faire 4 constats qui contredisent notre hypothèse de départ :

- Les communautés ont des abondances différentes.
- Les communautés ont des richesses spécifiques différentes.
- Le niveau de diversité d'une communauté dépend de la répartition des effectifs entre les différentes espèces.
- Les communautés ont des compositions différentes.
- Les communautés avec la plus haute diversité spécifique sont établies dans des milieux de culture.

2.2. Sexe ratio

Le sexe ratio est un autre élément d'information renseignant la structure d'une communauté. Nous avons constaté que pour la plupart des espèces, et par extension, pour la majorité des communautés étudiées, la proportion de femelles était inférieure à celle des mâles ([Tableaux 11 et 12](#)). Aucune étude n'a été trouvée mettant en cause les pratiques agricoles conventionnelles pour expliquer cette différence. En revanche, deux études ont contribué à démontrer une différence comportementale liée à la disponibilité alimentaire entre les mâles et les femelles de la famille des Carabidae. Lorsque les ressources alimentaires sont faibles, le niveau d'activité des mâles et des femelles tend à s'égaliser. En revanche, lorsque les individus ont un accès suffisant à la nourriture pour atteindre la satiété, le niveau d'activité des mâles devient supérieur à celui des femelles. Cette observation a été proposée comme moyen de mesurer la disponibilité alimentaire d'un milieu : plus le nombre de mâles est élevé par rapport aux femelles, meilleures sont les ressources nutritives (Szyszko, Gryuntal, & Schwerk, 2004; Szyszko, Vermeulen, & Den Boer, 1996). Ainsi, nous pouvons suggérer d'après ces résultats que les communautés ont un accès suffisant à la nourriture.

3. Les effets de la dynamique spatio-temporelle du paysage sur les communautés de Carabidae

L'hypothèse (2) supposait que la formation des communautés dépend de la diversité végétale et des traitements appliqués au sol.

3.1. Variations dans l'espace

L'étude de la dynamique spatiale du paysage consiste à comparer deux points espacés l'un de l'autre, sans inclure de paramètre temporel. Dans notre cas, il s'agit de comparer deux stations différentes, en utilisant les données issues des relevés fusionnés. Lors de nos analyses, nous avons obtenus cinq groupes ([Figure 14](#)), que nous rappelons ici :

- **Groupe 1** : ARB1, ARB2
- **Groupe 2** : BAN1, PRA2

- **Groupe 3** : ESC1, ESC2, FRO2, POI1, CHI1, POI2, BET1, PDT1
- **Groupe 4** : COL1, COL2, COL3
- **Groupe 5** : FRO1, FRO3, PRA1

D'après l'association des stations dans chacun de ces groupes, nous pouvons rechercher les caractéristiques communes entre leurs habitats et ainsi déterminer ce qui a pu influencer la formation des communautés. ARB1 et ARB2 sont deux milieux forestiers. BAN1 est une bande agroforestière formée de friche et d'enchaînement d'arbres, tandis que PRA2 est une prairie située à côté d'une zone boisée. COL1, COL2 et COL3 sont toutes trois issues d'une culture de colza. Au premier abord, ces trois groupes semblent avoir été formés du fait de la composition du paysage. Dans le groupe 3, nous avons également le rapprochement des stations ESC1 et ESC2, toutes deux issues de l'escourgeon. Pour finir, POI1 se trouve à la fois proche de FRO2 et de POI2, ce qui peut s'expliquer par le fait que celle-ci se trouve dans une parcelle associant la culture du pois à celle du froment, alors que FRO2 et POI2 sont respectivement composés d'une monoculture de froment et de pois. Plusieurs études ont déjà démontré l'effet de la composition d'un milieu dans la formation des communautés des Carabidae, particulièrement entre les milieux cultivés et non-cultivés (Bianchi, Booij, & Tschamtker, 2006; S. Petit, Trichard, Biju-Duval, McLaughlin, & Bohan, 2017).

Cependant, un groupe est formé de deux stations de froment et d'une station de prairie, et le dernier groupe réunit six types de cultures. Cela laisse suggérer que d'autres processus autres que la composition du paysage influence la formation des communautés. Nous pouvons supposer que la structure du paysage peut avoir une influence. Une étude antérieure a mis en évidence l'importance de la structure particulière offerte par une culture de colza et de son influence sur les communautés de Carabidae : la haute végétation dense garde un taux d'humidité élevé, même en période chaude, et le réseau racinaire développé associé à l'hygrométrie élevée conserve un sol meuble (Marrec, 2014). Ainsi, la chicorée, la betterave et la pomme de terre étant des cultures de petites tailles, et qui occupaient une faible surface au sol au moment de l'échantillonnage, elles pourraient avoir fourni un habitat structurellement semblable.

Nous pouvons également explorer l'influence de la proximité spatiale. Le site situé à Gembloux se trouve à 6 km du premier site à Isnes, et le deuxième site se trouve encore 1,5 km plus loin. Les communautés ne semblent pas présenter de similarité du fait de leur proximité sur un même site. Les stations étudiées à Gembloux sont réparties sur les cinq groupes, et aucun des sites n'a ses stations réunies en un même groupe. Pourtant, quelques questions subsistent : Qu'est-ce qui a rapproché les deux stations de froment avec la station de prairie ? Pourquoi FRO2 est-elle plus proche de POI1 que des deux autres stations de froment ?

L'influence de la dynamique spatiale du milieu peut également être exploitée à travers l'analyse des espèces indicatrices définies par l'indice Indval (Tableau 7). Nous les rappelons ci-dessous :

- **Groupe 2** : *Amara aenea*, *Amara communis*
- **Groupe 3** : *Bembidion quadrimaculatum*
- **Groupe 4** : *Amara sp.* (*A.eurynota*, *A.similata*, *A.ovata*), *Pterostichus vernalis*, *Agonum dorsale*, *Asaphidion sp.* (*A. flavipes*, *A.curtum*, *A.stierlini*), *Loricera pilicornis*, *Bembidion tetracolum*, *Pterostichus cupreus*

Amara aenea est une espèce préférant les milieux secs et *Amara communis* est généralement associée aux milieux humides, mais toutes deux sont des espèces eurytopes (Desender *et al.*, 2008). Cela traduit une certaine variabilité dans les conditions microclimatiques des stations du groupe 2. *Bembidion quadrimaculatum* préfère les milieux herbacés secs (Desender *et al.*, 2008). Les six types de culture du groupe 3 sont soit des plantes de petites tailles, soit des plantes faiblement ramifiées qui sèchent rapidement, ce qui peut expliquer qu'elles ne forment pas une couverture végétale suffisante pour retenir l'humidité. Le groupe 4, réunissant les trois stations de colza, est celui qui compte le plus d'espèces bioindicatrices, ce qui traduit un milieu très caractéristique. *Amara sp.*, *Asaphidion sp.* et *Bembidion tetracolum* sont généralement associés à un milieu sec. *P. vernalis*, *L. pilicornis* et *P. cupreus* sont des espèces de milieux humides et sont toutes trois eurytopes. Enfin, *Amara sp.* et *Agonum dorsale* occupent des milieux à végétations hautes (Desender *et al.*, 2008). Par conséquent, le colza fournit un habitat avec des conditions microclimatiques variables, puisqu'il abrite aussi bien des espèces de milieux humides que de milieux secs. Toutefois, ces conditions sont d'une part propres au colza, car il forme un groupe uniforme et distinct, d'autre part caractéristiques, car il abrite un grand nombre d'espèces qui sont à la fois spécifiques et fidèles à ce type de milieu.

Nous tirons plusieurs conclusions de l'analyse des composantes de la dynamique spatiale du paysage :

- La formation des communautés de Carabidae est influencée par la composition du paysage.
- La formation des communautés de Carabidae est influencée par la structure du paysage.
- La proximité spatiale n'a pas d'effet sur la formation des communautés.
- Les espèces bioindicatrices associées aux communautés permettent de déterminer l'implication de la composition et de la structure des milieux dans l'établissement des conditions microclimatiques dont dépendent les carabes.

3.2. Variations dans le temps

Nous poursuivons notre analyse de la formation des communautés avec l'effet de la dynamique temporelle du paysage. Cela consiste à étudier un même point que nous comparons à deux moments différents. A court terme, nous pouvons déjà observer une différence se former entre les communautés, à travers l'analyse de la diversité des relevés séparés. Lors de l'analyse de la diversité alpha, les calculs d'indices ont montré que l'ordre des stations en fonction de leur niveau de diversité restait approximativement le même. Cependant, les stations avec la plus faible diversité ont vu cette dernière diminuer entre le relevé du 25/05/2018 et celui du 06/06/2018 (Figures 12 et 13). Concernant l'analyse de la diversité beta, les indices de dissimilarité ont exprimé le même niveau de différence dans la composition des communautés entre les deux relevés (Tableau 8). Cependant, les groupes ont changé, ce qui signifie que certaines communautés ont vu leur composition diverger, ou au contraire converger. Aux deux relevés, les groupes 1 et 2 rassemblent majoritairement des milieux non-cultivés. Au relevé du 25/05/2018, ils associent également FRO1 et FRO3. 12 jours plus tard, seul FRO1 a une composition proche des milieux non-cultivés, FRO3 devenant proche d'une station posée dans l'escourgeon. Quant à la troisième station placée dans le froment, FRO2, elle est proche de POI1 (qui est dans un mélange de pois et de froment) lors du relevé du 25/05/2018 et se rapproche d'une station en prairie au relevé du 06/06/2018 (Figures 16 et 18). Nous pouvons tirer un premier constat de ces observations :

- Les cultures de froment ont des caractéristiques conditionnant la formation des communautés de Carabidae qu'elles partagent à la fois avec les milieux de culture de céréales et avec les milieux non-cultivés.

Les stations POI1 et POI2 sont dissociées au relevé du 25/05/2018 et sont associées à celui du 06/06/2018. Les stations ESC1 et ESC2, au contraire, sont associées au premier relevé et dissociées au second. Enfin les stations BET1 et PDT1 sont proches dans l'analyse des deux relevés (Figures 16 et 18). Ainsi, en observant les mêmes communautés à deux moments différents, nous pouvons observer une dynamique dans le temps. Des communautés de compositions similaires peuvent diverger sur un court intervalle de temps, mesurable en jours, ce qui indique une réponse rapide aux modifications locales. Cela nous permet de faire un deuxième constat :

- Les caractéristiques spatiales du paysage (composition et structure) ne sont pas les seules à intervenir dans la dynamique de formation des communautés de Carabidae ; les perturbations locales vont influencer en permanence sur leur composition.

Cette observation a une implication importante dans la compréhension des communautés : la considération de la dynamique spatiale du paysage n'est pas suffisante pour comprendre tous les

facteurs influençant leur formation. Il faut également se positionner à une échelle locale, et prendre en compte les perturbations intervenant au cours du temps.

