

ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DES CARABIDAE DANS LA VALLÉE DU VIROIN (BELGIQUE) (1)

par

M. LOREAU

Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique
Laboratoire de Zoologie systématique, d'écologie et de géographie animales
Université Libre de Bruxelles

RÉSUMÉ

La distribution des Carabidae fut étudiée dans la vallée du Viroin (Belgique) grâce à des pièges d'activité et des collectes manuelles. Un peuplement de Carabidae caractéristique est associé à chaque biotope, et une grande différence existe entre les faunes de Carabidae de la forêt et de la prairie. Cette différence s'explique principalement par l'influence du microclimat des biotopes. De manière générale, la forêt, dont le microclimat est plus humide et plus froid, comporte des espèces qui recherchent une humidité forte et qui s'adaptent aux basses températures, tandis que la prairie, dont le microclimat est plus chaud et plus sec, comporte des espèces qui recherchent une température élevée et qui s'adaptent à une humidité faible. L'affinité de la faune de la prairie humide avec celle de la forêt s'explique également par le microclimat de ce biotope, qui s'apparente à celui de la forêt.

Les autres facteurs qui doivent encore intervenir pour expliquer les différences faunistiques des diverses prairies ou forêts entre elles (type de sol, type de litière, mode d'alimentation, luminosité) sont discutés.

Les cycles d'activité annuels des Carabidae montrent également une différence entre les espèces de prairie et de forêt, en relation avec le microclimat. La prairie comporte surtout des espèces qui hivernent au stade adulte et qui ont une activité annuelle précoce (printemps), tandis que la forêt comporte plus d'espèces qui hivernent au stade larvaire et qui ont une activité annuelle plus tardive (été, automne).

SUMMARY

The distribution of Carabidae was studied in the Viroin valley (Belgium) by pitfall trapping and manual collecting. A characteristic community of Carabidae is associated to each biotope, and there is a definite difference between the faunas of Carabidae from woodlands and grasslands. This difference is explained mainly by the influence of the microclimate of the biotopes. In a general way, woodland, whose microclimate is moister and colder, harbours species that appreciate higher humidities and lower temperatures, whereas grassland, whose microclimate is warmer and drier, is inhabited by species that search for higher temperatures and lower humidities. The affinity of the damp meadow fauna with that of woodland is also explained by the microclimate of this biotope, which is related to that of woodland.

The other factors that have to work to account for the faunistic differences within the diverse meadows and forests (type of soil, type of litter, mode of feeding, luminosity), are discussed.

The annual activity cycles of Carabidae also show a difference between woodland

(1) Contribution n° 3 des Laboratoires de l'Environnement de l'U.L.B., 6390 Treignes.

and grassland species, in relation with the microclimate. Grasslands are inhabited mainly by adult overwintering species with early annual activity (spring), whereas woodlands harbour more larval overwintering species with later annual activity (summer, autumn).

Plusieurs auteurs ont déjà étudié la distribution et la biologie des Carabidae dans différents biotopes. C'est ainsi que LARSSON (1939) et LINDROTH (1945) se sont appliqués à décrire l'histoire naturelle de tous les Carabidae de Scandinavie. Ils furent suivis dans cette voie par SCHJØTZ-CHRISTENSEN (1965), qui étudia certaines espèces sur la côte du Danemark avec une précision remarquable.

Plus près de la Belgique, les travaux de VAN DER DRIFT (1951, 1959) aux Pays-Bas, de GEILER (1956-57) et LAUTERRACH (1964) en Allemagne, de WILLIAMS (1959) et GREENSLADE (1961, 1963, 1964, 1965) en Grande-Bretagne ont permis de dévoiler l'histoire naturelle et l'habitat des Carabidae les plus communs dans nos régions.

L'analyse des facteurs régissant la distribution des espèces dans les différents milieux a également suscité l'intérêt des chercheurs. SCHMIDT (1956, 1957) a montré que la température est un facteur déterminant dans la répartition des diverses espèces. WILLIAMS (1959) a suggéré une influence importante de la qualité de la litière, tandis que TISCHLER (1955) a mis l'accent sur le type de sol. Enfin GREENSLADE (1965), THIRLE (1962, 1965, 1968, 1969) et LAUTERRACH (1964) ont tenté de réaliser une synthèse de la question; ces auteurs estiment que les microclimats associés aux différents types de végétation constituent le facteur primordial déterminant la distribution des espèces de Carabidae.

J'ai entamé l'étude des Carabidae (1) dans la vallée du Viroin (Belgique) et plus précisément à Treignes, près des Laboratoires de l'Environnement (U.L.B.). Ma première approche essaie de cerner la distribution des Carabidae dans divers biotopes et de déterminer l'influence des facteurs climatiques (et autres) sur cette distribution.

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Les biotopes

La région de Treignes est particulièrement intéressante à étudier, à cause de la diversité des biotopes qu'elle offre. Le Viroin y coule, flanqué de milieux typiques des bords des ruisseaux, et sépare la région en deux :

- au Nord, l'extrémité du synclinorium de Dinant, formé de tiennes calcaires, recouverts d'argiles et de limons superficiels, basiques ou neutres;
- au Sud, l'extrémité du massif ardennais, formé de schistes gréseux, recouvert de sables et de limons superficiels acides.

La différence de composition minéralogique des sols y a déterminé des flores différentes, de même que les faunes qui y sont associées.

