



LES CARABES, AUXILIAIRES DES CULTURES FRUITIÈRES FRANÇAISES

BILAN DE 15 ANS D'ÉTUDES EN VERGER

RÉSUMÉ

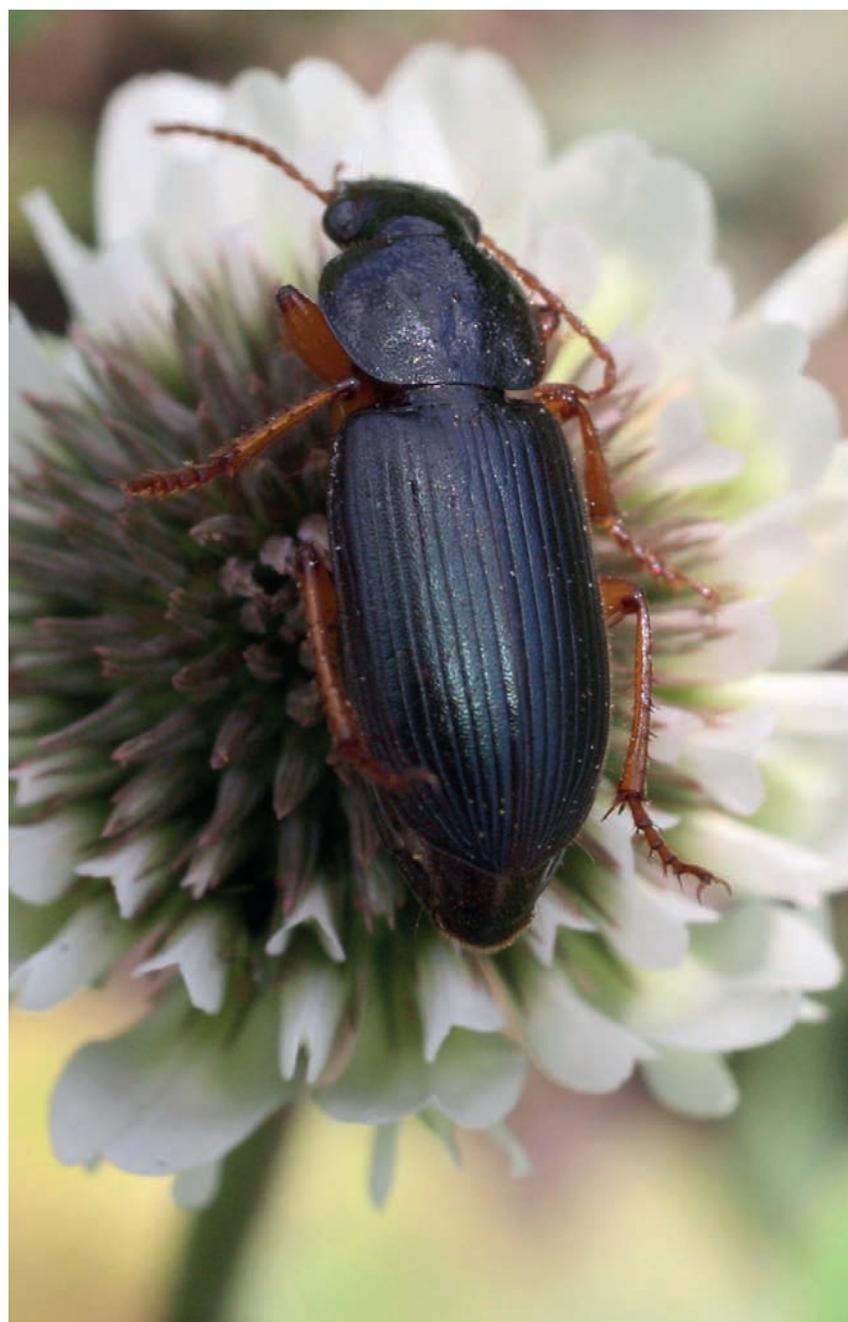
Les carabes jouent un rôle dans la régulation des ravageurs des cultures fruitières et sont de bons indicateurs de la perturbation des agroécosystèmes. Le Ctifl et ses partenaires étudient depuis 15 ans le rôle fonctionnel de ces auxiliaires dans les vergers français. Après avoir passé en revue les connaissances acquises sur leur potentiel de régulation des ravageurs et sur l'assemblage des espèces dans les différentes zones de production fruitière, l'article s'attache à une étude de la structure des communautés, basée sur les traits fonctionnels des carabes. Les cultures fruitières tendent à abriter plus d'espèces des habitats stables, particulièrement lorsqu'elles sont conduites en agriculture biologique et en agroforesterie en association avec des cultures annuelles, contrairement aux cultures assolées et irriguées.

GROUND BEETLES, BENEFICIALS IN FRENCH TREE FRUIT ORCHARDS : OVERVIEW OF 15 YEARS OF ORCHARD STUDIES

Ground beetles play an important role in regulating pests in fruit crops and are good indicators of agroecosystem disruption. For 15 years the Ctifl and its collaborators have been studying the functional role of these beneficials in French orchards. After reviewing the knowledge gained on their potential to regulate pests and on species composition in the different fruit producing areas, the article focuses on a study of ground beetle communities, based on their functional characteristics. Tree fruit crops tend to shelter more species that prefer stable habitats, especially when the orchards are organic and in agroforestry systems in association with annual crops, as opposed to irrigated crop rotations.

Pour toute demande de références bibliographiques, merci de prendre contact avec l'auteur Alain Garcin : garcin@ctifl.fr.

Les carabes sont les arthropodes du sol les plus abondants dans les vergers avec les staphylinins et les araignées. Ils sont très sensibles aux perturbations du milieu, à la gestion du sol et aux produits phytosanitaires, ce qui en fait de bons indicateurs biologiques. La majorité des espèces sont prédatrices, à l'état larvaire comme adulte. Ils peuvent donc constituer des auxiliaires des cultures efficaces.



> OPHONUS DIFFINIS



QUELQUES ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE

Les Carabidae ou Carabiques sont une famille d'insectes de l'ordre des Coléoptères. Plus de 1000 espèces ont été inventoriées en France. Le cycle de vie des Carabiques est complexe avec une ou deux périodes de quiescence. Le cycle complet peut s'étendre sur une ou plusieurs années. Il existe cependant deux principaux types de cycle de vie chez les carabes, un cycle avec reproduction de printemps, après une hibernation au stade adulte et un cycle de reproduction d'automne. Les carabes hivernent alors à l'état de larves et les adultes apparaissent au printemps suivant. Des cycles plus complexes existent, certaines espèces peuvent se reproduire deux fois dans l'année, d'autres se développent sur plusieurs années. La larve passe par trois à quatre stades de développement avant sa nymphose dans le sol. La période de reproduction correspond le plus souvent à la plus grande activité-densité des carabes. Tous les Carabidae étaient probablement ailés à l'origine, mais de nombreuses espèces ont perdu la capacité de voler, soit parce qu'elles ne possèdent plus d'ailes, soit parce que celles-ci sont réduites ou non fonctionnelles avec des muscles alaires peu développés. Au sein d'une même espèce, on peut trouver des individus sans ailes « aptères », avec des ailes réduites « brachyptères » ou ailés « macroptères ». On parle alors d'espèces « dimorphiques » ou « polymorphiques ». Des ailes fonctionnelles permettent aux espèces qui en sont pourvues d'échapper rapidement aux perturbations du milieu et de coloniser de nouveaux sites plus favorables. Les espèces aptères et brachyptères dominent dans les milieux forestiers, alors que les espèces ailées sont plus nombreuses dans les milieux ouverts et perturbés. Les espèces dimorphiques

occupent généralement une plus large palette d'habitats. Chez ces espèces, certains facteurs exogènes, comme des températures plus hautes et la disponibilité en nourriture, influencent l'expression d'une plus grande proportion d'individus macroptères et le développement des muscles de vol. La plupart des carabes courent sur le sol à la recherche de leur nourriture, mais les mœurs nocturnes de beaucoup d'espèces les rendent peu visibles. Seules quelques-unes montent sur les végétaux.