Tout d'abord, nous pouvons estimer la perception de l'environnement par les Carabidae en considérant le développement de leur système alaire (Figures 20 et 21). Même en sélectionnant les espèces dimorphes pour observer quelle longueur d'ailes est favorisée, les macroptères sont majoritaires dans l'escourgeon, le froment, le colza, le pois, la betterave et la pomme de terre. Par conséquent, ces milieux sont perçus comme instables par les Carabidae. Dans les prairies, ce sont les brachyptères qui ont été majoritaires lors des deux analyses. Elles sont donc considérées comme des milieux stables. Dans la bande agroforestière, la forêt et la chicorée, les espèces dimorphes présentent majoritairement des ailes atrophiées, bien que les macroptères soient les plus nombreux lorsque toutes les espèces sont considérées. Ces milieux ont donc une certaine stabilité, puisque les espèces pouvant avoir des ailes plus ou moins longues ont des ailes courtes voire absentes.

Le système alaire est une adaptation des carabes aux perturbations de leur milieu sur le long terme. La plupart des cultures étudiées sont perçues comme instables, ce qui peut être mis en relation avec le traitement régulier des parcelles et la rotation annuelle des cultures. Pour estimer l'effet de ces pratiques sur les communautés de Carabidae, nous reprenons nos résultats réunissant les deux relevés (Figure 14), puis nous les confrontons aux fiches traçabilité des années 2016-2017 et 2017-2018 (Annexe 1). L'arrêt des intrants ne change pas la composition de la communauté, du moins la première année. La station POI2 (sans intrant) est proche de la station POI1 (avec intrant) et la station COL3 (sans intrant) est proche des stations COL1 et COL2 (avec intrants). Voyons à présent la réponse des carabes à la rotation des cultures. Les trois stations de colza se trouvent sur des parcelles où du froment a été cultivé pendant l'année 2016-2017. Elles ont donc des milieux similaires depuis au moins deux ans. Nous pouvons faire le même type d'observation avec les parcelles de ESC1 et ESC2, celles de FRO2 et POI1 et celles de CHI1 et POI2. Cependant, BET1 et PDT1 ont des communautés de compositions proches, alors qu'elles ont eu des cultures différentes en 2016-2017 et en 2017-2018. En outre, FRO2 est plus proche de POI1 alors que qu'elle a eu les mêmes types de culture que FRO3 sur les deux années. Ainsi, parmi les communautés similaires établies dans des types de culture différents en 2017-2018, certaines ont eu le même type de culture en 2016-2017, d'autres non. Ces similitudes peuvent-elles être liées à la composition passée des milieux ? Les études sur ce sujet nous apprennent que les cultures et les traitements appliqués sur les parcelles les années précédentes vont influencer les conditions micro-climatiques du milieu (humidité, structure du sol, disponibilité des nutriments, etc), mais cela n'aura qu'un effet indirect sur les communautés de Carabidae (Aviron, Burel, Baudry, & Schermann, 2005; S. Petit *et al.*, 2017). Les carabes sont exposés à la culture précédente lorsqu'ils sont au stade larvaire, mais la communauté telle qu'elle est à cette période ne se perçoit plus quand ils ont atteint le stade adulte,

du fait de leur dispersion. Nous avons vu que la plupart des carabes des milieux agricoles sont macroptères. Cette adaptation leur permet de répondre rapidement à une perturbation du milieu. Leur capacité dispersive est estimée à l'échelle du kilomètre, bien qu'elle ait été encore peu étudiée (Marrec, 2014). Ainsi, nous avons fait deux constats qui contredisent notre hypothèse de départ :

- Deux parcelles d'un même type de culture, l'une traitée avec des intrants, l'autre n'ayant reçu aucune pulvérisation pendant l'année, pourront avoir des communautés similaires.
- Une communauté est principalement déterminée par la composition actuelle du milieu. La diversité végétale n'est donc pas le paramètre majeur.

4. Estimation du potentiel de prédation

Notre hypothèse (3) proposait qu'on trouve une large gamme de modes de nutrition dans les milieux non-cultivés, à l'inverse des milieux de culture. Nous avons cherché à avoir une première approche du potentiel de prédation des carabes sur les limaces (Figure 22). Toutefois, les effectifs très faibles des limaces rendent les tendances des courbes très variables et difficiles à interpréter. Le milieu forestier est celui qui présente le plus grand nombre de limaces, ce qui coïncide avec l'absence de traitement contre les ravageurs. Le nombre de carabes y est également beaucoup plus faible que dans les autres milieux. Nous pouvons y observer un système qui se maintient dans le temps ; les effectifs n'augmentent que légèrement dans les deux populations.

Afin de mieux appréhender le potentiel de prédation des carabes après l'arrêt des traitements contre les ravageurs dans les milieux agricoles, nous allons considérer les modes alimentaires représentés parmi les espèces de Carabidae recensées dans les parcelles agricoles. Pour cela, nous allons nous intéresser plus spécifiquement :

- Aux espèces bioindicatrices, car elles sont typiques d'un habitat, donc susceptibles d'être retrouvées dans tout milieu ayant les mêmes caractéristiques.
- Aux espèces abondantes, car leur régime alimentaire sera alors largement représenté.
- Aux espèces dimorphes présentant des ailes atrophiées dans les milieux perçus instables par les carabes, car leur capacité dispersive étant réduite par rapport aux espèces ailées, elles peuvent être associées à une résistance aux perturbations.

Tout d'abord, nous allons reprendre les espèces bioindicatrices, d'après les groupes définis pour les deux relevés fusionnés, ainsi que pour les relevés séparés. A partir de ces données, nous pouvons distinguer quatre types de milieux, associés à plusieurs espèces, ce qui nous donne un potentiel de prédation pour chacun (Collins *et al.*, 2002; Desender *et al.*, 2008) (Annexe 2) :

- Les milieux non-cultivés sont représentés par *Amara communis* et *Amara aenea*. Ces deux espèces sont omnivores avec une alimentation majoritairement phytophage, par conséquent elles représentent un plus grand potentiel pour lutter contre les adventices.

- Les milieux de cultures ouverts et exposés sont associés à *Bembidion quadrimaculatum*, *Pterostichus melanarius* et *Trechus quadristriatus*. Les deux premiers sont omnivores, mais surtout prédateurs généralistes, tandis que *T. quadristriatus* est un consommateur spécialiste des collemboles. Cela assure une protection des cultures contre les attaques des invertébrés.
- Les milieux de cultures à végétation haute sont représentés par *Bembidion tetracolum*, *Pterostichus cupreus*, *Pterostichus vernalis*, *Asaphidion sp.*, *Loricera pilicornis*, *Amara sp.* et *Agonum dorsale*. Les trois premiers cités sont des prédateurs généralistes. *Asaphidion sp.* et *L. pilicornis* sont des spécialistes collemboles. *Amara sp.* rassemble trois espèces omnivores majoritairement phytophages et *A. dorsale* est complètement omnivore. L'ensemble de ces espèces couvre une large part des invertébrés et des adventices appauvrissant les cultures.
- Les milieux de cultures secs sont associés à *Nebria salina* et *Notiophilus quadripunctatus*, dont l'un est prédateur généraliste et l'autre spécialiste des collemboles, ce qui permet de lutter principalement contre les petits invertébrés.

A présent, nous allons nous intéresser aux espèces qui sont particulièrement abondantes dans notre échantillonnage. *Pterostichus melanarius* est présent à hauteur de 984 individus, ce qui représente 20 % du total de carabes capturés dans les pièges à fosse, tout relevé confondu. *Perostichus cupreus* a été recensé au nombre de 656 individus, soit 13 % du total échantillonné, et *Bembidion lampros* accumule 610 individus, soit 12 % du total échantillonné (Annexe 2). Par conséquent, leurs régimes alimentaires représentent une part non-négligeable du potentiel de prédation sur l'ensemble de nos parcelles échantillonnées. Ces trois espèces sont des prédateurs généralistes, donc elles ne vont pas cibler une proie en particulier, mais réguler une large part des populations d'invertébrés.

Pour finir, nous avons sélectionné les espèces dimorphes qui ont un système alaire atrophié dans un milieu généralement perçu instable par les carabes (Tableau 13). Ces espèces sont intéressantes, car elles sont adaptées à des milieux subissant des modifications régulières, malgré des capacités dispersives limitées au déplacement au sol. Par conséquent, nous pouvons supposer qu'elles ont un haut seuil de résistance et une réponse rapide aux perturbations. Des études ont montré que toutes les espèces de Carabidae n'ont pas le même niveau de tolérance aux pratiques agricoles intensives. Par exemple, le genre *Carabus* est particulièrement sensible aux traitements des parcelles et il est généralement indicateur d'un milieu sous agriculture biologique ou agroécologique (Kromp, 1999; Stockdale & Watson, 2009). Les espèces qui nous intéressent ici sont : *Pterostichus melanarius*, *Bembidion lampros*, *Bembidion properans* et *Bembidion obtusum*. Toutes sont associées à un régime alimentaire de prédateur généraliste, donc qui représente un potentiel de régulation des invertébrés.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Notre analyse a mis en évidence que les communautés de Carabidae ont des compositions différentes entre les milieux cultivés et les milieux non-cultivés, mais également entre les différents types de cultures. Nous avons ainsi pu constater que les carabes sont sensibles à la dynamique spatio-temporelle du paysage. En effet, les communautés varient entre les milieux, même constitués du même type de culture, et sur un court intervalle de temps. Les espèces que nous avons recensées sont donc réactives et dotées de bonnes capacités dispersives. La majorité des individus capturés étaient macroptères, donc disposaient d'un système alaire leur permettant une dispersion rapide. D'autre part, les espèces montrent une résistance aux conditions résultantes des pratiques agricoles intensives. Nous avons notamment noté la présence en grands effectifs d'espèces ayant un système alaire atrophié, comme *Pterostichus melanarius* et *Bembidion lampros*. Enfin, les milieux agricoles sont porteurs d'une diversité de modes de nutrition, supérieure à celle déduite dans les milieux non-cultivés. Face à la dynamique du paysage et à l'adaptation efficace des Carabidae, la compréhension de leur rôle dans le contrôle des ravageurs de culture s'articule autour de deux composantes.

➤ Le milieu

La compréhension des mécanismes qui régissent la distribution des Carabidae permet de comprendre leur dispersion au cours d'un changement sur une parcelle. Cela s'applique chaque année au moment de la rotation des cultures, et lors de la transition des pratiques agricoles.

➤ Le régime alimentaire

La connaissance approfondie des modes de nutrition de chaque espèce permet une meilleure estimation de la régulation des ravageurs de culture par les carabes.

Ainsi, pour les futures études, il serait intéressant d'approfondir notre compréhension de ces deux composantes. Pour cela, nous pouvons envisager d'étudier davantage les variations au sein des communautés issues d'un même milieu de cultures. Nous pouvons également compléter nos connaissances en faisant des recensements sur d'autres types de culture. En outre, l'étude ciblée des habitudes alimentaires des espèces de Carabidae serait un bon complément d'informations.