Un transect fut réalisé à travers la vallée. Sept formations principales se succèdent du Nord au Sud.

a. une forêt sur le coteau calcaire :

cette forêt occupe l'ubac d'une colline calcaire; il s'agit d'un *querceto-carpinetum primuletosum*, variété à *Mercurialis perennis*. Elle comporte plusieurs plantes carac-

(1) Le terme Carabidae sera utilisé ici pour désigner l'ensemble des Coléoptères carabiques; il ne prendra donc pas le sens restrictif que lui donne JEANNEL (1941, 1942).

téristiques de l'ombre ou de la demi-lumière : *Mercurialis perennis*, *Primula veris*, *Alliaria petiolata* et *Moehringia trinervia*.

b. une prairie sur le coteau calcaire :

L'adret de la colline calcaire est occupé par une mosaïque de *xerobromion* et *mesobromion* (de la série de dégradation du *cephalantherofagion*). Des plantes xérophiles y sont présentes, telles que *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Galium pumilum*, *Sanguisorba minor* et *Globularia punctata*.

c. la voie du chemin de fer :

la voie du chemin de fer abandonné constitue un site rudéro-calaminaire, à sol graveleux. *Petrorhagia prolifera* et *Viola tricolor* sont caractéristiques des sites calaminaires; *Arrhenatherum elatius*, *Trifolium minimum*, *Senecio* sp. et *Hypericum* sp. sont des rudérales.

d. une prairie humide :

cette prairie, qui borde le Viroin, est une mosaïque imbriquée du *Molinietalia* (de l'alliance du *filipendulion*) et du *Salicetalia purpurea*. Ce milieu, sur sol alluvionnaire, se caractérise par son humidité, sa fraîcheur et sa richesse, comme l'indique la présence de *Salix purpurea*, *Filipendula ulmaria*, *Valeriana procurrens*, *Glechoma hederacea*, *Galium aparine* et *Urtica dioica*.

e. une prairie sur le coteau acide :

cette prairie, où pâturent maintenant les moutons, est une formation de l'ordre de l'*Arrhenatheretalia*. Des plantes comme *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, *Trifolium medium* ou *Holcus lanatus* sont caractéristiques de la lumière et de la prairie.

f. une forêt d'épicéa sur le coteau acide :

ce *picetum* est dépourvu de strate herbacée.

g. une forêt caducifoliée sur le coteau acide :

cette forêt est un *luzulo-quercetum subatlanticum coryletosum typicum*, de l'alliance du *quercion robori petraeae*. Sont caractéristiques de la demi-lumière à la lumière complète : *Convallaria majalis*, *Lonicera periclymenum*, *Teucrium scorodonia*, *Rubus idaeus*, *Melampyrum pratense* et *Holcus mollis*.

2. Méthodes de capture

L'inventaire des Carabidae est basé sur deux types de méthodes : d'une part la simple collecte manuelle, et d'autre part les pièges d'activité. Ceux-ci sont des béciers de 250 ml enfoncés dans le sol; dans le cas où les relevés des pièges sont fort espacés dans le temps, quelques ml. d'acide picrique en solution aqueuse assurent la conservation des animaux.

Des pièges d'activité fonctionnèrent au cours des années 1972, 1973, 1975 et 1976 dans 5 biotopes : la prairie et la forêt du coteau calcaire, la prairie humide, les forêts d'épicéa et de feuillus du coteau acide. Au cours de la première moitié de l'année 1976, des recherches plus systématiques ont eu lieu dans tous les biotopes : des pièges d'activité supplémentaires furent placés dans la prairie du coteau acide; des collectes manuelles furent effectuées dans différents milieux; certains pièges à « appât » fonctionnèrent également (l'« appât » étant constitué, suivant les cas, de vin sucré, de fromage dans de la bière, d'un morceau de viande).

Les pièges d'activité ont donné les meilleurs résultats lorsqu'ils sont placés dans un enclos, constitué de plaques de revêtement de table (type Formica) rigides, lisses, longues de 120 cm et hautes de 30 cm et enfoncées dans le sol sur quelques centimètres. L'enclos utilisé délimitait un carré de 435 m² de superficie dans la forêt caducifoliée du coteau acide.

Il était bordé intérieurement d'une quarantaine de pièges d'activité, permettant de récolter tous les Carabidae qui, dans leurs déplacements, atteignaient les côtes du carré : longeant les plaques pour poursuivre leur chemin, ils tombaient nécessairement dans un des pièges.

3. *Étude de la température et de l'humidité*

Un psychromètre servit à mesurer la température et l'humidité relative de l'air sur le terrain. La mesure de l'inversion du saccharose fut également utilisée pour obtenir une valeur moyenne, pondérée, des températures qui ont régné dans les différents biotopes. Décrite par PALLMAN, EICHENBERGER et HASLER (1940), et rendue d'un emploi plus commode par BERTHET (1960), cette méthode consiste à disposer aux endroits étudiés, des fioles en verre scellées contenant une solution de saccharose à pH tamponné très bas.

La température moyenne qui a régné pendant la période comprise entre deux relevés est donnée par la quantité de saccharose inversé (mesurée au polarimètre) : saccharose $\rightarrow$ glucose + fructose.

Enfin, pour déterminer le préférendum de température et d'humidité des Carabidae, ceux-ci furent placés dans des orgues de température et d'humidité.

II. RÉPARTITION DES CARABIDAE DANS LES DIVERS BIOTOPES

90 espèces de Carabidae furent dénombrées à Treignes, ce qui représente une faune très variée. Ces 90 espèces ne représentent cependant pas toute la faune des Carabidae de la région. En effet, les simples pièges d'activité ne permettent pas de capturer les espèces les moins communes d'un biotope; certaines espèces actives à la fin de l'été et en automne n'ont donc pas pu être récoltées, dans la mesure où les recherches plus approfondies n'ont pris place qu'au cours du printemps et au début de l'été 1976. De plus, tous les milieux de la région n'ont pas été explorés.

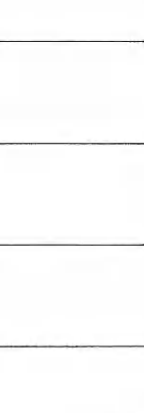
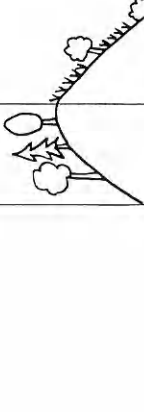
Le tableau qui suit reprend la répartition de toutes les espèces trouvées à Treignes. La nomenclature utilisée est celle de JEANNEL (1941-42). La présence d'une espèce dans l'un des biotopes représentés dans le tableau est indiquée par un trait renforcé au-dessus de ce biotope.