ÉCOLOGIE DANS LES AGROÉCOSYSTÈMES

Les Carabidae peuvent coloniser un grand nombre d'habitats terrestres, depuis le bord des eaux jusqu'aux milieux souterrains, du niveau de la mer jusqu'aux prairies alpines. Deux facteurs importants déterminent leur répartition: la température, qui conditionne leur distribution en latitude et en altitude, et l'hygrométrie. L'humidité du sol est le facteur clé de la distribution des Carabidae et non la composition de la végétation. D'autres facteurs comme la texture du sol expliquent la distribution de nombreuses espèces, notamment dans les cultures. Beaucoup d'espèces ont besoin d'eau ou d'une hygrométrie de l'air importante. D'autres vivent dans les milieux secs, ouverts et bien drainés. La disponibilité en nourriture est également un facteur important de la présence des espèces dans un milieu. Dans les zones cultivées, ce sont les espèces prairiales et des milieux semi-ouverts qui dominent. Les espèces d'habitats instables tels que les cultures annuelles sont généralement de petite taille, capables de voler pour coloniser de nouveaux milieux, se reproduisent au printemps et ont un régime alimentaire plutôt omnivore. Les espèces forestières au contraire sont plus

grandes, ont une capacité de vol plus faible, se reproduisent généralement en automne et ont un régime alimentaire plus spécialisé.

Les haies et les infrastructures agro-écologiques présentes dans les zones cultivées peuvent favoriser la présence et la dispersion des espèces plutôt forestières aux abords et dans les cultures. Les haies jouent à la fois le rôle de corridor et d'habitat pour les espèces forestières et de refuge temporaire ou d'hivernage pour les autres espèces.

Dans le cas des cultures fruitières, les espèces présentes sont caractéristiques des milieux ouverts, mais quelques espèces forestières ou de lisières colonisent également les vergers, contrairement aux cultures assolées qui n'hébergent que des espèces des milieux ouverts. Les zones périphériques des vergers, haies et bandes enherbées, servent de refuge aux espèces ayant besoin de températures extrêmes moins marquées, tandis que les espèces thermophiles se maintiennent au sein de la parcelle toute l'année.

RÔLE FONCTIONNEL

Beaucoup d'espèces sont carnivores durant au moins une période de leur vie et leur régime alimentaire peut être très varié. Les larves ont souvent un régime carnivore plus accentué que les adultes. Le genre *Carabus* a un régime carnivore varié, alors que d'autres carabes sont plus spécialisés. Certains sont des prédateurs stricts d'escargots et de limaces, comme les espèces des genres *Cychrus* et *Licinus*. D'autres tels que les *Calosoma* consomment les chenilles défoliatrices. Les espèces plus petites négligent les mollusques et préfèrent les arthropodes, ou les microarthropodes (collemboles, acariens) pour les plus petites d'entre elles.



Pseudoophonus rufipes et pupa



Calathus fuscipes et pupa



Cylindera germanica et carpo



Beaucoup d'espèces ont une alimentation mixte animale et végétale. Les espèces omnivores présentent dans les vergers appartiennent essentiellement à la sous-famille des Harpalinae. D'autres sont majoritairement phytophages, et souvent granivores, comme les espèces des genres *Amara* et *Zabrus*. Il existe quelques rares espèces ectoparasites à l'état larvaire, dans les genres *Lebia* et *Brachinus*.

Ainsi les carabes sont susceptibles de consommer de nombreux ravageurs des cultures fruitières tels que les pucerons, les mouches et les tordeuses. L'étude de leur régime alimentaire a été faite en laboratoire, grâce à des tests de consommation et de préférence alimentaire, ou bien en mesocosme avec un dispositif de barrière d'exclusion ou enfin grâce à des techniques de biologie moléculaire permettant d'identifier spécifiquement le ravageur consommé en détectant son ADN dégradé dans l'estomac du prédateur par la technique de la PCR (polymerase chain reaction). Le tableau 1 présente la synthèse des études réalisées avec l'une de ces trois méthodes, sur différents ravageurs des vergers. Pour la PCR, le

pourcentage d'individus positifs, c'est-à-dire pour lesquels de l'ADN de la proie recherchée a été amplifié, donne une indication sur la consommation dans les 24 à 48 heures ayant précédé la capture du prédateur. Les carabes granivores peuvent également jouer un rôle d'auxiliaires des cultures en limitant la multiplication des plantes adventices. Cette fonction de régulation des adventices a été étudiée en grandes cultures, mais pas encore en verger. Les tests alimentaires en laboratoire ont cependant confirmé la préférence plus ou moins exclusive des espèces appartenant aux tribus des Zabrinini et des Harpalini pour une nourriture à base de graines.

Par ailleurs, les carabes, du fait de leur abondance, contribuent au maintien de la chaîne alimentaire, étant eux-mêmes la proie d'organismes supérieurs insectivores (oiseaux, petits mammifères).

ÉTUDE SUR L'ACTIVITÉ-DENSITÉ DES CARABES EN VERGER

Depuis le début des années 2000, devant le rôle potentiel que les carabes

peuvent jouer dans la régulation de certains ravageurs des vergers français, plusieurs études ont été entreprises pour évaluer l'activité-densité des arthropodes du sol et particulièrement des coléoptères Carabidés. Dans le cadre du réseau national Ctifl/stations régionales d'expérimentation, ainsi que sur le réseau de parcelles suivies par l'IFPC au sein du projet « Verger Cidricole de Demain¹ », ce sont une quinzaine d'études qui ont été mises en place jusqu'à aujourd'hui dans huit régions arboricoles françaises, sur une soixantaine de parcelles (Tableau 2). Nous nous attarderons plus particulièrement sur l'étude conduite pendant trois ans sur la plate-forme des Techniques alternatives et biologiques (TAB) à Étoile-sur-Rhône (Drôme)². Cette étude de grande ampleur, conduite sur plusieurs systèmes de cultures assolées et pérennes, ainsi qu'au sein d'infrastructures agroécologiques (IAE), dans une région au carre-

1 - Financement Casdar, UNICID, ANRT, régions Bretagne, Normandie et Pays de la Loire

2 - Financement Onema, ministère de l'Agriculture, région Rhône-Alpes

TABLEAU 1 : SYNTHÈSE DES ÉTUDES SUR LA PRÉDATION DES RAVAGEURS DES VERGERS PAR LES CARABES

culture fruitière	proies	familles de prédateurs	méthode d'étude	résultats pour les carabes	référence
Pommier, olivier, pêcher	carpocapse, mouche de l'olive, puceron, graines	Carabidae, Staphylinidae	préférence alimentaire	jusqu'à 5 proies consommées /24h	Garcin & Mouton, 2006-1 et 2006-2
Olivier	mouche	Carabidae	préférence alimentaire	12 pupes consommées /24h	Ricard <i>et al.</i> , 2007
Pommier	carpocapse, puceron	Carabidae	préférence alimentaire	jusqu'à 5 proies consommées /24h	Garcin <i>et al.</i> , 2008
Olivier, cerisier	mouche	Araneae, Carabidae, Staphilinidae, Formicidae	barrière d'exclusion	différences non significatives avec le témoin	Lochard <i>et al.</i> , 2008
Pommier	carpocapse	Carabidae (<i>C. fuscipes</i> + <i>P. rufipes</i>)	barrière d'exclusion	augmentation de la consommation avec l'augmentation du nombre de carabes	Ricard <i>et al.</i> , 2011
Olivier	mouche	Araneae, Carabidae, Staphilinidae, Formicidae	PCR	20 % positifs	Ricard <i>et al.</i> , 2008
Pommier	carpocapse, tordeuse orientale	arthropodes du sol	PCR	11 % positifs	Bureau De Roincé <i>et al.</i> , 2010
Pommier	carpocapse, tordeuse orientale	Araneae, Carabidae	PCR	7 % CP et 4% TOP positifs en automne	Bureau De Roincé <i>et al.</i> , 2012
Olivier	mouche	Araneae, Carabidae, Staphilinidae	PCR	9 % positifs	Ricard & Bureau De Roincé, 2013



four des influences méditerranéenne et continentale, est riche d'enseignements sur la répartition des espèces dans les agroécosystèmes.

