



HAL
open science

Effet des ressources trophiques alternatives sur le comportement alimentaire des carabes

Océane Saint-Lys

► **To cite this version:**

Océane Saint-Lys. Effet des ressources trophiques alternatives sur le comportement alimentaire des carabes. Sciences du Vivant [q-bio]. 2023. dumas-04237862

HAL Id: dumas-04237862

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04237862v1>

Submitted on 11 Oct 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

L'Institut Agro Rennes-Angers

Site d'Angers Site de Rennes

<p>Année universitaire : 2022 - 2023</p> <p>Spécialité : Horticulture</p> <p>Spécialisation (et option éventuelle) : PPEH</p>	<p>Mémoire de fin d'études</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2)</p> <p><input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)</p>
---	--

Effet des ressources trophiques alternatives sur le comportement alimentaire des carabes

Par : Océane SAINT-LYS



Soutenu à Angers

le 08/09/2023

Devant le jury composé de :

Président : Nicolas CHEN

Maître de stage : Benjamin CARBONNE

Enseignant référent : Alexandre DEGRAVE

Autres membres du jury (Nom, Qualité)

Azélie LELONG, experte biocontrôle

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle de l'Institut Agro Rennes-Angers

Remerciements

En préambule de ce travail, j'aimerais remercier les personnes qui ont contribué de près ou de loin au bon déroulement de mon stage de fin d'études.

Tout d'abord, je tiens à remercier mon maître de stage, Benjamin Carbonne, qui m'a encadré pendant tout le long de ce stage. Il a su me guider et me conseiller à chaque étape et a toujours été disponible et d'une grande aide pour moi. Il m'a de plus fait découvrir le monde merveilleux des carabes et des insectes à travers sa passion et je l'en remercie.

Je veux par la suite remercier Margot Bricout dont l'aide m'a été précieuse durant chacune de mes missions et qui m'a permis de réaliser à bien tous les objectifs que je m'étais fixée. Margot et Benjamin m'ont, de plus, tenu compagnie pendant les longues heures de test de comportement notamment après la pause-déjeuner où le temps me paraissait très long.

Je remercie aussi Sylvia Anton pour ses conseils et ses nombreuses relectures sur mon rapport.

Un grand merci aussi à tout le reste de l'équipe pour leur accueil chaleureux, leur bonne humeur constante et leur motivation à m'aider quand je cherchais désespérément des lampes, du scotch ou encore des collemboles.

Je tiens aussi à remercier les nombreux stagiaires que j'ai côtoyé sur une longue ou une plus courte durée et qui ont rendu la salle E137 vivante et conviviale.

Et enfin, je voudrais glisser un petit mot aux carabes qui sont arrivés nombreux, plus ou moins motivés et ne sont malheureusement pas repartis. Ces expérimentations avec eux permettront, je l'espère, de les favoriser dans la nature et de donner un sens à leur sacrifice !

Table des matières

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

Liste des annexes

I.	Introduction	1
A.	Vers une réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires	1
B.	Les carabes, des auxiliaires prometteurs pour le contrôle biologique	2
1.	Biologie et distribution des carabes	2
2.	Complexité des régimes alimentaires et utilité en lutte biologique	3
3.	Les proies alternatives, un obstacle à la régulation biologique ?	5
C.	Problématique et hypothèses de l'étude	6
II.	Matériel et méthode	7
A.	Choix et approvisionnement en carabes	7
1.	Capture, choix et maintien des carabes	7
2.	Isolement des carabes avant expérimentation	8
B.	Les ressources trophiques utilisées	8
1.	Le puceron <i>Sitobion avenae</i>	8
2.	La graine de <i>T. officinale</i>	9
C.	Expérimentation en microcosme	10
1.	Modalités testées	10
2.	Dispositif expérimental	11
a)	Test de consommation sur 24h	12
b)	Test de comportement sur 1h	12
D.	Traitements statistiques des données	13
1.	Test de consommation	13
2.	Test de comportement	14
3.	Traitement des modèles	15
III.	Résultats	16
A.	Test de consommation : étude de la proportion de proies mangées par <i>P. cupreus</i> et <i>A. familiaris</i> en fonction des ressources disponibles	16
B.	Test de comportement : étude de la réponse comportementale de <i>P. cupreus</i> et <i>A. familiaris</i> en fonction des ressources disponibles	19
IV.	Discussion	21
A.	Evaluation des préférences chez les carabes entre <i>T. officinale</i> et <i>S. avenae</i>	21