Le tableau montre clairement que les faunes des Carabidae des différents biotopes ne se recouvrent pas indifféremment, mais qu'au contraire chaque biotope héberge un peuplement de Carabidae qui lui est caractéristique. La figure 1 donne les indices de similarité entre les peuplements de Carabidae des divers biotopes, pris 2 à 2; ces indices sont calculés suivant la formule de SØRENSEN (1948) :

$$I = \frac{2\omega \times 100}{a + b}$$

où ω = nombre d'espèces communes aux 2 biotopes;

a et b = nombre d'espèces présentes dans chacun des 2 biotopes.

Forêt Coteau	Prairie Calcaire	Chemin de fer	Bords rivière	Prairie humide	Prairie	Forêt épicéas coteau	Forêt caducifolée acide
Forêt Coteau 	Prairie Calcaire 	Chemin de fer 	Bords rivière 	Prairie humide	Prairie	Forêt épicéas coteau	Forêt caducifolée acide

	1	2	3	4	5	6	7	8
1		⋮		⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
2	10		⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
3	0	38		⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
4	9	21	59		⋮	⋮	⋮	⋮
5	17	12	32	53		⋮	⋮	⋮
6	25	22	23	32	38		⋮	⋮
7	22	19	25	37	42	46		⋮
8	9	5	5	10	7	17	31	

Fig. 1. — Indices de similarité entre les peuplements de Carabidae des différents biotopes. Du côté inférieur gauche : les valeurs en %; du côté supérieur droit : représentation illustrée, chaque point exprimant une valeur de 5 %.

Les milieux sont ordonnés suivant la succession suivante :

- 1 = chemin de fer ;
- 2 = prairie du coteau calcaire ;
- 3 = forêt du coteau calcaire ;
- 4 = forêt d'épicéa du coteau acide ;
- 5 = forêt caducifoliée du coteau acide ;
- 6 = prairie du coteau acide ;
- 7 = prairie humide ;
- 8 = bord des ruisseaux, des mares et des marécages.

D'une manière générale, plus les milieux sont proches au sein de cette succession, et plus ils ont des indices de similarité élevés ; autrement dit, les peuplements de Carabidae sont chacun associés à un biotope particulier et se différencient d'autant plus les uns des autres qu'ils s'éloignent dans cette succession des biotopes.

Les deux biotopes extrêmes de cette succession se distinguent nettement des autres : le chemin de fer, milieu aride, principalement peuplé d'espèces classées par LINDROTH (1974) comme espèces xérophiles, habitant les sols sableux ou graveleux à végétation éparse ; le bord des ruisseaux, des mares et des marécages est également peuplé d'une faune très caractéristique.

Mis à part ces deux milieux particuliers, qui ne furent pas l'objet d'une étude détaillée, une profonde différence se marque entre les faunes des deux types de milieux que sont la forêt d'une part et la prairie et les autres habitats ouverts d'autre part. Ce contraste n'apparaît pas tellement par la comparaison des indices de similarité, dans la mesure où ceux-ci ne tiennent compte que de la présence d'une espèce, et non de son abondance relative dans les différents biotopes. Certaines espèces abondantes dans la forêt, par exemple, peuvent passer, en petit nombre, dans les prairies avoisinantes. Le contraste apparaît bien plus dans le tableau, où les espèces ont été regroupées, en tenant compte de l'abondance relative dans les biotopes, en distinguant les espèces de forêt des espèces de prairie et des espèces distribuées plus largement dans divers types d'habitat ouvert, comme l'a déjà fait GREENSLADE (1963a) : 53 espèces sont propres à l'un ou à l'autre type de milieu, alors que 7 espèces seulement sont ubiquistes, c'est-à-dire se retrouvent dans la plupart des milieux.

Il faut remarquer que cette classification des espèces dans le tableau est sujette aux aléas des méthodes de capture et donc à certaines corrections éventuelles en ce qui concerne les espèces peu communes. Certaines sont d'ailleurs accompagnées d'un point d'interrogation, car la distribution indiquée est incertaine, voire inconnue. D'autre part, il arrive que certaines espèces ne soient présentes dans aucun des biotopes indiqués ou que leur classification ne corresponde pas strictement à leur distribution dans ceux-ci ; la raison en est que la classification se base également sur des captures manuelles isolées effectuées dans d'autres biotopes, non repris dans le tableau.

La prairie est en général plus riche en nombre d'espèces que la forêt, ce qui rejoint les conclusions de GREENSLADE (1965) :

forêts :	forêt du coteau calcaire :	7 espèces
	forêt d'épicéa du coteau acide :	10 espèces
	forêt caducifoliée du coteau acide :	24 espèces

prairies :	prairie du coteau calcaire :	9 espèces
	prairie du coteau acide :	28 espèces
	prairie humide :	33 espèces

Ceci est d'autant plus vrai que la technique de l'enclos a permis de capturer plusieurs espèces rares dans la forêt caducifoliée du coteau acide, alors que dans les prairies, ce furent principalement les simples pièges d'activité qui servirent à établir l'inventaire faunistique.

Au sein de ces grands types de biotopes que sont la forêt et la prairie existent cependant également des différences. C'est ainsi que, d'une manière générale, le coteau calcaire est très pauvre en Carabidae; la forêt d'épicéa est également nettement moins riche que la forêt caducifoliée qui lui est attenante. Quant à la prairie humide, elle forme un biotope intéressant : par sa situation de prairie délimitée d'un côté par la forêt, de l'autre, par la rivière, elle présente une faune de Carabidae qui semble être un compromis entre les faunes de la prairie, de la forêt et du bord des ruisseaux, ainsi qu'en témoignent ses indices de similarité élevés avec ces différents milieux (figure 1). C'est, par la même occasion, le milieu le plus riche et le plus diversifié.