La technique d'étude utilisée est le piégeage par pots Barber. Les pots étaient remplis à moitié d'un liquide avec un mélange d'eau et d'alcool. Le nombre de pièges mis en place dans les différentes études variait entre 3 et 9 par parcelle, avec une durée de piégeage comprise entre 5 jours et une semaine. Seuls les relevés sur cerisier dans le Gard en 2006 et sur pommier dans les Bouches-du-Rhône en 2009 et 2010 ont été faits sur un jour seulement après la mise en place de pièges à sec, pour étudier la consommation de ravageurs par les carabes par une technique de biologie moléculaire. Les périodes de piégeage se situaient dans les saisons de plus grande activité des carabes, soit généralement au printemps et en automne. Plusieurs stratégies d'effort de piégeage ont été adoptées, selon les objectifs de l'étude.

STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS DANS LES SYSTÈMES D'EXPLOITATION

L'abondance des populations a été mesurée en la rapportant au nombre d'individus par piège et par semaine, afin de supprimer le biais d'un nombre

de semaines différent entre les études. L'évaluation de la diversité de peuplement a été faite d'abord via le comptage du nombre d'espèces au sein de la population de carabes. Mais la richesse spécifique représente mal la diversité si les abondances des différentes espèces sont très différentes. C'est pourquoi la structure des communautés d'espèces de carabes a été évaluée en suivant la classification de Tischler (1949) pour les invertébrés du sol, modifiée par Sharova (1981) avec l'introduction d'une cinquième classe: eudominants (plus de 10 % des captures), dominants (entre 5 et 10 % des captures), subdominants (2 à 5 %), récédents (1 à 2 %), subrécedents (< 1 %).

Les indices de diversité α reflètent la diversité biologique des espèces au sein de l'habitat. Nous avons utilisé l'indice de Shannon-Wiener (H'), l'indice d'équité de Pielou (E), calculé à partir de l'indice de Shannon, l'indice de Simpson inversé (1-D) et enfin l'indice de Hill inversé (1-Hill). Pour plus de détails sur le calcul de ces indices, voir encadré page suivante.

Ces indices, bien que très utilisés dans les études sur la biodiversité des carabes dans différents milieux, ne sont cependant pas des indicateurs suffisants à eux seuls pour évaluer la plus ou moins grande perturbation des milieux. La diversité des espèces peut même dans un premier temps augmenter par rapport à

un milieu stable tel que la forêt, par l'effet de l'ouverture du milieu qui favorise l'arrivée d'espèces prairiales pionnières, opportunistes et plutôt phytophages.

C'est pourquoi l'étude des caractéristiques écologiques des espèces est très importante pour mieux comprendre leur répartition dans l'espace et dans le temps. Les principaux traits morphologiques, biologiques et écologiques des communautés de carabes susceptibles de caractériser les changements de milieux ont été proposés entre autres par Brandmayr (1994). Par ordre d'importance, le pouvoir de dispersion représenté par la morphologie alaire, les caractéristiques biogéographiques, le régime alimentaire plus ou moins spécialisé et le cycle de reproduction sont les traits les plus pertinents et sont complémentaires de l'approche classique de la biodiversité.

Afin de caractériser les populations de carabes des différents systèmes de culture présents sur l'exploitation de la plate-forme TAB, nous avons rassemblé dans le tableau 3 les traits pris en compte dans l'étude.

Enfin, sur cette même exploitation, une Analyse en composante principale (ACP) a permis de caractériser les populations de carabes pour chacun des systèmes de culture présent et de les relier aux traits fonctionnels précédemment définis pour les espèces fréquentant ces

TABLEAU 2 : CARACTÉRISTIQUES DES PARCELLES ÉCHANTILLONNÉES

Culture	Département	Années	âge verger	Nombre de parcelles					Référence biblio	
				PFI	AB	Conventionnel	Agroforesterie	Bas-Intrants		Total
Cerisier	Gard	2004-2005	adulte	1					1	Mouton, 2005
		2006	adulte	1					1	Lochard, 2007
Olivier	Bouches-du-Rhône	2004	adulte	2	2				4	Ricard <i>et al.</i> , 2005
		2005	adulte	2	2				4	Ricard <i>et al.</i> , 2007
		2006	adulte	2					2	Ricard <i>et al.</i> , 2007
Pêcher	Drôme	2013 à 2015	jeune	1	1	1	1	1	5	Maurouard, 2015
	Gard	2002 à 2004	adulte	1	2				3	Garcin <i>et al.</i> , 2004
		2005	jeune		1				1	Garcin, non publié
Pommier	Bouches-du-Rhône	2007	adulte	1	1	1			3	Garcin <i>et al.</i> , 2008
		2009	adulte	5	10	1			16	Van Schaik, 2009
		2010	adulte		8				8	Durlin, 2010
	Dordogne	2004	adulte	1	1				2	Darthout <i>et al.</i> , 2005
	Indre-et-Loire	2008	adulte	1	1				2	Loquet & Rapp, 2009
	Bretagne/Normandie	2013-2014	jeune	5	2				7	Albert <i>et al.</i> , 2014
Total				23	31	3	1	1	59	



TABLEAU 3 : TRAITS FONCTIONNELS UTILISÉS POUR L'ANALYSE DES COMMUNAUTÉS DE CARABIDAE DE LA PLATE-FORME TAB

Trait et référence	Catégories	code
exigences hygro-thermiques (Coulon et al., 2000)	hygrophile indifférent thermophile	Exhyg Exind Exther
habitat (Coulon et al., 2000)	forêts indifférent prairies	Hfor Hind Hprai
reproduction (Brandtmayr et al., 2005)	automne printemps	Raut Rprim
taille	très petite (< 5 mm) petite (5 - 10 mm) moyenne (10 - 15 mm) grande (> 15 mm)	T1 T2 T3 T4
morphologie alaire (Homburg et al., 2014)	ailé (macroptère) aptère / brachyptère di / polymorphique	Mal Mapt Mdim
régime alimentaire (divers auteurs)	omnivore phytophage zoophage	Réomn Réphy Rézoo

Les caractéristiques des systèmes ainsi que les rotations effectuées sur les trois ans de l'étude sont reportées dans le tableau 4. Les abondances par système ont été données en pourcentage de la population totale de chaque espèce pour éliminer l'effet des espèces dominantes.

STRUCTURE TAXONOMIQUE

Au total, environ 150 espèces de Carabidae ont été collectées et identifiées sur l'ensemble des échantillonnages pris en compte dans les différentes études présentées dans le tableau 2. La classification utilisée est celle de la *Fauna Europaea* (Dejong et al., 2014). Les carabes inventoriés dans les vergers français appartiennent majoritairement à cinq tribus (Figure 1) : les Harpalini (29 % des captures) représentées essentiellement par les genres *Harpalus*, *Pseudoophonus* et *Ophonus*; les Sphodrini (18 %) avec le genre *Calathus*; Pterostichini (18 % des captures) représentées par les genres *Poecilus*

parcelles. L'ACP a été faite en prenant en compte les espèces de carabes représentant au minimum 1 % des captures sur chaque système de culture. Ainsi, ce sont 33

espèces qui ont été retenues pour l'analyse, représentant 98 % des captures sur les trois ans de piégeage. 13 systèmes ont été considérés dans l'analyse, en éliminant les 2 systèmes hors TAB.