B. Evaluation de la stabilité de la consommation d'une proie en présence d'une proie alternative ou de son odeur	22
C. Des facteurs internes qui jouent sur le niveau de consommation des proies chez <i>Poecilus cupreus</i> et <i>Amara familiaris</i>	24
V. Conclusion et perspectives	25
Bibliographie	
Sitographie	
Annexes	

Liste des abréviations

EAG : Electroantennographie

EBF : E-beta-farnesene

Modalité G : Modalité 30 graines

Modalité P : Modalité 30 pucerons

Modalité GP : Modalité 30 pucerons et 30 graines

Modalité GodeurP : Modalité 30 graines avec l'odeur de puceron

Modalité PodeurG : Modalité 30 pucerons avec l'odeur de graine

Liste des figures

Figure 1 : Evolution du NODU agricole consacré à l'utilisation de produits phytopharmaceutiques à des fins agricoles, (ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, 2022)

Figure 2 : Evolution de la présence de pucerons verts entre 2017 et 2020, (Données Vigicultures®, Institut technique de la betterave, 2020)

Figure 3 : Schéma de la disposition d'un piège Barber en champs, (Saint-lys, 2023)

Figure 4 : Boîte de maintien des carabes, (Saint-lys, 2023)

Figure 5 : Photo des espèces de carabe *Poecilus cupreus* (à droite) et *Amara familiaris* (à gauche), (coleoweb, 2023)

Figure 6 : Etapes clés de l'isolement des carabes pour standardiser la faim de chaque individu, (Saint-lys, 2023)

Figure 7 : Schéma simplifié du fonctionnement de l'EAG sur un carabe, (Saint-lys, 2023)

Figure 8 : Dispositif expérimental utilisé pour chaque expérimentation. Le carabe est placé au centre de la boîte de pétri, (Saint-lys, 2023)

Figure 9 : Proportion de proies mangées par *P. cupreus* (graine ou puceron) selon la modalité et le temps

Figure 10 : Proportion de proies mangées par *A. familiaris* (graine ou puceron) selon la modalité et le temps

Figure 11 : Proportion de proies mangées par *P. cupreus* selon la modalité et le sexe

Figure 12 : Proportion de graines mangées par *P. cupreus* selon la modalité et le temps

Figure 13 : Proportion de graines mangées par *A. familiaris* selon la modalité et le temps

Figure 14 : Proportion de graines mangées par *P. cupreus* selon le sexe

Figure 15 : Proportion de graines mangées par *A. familiaris* selon le sexe

Figure 16 : Proportion de pucerons mangés par *P. cupreus* selon la modalité et le temps

Figure 17 : Proportion de pucerons mangés par *A. familiaris* selon la modalité et le temps

Figure 18 : Proportion de pucerons mangés par *P. cupreus* selon le poids de individus (en grammes) avant le début de l'expérimentation

Figure 19 : Temps avant consommation de la première proie par *P. cupreus* selon les modalités

Figure 20 : Temps avant consommation de la première proie par *A. familiaris* selon les modalités

Liste des tableaux

Tableau I : Masse (en gramme) pour 200 individus pesés de *Sitobion avenae* et *Taraxacum officinale*

Tableau II : Table d'Anovas des modèles issus des tests de nutrition pour chaque espèce de carabe et chaque modèle. Les variables explicatives présentes sont celles retenues pour chaque modèle

Tableau III : Première proie consommée par *P. cupreus* durant le test de comportement et selon les modalités

Tableau IV : Première proie consommée par *A. familiaris* durant le test de comportement et selon les modalités

Tableau V : Récapitulatif des résultats des analyses statistiques pour le comportement selon les espèces de carabes, les modèles, les variables réponses et les variables explicatives prises en compte. (S) signifie que le modèle a un impact sur la variable réponse donnée (voir tableau V à VII pour le détail), (NS) signifie que le modèle est non significatif et (-) signifie que la variable explicative a été retirée du modèle lors de la sélection de modèles.