La distribution des Carabidae à Treignes correspond, dans la plupart des cas, à celle qu'ont observée d'autres auteurs. La faune présente dans les forêts du coteau acide s'accorde particulièrement bien avec celle qu'à trouvé GASPARD (1967, 1974) dans les forêts de chêne et d'épicéa de Haut-Fays et de Ferage (Belgique). La faune de la forêt caducifoliée, qui est une chênaie à noisetier, se rapproche cependant plus de celle observée par GASPARD dans la chênaie à charme que dans la chênaie à noisetier. Il existe une seule différence importante : *Abax ovalis*, qui est assez commun dans les stations étudiées par GASPARD, semble totalement absent à Treignes. La distribution observée à Treignes s'accorde également avec les travaux effectués dans d'autres pays, notamment ceux de GREENSLADE (1963a, 1965) en Grande-Bretagne. Néanmoins, certaines espèces ont une répartition différente : *Metallina lampros* est cité par GREENSLADE (1965) et LARSSON (1939) comme une espèce de prairie, alors qu'il est manifestement ubiquiste à Treignes; tous les auteurs s'accordent pour classer *Nebria brevicollis* parmi les espèces de forêt, alors qu'il est également ubiquiste à Treignes, quoique peu commun. GREENSLADE (1965) cite *Stomis pumicatus* comme une espèce de forêt, alors que mes résultats la placent parmi les espèces de prairie, en concordance avec LARSSON (1939); et *Orinocarabus nemoralis* comme une espèce de prairie, alors qu'il vit à Treignes principalement en forêt (LARSSON y voit une espèce plus ou moins ubiquiste). Contrairement aux résultats de THIELE (1964, 1969) et de LAUTERBACH (1964), *Steropus madidus* (espèce de prairie pour THIELE, de forêt pour LAUTERBACH) et *Loricera pilicornis* (espèce de prairie pour THIELE) ont à Treignes une distribution ubiquiste identique à celle trouvée par GREENSLADE (1965). D'autres espèces encore paraissent vivre dans des types d'habitat légèrement différents.

De telles différences peuvent trouver leur origine dans les conditions climatiques dissemblables des régions prospectées. On sait en effet que l'habitat et le cycle d'activité de certains Carabidae changent suivant les climats en s'adaptant à ceux-ci (GREENSLADE, 1965; LINDROTH, 1945; HIKIMIUK, 1948). Néanmoins, ces différences n'allant pas toutes dans le même sens, la variation du climat ne permet pas de tout expliquer. La possibilité d'écotypes différents d'une même espèce est une hypothèse à envisager.

III. INFLUENCE DES MICROCLIMATS

Pour expliquer les différences de répartition des Carabidae dans les biotopes, GREENSLADE (1965), THIELE (1964, 1968, 1969) et LAUTERBACH (1964) ont mis l'accent sur les microclimats de ces biotopes. En effet, dans chacun de ceux-ci règnent une humidité et une température particulières, qui le différencient des autres. Or, si, comme le démontre SCHMIDT (1956), les Carabidae choisissent leur habitat en fonction des conditions optimales que celui-ci offre pour régler leur importante transpiration, cela implique que chaque espèce ait un préférendum de température et d'humidité qui corresponde à ces conditions optimales. Ce préférendum résulte d'un compromis spécifique entre la recherche d'une température élevée, favorable à l'activité des adultes et au développement des larves, et la recherche d'une humidité élevée, requise pour éviter les pertes d'eau. L'existence de ce préférendum pousse chaque espèce de Carabidae à vivre dans un biotype approprié, par son microclimat, à ses exigences.

L'étude des microclimats des biotopes et des préférendums de température et d'humidité de plusieurs espèces a permis de cerner l'influence des microclimats dans la distribution des Carabidae.

1. Comparaison des biotopes :

Les résultats de l'étude de la température et de l'humidité des biotopes effectuée à quelques centimètres du sol, grâce au psychromètre et aux « thermomètres » PALLMAN, ont permis de dessiner les grands traits des microclimats associés à ces biotopes.

a. la forêt :

De manière générale, le microclimat forestier est plus froid et plus humide qu'en prairie, comme l'ont montré divers auteurs (GEIGER, 1959; SCHNOCK, 1967). Il est aussi plus constant, en ce sens que les variations de la température et de l'humidité y sont faibles. L'importante surface foliaire empêche à la fois un réchauffement considérable pendant le jour et une forte déperdition de la chaleur pendant la nuit. La densité des arbres protège également du vent, ce qui réduit l'évaporation et maintient l'humidité. En fait, la couverture de végétation atténue et retarde les fluctuations climatiques, aussi bien quotidiennement qu'annuellement. Ceci est particulièrement vrai pour le sol, qui est plus froid que l'air pendant les jours d'été mais qui est plus chaud que l'air en hiver.

- la forêt du coteau calcaire est la plus chaude des trois forêts envisagées; son humidité semble assez variable.
- la forêt caducifoliée du coteau acide possède un microclimat fort semblable à la forêt d'épicéa, mais elle est un peu plus chaude et plus humide que celle-ci; c'est la forêt la moins sujette aux variations.
- la forêt d'épicéa est donc un peu plus froide et plus sèche que la forêt caducifoliée.

b. la prairie :

Le microclimat de la prairie est plus chaud et plus sec, en moyenne, qu'en forêt. La faible couverture de végétation l'expose pleinement au rayonnement solaire, et donc aux fluctuations climatiques. Les écarts de température et d'humidité sont très grands au cours d'une journée, de telle sorte que la prairie est plus froide et plus humide que la forêt au cours de la nuit, alors qu'elle est nettement

plus chaude et plus sèche pendant le jour. Contrairement à ce qui se passe dans la forêt, un sol de prairie exposé au soleil est plus chaud que l'air et ne tempère donc pas les variations de température. Le vent qui souffle sur la prairie accentue l'évaporation et diminue l'humidité.