CALCUL DES INDICES DE DIVERSITÉ

L'indice de Shannon-Wiener (H') prend en compte le nombre d'espèces et leur abondance. Il permet de comparer la diversité de peuplement pour des populations au nombre d'espèces identiques :

$$H' = - \sum ((N_i / N) * \log_2 (N_i/N))$$

N_i : nombre d'individus d'une espèce donnée, i allant de 1 à S (nombre total d'espèces).

N : nombre total d'individus.

La valeur donnée est proche de 0 si la répartition entre espèces est déséquilibrée et augmente lorsque toutes les espèces ont à peu près la même abondance.

L'indice d'équitabilité de Piélou, calculé à partir de l'indice de Shannon-Wiener, permet de comparer la diversité des peuplements lorsque le nombre d'espèces au sein des populations est différent. Il représente le rapport de H' à l'indice maximal théorique dans le peuplement (H_{max}) :

$$\text{Équitabilité} = H'/H_{max}, \text{ avec } H_{max} = \log_2(S)$$

S = Richesse spécifique.

Cet indice est compris entre 0 et 1 : Il est nul lorsqu'une espèce est totalement dominante et égal à 1 lorsque chaque espèce est représentée de manière équivalente.

L'indice de Simpson mesure la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce :

$$D = \sum N_i(N_i-1)/N(N-1)$$

N_i : nombre d'individus de l'espèce donnée.

N : nombre total d'individus.

Cet indice aura une valeur de 0 pour indiquer le maximum de diversité, et une valeur de 1 pour indiquer le minimum de di-

versité. Dans le but d'obtenir des valeurs « plus intuitives », on peut préférer l'indice de diversité de Simpson représenté par $1-D$, le maximum de diversité étant représenté par la valeur 1, et le minimum de diversité par la valeur 0.

Il faut noter que cet indice de diversité donne plus de poids aux espèces abondantes qu'aux espèces rares. Le fait d'ajouter des espèces rares à un échantillon ne modifie pratiquement pas la valeur de l'indice de diversité.

L'indice de diversité de Hill mesure l'abondance proportionnelle, permettant d'associer les indices de Shannon-Weaver et de Simpson :

$$\text{Hill} = (1/\lambda)/eH'$$

$1/\lambda$: inverse de l'indice de Simpson.

eH' : exponentielle de l'indice de Shannon-Weaver.

L'indice de diversité de Hill permet d'obtenir une vue encore plus précise de la diversité observée. $1/\lambda$ va permettre la mesure du nombre effectif d'individus très abondants, eH' va en revanche mesurer le nombre effectif d'individus abondants mais surtout des espèces rares.

Plus l'indice de Hill s'approche de la valeur 1, et plus la diversité est faible. Afin de faciliter l'interprétation, il est alors possible d'utiliser l'indice $1-Hill$, où la diversité maximale sera représentée par la valeur 1, et la diversité minimale par la valeur 0.

C'est l'indice de Hill qui semble le plus pertinent dans la mesure où il intègre les deux autres indices. Toutefois, il peut être utile d'utiliser les trois indices conjointement afin d'en extraire un maximum d'informations et de mieux comprendre la structure des communautés.



TABLEAU 4 : CARACTÉRISATION DES PARCELLES ÉCHANTILLONNÉES SUR LA PLATE-FORME TAB, SUR LES TROIS ANNÉES DE L'ÉTUDE

parcelle	ITK	Système de culture	2013	2014	2015
A8	AF	système plurispécifique bio	pêcher	pêcher	pêcher
A9	AF	système plurispécifique bio	blé tendre	soja	maïs semence
A est	AF	Infrastructures agroécologiques	haie	haie	haie
A nord	AF	Infrastructures agroécologiques	haie	haie	haie
C7	AB	pêcher bio	pêcher	pêcher	pêcher
H4	FI	pêcher faible intrant	pêcher	pêcher	pêcher
C8	AB	luzernière bio	luzerne	luzerne	luzerne
E	AB	futur système multi-espèces bio	luzerne	luzerne	luzerne
E-F	AB	Infrastructures agroécologiques	haie	haie	haie
K5	AB	système assolé bio pluvial (en sec)	blé tendre	féverole d'hiver	sauge sarclée
G2	AB	système assolé bio irrigué	blé dur	ail	colza
H2	FI	système assolé faibles intrants	blé tendre	colza	basilic
G-H	FI	Infrastructures agroécologiques	haie	haie	haie

ITK : itinéraire technique. AB : agriculture biologique ; AF : agroforesterie ; FI : faibles intrants.

et *Pterostichus*; les Zabrinini (11 %) avec les *Amara*; Les Brachinini sont la cinquième tribu en importance (9 % des captures) avec le genre *Brachinus*.

RICHESSE SPÉCIFIQUE

L'évaluation de la richesse spécifique est très dépendante de plusieurs critères, tels que l'effort de piégeage, l'échelle spatiale à laquelle les pièges sont disposés, la saison ou l'année de prospection. Pour évaluer si l'effort de piégeage, c'est-à-dire si le nombre de pots-pièges et/ou de semaines de piégeage est suffisant pour avoir une bonne idée de la richesse spécifique d'un milieu, on utilise une courbe de raréfaction. L'exemple de la figure 2 indique qu'au-delà de 8 pots, l'augmentation du nombre de pièges n'améliore que très peu l'évaluation du nombre potentiel d'espèces présentes. Plus on élargit le nombre de milieux prospectés, plus le nombre d'espèces capturées augmente. Ainsi, à titre d'exemple, sur la plate-forme TAB, le tableau 5 montre qu'à l'échelle de l'exploitation et avec trois années de piégeage, le nombre d'espèces de carabes identifiées se monte à 85, tandis qu'en descendant au niveau de la culture, il n'est plus que en moyenne de 20, mais avec un écart-type important, reflétant la diversité de colonisation selon les cultures. L'échelle du système de culture est plus stable, avec 27 espèces en moyenne pour un écart type de 7.

Enfin, la période de piégeage dans l'année compte également beaucoup. Les saisons les plus favorables sont le prin-

FIGURE 1 : Structure taxonomique des tribus de la famille des Carabidae dans les vergers étudiés

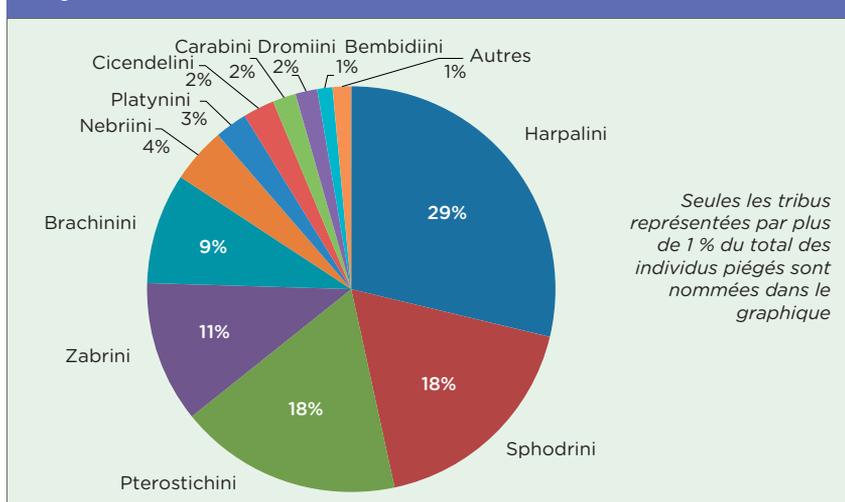
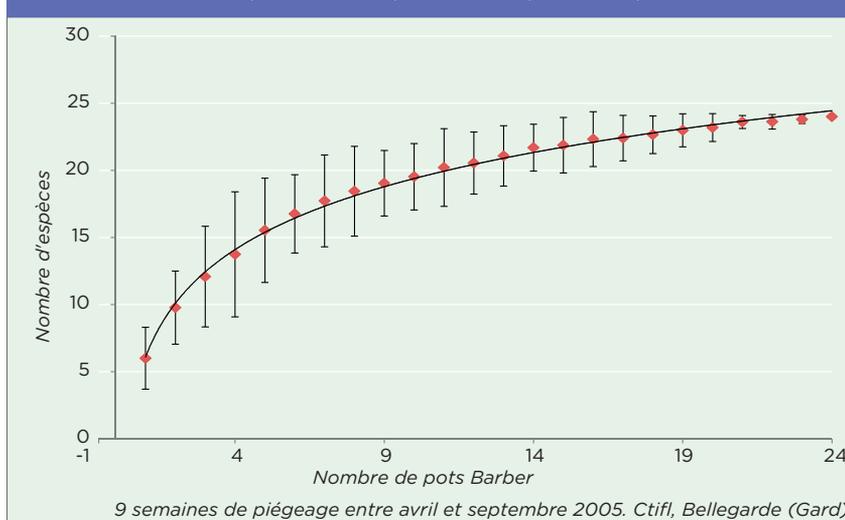