Tableau VI : Détail des résultats des analyses statistiques pour la variable "nombre de contacts" pour *P. cupreus* en fonction des modalités

Tableau VII : Détail des résultats des analyses statistiques pour la variable "nombre de contacts" pour *A. familiaris* en fonction des modalités

Tableau VIII : Détail des résultats des analyses statistiques pour la variable "nombre de manipulations" pour *A. familiaris* en fonction des modalités

Liste des annexes

Annexe I : Script R du test de consommation (exemple pour une modèle)

Annexe II : ACP réalisées pour *P. cupreus* (en haut) et *A. familiaris* (en bas), pour les deux types de proies (graine et puceron) et avec les variables réponses suivantes : temps de contact, nombre de contacts, temps de manipulation, nombre de manipulation, nombre de proies consommées

Annexe III : Script R pour le test de comportement (exemple pour un modèle)

Annexe IV : Résultats des Anovas de tests de comportement pour chaque espèce de carabe et chaque modèle. Les variables explicatives présentes sont celles retenues pour chaque modèle

Annexe V : Temps moyen nécessaire à *P. cupreus* ou *A. familiaris* pour manger une graine ou un puceron

Annexe VI : Taille (en cm) moyenne des carabes *P. cupreus* et *A. familiaris* selon le sexe

Annexe VII : Poids des carabes *P. cupreus* (en haut) et *A. familiaris* (en bas) selon le sexe et le stade des œufs chez les femelles (uniquement pour *P. cupreus*)

I. Introduction

A. Vers une réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires

Depuis les années 2000, on constate une prise de conscience grandissante quant à l'utilisation des produits phytopharmaceutiques et leurs impacts sur les écosystèmes et la santé humaine [1, 2]. En France, les citoyens ont de fortes attentes sur le sujet et le gouvernement a commencé à mettre en place des actions afin de réduire leur utilisation. Par exemple, le gouvernement a mis en place en 2009 le plan Ecophyto, puis sa suite, le plan Ecophyto II en 2015 et enfin, le plan Ecophyto II+ en 2018. Ce plan a pour objectif d'accompagner les producteurs dans une transition agro-écologique. En particulier, le plan soutient l'innovation et la recherche d'alternatives aux produits phytosanitaires. Il promeut notamment les produits de biocontrôle et les préparations naturelles peu préoccupantes [3]. Avec cette prise de conscience et les actions mises en place, on peut déjà observer une réduction du Nombre de Dose Unité (NODU) qui représente l'évolution du nombre de doses de produits phytosanitaires utilisées dans l'agriculture par hectare ([4] et Figure 1).

Cependant, avec la diminution de l'utilisation de ces produits, de nombreuses problématiques de santé des plantes perdurent ou émergent. Les bioagresseurs qui, jusqu'alors, étaient éradiqués par les produits phytosanitaires se multiplient faute de solutions alternatives. On peut citer le cas de la résurgence de la jaunisse de la betterave, souvent transmise par le puceron *Myzus persicae*, et qui cause de grandes pertes de rendement sans traitement insecticide. Avec une première interdiction des néonicotinoïdes (substances neurotoxiques utilisées dans des produits insecticides) en 2018, on a observé une forte remontée du nombre de pucerons et des cas de jaunisses les deux années suivantes (Figure 2 et [5]). Cette problématique est d'autant plus urgente que les autorisations dérogatoires pour les néonicotinoïdes seront interdites fin 2023 (Tricault, 2023 ; Fesneau et Béchu, 2023). Sans solutions alternatives, il est difficile de se passer des produits phytosanitaires et cela se ressent par la remontée du NODU agricole en 2020 (Figure 1).

Les herbicides, les défanants et agents anti-mousses représentent 49% du NODU agricole [6]. Cela démontre que la présence d'adventices sur une parcelle est un problème majeur. En effet, elles génèrent de la nuisibilité directe par compétition avec la culture installée mais aussi de la nuisibilité indirecte en gênant les machines lors de la récolte et en impactant la qualité de la récolte. La difficulté d'élimination des adventices réside dans le fait qu'elles persistent d'une année sur l'autre à travers le stock semencier du sol [7]. Une étude datant de 2006 s'est penchée sur les pertes de rendements causées par les bioagresseurs. Ainsi dans une culture de blé, les adventices sont le groupe de bioagresseurs le plus problématique et peuvent diminuer le rendement jusqu'à 23% (Oerke, 2006).