- la prairie du coteau calcaire est exposée au Sud et est donc la plus chaude et la plus sèche des prairies prospectées.
- la prairie du coteau acide est exposée au Nord; elle est plus froide et plus humide que la prairie calcaire.

a. la prairie humide :

La prairie humide jouit d'un microclimat très particulier, qui l'oppose complètement aux autres prairies. Elle est encore beaucoup plus humide et plus froide que la forêt; et les fluctuations climatiques y sont encore plus faibles. La proximité de la forêt et de la rivière, l'humidité importante provenant de la rivière, le couvert de végétation relativement dense, y déterminent, de jour, un réchauffement faible, et de nuit, un refroidissement faible. Le vent aussi y est faible, ce qui ralentit l'évaporation, et maintient l'humidité.

2. Étude des préférences d'humidité et de température :

L'orgue d'humidité permet de déterminer, théoriquement, le préférendum d'humidité d'une espèce. Celle-ci se déplace ou s'arrête plus fréquemment dans l'une ou l'autre case de l'orgue; cette case indiquera donc l'humidité qu'elle préfère au sein du gradient, qui s'étend de 100 % d'humidité relative dans la case 1 à 34 % dans la case 6. Les résultats sont ordonnés en un histogramme de fréquence, qui exprime la fréquence (en %) de la présence des Carabidae dans chacun des compartiments. Les espèces les plus communes de la forêt et de la prairie furent testées : *Abax ater*, *Abax parallelus*, *Argutor oblongopunctatus*, *Hadrocarabus problematicus* et *Molops piceus* pour les espèces de forêt; *Carabus monilis* et *Poecilus coeruleus* pour les espèces de prairie; *Steropus madidus* et *Nebria brevicollis* pour les espèces ubiquistes.

Les résultats du préférendum d'humidité (figure 2) concordent fort bien avec ceux de THIELE (1964) et de LAUTERBACH (1964), dont les résultats sont pratiquement identiques, ainsi que celui de VAN HEERDT (1950) (pour *Abax ater*). Ils indiquent que les espèces de forêt, ainsi que *Steropus madidus* (qui est surtout abondant en forêt), préfèrent nettement une humidité élevée (prédominance de la case avec 100 % d'humidité relative); la seule différence avec les résultats de THIELE (1964) et de LAUTERBACH (1964) concerne *Argutor oblongopunctatus*, qui préférerait, selon ces auteurs, une humidité plus faible. Par contre, les espèces de prairie, ainsi que *Nebria brevicollis*, semblent indifférentes à l'humidité, voire préfèrent un habitat sec.

L'orgue de température, qui fonctionne selon le même principe que l'orgue d'humidité, n'a pas permis, quant à lui, d'obtenir des résultats précis, à cause de la fluctuation du gradient de température dans l'appareil. Les résultats bruts laissent toutefois apparaître, ici aussi, une similitude dans les réactions des espèces de forêt, ainsi que dans celles des espèces de prairie. De manière générale, les espèces de forêt semblent peu sensibles à l'influence de la température, avec malgré tout une certaine préférence pour les basses températures de la part de *Molops piceus* notamment, alors que les espèces de prairie choisissent plus nettement les hautes températures. Ces observations rejoignent encore une fois celles de THIELE (1964) et de LAUTERBACH (1964), ainsi que celles de SCHMIDT (1957), qui fournissent des résultats précis pour plusieurs espèces.