FIGURE 2 : Courbe de raréfaction du nombre d'espèces de carabes piégées en fonction du nombre de pots Barber disposés sur une parcelle de pêchers





temps et le début d'été, mais l'automne permet de trouver des espèces absentes plus tôt en saison, généralement du fait de leur reproduction à cette période. Le piégeage de longue durée effectué au Ctifl de Balandran (Tableau 6) montre que l'on passe de 28 espèces piégées en moyenne au printemps et 22 en automne, à 63 espèces différentes avec un piégeage en continu sur 3 ans.

Il est admis qu'une durée minimum de 5 semaines de piégeage au printemps et en automne est nécessaire pour comparer les populations de carabes de différents milieux agricoles (Ricard *et al.*, 2012).

ASSEMBLAGE DES ESPÈCES DANS LES VERGERS FRANÇAIS

Un grand nombre d'espèces de carabes ont été identifiées dans les vergers français, mais la majorité est rencontrée en petit nombre. Sur un système de verger, seules trois à six espèces dominent généralement la communauté avec plus de 5 % des captures. Dans le tableau 7, nous voyons que des espèces sont localisées à certaines régions, comme *Calathus fuscipes* dominant dans le Sud-Est uniquement, ou à l'inverse *Poecilus cupreus* dominant dans tout l'Ouest de la France. D'autres espèces sont dominantes quasiment partout, comme *Pseudoophonus rufipes* ou *Harpalus affinis*. Globalement, ce sont une douzaine d'espèces qui sont rencontrées régulièrement et de façon abondante dans les vergers français, les autres étant soit présentes en petit nombre, soit

TABLEAU 5 : NOMBRE D'ESPÈCES PIÉGÉES À DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIO-TEMPORELLES

Échelle	Nombre de répétitions	Nombre d'espèces	Écart-type
Culture	67	20	10
Système de culture	42	27	7
Milieu échantillonné	24	30	16
Année	3	72	4
Système d'Exploitation	1	85	-

45 pots Barber, 5 semaines de piégeage par an, entre 2013 et 2015.
Plate-forme TAB à Étoile-sur-Rhône (Drôme)

TABLEAU 6 : NOMBRE D'ESPÈCES DE CARABIDAE PIÉGÉES EN FONCTION DES SAISONS ET DES ANNÉES

	hiver	printemps	été	automne	Total général
2002		28	33	18	46
2003	14	31	27	25	42
2004	17	26	22		34
Total général	23	49	41	28	63

Vergers de pêcher. 97 semaines de piégeage du 26/4/2002 au 26/8/2004.
Ctifl de Balandran à Bellegarde (Gard).

ponctuellement abondantes en un lieu ou une année donnée.

SYSTÈMES DE CULTURE ET INDICES DE DIVERSITÉ

Nous avons reporté dans le tableau 8 les indices de diversité calculés pour des expérimentations dans lesquelles étaient comparés différents itinéraires techniques, essentiellement une conduite en agriculture biologique (AB) *versus* en Production fruitière intégrée (PFI). Les résultats sont assez hétérogènes en fonction des espèces fruitières et des ré-

gions, mais globalement la moyenne des systèmes en AB n'est pas différente de la moyenne de ceux en PFI, quel que soit l'indice considéré. L'indice d'abondance est le plus hétérogène, du fait de stratégies de piégeage différentes entre les sites. Il semble donc que d'autres paramètres que la conduite en AB ou en PFI soient plus importants pour expliquer la plus ou moins grande diversité des populations. Nous avons pu montrer par ailleurs que le mode d'entretien du sol, les traitements phytosanitaires, notamment insecticides, et la plus ou moins grande ouverture du verger sont des paramètres explicatifs de l'abondance

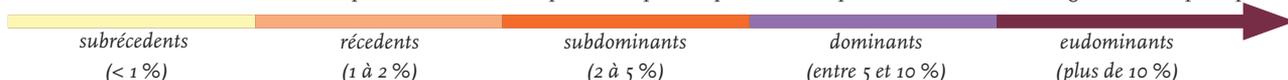




TABLEAU 7 : ASSEMBLAGE DES PRINCIPALES ESPÈCES DE CARABIDAE RENCONTRÉES DANS LES VERGERS FRANÇAIS

Région	Norm.	Bret.	PDL	Centre	Aquit.	RA	LR		PACA	
Culture	pommier	pommier	pommier	pommier	pommier	pêcher	Cerisier	Pêcher	olivier	pommier
<i>Calathus fuscipes</i>										
<i>Pseudoophonus rufipes</i>										
<i>Poecilus cupreus</i>										
<i>Amara aenea</i>										
<i>Harpalus affinis</i>										
<i>Brachinus sclopeta</i>										
<i>Nebria brevicollis</i>										
<i>Harpalus distinguendus</i>										
<i>Pterostichus melanarius</i>										
<i>Cylindera germanica</i>										
<i>Anchomenus dorsalis</i>										
<i>Brachinus crepitans</i>										
<i>Pterostichus niger</i>										
<i>Carabus granulatus</i>										
<i>Microlestes sp.</i>										
<i>Harpalus pygmaeus</i>										
<i>Pseudoophonus griseus</i>										
<i>Poecilus sericeus</i>										
<i>Ophonus subquadratus</i>										
<i>Calathus circumseptus</i>										
<i>Brachinus explosens</i>										
<i>Ophonus cribricollis</i>										
<i>Metallina lampros</i>										
<i>Harpalus dimidiatus</i>										
<i>Agonum muelleri</i>										
<i>Pterostichus vernalis</i>										
<i>Dinodes decipiens</i>										
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>										
<i>Nebria salina</i>										
<i>Philochtus biguttatus</i>										

Norm. : Normandie ; Bret. : Bretagne ; Aquit. : Aquitaine ; PDL : Pays de Loire ; RA : Rhône-Alpes ; LR : Languedoc-Roussillon ; PACA : Provence-Alpes-Côte d'Azur. Les espèces ne dépassant pas 2 % des captures dans chacune des régions ne sont pas reportées.



et de la diversité des populations de carabes des vergers (Garcin *et al.*, 2004 ; Gur & Garcin, 2007 ; Ricard *et al.*, 2011). L'impact des pesticides sur les populations de carabes a été largement étudié (Holland et Luff, 2000). Ils agissent par toxicité directe ou indirectement par la raréfaction de leurs proies. L'étude conduite en vergers de pommiers dans les Bouches-du-Rhône en 2007 (Garcin

et al., 2008) montre que la conduite en PFI n'affecte pas l'abondance et la diversité des populations de carabes par rapport à une conduite en bio, au contraire d'une conduite en agriculture conventionnelle pour laquelle les populations de carabes sont divisées par 10 et le nombre d'espèces inventoriées passe de 25 à 14. La principale différence entre la conduite en PFI et en conventionnel

était l'utilisation de la confusion sexuelle contre le carpocapse pour la première et la lutte par insecticides pour la seconde.

STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS

La structure des communautés en fonction des cultures a pu être étudiée sur la



TABLEAU 8 : INDICES DE DIVERSITÉ COMPARÉS POUR DIFFÉRENTS SYSTÈMES DE CULTURES FRUITIÈRES

Culture	Région	Itinéraire technique	Abondance	Richesse spécifique	H'	E	1-D	1-Hill
Olivier	PACA	AB	0,5	8	2,16	0,76	0,70	0,61
		PFI	2,7	16	2,86	0,73	0,80	0,70
Pêcher	LR	AB	4,3	28	2,77	0,58	0,74	0,76
		PFI	1,7	24	2,67	0,59	0,70	0,76
	RA	AB	14,1	23	3,00	0,68	0,76	0,73
		PFI	16,3	25	3,50	0,76	0,89	0,74
		Faibles intrants	13,3	25	3,44	0,75	0,85	0,78
		Agroforesterie	20,9	25	3,17	0,68	0,81	0,77
pommier	Aquitaine	AB	2,8	17	2,54	0,62	0,72	0,72
		PFI	0,5	15	3,33	0,85	0,87	0,72
	Centre	AB	2,1	16	3,67	0,92	0,91	0,72
		PFI	6,2	12	1,79	0,57	0,54	0,61
	Normandie	AB	8,4	21	2,06	0,48	0,60	0,67
		PFI	7,5	26	2,77	0,60	0,76	0,73
	PACA	AB	7,6	25	3,34	0,72	0,87	0,72
		PFI	6,4	26	3,09	0,66	0,81	0,76
		Conventionnel	0,6	14	2,82	0,74	0,79	0,72
		Moyenne AB	5,7	20	2,79	0,68	0,76	0,70
Écart type AB	4,7	7	0,59	0,14	0,11	0,05		
Moyenne PFI	5,9	21	2,86	0,68	0,77	0,72		
Écart type PFI	5,3	6	0,56	0,10	0,12	0,05		

Abondance = nombre d'individus par piège et par semaine ; H' = indice de Shannon-Wiener ;
E = indice d'équitabilité de Pielou ; 1-D = inverse de l'indice de Simpson ; 1-Hill = inverse de l'indice de Hill.

TABLEAU 9 : COEFFICIENTS DE CORRÉLATIONS DE PEARSON. VALEURS SIGNIFICATIVES AU SEUIL ALPHA = 0,05 (TEST BILATÉRAL)

corrélations positives		corrélations négatives	
agroforesterie pêcher / agrof. assolé	0,70	assolé AB irrigué / haie luzerne	- 0,52
haie agroforesterie est / haie AF nord	0,62	assolé AB irrigué / haie AF nord	- 0,45
assolé AB sec / assolé faible intrant	0,61	assolé AB irrigué / haie AF est	- 0,42
pêcher AB / pêcher faible intrant	0,52	pêchers agroforesterie / haie luzerne	- 0,36
pêcher AB / pêcher agroforesterie	0,45	assolé AB irrigué / haies FI	- 0,35
pêcher faible intrant / haie faible intrant	0,40		
haie luzerne / haie faible intrant	0,39		

TABLEAU 10 : COMPOSITION DES CLASSES D'ESPÈCES DE CARABIDAE. CLASSIFICATION ASCENDANTE HIÉRARCHIQUE (CAH)

Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5
<i>Poecilus cupreus</i>	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	<i>Brachinus sclopeta</i>	<i>Ophonus subquadratus</i>	<i>Anchomenus dorsalis</i>
<i>Amara similata</i>	<i>Pterostichus melanarius</i>	<i>Harpalus affinis</i>	<i>Harpalus anxius</i>	<i>Calathus fuscipes</i>
<i>Amara familiaris</i>	<i>Pseudoophonus griseus</i>	<i>Amara aenea</i>	<i>Ophonus rupicola</i>	<i>Trechus quadristriatus</i>
<i>Amara eurynota</i>	<i>Pterostichus niger</i>	<i>Harpalus distinguendus</i>	<i>Calathus melanocephalus</i>	<i>Brachinus explodens</i>
<i>Amara ovata</i>		<i>Poecilus sericeus</i>		<i>Nebria brevicollis</i>
		<i>Harpalus pygmaeus</i>		<i>Harpalus serripes</i>
		<i>Poecilus lepidus</i>		<i>Microlestes sp.</i>
		<i>Metallina properans</i>		<i>Harpalus dimidiatus</i>
		<i>Poecilus kugelanni</i>		<i>Harpalus attenuatus</i>
		<i>Nebria salina</i>		<i>Calathus cinctus</i>



FIGURE 3 : analyse en composante principale (ACP) : cercle des corrélations et projection des espèces de carabes dans le plan 1-2