Dans le cadre de l'application de nos connaissances actuelles dans la transition des pratiques, nous avons déjà un aperçu global de l'organisation des communautés entre différents types de milieux. Certains types de culture, comme nous l'avons constaté avec le colza, forment des habitats caractéristiques regroupant des espèces aux modes de nutrition variés. Ces cultures sont donc à favoriser lors de l'aménagement des parcelles dans le cadre d'une transition vers des pratiques agroécologiques.

Bibliographie

- Agriculture Is Life. (2018). Retrieved August 12, 2018, from https://www.terra.uliege.be/cms/c_4082756/en/terra-agriculture-is-life
- 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.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., & Schermann, N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes: Impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *108*(3), 205–217.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 134–143.
- Beddington, J. (2010). Food security: contributions from science to a new and greener revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*, 61–71.
- Bellamy, A.S., & Ioris, A.A.R. (2017). Addressing the knowledge gaps in agroecology and identifying guiding principles for transforming conventional agri-food systems. *Sustainability (Switzerland)*, *9*(3), 1–18.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, *18*(4), 182–188.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1595), 1715–1727.
- Bohan, D.A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., Wiltshire, C.W., & Hughes, L. (2000). Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology*, *69*, 367–379.
- Bohan, D.A., Boursault, A., Brooks, D.R., & Petit, S. (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology*, *48*(4), 888–898.
- Boutin, C., Martin, P.A., & Baril, A. (2009). Arthropod diversity as affected by agricultural management (organic and conventional farming), plant species, and landscape context. *Écoscience*, *16*(4), 492–501.
- 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. *Ecology and Evolution*, *6*(12), 3953–3964.
- 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.
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., & Chaney, K. (2002). The influence of beetle banks on aphid population predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *93*, 337–350.

- Crist, T.O., & Veech, J.A. (2006). Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: Unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters*, 9, 923–932.
- Daigneux, B. (2017). *Influence des infrastructures agricoles sur les communautés de Carabidae*.
- 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.
- De Schutter, O., & Vanloqueren, G. (2011). The new green revolution : How twenty-first-century science can feed the world. *Solutions*, 2(4), 1–11.
- Deroulers, P. (2017). *Etude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices sous l'angle d'un système proie-prédateur*.
- Desender, K., Dekoninck, W., Maes, D., Crevecoeur, L., Dufrière, M., Jacobs, M., ... Thys, N. (2008). Een nieuwe verspreidingsatlas van de loopkevers en zandloopkevers (Carabidae) in België. *Instituut Voor Natuur- En Bosonderzoek*.
- Dufrière, M. (1992). *Biogéographie et Écologie des Communautés de Carabidae en Wallonie*.
- Dufrière, M., & Desender, K. (2007). *L'érosion de la biodiversité : les carabides*.
- Dufrière, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblage and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366.
- Edwards, C. A., Sunderland, K. D., & George, K. S. (1979). Studies on Polyphagous Predators of Cereal Aphids. *Journal of Applied Ecology*, 16(3), 811–823.
- Egan, J. F., Bohnenblust, E., Goslee, S., Mortensen, D., & Tooker, J. (2014). Herbicide drift can affect plant and arthropod communities. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 185, 77–87.
- El-Danasoury, H., Cerecedo, C., Córdoba, M., & Iglesias-Piñeiro, J. (2017). Predation by the carabid beetle *Harpalus rufipes* on the pest slug *Deroceras reticulatum* in the laboratory. *Annals of Applied Biology*, 170(2), 251–262.
- Evans, A. (2009). *The Feeding of the Nine Billion*. Chatham House Report. Retrieved from www.chathamhouse.org.uk
- FAO. (2016). *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture : changement climatique, agriculture et sécurité alimentaire*. Retrieved from <http://www.fao.org/publications/card/en/c/3fe586ed-52e8-47d4-a2e4-1b4282f9a5d2/>
- FAO. (2017). *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture : mettre les systèmes alimentaires au service d'une transformation rurale inclusive*. Retrieved from <http://www.fao.org/publications/card/en/c/0a82a93f-cae0-4318-ba73-216b8a89435c/>
- FAO, FIDA, OMS, PAM, & UNICEF. (2017). *L'état de la sécurité alimentaire et de la nutrition dans le monde*. Retrieved from <http://www.fao.org/publications/card/en/c/e5003d74-a2df-4142-925b-9f737cc732af/>

- Forsythe, T.G. (1983). Mouthparts and feeding of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 79(4), 319–376.
- Gabriel, D., Sait, S. M., Kunin, W.E., & Benton, T. G. (2013). Food production vs. biodiversity: Comparing organic and conventional agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 355–364.
- Gloyna, K., Thieme, T., Gorb, S., & Voigt, D. (2014). New Results on Sexual Differences in Tarsal Adhesive Setae of *Diabrotica Virgifera Virgifera* Leconte (Coleoptera , Chrysomelidae , Galerucinae). *European Journal of Environmental Sciences*, 4(2), 97–101.
- Gomiero, T. (2013). Alternative Land Management Strategies and Their Impact on Soil Conservation. *Agriculture*, 3, 464–483.
- Gotelli, N.J., & Colwell, R.K. (2001). Quantifying Biodiversity: Procedures and Pitfalls in the Measurement and Comparison of Species Richness. *Ecology Letters*, 4, 379–391.
- Habel, J.C., Teucher, M., Hornetz, B., Jaetzold, R., Kimatu, J.N., Kasili, S., ... Lens, L. (2015). Real-world complexity of food security and biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, 24(6), 1531–1539.
- Hatt, S., Artu, S., Brédart, D., Lassois, L., & Francis, F. (2016). Towards sustainable food systems: the concept of agroecology and how it questions current research practices. *Les Presses Agronomiques de Gembloux*, 20(S1), 215–224.
- Hatt, S., Boeraeve, F., Artru, S., Dufrière, 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.
- Honek, A., Matrinkova, Z., & Jarosik, V. (2003). Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology*, 100, 531–544.
- 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.
- Huffaker, C.B. (2012). *Theory and Practice of Biological Control*.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439.
- Jourdheuil, P., Grison, P., & Fraval, A. (1991). la lutte biologique : un aperçu historique. *Courrier de La Cellule Environnement de l'INRA*, 15, 37–60.
- Kosewska, A., Skalski, T., & Nietupski, M. (2014). Effect of conventional and non-inversion tillage systems on the abundance and some life history traits of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in winter triticale fields. *European Journal of Entomology*, 111(5), 669–676.
- Kotze, D.J., & O’Hara, R.B. (2003). Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135(1), 138–148.
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 187–228.

- Kulkarni, S.S., Dossdall, L.M., Spence, J.R., & Willenborg, C.J. (2016). Brassicaceous Weed Seed Predation by Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science*, 64(02), 294–302.
- Kulkarni, S.S., Dossdall, L.M., & Willenborg, C.J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, 63(02), 355–376.
- Lerchs Salazar, A. (2014). *Bilan de la biodiversité d'une exploitation agricole développant des techniques culturales simplifiées en agriculture biologique*. (M. Dufrêne & G. Colinet, Eds.).
- Lövei, G.L. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41, 231–256.
- Lundgren, J.G. (2005). Ground Beetle as weed control agents: effects of farm management on granivory. *American Entomologist*, 51(4), 224–226.
- Lundgren, J.G. (2009). *Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods* (Vol. 7).
- Magurran, A. (2003). *Measuring biological diversity*.
- Marrec, R. (2014). *Etude multi-échelle des déterminants des patrons de structuration et de dynamique spatiale de populations de coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes*.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *Journal of Agriculture Science*, 144, 31–43.
- Petit, S., Boursault, A., & Bohan, D.A. (2014). Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera : Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology*, 111(5), 615–620.
- Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, B., & Bohan, D.A. (2017). *Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates*. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V.
- Prasad, R.P., & Snyder, W.E. (2004). Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biological Control*, 31, 428–437.
- Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., & Aviron, S. (2015). Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landscape Ecology*, 30(1), 125–140.
- Purvis, G., & Fadl, A. (1996). Emergence of Carabidae (Coleoptera) from pupation: a technique for studying the “productivity” of carabid habitats. *Annales Zoologici Fennici*, 33, 215–223.
- Rey Benayas, J.M., & Bullock, J.M. (2012). Restoration of Biodiversity and Ecosystem Services on Agricultural Land. *Ecosystems*, 15(6), 883–899.
- Rodríguez-Ortega, T., Oteros-Rozas, E., Ripoll-Bosch, R., Tichit, M., Martín-López, B., & Bernués, A. (2014). Applying the ecosystem services framework to pasture-based livestock farming systems in Europe. *Animal*, 8(08), 1361–1372.
- Roger, J.-L., Jambon, O., & Bouger, G. (2013). Clé de détermination des Carabides. Paysages agricoles du Nord-Ouest de la France.
- Smith, P., Bustamante, M., Ahammad, H., Clark, H., Dong, H., Elsiddig, E.A., ... Tubiello, F. N. (2014). Agriculture, Forestry and Other Land Use. *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the*

Intergovernmental Panel on Climate Change, 811–922. Retrieved from https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg3/index_fr.shtml

- Stockdale, E.A., & Watson, C. A. (2009). Biological indicators of soil quality in organic farming systems. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 24(04), 308–318.
- Szyszkowski, J., Gryuntal, S., & Schwerk, A. (2004). Differences in locomotory activity between male and female *Carabus hortensis* (Coleoptera: Carabidae) in a pine forest and a beech forest in relation to feeding state. *Environmental Entomology*, 33(5), 1442–1446.
- Szyszkowski, J., Vermeulen, H.J.W., & Den Boer, P.J. (1996). Survival and reproduction in relation to habitat quality and food availability for *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Carabidae, Col.). *Arthropod Natural Enemies in Arable Land*, 71(2), 25–40.
- Takami, Y. (2003). Experimental analysis of the effect of genital morphology on insemination success in the ground beetle *Carabus insulicola* (Coleoptera Carabidae). *Ethology Ecology and Evolution*, 15(1), 51–61.
- 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(1), 325–336.
- The experimental farm. (2015). Retrieved August 12, 2018, from <http://www.gembloux.ulg.ac.be/agricultureislife/the-experimental-farm/>
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671–677.
- Van Meerbeek, K., Helsen, K., & Hermy, M. (2014). Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. *Biodiversity and Conservation*, 23(9), 2259–2272.
- Vankeerberghen, A., & Stassart, P.M. (2016). The transition to conservation agriculture: an insularization process towards sustainability. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 14(4), 392–407.
- Venn, S. (2007). Morphological responses to disturbance in wing-polymorphic carabid species (Coleoptera: Carabidae) of managed urban grasslands. *Baltic Journal of Coleopterology*, 7(1), 51–59.
- Voigt, D., Schuppert, J. M., Dattinger, S., & Gorb, S. N. (2008). Sexual dimorphism in the attachment ability of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) to rough substrates. *Journal of Insect Physiology*, 54(5), 765–776.
- 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.
- Wezel, A., & Soldat, V. (2009). A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 7(1), 3–18.
- Zimdahl, R. L. (2004). *Weed-Crop Competition*. *Crop Science* (Vol. 44).