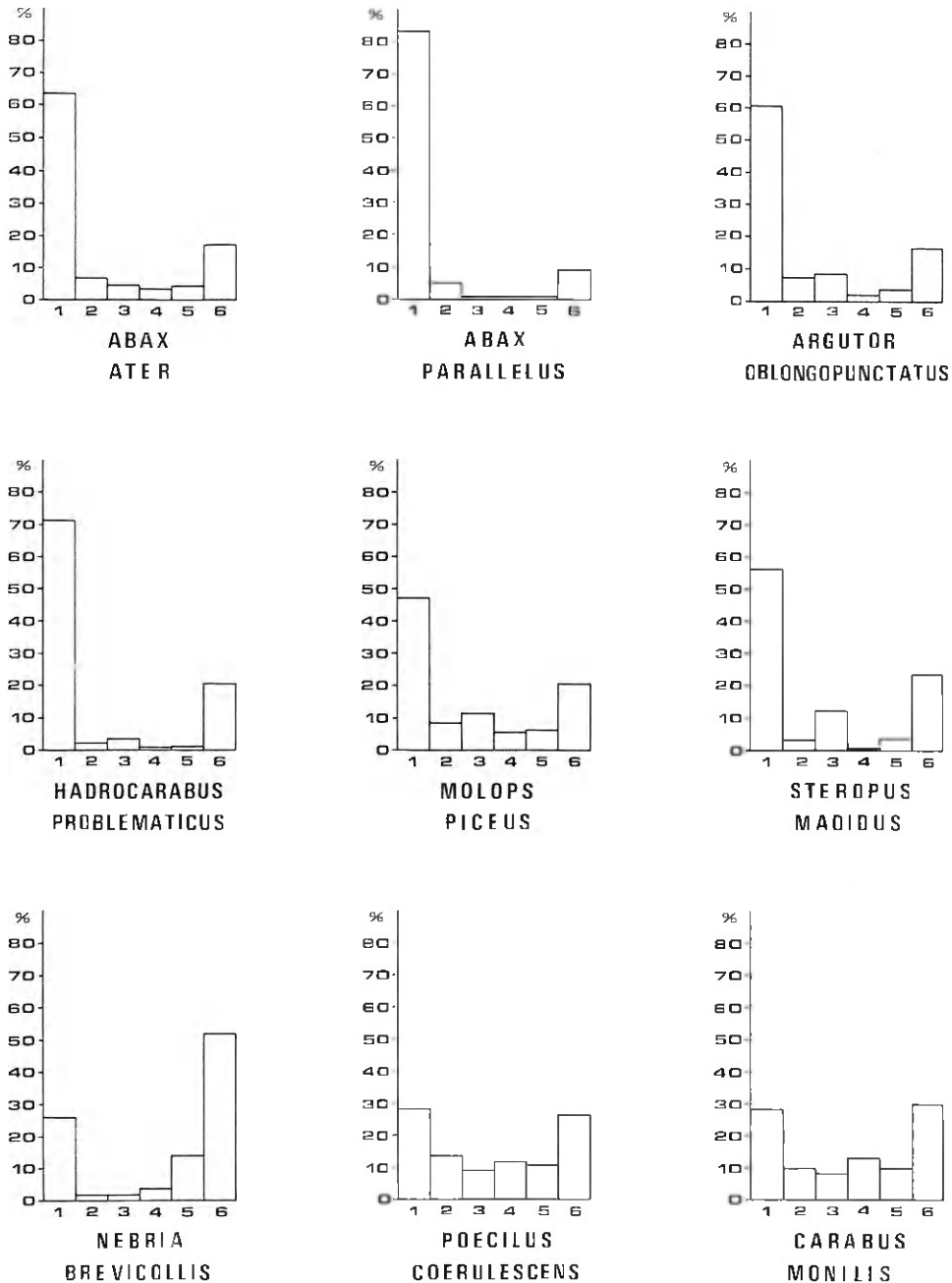


Fig.2: Résultats de l'orgue d'humidité. Les ordonnées indiquent la fréquence (en %) de la présence des Carabidae dans chacun des compartiments (1 à 6, en abscisses)

3. Discussion

L'étude des microclimats des biotopes confirme l'influence prépondérante du microclimat sur la distribution des Carabidae. La succession des biotopes ordonnés d'après l'affinité de leurs peuplements de Carabidae (figure 1) coïncide en effet avec une succession des microclimats qui va depuis le milieu le plus chaud et sec au milieu le plus froid et humide, sauf en ce qui concerne la prairie du coteau acide, dont la faune présente des affinités avec la prairie humide. Les microclimats expliquent à merveille la différence qui existe entre les faunes de forêt et de prairie.

Les résultats des études sur les préférences de température et d'humidité indiquent que le facteur principal déterminant la distribution des Carabidae de forêt est l'humidité élevée, qui s'accompagne d'une certaine indifférence à l'égard de la température, ou d'une préférence peu marquée pour les basses températures. Au contraire, chez les Carabidae de prairie, le facteur principal qui détermine leur distribution est une haute température; ces espèces sont relativement indifférentes à l'égard de l'humidité.

Le microclimat forestier, plus humide et plus froid, abrite donc des espèces qui recherchent une humidité forte et qui s'adaptent aux basses températures; tandis que le microclimat de prairie, plus chaud et plus sec, accueille des espèces qui recherchent une température élevée et qui s'accommodent d'une humidité faible.

Les microclimats permettent d'expliquer aussi la faune, bizarre pour une prairie, de la prairie humide. En effet, la proximité immédiate de la forêt ne justifie pas du tout l'abondance, dans la prairie humide, des espèces caractéristiques de la forêt. Les autres prairies se trouvent dans la même situation, et pourtant elles ne sont traversées qu'occasionnellement par *Abax ater* et les autres Carabidae des bois avoisinants. En réalité, l'analyse du microclimat de la prairie humide a démontré que celle-ci se rattachait bien plus, par son microclimat, à la forêt qu'à la prairie. L'humidité très élevée qu'elle maintient, alliée à sa couverture de végétation importante, en fait un habitat très adéquat aux espèces de forêt.

Si nous entrons dans une comparaison plus détaillée des biotopes, si nous comparons par exemple les diverses prairies ou forêts entre elles, il est cependant manifeste que nous devons faire appel à l'influence d'autres facteurs. En effet, les trois forêts ne possèdent pas des conditions microclimatiques assez différentes pour pouvoir expliquer le peu de Carabidae vivant dans la forêt du coteau calcaire, ni le faible effectif dans la forêt d'épicéa d'espèces aussi abondantes que *Argutor oblongopunctatus*, *Abax parallelus* et *Molops piceus* dans la forêt de feuillus.

Malgré sa chaleur, sa sécheresse et ses grandes variations climatiques, la prairie calcaire ne présente pas non plus un microclimat tellement différent de celui de la prairie acide, au point d'y expliquer l'absence de nombreuses espèces. Les facteurs qui doivent intervenir pour expliquer ces différences faunistiques sont :

a. *le type de sol*, qui oppose la colline calcaire à la colline acide, et qui peut expliquer la pauvreté en Carabidae de la colline calcaire. Le type de sol peut intervenir aussi bien par la composition minéralogique du sol que par la structure du sol (moins favorable à l'enfouissement des insectes sur la colline calcaire).

b. *le type de litière*, qui peut expliquer la plus grande richesse en Carabidae dans la forêt de feuillus que dans la forêt d'épicéa.