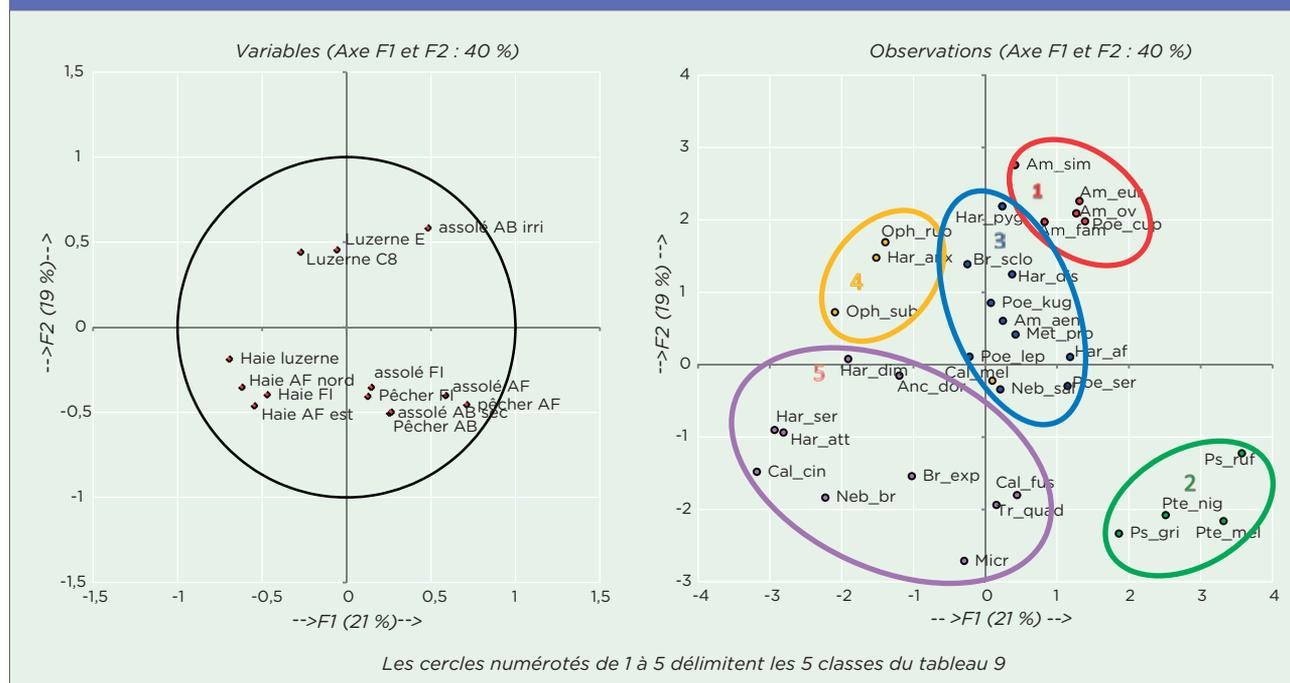


plate-forme TAB, qui est la seule étude faite à grande échelle sur plusieurs années et différentes cultures intégrant des arbres fruitiers. Afin de connaître les systèmes de culture et les infrastructures agroécologiques qui abritent des communautés de carabes comparables, nous avons cherché des corrélations entre les systèmes. Le test de Pearson montre que des corrélations significativement positives ou négatives existent entre les modalités de systèmes de culture (Tableau 9). Les cultures en agroforesterie (système « multi-espèces » associant le pêcher avec des cultures annuelles) sont très bien corrélées. Les espèces de carabes présentes sur la culture assolée ou sous les pêchers sont assez proches dans leur composition, ce qui suppose des échanges entre les deux. Les haies sont corrélées positivement entre elles, de même que les pêchers conduits en AB avec ceux à faible niveau d'intrants et en agroforesterie. Les systèmes assolés AB en sec et en faibles intrants sont également corrélés positivement. Les corrélations négatives concernent principalement le système assolé AB irrigué, qui s'oppose significativement aux 4 haies présentes dans l'analyse. La répartition des espèces de carabes en classes homogènes a été réalisée en utilisant la Classification ascendante hiérarchique (CAH, Tableau 10). Nous

obtenons ainsi cinq classes avec 4 à 10 espèces par classe, qui seront utilisées dans la représentation graphique de l'ACP (Figure 3).

La projection des observations sur les axes 1 et 2 explique 40 % de la dispersion du nuage de points (Figure 3). Seules quelques espèces sont mal représentées dans ce plan, notamment *Calathus melanocephalus* qui est mieux représenté sur les axes 3 et 4 (résultat non présenté). De façon générale, les groupes d'espèces classés avec la CAH recoupent assez bien les variables « système de culture ». La classe 1 est représentative du système assolé en agriculture biologique irrigué. Nous retrouvons dans ce groupe la plupart des espèces du genre *Amara* (sauf *Amara aenea* qui appartient au groupe 2), ainsi que *Poecilus cupreus*.

Les *Amara* ont un régime phytophage dominant, essentiellement granivore, tandis que les *Poecilus* sont des prédateurs. Ce groupe s'oppose à celui bien représenté dans les haies, mais également dans la luzerne, à savoir les espèces de la classe 5, avec *Anchomenus dorsalis*, *Calathus fuscipes*, *Trechus quadristriatus*, *Brachinus expoldens*, *Nebria brevicollis*, *Harpalus serripes* et *Microlestes* sp pour les plus abondantes. Elles sont toutes zoophages ou omnivores. Il est à noter que la richesse

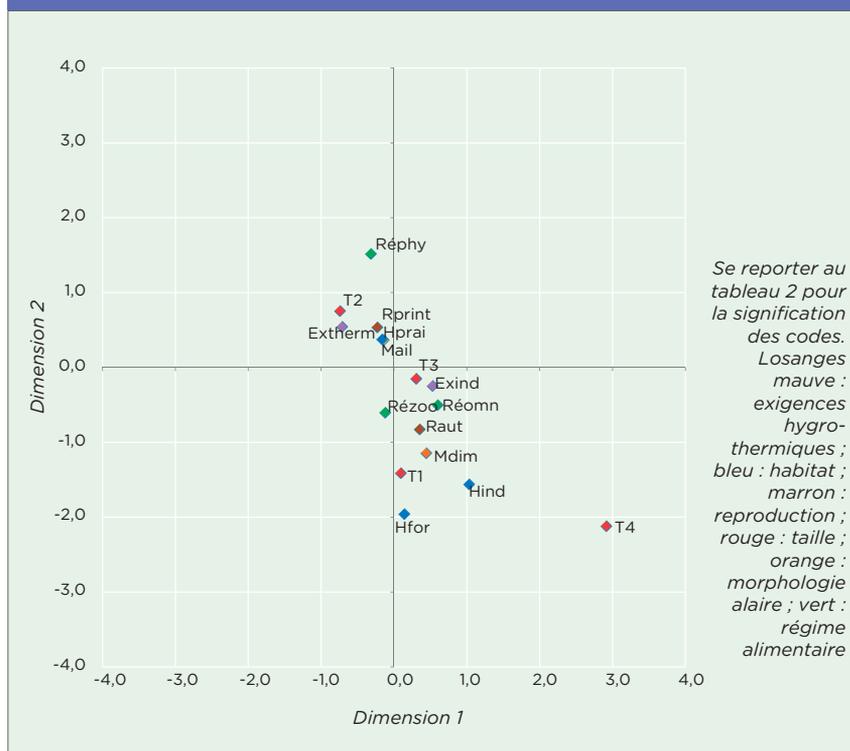
spécifique et la plus grande diversité de granivores du système assolé AB irrigué est surtout le fait de piégeages dans la culture de colza en 2015, qui est à l'origine d'une écrasante majorité des captures dans ce système. Les autres cultures de ce système étaient beaucoup moins riches, en abondance comme en diversité.

La classe 2 caractérise bien le système multi-espèces en agroforesterie, avec les genres *Pseudoophonus* et *Pterostichus*, présents à la fois dans les pêchers et dans les cultures annuelles intercalaires. Les premiers sont omnivores avec une part non négligeable de nourriture carnée à certains moments de leur cycle, les seconds strictement carnivores. Il est à noter que les *Pseudoophonus* sont également très présents dans l'interculture du système assolé bio irrigué.

Les espèces de la classe 3 sont présentes dans différentes parcelles et donc moins caractéristiques d'un système de culture particulier. Ainsi, parmi les espèces les plus abondantes, *Harpalus affinis* est très présent dans le système assolé bio irrigué. *Brachinus sclopeta* est carnivore, mais sa présence au côté d'*Amara aenea* dans la luzerne ainsi que dans le système assolé AB irrigué, laisse supposer que cette espèce ectoparasite au stade larvaire se nourrit aux dépens de larves d'*Amara*, comme cela est le cas pour d'autres es-



FIGURE 4 : Variables qualitatives projetées dans le plan 1-2



pèces du genre *Brachinus*.

La classe 4 est liée essentiellement aux deux parcelles de luzerne en agriculture biologique, ainsi qu'à la haie qui les séparent. Les espèces qui composent ce groupe appartiennent aux genres *Ophonus* et *Harpalus*. Ces espèces sont phytophages ou omnivores avec une part importante de nourriture végétale. *Calathus melanocephalus* est également lié à ce groupe, mais cette espèce est représentée par un faible nombre d'individus piégés.

TRAITS FONCTIONNELS

Si l'on s'intéresse maintenant aux principaux traits des espèces présentes dans les différents systèmes (Figure 4), nous constatons que les espèces thermophiles dominent dans les luzernes, les systèmes assolés irrigués et les haies (en particulier les haies adjacentes aux luzernes), contrairement aux espèces indifférentes, plus présentes dans les pêchers et le système assolé en sec. Le très faible nombre d'espèces et d'individus hygrophiles ne permet pas de les considérer comme caractéristiques d'un milieu particulier. Les rares espèces forestières sont essentiellement présentes dans les haies et dans les pêchers. Les espèces à repro-

duction d'automne sont majoritaires dans les systèmes bios assolés en sec et en agroforesterie, tandis que ce sont les espèces à reproduction de printemps qui dominent dans les autres systèmes. Les espèces de taille moyenne à grande (plus de 10 mm) sont présentes majoritairement dans le système assolé en sec, dans l'agroforesterie et dans les pêchers. Au contraire, les petites espèces sont plutôt concentrées dans les haies, la luzerne et les systèmes assolés irrigués. Pour la morphologie alaire, le système assolé AB en sec se distingue avec une forte proportion d'espèces dimorphiques, contrairement à tous les autres systèmes qui abritent majoritairement des espèces ailées. Les espèces phytophages sont plutôt présentes dans les systèmes assolés AB irrigués et dans les luzernes, mais en petit nombre, tandis que les zoophages dominent très largement dans les haies et les systèmes assolés bio en sec et à faibles intrants. Les espèces omnivores sont surtout représentées en agroforesterie dans les cultures assolées et les pêchers associés.