Liste des clés d'identification

Coulon, J., Pupier, R., Quéinnec, E., Ollivier, E., & Richoux, P. (2011). *Faune de France 95 - Coléoptères carabiques (Volume 2)*.

Coulon, J., Pupier, R., Quéinnec, E., Ollivier, E., & Richoux, P. (2011). *Faune de France 94 - Coléoptères carabiques (Volume 1)*.

Lindroth, C. H. (1986). The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 15(2).

Lindroth, C. H. (1985). The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 15(1).

Roger, J.-L., Jambon, O., & Bouger, G. (2013). Clé de détermination des Carabides. Paysages agricoles du Nord-Ouest de la France.

Trautner, J., & Geigenmüller, K. (1987). *Tiger beetles, Ground beetles - Illustrated key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe*.

Annexe 1 : Extraits des fiches traçabilité des interventions réalisées sur les parcelles des stations d'échantillonnage au cours des années 2016-2017 et 2017-2018. Le type de culture occupant la parcelle est indiqué entre parenthèses.

BET1			
2016-2017 (froment)		2017-2018 (betterave)	
Date début	Opération	Date début	Opération
10/11/2016	Labour	24/08/2017	Semis CIPAN
10/11/2016	Semis céréales	25/08/2017	Semis CIPAN
12/11/2016	Labour	26/08/2017	Semis CIPAN
12/11/2016	Semis céréales	18/10/2017	Semis céréales
28/11/2016	Labour	13/01/2018	Labour
28/11/2016	Semis céréales	14/01/2018	Labour
27/03/2017	Désherbage	11/04/2018	Fumure
06/04/2017	Fumure	16/04/2018	Préparation du sol
29/04/2017	Régulateur de croissance	27/04/2018	Désherbage
08/05/2017	Fumure	06/05/2018	Désherbage
15/05/2017	Fongicide	18/05/2018	Désherbage
24/05/2017	Fumure	28/05/2018	Désherbage
01/06/2017	Désherbage		
01/06/2017	Fongicide		
07/08/2017	Désherbage		
22/08/2017	Déchaumage		

CHI1			
2016-2017 (froment)		2017-2018 (betterave)	
Date début	Opération	Date début	Opération
22/11/2016	Labour	26/08/2017	Semis CIPAN
22/11/2016	Semis céréales	26/08/2017	Semis CIPAN
23/11/2016	Labour	13/02/2018	Broyage
23/11/2016	Semis céréales	14/02/2018	Labour
08/12/2016	Labour	16/04/2018	Préparation du sol
08/12/2016	Semis céréales	17/04/2018	Désherbage
05/04/2017	Désherbage	17/04/2018	Préparation du sol
10/04/2017	Fumure	19/04/2018	Désherbage
30/04/2017	Régulateur de croissance	27/04/2018	Désherbage
03/05/2017	Fumure	08/05/2018	Désherbage
17/05/2017	Fongicide	19/05/2018	Désherbage

22/05/2017	Fongicide	29/05/2018	Désherbage
25/05/2017	Fumure	06/06/2018	Désherbage
01/06/2017	Fongicide		
31/07/2017	Récolte MB		
01/08/2017	Récolte MB		
14/08/2017	Désherbage		
18/08/2017	Broyage		
24/08/2017	Déchaumage		

COL1

2016-2017 (froment)		2017-2018 (colza)	
Date début	Opération	Date début	Opération
25/10/2016	Labour	05/09/2017	Semis colza
26/10/2016	Semis céréales	05/09/2017	Labour
04/04/2017	Désherbage	06/09/2017	Désherbage
05/04/2017	Désherbage	15/09/2017	Lutte ravageurs
07/04/2017	Fumure	22/09/2017	Préparation du sol
10/04/2017	Fumure	22/09/2017	Semis colza
30/04/2017	Régulateur de croissance	22/09/2017	Désherbage
22/05/2017	Fongicide	22/09/2017	Lutte ravageurs
25/05/2017	Fumure	02/10/2017	Lutte ravageurs
31/07/2017	Récolte MB	23/03/2018	Fumure
14/08/2017	Désherbage	06/04/2018	Fumure
18/08/2017	Broyage	12/04/2018	Lutte ravageurs
23/08/2017	Déchaumage	03/05/2018	Fongicide
23/08/2017	Épandage fumier		

COL2

2016-2017 (froment)		2017-2018 (colza)	
Date début	Opération	Date début	Opération
25/10/2016	Labour	05/09/2017	Semis colza
26/10/2016	Semis céréales	05/09/2017	Labour
04/04/2017	Désherbage	06/09/2017	Désherbage
05/04/2017	Désherbage	15/09/2017	Lutte ravageurs
07/04/2017	Fumure	22/09/2017	Préparation du sol
10/04/2017	Fumure	22/09/2017	Semis colza

30/04/2017	Régulateur de croissance	22/09/2017	Désherbage
22/05/2017	Fongicide	22/09/2017	Lutte ravageurs
25/05/2017	Fumure	02/10/2017	Lutte ravageurs
31/07/2017	Récolte MB	23/03/2018	Fumure
14/08/2017	Désherbage	06/04/2018	Fumure
18/08/2017	Broyage	12/04/2018	Lutte ravageurs
23/08/2017	Déchaumage	03/05/2018	Fongicide
23/08/2017	Épandage fumier		

COL3

2016-2017 (froment)		2017-2018 (colza)	
Date début	Opération	Date début	Opération
02/11/2016	Labour	06/09/2017	Labour
02/11/2016	Semis céréales	07/09/2017	Semis colza
03/11/2016	Labour		
03/11/2016	Semis céréales		
27/03/2017	Désherbage		
07/04/2017	Fumure		
29/04/2017	Régulateur de croissance		
08/05/2017	Fumure		
23/05/2017	Fongicide		
24/05/2017	Fumure		
01/06/2017	Désherbage		
29/07/2017	Récolte MB		
07/08/2017	Désherbage		
23/08/2017	Déchaumage		

ESC1

2016-2017 (froment)		2017-2018 (escourgeon)	
Date début	Opération	Date début	Opération
26/10/2016	Semis céréales	25/09/2017	Labour
14/11/2016	Désherbage	26/05/2017	Semis céréales
15/03/2017	Fumure	18/10/2017	Désherbage
04/04/2017	Désherbage	26/03/2018	Fumure
07/04/2017	Fumure	10/04/2018	Fumure
30/04/2017	Régulateur de croissance	25/04/2018	Fumure

22/05/2017	Fongicide	02/05/2018	Fongicide
24/05/2017	Fumure		
12/06/2017	Désherbage		
31/07/2017	Récolte MB		
14/08/2017	Désherbage		
23/08/2017	Broyage		
23/08/2017	Déchaumage		
23/08/2017	Épandage fumier		

ESC2			
2016-2017 (froment)		2017-2018 (escourgeon)	
Date début	Opération	Date début	Opération
03/11/2016	Labour	26/09/2017	Labour
03/11/2016	Semis céréales	26/09/2017	Semis céréales
04/11/2016	Labour	27/09/2017	Labour
04/11/2016	Semis céréales	27/09/2017	Semis céréales
06/11/2016	Labour	18/10/2017	Désherbage
06/11/2016	Semis céréales	26/03/2018	Fumure
25/11/2016	Labour	10/04/2018	Fumure
25/11/2016	Semis céréales	27/04/2018	Fumure
01/12/2016	Labour	03/05/2018	Fongicide
01/12/2016	Semis céréales		
02/12/2016	Labour		
02/12/2016	Semis céréales		
27/03/2017	Désherbage		
06/04/2017	Fumure		
07/04/2017	Fumure		
29/04/2017	Régulateur de croissance		
09/05/2017	Fumure		
19/05/2017	Désherbage		
20/05/2017	Fongicide		
23/05/2017	Fongicide		
24/05/2017	Fumure		
24/05/2017	Fumure		
01/06/2017	Fongicide		
30/07/2017	Récolte MB		
07/08/2017	Désherbage		

11/08/2017	Déchaumage		
16/08/2017	Déchaumage		
17/08/2017	Déchaumage		

FRO1			
2016-2017 (betterave)		2017-2018 (froment)	
Date début	Opération	Date début	Opération
15/02/2017	Labour	04/12/2017	Labour
16/02/2017	Labour	05/12/2017	Semis céréales
27/03/2017	Fumure	05/12/2017	Labour
29/03/2017	Préparation du sol	06/12/2017	Labour
13/04/2017	Désherbage	06/12/2017	Semis céréales
21/04/2017	Désherbage	12/01/2018	Labour
03/05/2017	Désherbage	12/01/2018	Semis céréales
10/05/2017	Désherbage	08/04/2018	Désherbage
25/05/2017	Désherbage	09/04/2018	Fumure
09/08/2017	Fongicide	18/04/2018	Régulateur de croissance
27/11/2017	Arrachage betterave	18/04/2018	Fumure
		16/05/2018	Fongicide
		24/05/2018	Fumure
		04/06/2018	Fongicide

FRO2			
2016-2017 (betterave)		2017-2018 (froment)	
Date début	Opération	Date début	Opération
05/12/2016	Épandage fumier	14/11/2017	Labour
10/12/2016	Labour	14/11/2017	Semis céréales
12/12/2016	Labour	16/11/2017	Labour
27/03/2017	Fumure	16/11/2017	Semis céréales
29/03/2017	Préparation du sol	11/01/2018	Labour
21/04/2017	Désherbage	11/01/2018	Semis céréales
03/05/2017	Désherbage	08/04/2018	Désherbage
10/05/2017	Désherbage	09/04/2018	Fumure
25/05/2017	Désherbage	18/04/2018	Régulateur de croissance
31/05/2017	Désherbage	18/04/2018	Fumure
31/05/2017	Désherbage	03/05/2018	Régulateur de croissance

09/08/2017	Fongicide	24/05/2018	Fumure
04/10/2017	Arrachage betterave	04/06/2018	Fongicide
14/11/2017	Arrachage betterave		

FRO3			
2016-2017 (pomme de terre)		2017-2018 (froment)	
Date début	Opération	Date début	Opération
24/11/2016	Épandage écumes	19/10/2017	Labour
07/12/2016	Labour	19/10/2017	Semis céréales
08/12/2016	Labour	20/10/2017	Labour
08/12/2016	Labour	20/10/2017	Semis céréales
		23/10/2017	Labour
La parcelle a été traitée par des intrants, mais le nombre d'applications et les dates ne sont pas renseignées.		23/10/2017	Semis céréales
		06/04/2018	Fumure
		07/04/2018	Désherbage
		18/04/2018	Fumure
		18/04/2018	Régulateur de croissance
		24/05/2018	Fumure
		25/05/2018	Lutte ravageurs
		30/05/2018	Fongicide