En ce qui concerne les insecticides et acaricides, 19% du NODU agricole y est dédié [6]. Parmi les insectes, un insecte souvent problématique est le puceron. C'est un ravageur important sur de nombreuses cultures [8]. Les pucerons sont les principaux ravageurs des cultures céréalières et peuvent entraîner d'importantes baisses de rendement pouvant aller de

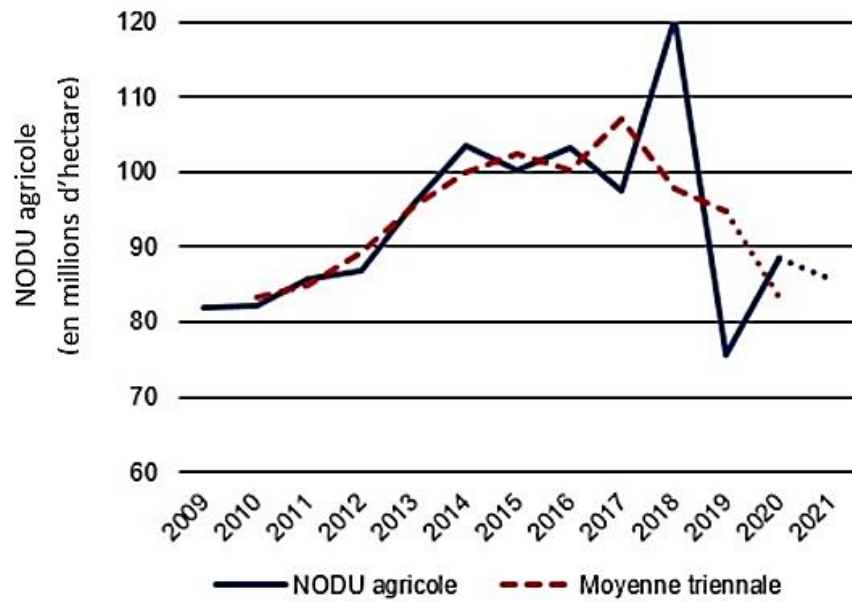


Figure 1 : Evolution du NODU agricole consacré à l'utilisation de produits phytopharmaceutiques à des fins agricoles, (ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, 2022)

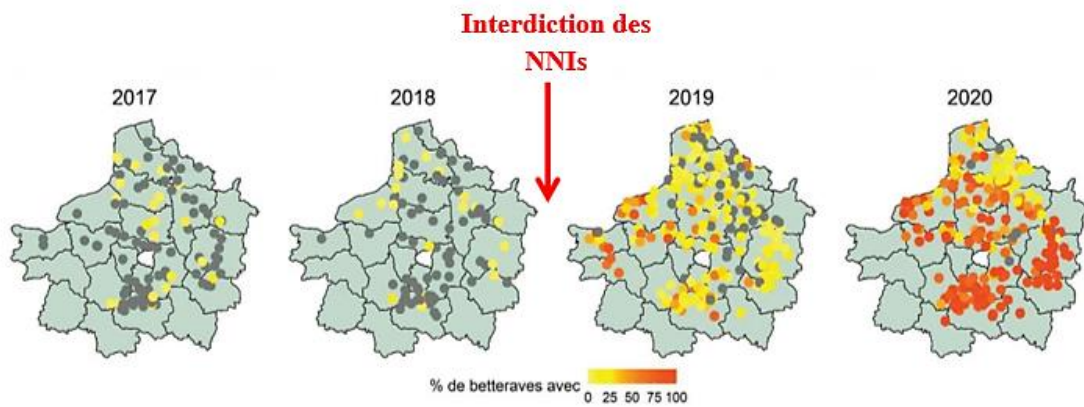


Figure 2 : Evolution de la présence de pucerons verts entre 2017 et 2020, (Données Vigicultures®, Institut technique de la betterave, 2020)

10 à 20 quintaux par hectare sur le blé tendre (Dedryver, 2008). Le puceron *Sitobion avenae* est, par exemple, un ravageur des cultures céréalières (notamment au printemps) mais aussi un potentiel vecteur de virus, notamment de la jaunisse nanisante de l'orge [9].

Trouver des alternatives aux produits phytosanitaires est donc un enjeu fort. Bien que de nombreux leviers alternatifs soient étudiés, leur efficacité est souvent partielle en comparaison des produits phytosanitaires. Pour atteindre des résultats satisfaisants, il est souvent nécessaire de combiner différents leviers alternatifs bien que cela puisse s'avérer complexe (Guillou, 2013). Par ailleurs, il faut prendre en compte le coût qui parfois peut s'avérer plus élevé qu'avec les solutions conventionnelles ainsi que la durée de la protection dans le temps (Herth, 2011 et Leray et al, 2020).