En effet, la litière de la première est constituée de feuilles mortes entre lesquelles il est aisé pour un insecte de se glisser et de poursuivre une proie mobile; l'épaisseur de cette litière ainsi que l'aération du sol doivent encore contribuer à

faire de la forêt de feuillus un milieu très approprié aux Carabidae prédateurs. La forêt de jeunes épicéas, par contre, possède une litière plus compacte, formée d'un amas d'aiguilles entre lesquelles un prédateur a beaucoup plus de mal à se faufiler que ses proies, plus petites. De plus, sa décomposition est très lente; il s'écoule plusieurs années avant que les aiguilles ne soient attaquées et transformées. La litière particulière aux forêts de conifères doit s'accompagner, pour cette raison, d'une microfaune différente de celle de la forêt caducifoliée.

c. *le mode d'alimentation*. Il est évident, dès l'abord, que les Carabidae herbivores se trouvent en prairie, et par conséquent, leur mode d'alimentation détermine en priorité leur distribution. D'autre part, la litière caractéristique des bois est plus favorable aux prédateurs que l'herbe dense des prairies, où il est difficile de se faufiler lorsqu'il n'y a pas de voies de passage sous les herbes mortes. Il est dès lors possible, comme l'a suggéré WILLIAMS (1959), que la forêt abrite surtout des espèces carnivores, et la prairie, surtout des espèces phytophages, tandis que les Carabidae à régime alimentaire mixte se trouveraient dans les deux milieux.

d. *la luminosité* : MITCHELL (1963b) a montré, pour *Metallina lampros* et *Trechus quadristriatus*, que chacune de ces espèces réagit différemment à la lumière, et que ce phénomène est en relation avec leur habitat et leur mode de vie. THIELE (1964, 1969) et LAUTERBACH (1964) ont testé le préférendum de luminosité de plusieurs espèces et ont mis en évidence que les espèces de forêt sont en général « photonégatives », alors que les espèces de prairie sont en grande part « photopositives ». Cette préférence de luminosité est en relation avec le microclimat auquel chaque espèce est adaptée; en particulier, la préférence de l'obscurité semble une adaptation des espèces recherchant une humidité élevée, qui leur permet d'être actives pendant la nuit (c'est-à-dire aux moments les plus humides de la journée) et de s'orienter vers des biotopes abrités.

IV. LES CYCLES D'ACTIVITÉ

Les cycles d'activité annuelle furent étudiés à l'aide des pièges d'activité pour 18 espèces de Carabidae; ces cycles ne seront pas repris ici. En effet, si des pièges d'activité fonctionnèrent pendant trois années, leur faible nombre ne permit de reconstituer des cycles d'activité précis que pour des espèces assez répandues (*Abax ater*, *Steropus madidus*, *Hidrocarabus problematicus*, ...), et le cycle de celles-ci correspond sensiblement à la description qu'en ont faite plusieurs auteurs (dont GREENSLADE, 1965). Quant aux espèces moins communes, ou à celles qui ne sont pas citées dans la littérature, elles ne purent être étudiées que pendant la première moitié de l'année 1976, leur cycle est donc incomplet.

Les cycles d'activité ne sont intéressants ici que par leur relation avec la distribution des espèces. Il est remarquable de constater que la différenciation faunistique entre la forêt et la prairie se superpose à une certaine différenciation dans les cycles d'activité, corroborant ainsi l'influence des microclimats dans la distribution des Carabidae. Les espèces de prairie qui ont été étudiées — sauf *Steropus madidus* — ont en commun leur activité annuelle précoce : *Argutor strenuus* est actif dès mars et avril, suivi de *Clivina fossor* et *Metallina lampros* qui traversent leur maximum d'activité en avril-mai; celui-ci est atteint par *Amara convexior* en avril-juin, puis par *Poecilus coeruleus*, *Badister bipustulatus* et *Stomis pumilus* en mai-juin, enfin par *Carabus monilis* en juin, peut être en juillet. Quant à

Steropus madidus, espèce ubiquiste, il court au sol déjà tôt dans l'année, mais présente son activité maximale en août. Cette succession des pics d'activité des différentes espèces au cours de l'année devrait être complétée par des relevés en été et en automne, mais, d'ores et déjà, elle indique la relation qui existe entre un habitat de prairie et une activité printanière.

La forêt connaît également une succession des pics d'activité des Carabidae, mais celle-ci est plus reculée vers l'été et l'automne. Plusieurs espèces ont une activité printanière : *Orinocarabus nemoralis* de mars à juin, *Notiophilus rufipes* et *Metallina lampros* en avril et mai, *Argutor oblongopunctatus*, *Abax parallelus* et *Molops piceus* d'avril à juin, avec un maximum en juin. Quelques espèces abondantes passent par une activité en été : *Abax ater* en juin-juillet, *Steropus madidus* en août et début septembre. *Cychrus attenuatus* est actif à la fin d'août et en septembre.

Comme l'a suggéré GREENSLADE (1965), cette différenciation doit trouver son origine dans les microclimats des deux milieux. La forêt se réchauffe et se refroidit plus tard que la prairie au cours de l'année (GEIGER, 1959), il est donc logique que les pics d'activité y soient décalés dans le temps.

LARSSON (1939) a fait la même observation pour des macroclimats différents dans les diverses régions de Scandinavie. Dans la mesure où les larves, plus sensibles que les adultes, ne peuvent se développer en hiver ou en automne dans la prairie, à cause du froid qui y règne, le cycle d'activité en prairie tend à être le suivant : reproduction (qui correspond à l'activité maximale) au printemps, développement des larves en été, émergence des adultes en automne, qui passeront l'hiver jusqu'à la saison de reproduction suivante.

Par contre, puisque la forêt se refroidit moins et plus tard dans l'année, le cycle d'activité en forêt tend plutôt à être : émergence des adultes au printemps, reproduction en été, développement des larves en automne, qui passeront l'hiver et deviendront des adultes l'année suivante.

Une autre hypothèse ne peut cependant pas être exclue : les cycles annuels pourraient être adaptés à la quantité de nourriture disponible au cours de l'année.

S'il se vérifiait que les larves ont des besoins alimentaires plus importants que les adultes, par leur abondance et les impératifs de leur croissance, les cycles tendraient sans doute à faire coïncider la période de développement des larves avec le moment de la plus grande disponibilité de nourriture. En prairie, ceci a lieu en été, au moment où les insectes phytophages se sont reproduits et présentent une biomasse maximale.