PDT1			
2016-2017 (pois)		2017-2018 (pomme de terre)	
Date début	Opération	Date début	Opération
15/11/2016	Labour	24/08/2017	Semis CIPAN
15/11/2016	Semis céréales	25/08/2017	Semis CIPAN
22/11/2016	Labour	12/01/2018	Labour
22/11/2016	Semis céréales	13/01/2018	Labour
28/11/2016	Désherbage		
06/04/2017	Fumure	La parcelle a été traitée par des intrants, mais le nombre d'applications et les dates ne sont pas renseignées.	
24/05/2017	Fumure		
30/05/2017	Fongicide		
01/06/2017	Désherbage		
07/08/2017	Désherbage		
21/08/2017	Broyage		
22/08/2017	Déchaumage		

POI1			
2016-2017 (betterave)		2017-2018 (pois)	
Date début	Opération	Date début	Opération
05/12/2016	Épandage fumier	15/11/2017	Labour
10/12/2016	Labour	17/11/2017	Labour
12/12/2016	Labour	17/11/2017	Semis céréales
27/03/2017	Fumure	17/11/2017	Désherbage
29/03/2017	Préparation du sol	19/04/2018	Fumure
21/04/2017	Désherbage	28/05/2018	Fumure
03/05/2017	Désherbage	29/05/2018	Fongicide
10/05/2017	Désherbage	06/06/2018	Fongicide
25/05/2017	Désherbage		
31/05/2017	Désherbage		
31/05/2017	Désherbage		
09/08/2017	Fongicide		
04/10/2017	Arrachage betteraves		
14/11/2017	Arrachage betteraves		

POI2			
2016-2017 (froment)		2017-2018 (pois)	
Date début	Opération	Date début	Opération
02/11/2016	Labour	Détail des interventions non-renseigné. Aucune application d'intrant.	
02/11/2016	Semis céréales		
03/11/2016	Labour		
03/11/2016	Semis céréales		
27/03/2017	Désherbage		
07/04/2017	Fumure		
29/04/2017	Régulateur de croissance		
08/05/2017	Fumure		
23/05/2017	Fongicide		
24/05/2017	Fumure		
01/06/2017	Désherbage		
29/07/2017	Récolte MB		
07/08/2017	Désherbage		
23/08/2017	Déchaumage		

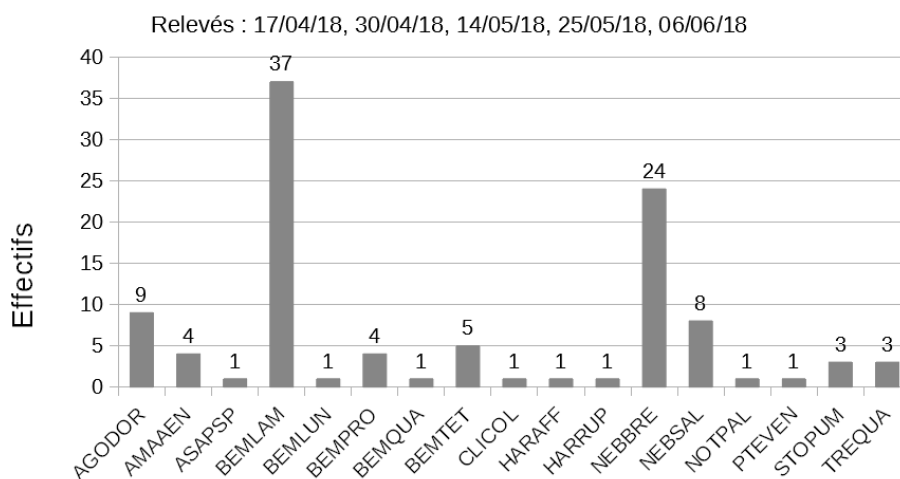
PRA1			
2016-2017		2017-2018	
Date début	Opération	Date début	Opération
20/09/2016	Labour	19/04/2018	Fumure
20/09/2016	Autre type de travail		
11/04/2017	Fumure		

Annexe 2 : Liste des espèces recensées. Pour chaque espèce, sont indiqués : une abréviation, le nombre total d'individus capturés (relevés et méthodes de piégeage confondus), le mode de nutrition et le système alaire (Sources : Cole *et al.*, 2002; Forsythe, 1983; Mocanu, 2017; Roger, Jambon, & Bouger, 2013).

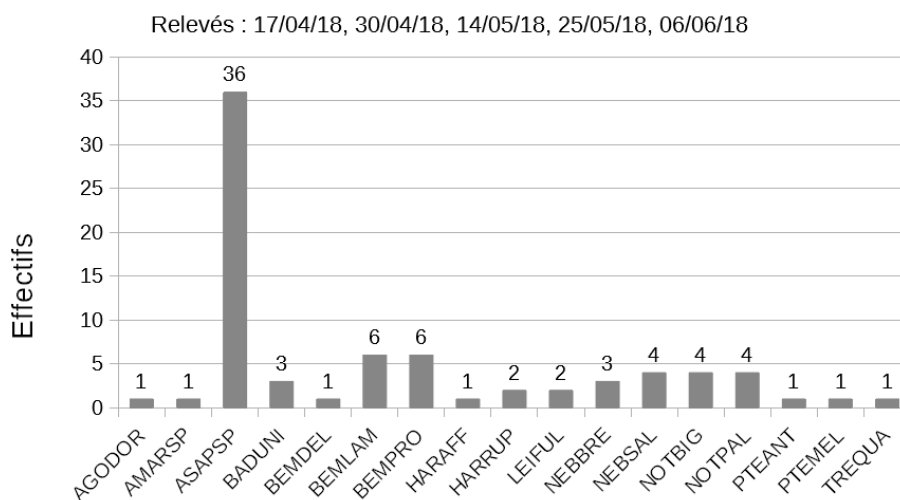
Espèce	Abréviation	Nombre total d'individus capturés	Régime alimentaire	Système alaire
<i>Abax ater</i>	ABAATE	3	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Acupalpus meridianus</i>	ACUMER	5	Prédateurs spécialistes	Dimorphes
<i>Agonum dorsale</i>	AGODOR	214	Régime mixte	Macroptères
<i>Agonum muelleri</i>	AGOMUE	35	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Amara sp.</i> (<i>A.similata</i> , <i>A.ovata</i> , <i>A.eurynota</i>)	AMARSP	349	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Amara aenea</i>	AMAAEN	58	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Amara communis</i>	AMACOM	32	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Amara familiaris</i>	AMAFAM	3	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Amara lunicollis</i>	AMALUN	14	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Amara plebeja</i>	AMAPLE	25	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Anisodactylus binotatus</i>	ANIBIN	9	Régime mixte	Macroptères
<i>Asaphidion sp.</i> (<i>A.stierlini</i> , <i>A.curtum</i> , <i>A.flavipes</i>)	ASAPSP	186	Spécialistes collemboles	Macroptères
<i>Badister bullatus</i>	BADBUL	1	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Badister unipustulatus</i>	BADUNI	4	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Bembidion biguttatum</i>	BEMBIG	1	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Bembidion deletum</i>	BEMDEL	7	Sans information	Macroptères
<i>Bembidion lampros</i>	BEMPLAM	610	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Bembidion lunulatum</i>	BEMPLUN	1	Sans information	Macroptères
<i>Bembidion obtusum</i>	BEMOBT	43	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Bembidion properans</i>	BEMPRO	333	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	BEMQUA	225	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Bembidion tetracolum</i>	BEMTET	486	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Clivina collaris</i>	CLICOL	35	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Clivina fossor</i>	CLIFOS	30	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Demetrias atricapillus</i>	DEMATR	5	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Diachromus germanus</i>	DIAGER	4	Régime mixte	Macroptères
<i>Dyschirius globus</i>	DYSGLO	3	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Elaphrus cupreus</i>	ELACUP	1	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Harpalus affinis</i>	HARAFF	105	Régime mixte	Macroptères
<i>Harpalus latus</i>	HARLAT	1	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Harpalus rufibarbis</i>	HARRUB	3	Régime mixte	Macroptères
<i>Harpalus rufipes</i>	HARRUP	73	Régime mixte	Macroptères
<i>Harpalus tardus</i>	HARTAR	92	Régime mixte	Macroptères
<i>Leistus fulvibarbis</i>	LEIFUL	2	Spécialistes collemboles	Dimorphes
<i>Loricera pilicornis</i>	LORPIL	45	Spécialistes collemboles	Macroptères
<i>Metabletus foveatus</i>	METFOV	10	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Metabletus truncatellus</i>	METTRU	3	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Microlestes minutulus</i>	MICMIN	2	Sans information	Macroptères
<i>Nebria brevicollis</i>	NEBBRE	45	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Nebria salina</i>	NEBSAL	293	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Notiophilus biguttatus</i>	NOTBIG	6	Spécialistes collemboles	Dimorphes
<i>Notiophilus palustris</i>	NOTPAL	6	Spécialistes collemboles	Dimorphes
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	NOTQUA	53	Spécialistes collemboles	Dimorphes
<i>Parophonus maculicornis</i>	PARMAC	1	Sans information	Macroptères
<i>Pterostichus anthracinus</i>	PTEANT	1	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Pterostichus cupreus</i>	PTECUP	656	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Pterostichus melanarius</i>	PTEMEL	984	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Pterostichus strenuus</i>	PTESTR	2	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Pterostichus vernalis</i>	PTEVEN	28	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Pterostichus versicolor</i>	PTEVES	2	Prédateurs généralistes	Macroptères
<i>Stenolophus teutonius</i>	STETEU	2	Majoritairement plantes	Macroptères
<i>Stomis pumicatus</i>	STOPUM	4	Prédateurs généralistes	Dimorphes
<i>Trechus quadristriatus</i>	TREQUA	267	Spécialistes collemboles	Macroptères

Annexe 3 : Histogrammes représentant le nombre d'individus recensés par espèce pour chacune des 18 stations de pièges à fosse et des 10 pièges à émergence, sur toute la période d'échantillonnage. Les dates de relevé sont indiquées pour chaque station.