Parmi les leviers alternatifs, la lutte biologique pour réguler les populations de bioagresseurs est particulièrement étudiée. La lutte biologique est l'utilisation d'organismes vivants, appelés ennemis naturels, afin d'empêcher ou de réduire les pertes ou dommages causées par des organismes nuisibles [10]. Une des méthodes de lutte biologique est la lutte biologique par conservation. Cette stratégie de lutte consiste à favoriser la présence d'ennemis naturels indigènes en modifiant l'agrosystème et les pratiques agricoles [11]. La lutte biologique par conservation entretient la biodiversité fonctionnelle déjà en place en créant par exemple des zones refuges pour les ennemis naturels. Bien que longue à mettre en place, la lutte biologique par conservation permet de maintenir des populations d'ennemis naturels sur le long terme (Ecophyto, 2015). A contrario de la lutte biologique par augmentation ou par introduction, la lutte biologique par conservation ne dépend pas d'intrants, ce qui rend l'agriculteur plus autonome (Tibi et al, 2022). Cependant, les mécanismes favorisant les ennemis naturels sont complexes et la réussite de la lutte biologique par conservation dépend bien entendu des pratiques agricoles, des infrastructures autour des parcelles (présence de bandes enherbées, de haies...) mais aussi, à plus large échelle, de la structure du paysage agricole alentours sur lequel les agriculteurs ont difficilement le contrôle [12]. Par ailleurs, les aménagements réalisés dans le cadre de la lutte biologique par conservation peuvent aussi attirer d'autres espèces (bioagresseurs ou proies alternatives pour les ennemis naturels) et inverser la balance bénéfice/risque (Gayraud, 2018).

B. Les carabes, des auxiliaires prometteurs pour le contrôle biologique

1. Biologie et distribution des carabes

Parmi les ennemis naturels utiles pour les cultures, les carabes sont des insectes particulièrement prometteurs pour la régulation biologique de bioagresseurs. Ils appartiennent à la famille des Carabidae et à l'ordre des coléoptères. Il y a plus de 40 000 espèces connues dans le monde et environ 1 000 en France (Dajoz, 2002). Les carabes sont retrouvés dans des habitats variés tels que les forêts, des prairies mais aussi des cultures (Tenailleau et al, 2011 et Roger et al, 2021). On les retrouve notamment dans les agroécosystèmes de l'Europe tempérée où ils peuvent être très abondants.

Plus de 165 espèces de carabes peuvent être observées dans le Nord-Ouest de la France, en milieu agricole (Roger et al, 2021). A plus petite échelle, une étude réalisée entre 2009 et 2011, a montré que les champs et leurs bordures pouvaient abriter en moyenne 39 espèces de carabes différentes (Tosser et al, 2014). A l'échelle de la parcelle, bien que les carabes soient dispersés, on retrouve souvent des agrégations de carabes dans des zones riches en nourriture et abris (Thomas et al, 2002). Dans certaines cultures comme le blé d'hiver, les populations peuvent atteindre 10 000 individus par hectare et héberger une grande diversité d'espèces. Néanmoins, seules quelques espèces sont observées en grande abondance (Dajoz, 2002 et Tenailleau et al, 2011).

Le mode de déplacement privilégié par les carabes est la course au sol, bien que certaines espèces soient capables d'utiliser occasionnellement le vol. Il a été démontré que l'espèce *Pterostichus niger* pouvait parcourir 20 m par heure. Ces capacités de déplacement sur terre sont donc suffisantes pour aller et venir de champ en champ (Thomas et al, 2002).