La figure 5 associe chaque trait écologique, biologique et morphologique des carabes aux catégories d'habitats prospectés dans l'étude. Comme nous l'avons vu en introduction, ces traits sont généralement des indicateurs du

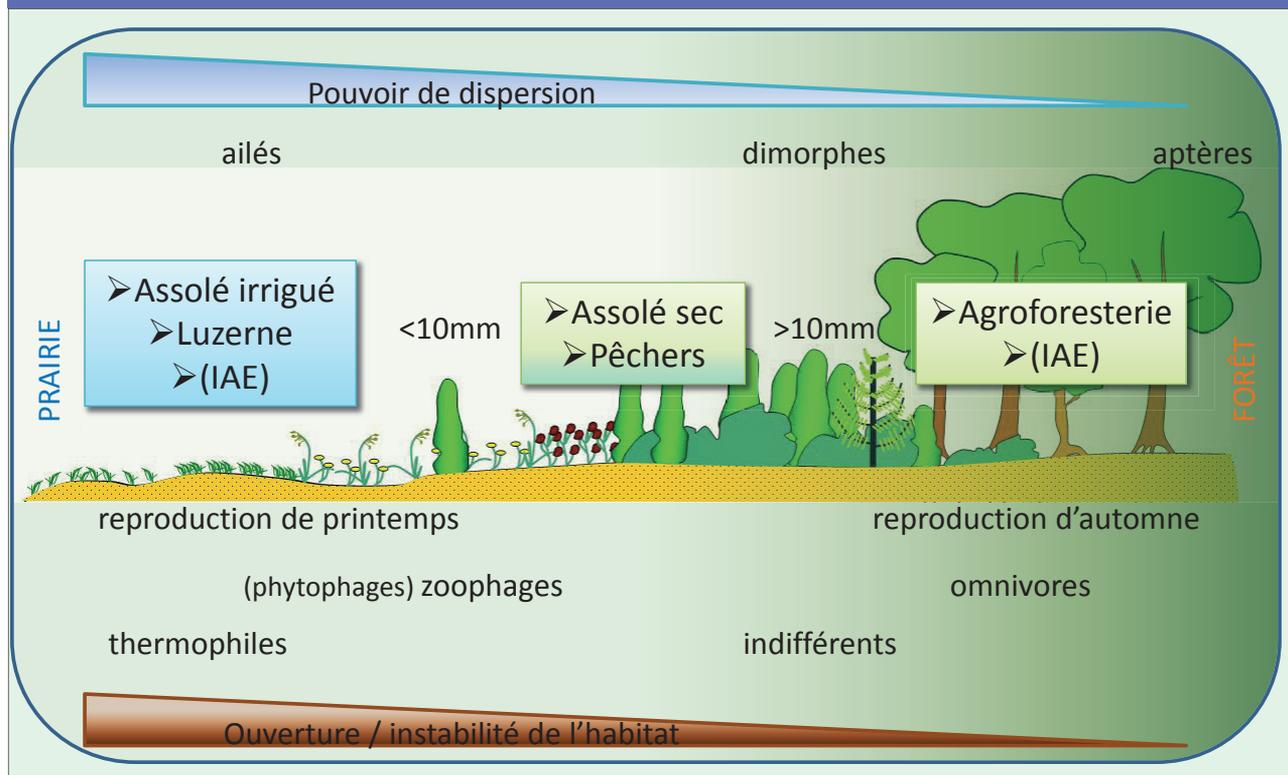
pouvoir de dispersion des espèces et de la plus ou moins grande ouverture et instabilité de l'habitat.

Dans les systèmes de culture assolée irriguée et en luzerne, les espèces les plus fréquemment observées sont plutôt thermophiles, prairiales, à reproduction de printemps, de petite taille, ailées et zoophages mais avec une proportion de phytophages supérieure à la moyenne (sauf pour le faible intrant). Le système assolé bio en sec et dans une moindre mesure les pêchers bio et faible intrant abritent plutôt des espèces indifférentes sur le plan des exigences hydro-thermiques et de l'habitat, à reproduction d'automne, de taille moyenne, avec une proportion de dimorphiques supérieure à la moyenne. Le système multi-espèces en agroforesterie est également bien pourvu en espèces indifférentes sur le plan hydro-thermique, à reproduction d'automne, mais de grande à très grande taille et majoritairement omnivores. Les infrastructures agroécologiques (haies) abritent soit des espèces présentes dans la culture adjacente, soit plus spécifiquement et en proportion supérieure aux autres cultures, des espèces de forêts et zoophages. Elles jouent donc bien le rôle à la fois de refuge temporaire pour les espèces prairiales et de corridor pour les espèces forestières.

Tout se passe donc comme si les différents habitats prospectés sur la plate-forme TAB présentaient un gradient entre les habitats instables classiquement colonisés par les espèces prairiales d'un côté et les habitats stables constitués par les forêts de l'autre. Cependant, la quasi-absence d'espèces aptères et à régime alimentaire spécialisé montre bien que l'agroécosystème de la plate-forme TAB n'est pas stabilisé. La conversion des cultures à l'agriculture biologique et à faible niveau d'intrants n'en est qu'à ses premières années de mise en place. L'analyse de la structure des communautés de carabes devra être faite à nouveau après quelques années pour juger de l'évolution des populations. Le système en agroforesterie est particulièrement intéressant à suivre, dans la mesure où il abrite déjà des populations de grande taille et à reproduction d'automne, caractéristiques des milieux stables. Mais la quasi absence d'espèces aptères et la forte proportion d'espèces omnivores montrent que cette stabilité n'est pas encore atteinte après trois ans de culture.



FIGURE 5 : Relations entre les traits écologiques, biologiques et morphologiques des Carabidae et association aux catégories d'habitats échantillonnés sur la plate-forme TAB



ÉCOLOGIE DES CARABES

Les vergers français abritent potentiellement des populations de Carabidae abondantes et diversifiées. La pérennité des arbres fruitiers permet de maintenir une certaine stabilité du milieu, mais les pratiques culturales peuvent rapidement briser cet équilibre si elles ne sont pas adaptées à la préservation de

ces auxiliaires des cultures. L'adoption de pratiques moins intensives, en particulier l'utilisation de produits phytosanitaires peu toxiques, la préservation de la qualité des sols et le maintien de zones refuges, sont indispensables pour conserver dans les parcelles la présence des arthropodes du sol en général et des carabes en particulier. Le déclin de ces espèces, constaté depuis les années

50 avec l'introduction de pratiques culturales intensives, n'est pas une fatalité. Les connaissances acquises ces dernières années sur l'écologie des carabes dans les agrosystèmes peuvent permettre de mieux gérer les vergers et les infrastructures agroécologiques qui les entourent pour favoriser leur rôle dans la régulation des ravageurs des cultures fruitières. ■

POUR EN SAVOIR PLUS

LE POINT SUR LES CARABES EN CULTURES FRUITIÈRES ET LÉGUMIÈRES

LES POINTS SUR

La collection « Le Point Sur » offre une synthèse des connaissances acquises sur des sujets ciblés, techniques ou réglementaires, pour les professionnels de l'amont à l'aval de la filière fruits et légumes.

Accès libre après inscription sur www.ctifl.fr, rubrique :
Nos Publications/Revue en ligne