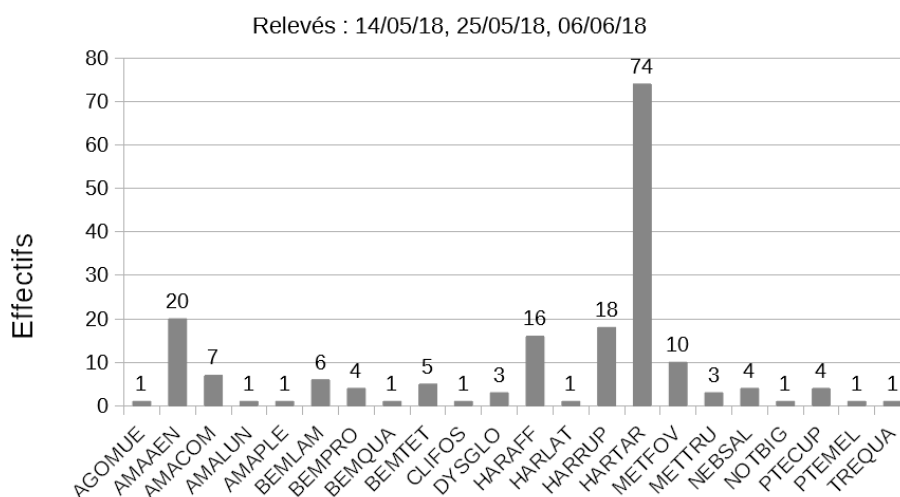
ARB1



ARB2

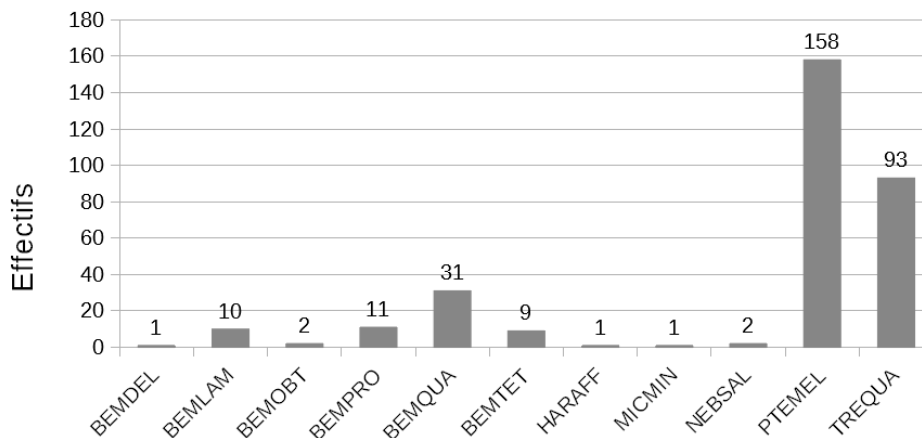


BAN1



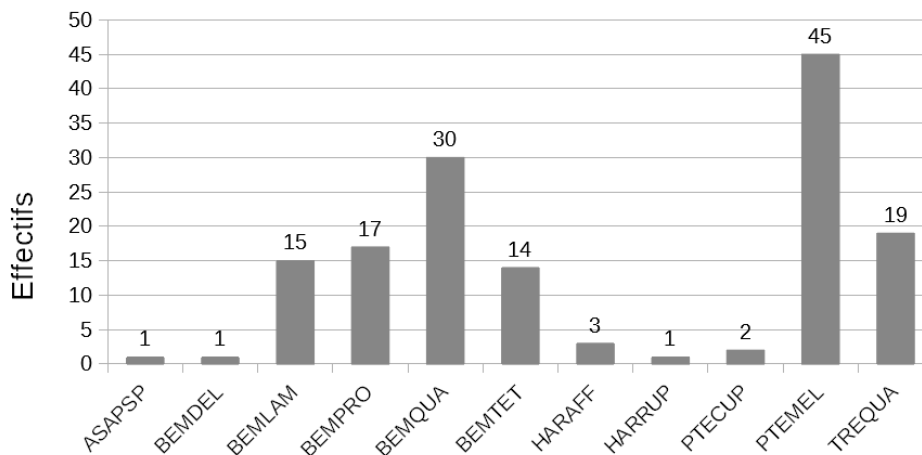
BET1

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



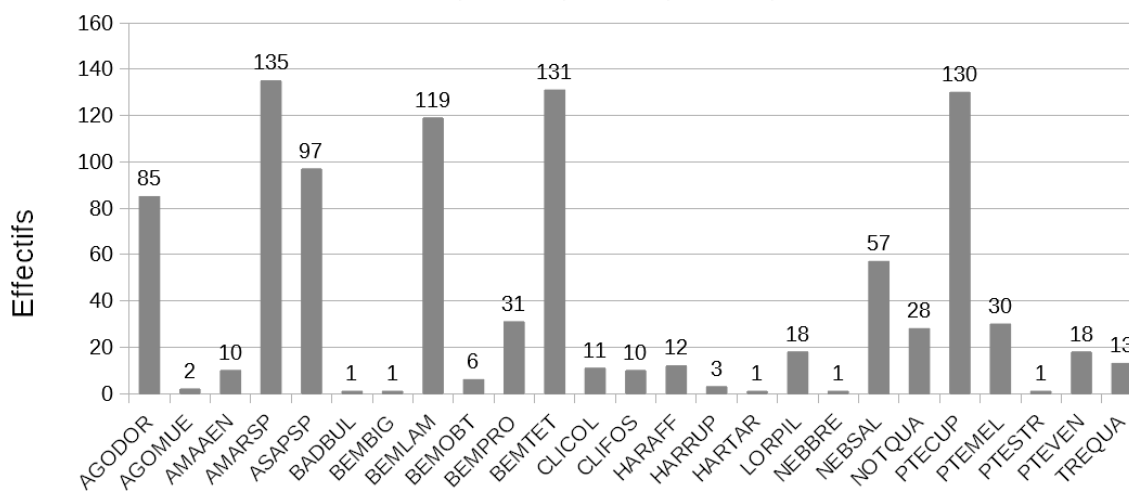
CHI1

Relevés : 25/05/18, 06/06/18



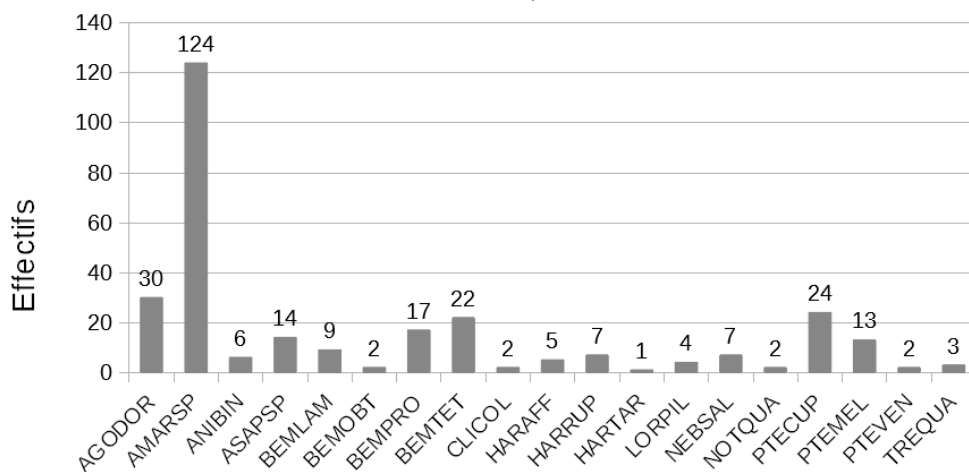
COL1

Relevés : 17/04/18, 30/04/18, 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