En forêt les phytophages passent aussi par une abondance maximale en été, mais il ne se trouvent pas au sol à ce moment. En revanche, ils descendent au sol en automne pour hiberner. Ces différences de disponibilité de la nourriture au cours de l'année, en prairie et en forêt pourraient également expliquer les différences dans les cycles d'activité des Carabidae.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier M. Reckinger, qui a bien voulu effectuer l'analyse des formations végétales des milieux étudiés, ainsi que M. Hansen pour son aide dans la détermination de quelques espèces de Carabidae difficiles.

RÉFÉRENCES

- BERTHET, P. (1960) — La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. *Vegetatio*, **9** : 197-207.
- DRIFT, J. VAN DER (1951) — Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, **94** : 1-168.
- DRIFT, J. VAN DER (1959) — Field studies on the surface fauna of forests. *Meded. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.*, **41** : 79-103.
- GEIGER, R. (1959) — The climate near the ground. Cambridge, Mass.
- GEILER, H. (1956-57) — Die evertebraten fauna mitteleuropäischen Feldkulturen. *Will. Z. Carl Marx Univ. Leipzig Math. Naturw. Reihe*, **6** : 411-424.
- GASPAR, Ch. (1967) — Recherches sur l'écosystème forêt. Série C : La chênaie à Galeobdolon et à Oxalis de Mesnil-Eglise (Ferage). Contribution n° 3 : Coléoptères piégés en 1965 et 1966. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, **2** : 657-666.
- GASPAR, Ch. (1974) — Recherches sur l'écosystème forêt. Biocénose des Coléoptères du niveau du sol dans différents biotopes. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, **9** (3) : 317-334.
- GREENSLADE, P. J. M. (1961) — Studies on the ecology of Carabidae. Ph. D. Thesis, University of London.
- GREENSLADE, P. J. M. (1963a) — The habitats of some Carabidae. *Ent. mon. Mag.*, **99**, nos 1191-93 : 129-132.
- GREENSLADE, P. J. M. (1963b) — Aggregation in British Carabidae. *Ent. mon. Mag.*, **99**, nos 1194-5 : 202.
- GREENSLADE, P. J. M. (1964) — The distribution, dispersal and size of a population of *Nebria brevicollis* (F.), with comparative studies on three other Carabidae. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 311-333.
- GREENSLADE, P. J. M. (1965) — On the Ecology of some British Carabid beetles with special reference to life histories. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **16** : 149-179.
- HEERDT, P. F. VAN (1950) — The temperature and humidity preferences of certain Coleoptera. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, **53** : 347-360.
- HIKIMIUK, A. I. (1948) — (A quantitative study of seasonal phenomena in the life of *Carabus* species) (en russe). *Bull. Soc. Nat., Moscow*, **1153** : 4-13.
- JEANNEL, R. (1941) — Faune de France, n° 39. Coléoptères carabiques (I).
- JEANNEL, R. (1942) — Faune de France, n° 40. Coléoptères carabiques (II).
- LARSSON, S. G. (1939) — Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der danischen Carabiden. *Ent. Medd.*, **10** : 277-560.
- LAUTERBACH, A. W. (1964) — Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abh. Landesm. Naturk.*, **26** : 1-103.
- LINDROTH, C. H. (1945) — Die fennoskandischen Carabidae. I. Göteborgs Vetensk. Sandh. Handl., (B), 4, (1).
- LINDROTH, C. H. (1974) — Handbooks for the identification of British Insects, vol. IV, Part 2 : Coleoptera, Carabidae.
- MITCHELL, B. (1963a) — Ecology of two Carabid beetles, *Bembidion lampros* (Herbst) and *Trechus quadristriatus* (Schränk). I. Life cycles and feeding behaviour. *J. Anim. Ecol.*, **32** : 289-299.
- MITCHELL, B. (1963b) — Idem. II. Studies on populations of adults in the field, with special reference to the technique of pitfall trapping. *J. Anim. Ecol.*, **32** : 377-392.
- PALLMANN, H., E. EICHENBERGER & A. HASLER (1940) — Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologische oder bodenkundlichen Untersuchungen. *Ber. Schr. Bot. Ges.*, **50** : 337-362.
- SCHJØTZ-CHRISTENSEN, B. (1965) — Biology and population studies of Carabidae of the Corynephoretum. *Natura Fennica*, **11** : 1-173.

- SCHMIDT, G. (1956) — Der Stoffwechsel der Caraben und seine Beziehung zum Wasserhaushalt. *Zool. Jb. Abt. Phys.*, **66** : 273-294.
- SCHMIDT, G. (1957) — Die Bedeutung des Wasserhaushalts für das ökologische Verhalten der Caraben. *Z. angew. Ent.*, **40** : 390-399.
- SCHNOCK, G. (1967) — Thermisme comparé de l'habitat dans la forêt et la prairie permanente. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **43** (36), Contribution n° 12.
- SØRENSEN, T. (1948) — A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* (K. danske. vidensk. Selsk. N.S.), **5** : 1-34.
- THIELE, H. U. (1962) — Zusammenhänge zwischen Jahreszeit der Larvalentwicklung und Biotopbindung bei waldbewohnenden Carabiden. *Verh. XI. Intern. Kongress Entom.*, **3** : 165-169.
- THIELE, H. U. (1964) — Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, **53** : 387-452.
- THIELE, H. U. (1968) — Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? *Naturw. Rdsch.*, **21** : 57-65.
- THIELE, H. U. (1969) — Zusammenhänge zwischen Tagesrhythmik, Jahresrhythmik und Habitatbindung bei Carabiden. *Oecologia*, **3** (2) : 227-229.
- TISCHLER, W. (1955) — Influence of soil types on the epigeic fauna of agricultural land. In : Kevan D. K. McE (Ed.) « *Soil Zoology* », London : 125-137.
- WILLIAMS, G. (1959) — Seasonal and diurnal activity of Carabidae with particular references to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. *J. Anim. Ecol.*, **28** : 309-330.