2. Complexité des régimes alimentaires et utilité en lutte biologique

Les espèces de carabes sont souvent classées dans trois guildes trophiques suivant leurs préférences alimentaires : granivore, omnivore ou carnivore (Kotze et al, 2011 et Tenailleau et al, 2011). Néanmoins, ce classement reste arbitraire car il existe un continuum de la granivorie à la carnivorie, avec beaucoup d'espèces capables de consommer à la fois des proies animales et végétales. C'est pourquoi les carabes sont souvent considérés comme des prédateurs généralistes et opportunistes (Mundy et al, 2000). Les préférences alimentaires des carabes dépendent essentiellement de facteurs internes (morphologie, taille du carabe, sexe, stade de développement ...) et peuvent, par conséquent, évoluer au cours du temps (Kotze et al, 2011). Il faut cependant faire une distinction entre la préférence et le choix. En effet, la préférence est caractérisée par la consommation de certains types de ressources parmi une diversité de ressources et repose plutôt sur les facteurs internes des carabes mais aussi de ceux des ressources. A l'inverse, le choix est imposé par les facteurs extérieurs tels que l'environnement abiotique (climat) et biotique (présence de prédateurs et compétiteurs...) et peut contraindre les carabes à choisir sans tenir compte de sa préférence (Charalabidis, 2017). Il y a encore un manque d'informations sur le régime alimentaire de nombreuses espèces de carabes qui pourrait être comblé par l'utilisation d'analyses moléculaires. En effet, certaines analyses moléculaires du contenu stomacal des carabes ont montré que certaines espèces de carabes, souvent considérées comme carnivores, consomment aussi des graines (Frei et al, 2019). Ce manque d'informations sur le régime alimentaire peut compliquer la mise en évidence d'un lien entre les communautés de carabes et le service de régulation biologique. In fine, cela peut représenter un obstacle principal à la prise en compte par les producteurs de ce service écosystémique dans les parcelles cultivées.

Le régime alimentaire des carabes ainsi que leurs abondances dans les parcelles rendent ces insectes particulièrement intéressants pour la lutte biologique. En effet, les carabes peuvent rendre des services écosystémiques en consommant aussi bien des ravageurs (les pucerons, les limaces, ou encore des larves de lépidoptères) que des graines d'adventices dans les cultures (Kotze et al, 2011). En effet, de nombreuses espèces de carabes

consomment une grande diversité de graines d'adventices et peuvent contribuer à réduire le renouvellement du stock semencier contenu dans le sol (Carbonne et al, 2020). Les préférences et les quantités de graines consommées peuvent varier d'une espèce de carabe à une autre. Les préférences peuvent dépendre des caractéristiques morphologiques des carabes et des graines (Kulkarni et al, 2015). La taille et la masse des graines consommées semblent corrélées positivement avec la taille et la masse des carabes (Ali et Willenborg, 2023). Par exemple, *Amara familiaris* peut consommer environ 2 à 3 graines de *Taraxacum officinale* par jour (Klimes, Saska, 2010) alors qu'une espèce plus grande comme *Harpalus rufipes* peut consommer environ 29 graines de *T. officinale* par jour (Saska et al, 2010).

Les graines à fort taux lipidiques (entre 15% et 33%) comme par exemple, la graine de *Viola arvensis* avec un taux lipidique de 33%, sont souvent les plus consommées (Gaba et al, 2019). De même, une graine plate est plus facile à manipuler qu'une graine ronde (Foffová et al, 2020). Certaines espèces de carabes notamment les granivores, ont une structure des mandibules et un métabolisme plus adaptés pour consommer et digérer le matériel végétal comparé aux carabes omnivores (Lundgren et Lehman, 2010 ; Baulechner et al, 2022 ; Deroulers, 2018). Parmi les graines les plus consommées par le genre *Harpalus*, souvent considéré comme granivore, on peut citer celles de *Cirsium arvense*, *V. arvensis*, *Tripleurospermum inodorum*, *T. officinale* (Honek et al, 2006). Les carabes peuvent aussi consommer des quantités importantes de pucerons de différentes espèces (Mundy et al, 2000) tels que *Metopolophium dirhodum*, *Acyrtosiphon pisum* ou encore *Sitobion avenae* (Mundy et al, 2000 ; Couëdel, 2018 et Al Hassan, 2013). En 2000, une étude a montré que l'espèce *Poecilus cupreus* pouvait en moyenne consommer une vingtaine de pucerons par jour (Mundy et al, 2000).