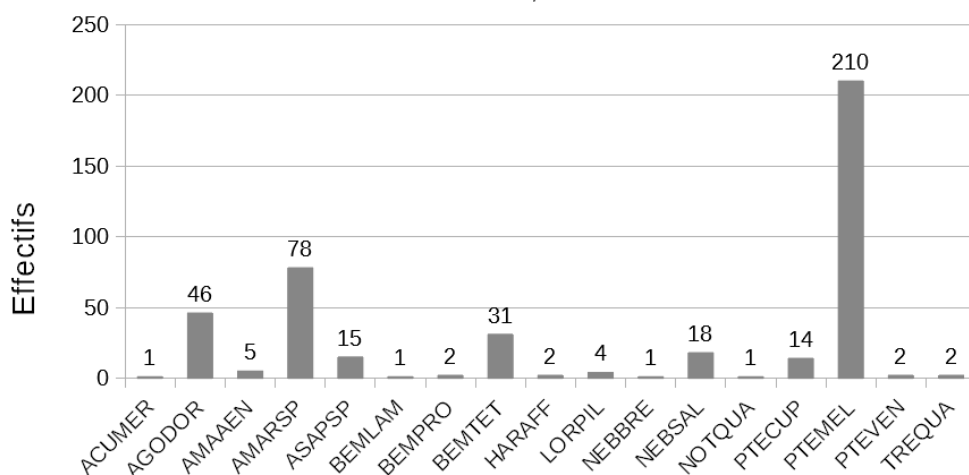
COL2

Relevés : 25/05/18, 06/06/18



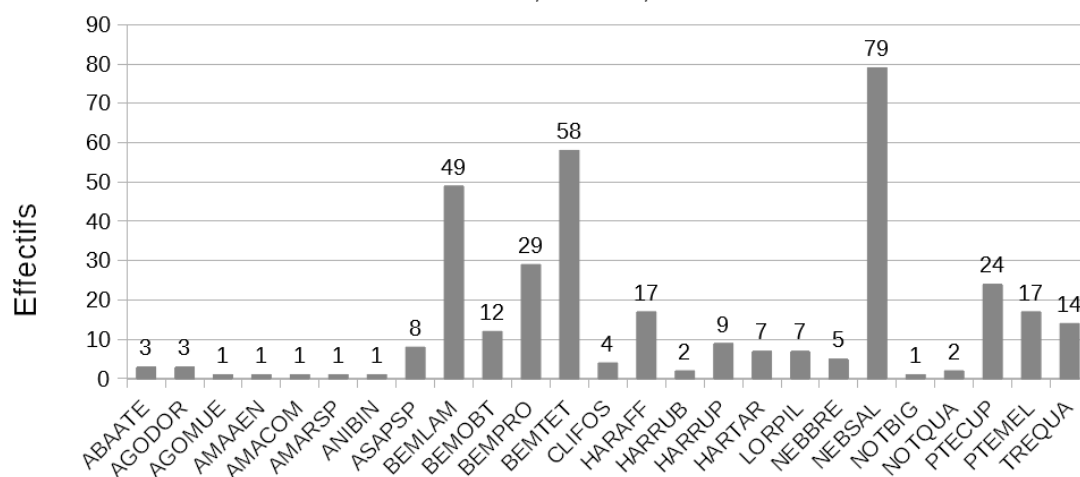
COL3

Relevés : 25/05/18, 06/06/18



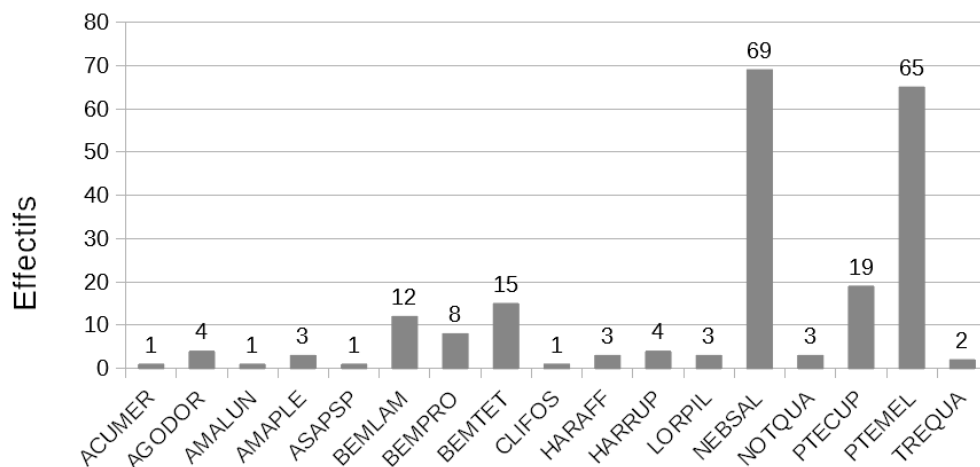
ESC1

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



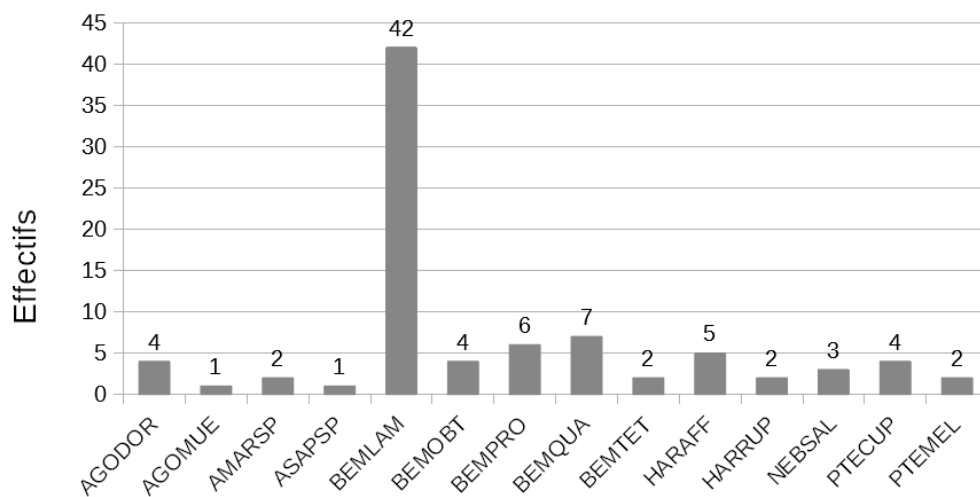
ESC2

Relevés : 25/05/18, 06/06/18



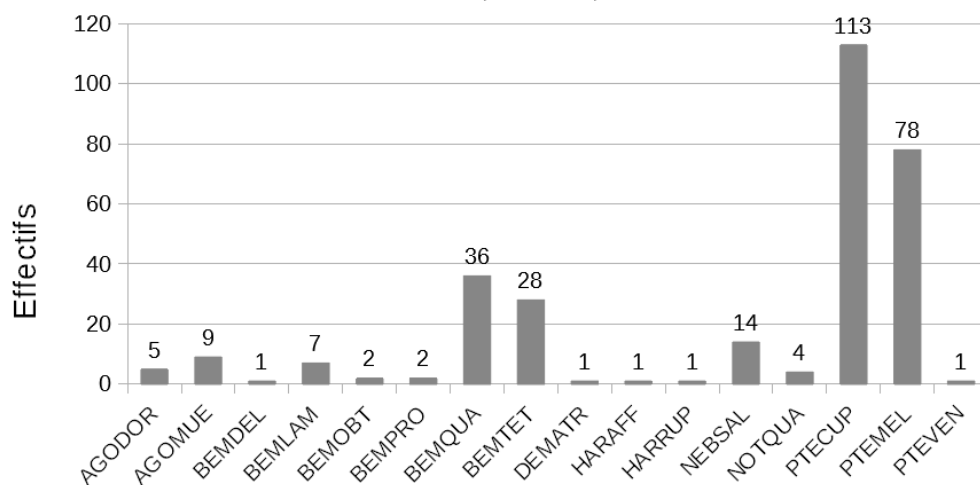
FRO1

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



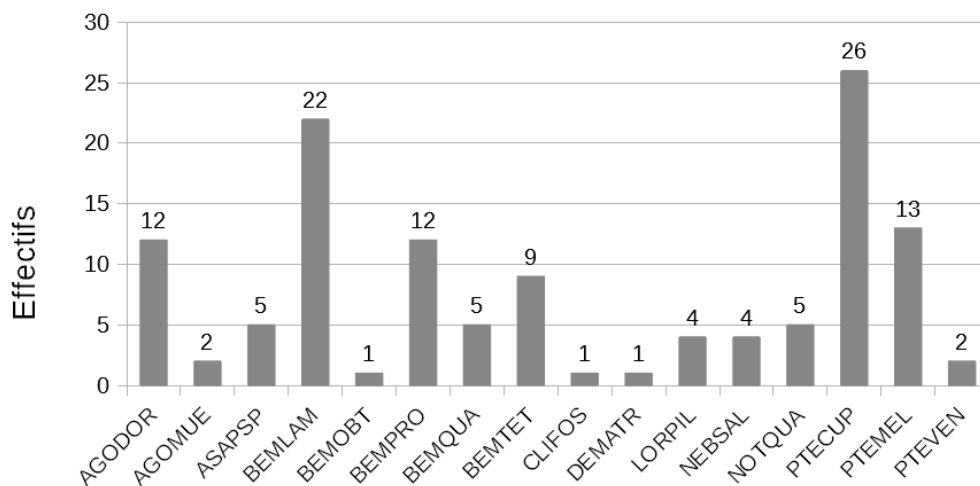
FRO2

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



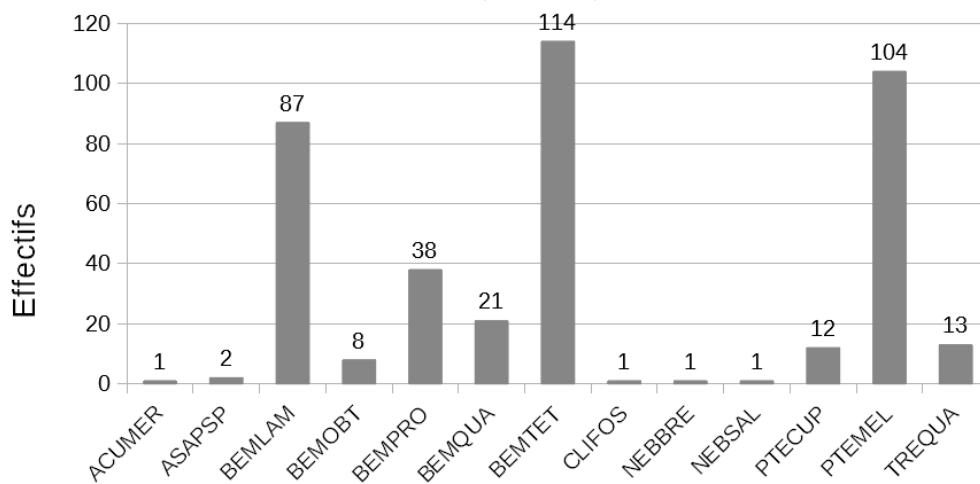
FRO3

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



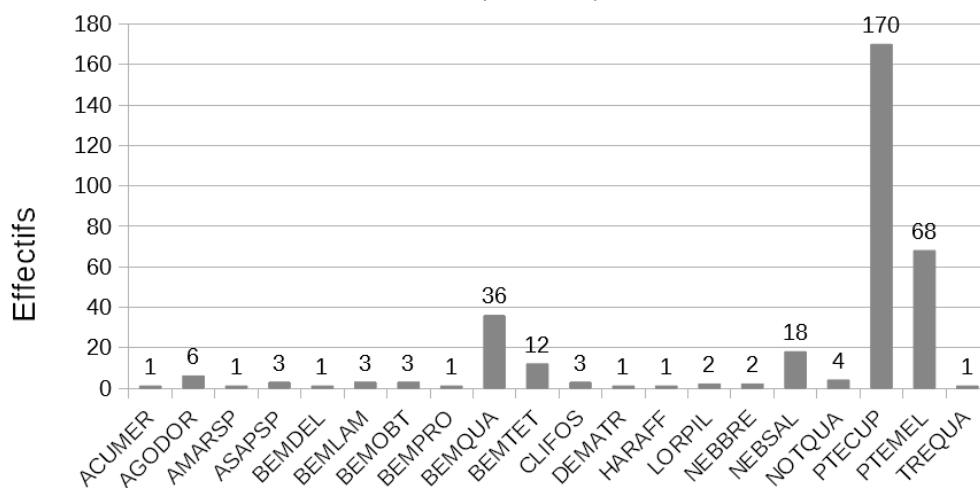
PDT1

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



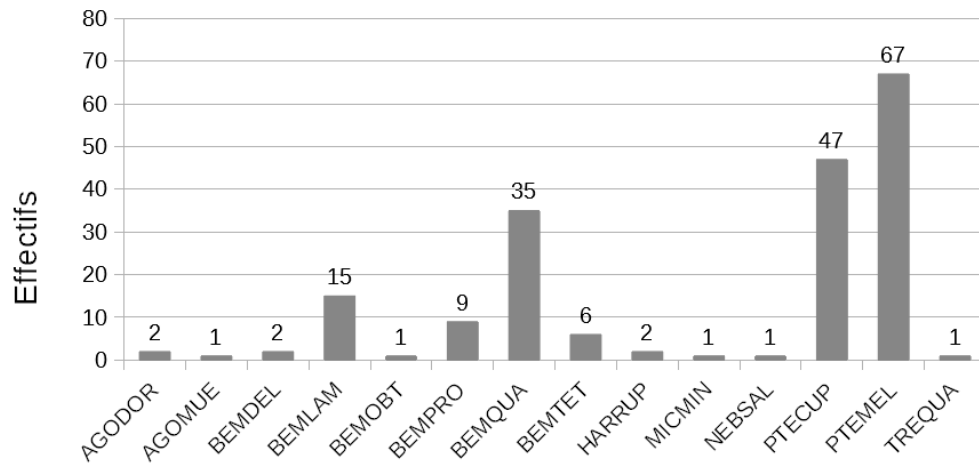
POI1

Relevés : 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



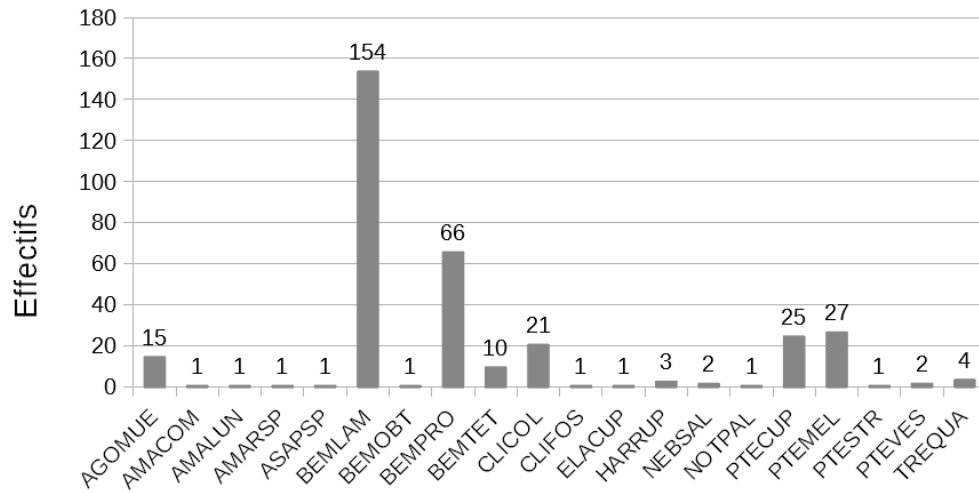
POI2

Relevés : 25/05/18, 06/06/18



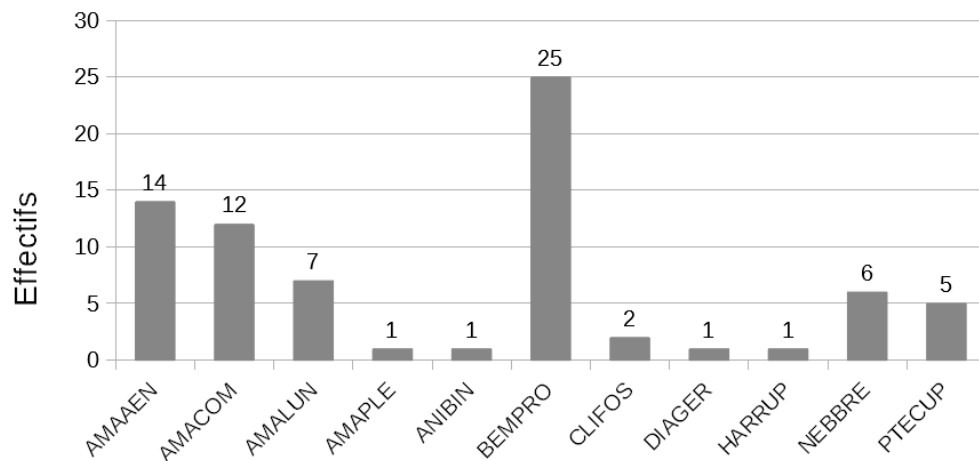
PRA1

Relevés : 17/04/18, 30/04/18, 14/05/18, 25/05/18, 06/06/18



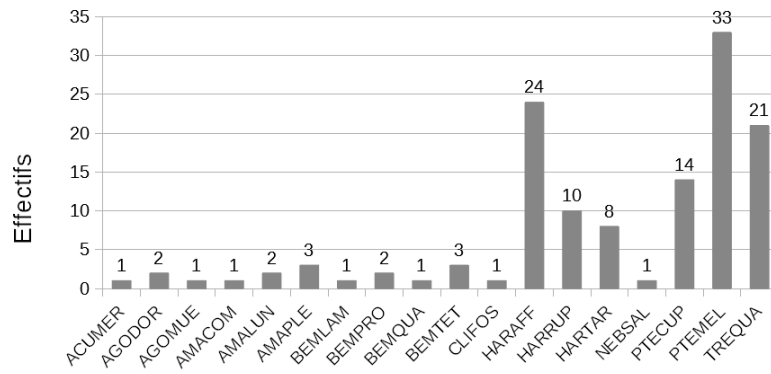
PRA2

Relevés : 25/05/18, 06/06/18



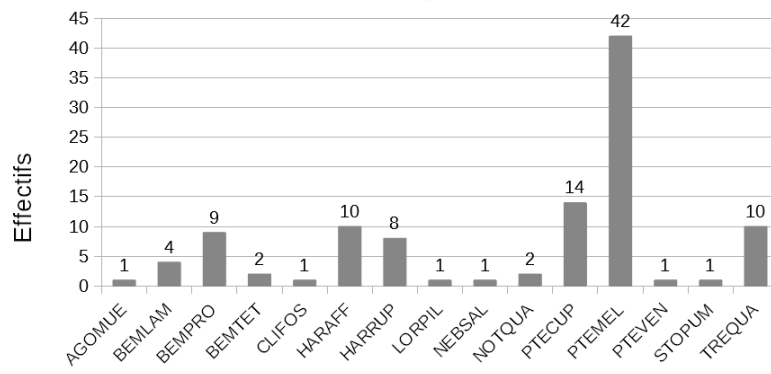
BAN2_E1

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



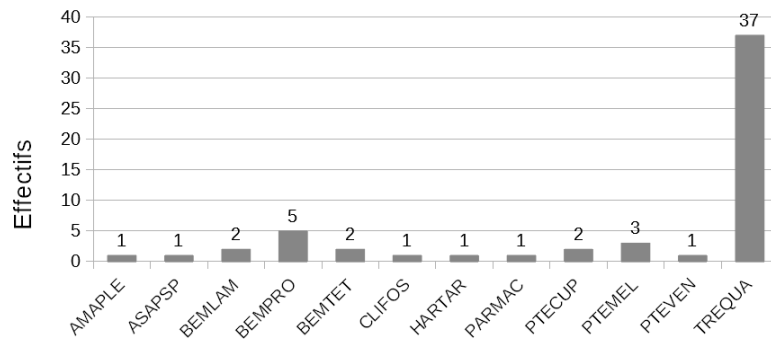
BAN2_E2

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



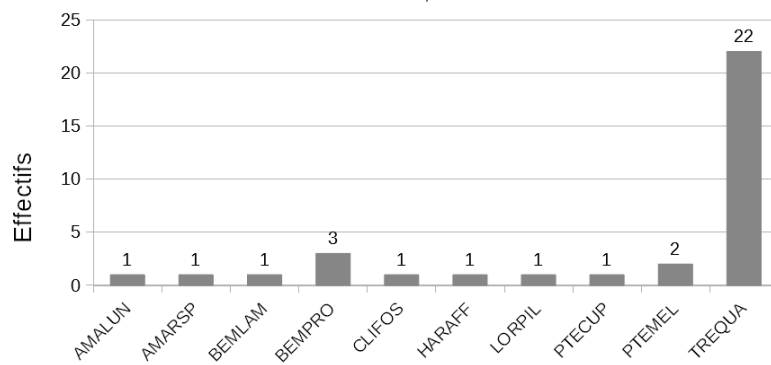
ESC1_E1

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



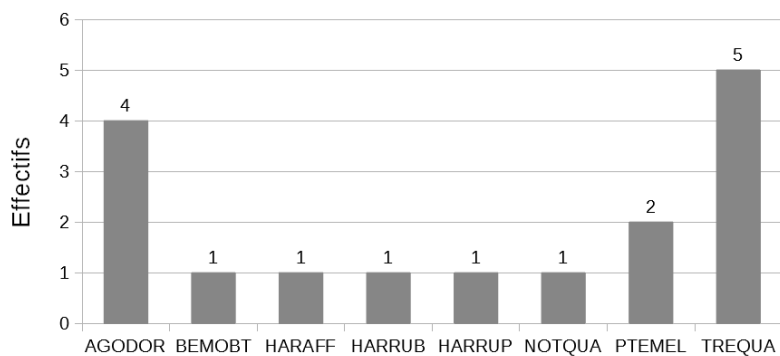
ESC1_E2

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



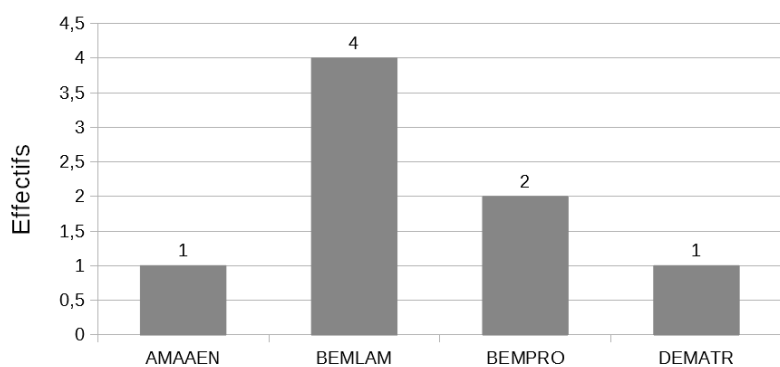
FRO1_E1

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



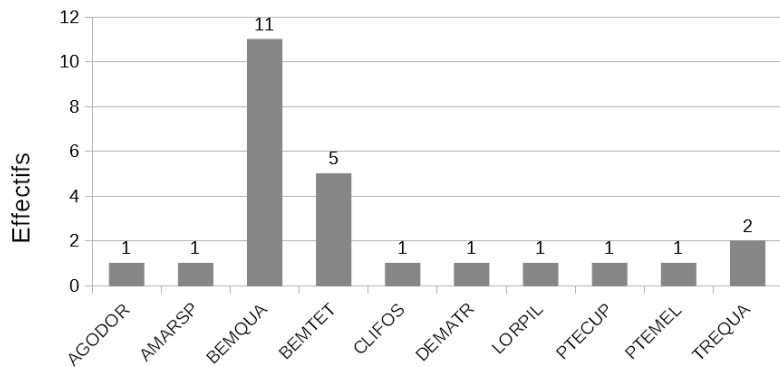
FRO1_E2

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



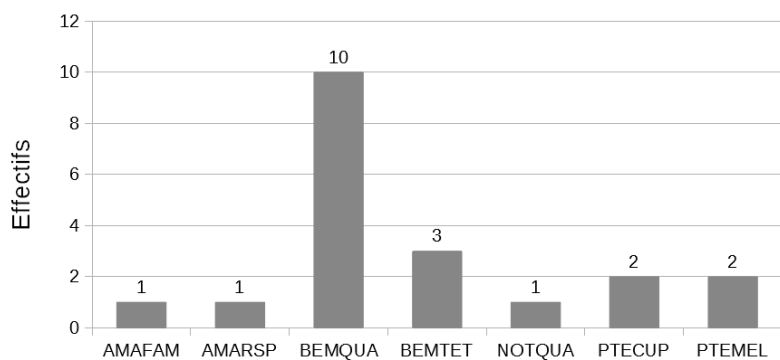
POI1_E1

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



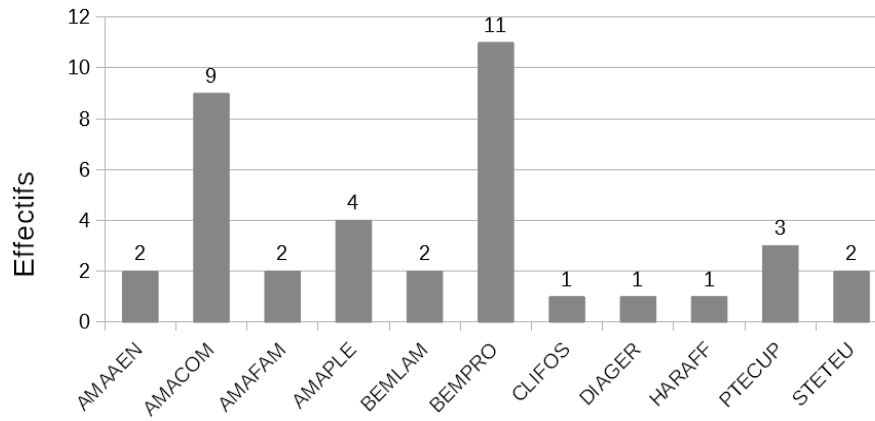
POI1_E2

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



PRA2_E1

Relevés : 06/06/18, 20/06/18



PRA2_E2

Relevés : 06/06/18, 20/06/18