La prédation de ressources est ainsi un investissement énergétique mais aussi temporel pour les carabes. Il y a tout d'abord un temps de recherche de nourriture puis, une fois la proie trouvée, il y a un second temps d'inspection et puis de consommation. Ces étapes peuvent durer plus ou moins longtemps et donnent des informations sur le type de proies préférentielles des carabes. Ainsi, des études ont pris en compte le temps de manipulation des proies afin d'obtenir des données sur la sélection des proies par les carabes (Lang et Gsodl, 2001 ; Mundy et al, 2000). Le carabe réalise ainsi un compromis entre le temps et l'énergie pour capturer et évaluer la qualité de la proie, l'énergie à fournir pour la manger et ce que la manger lui apporterait (Charalabidis, 2017). La mobilité des proies animales est, par exemple, un aspect largement pris en compte par le carabe lors de sa prédation. En effet, il semble que les carabes choisissent les proies immobiles qui sont plus faciles à capturer (Lang et Gsodl, 2001). Cette question de l'accessibilité de la proie se pose par exemple pour les pucerons. Leur localisation sur les plantes pourrait rendre difficile la prédation par les carabes dont la stratégie de chasse se situe souvent au sol. Néanmoins, les pucerons ont souvent tendance à se laisser tomber au sol lorsqu'ils sont dérangés et s'exposent à la prédation par les carabes (Ben-Ari et al, 2019).

Chez les carabes, la stratégie de chasse repose sur des stimuli tactiles, visuels, mais aussi et surtout des odeurs (composés organiques volatiles) qui se dégagent des graines et des proies animales afin de les détecter et les localiser (Kulkarni et al, 2017 ; Mundy et al, 2000).

La perception aux odeurs chez les carabes semble très spécifique car on observe des différences d'intensité de réponses à la présence d'odeurs (attraction, répulsion ou neutre) selon l'espèce de carabe donnée (Kulkarni et al, 2017). Les composés volatiles produits par les graines imbibées (acétone, éthanol, chloroforme, méthylène chloride...) attirent certaines espèces de carabes (Foffová et al, 2020 ; Ali et al, 2022). De même, les proies animales telles que les collembolles ou encore les pucerons, émettent des substances et des composés volatiles (phéromone d'agrégation, mucus...) auxquels les carabes peuvent être sensibles (Mundy et al, 2000 ; Salmon et al, 2020 ; McKemey et al, 2004). Ce sujet est relativement peu étudié et par conséquent peu de composés sont connus comme ayant un réel effet attractif sur les carabes. L'une des rares substances citées est le (E)-beta-farnésène, qui est la phéromone d'alarme produit par les pucerons et qui semble avoir un effet attractif (pour des doses plutôt élevées vers 34,5% d'EBF en solution) pour *Harpalus rufipes* (Kielty et al, 1996). Une étude d'olfactométrie portant sur le comportement de *Poecilus cupreus* a démontré qu'il était attiré par les composés volatiles émis par les collembolles et dans une moindre mesure, par ceux du puceron *Rhopalosiphum padi* (Mundy, 2000).

3. Les proies alternatives, un obstacle à la régulation biologique ?

Les régimes alimentaires des carabes, bien qu'avantageux pour la lutte biologique, impliquent aussi des problèmes. Les carabes peuvent aussi se nourrir de proies non ciblées par les producteurs et qui constituent une nourriture potentiellement appétante ou préférée pour les carabes. Une étude de 2019 a montré que deux espèces de carabes, *P. cupreus* et *P. melanarius* consommaient des pucerons, des graines d'adventices mais aussi des lombrics et des collembolles qui constituent des proies non ciblées (Frei et al, 2019). Lorsque ces proies non ciblées, appelées aussi proies alternatives, sont très abondantes ou très profitables (en termes d'apport énergétique, ...), elles peuvent entrer directement en compétition avec la consommation de bioagresseurs et induire un changement de comportement des carabes. *P. cupreus* a ainsi été observé, grimper sur des plantes d'orge lorsque celles-ci hébergeaient des colonies de *R. padi*. Cependant, en présence de collembolles au sol, les carabes cessent de grimper et concentrent leur prédation sur cette nouvelle proie (Mundy et al, 2000).

De la même façon, différents bioagresseurs consommés par les carabes, comme les graines d'adventices ou les pucerons, peuvent entrer en compétition. On parle de prédation apparente (Lichti et al, 2014). Par ailleurs, il semble que l'abondance des proies soit un élément clé dans le choix du carabe. Plus cette abondance est grande, plus les chances de rencontre des proies sont grandes et plus la quantité de proies consommées est élevée (Roubinet et al, 2017).

L'effet des ressources alternatives sur le comportement alimentaire des carabes est rarement étudié. Pourtant, ce changement possible de cible vers des proies alternatives pourrait affecter de manière négative le service de régulation biologique fourni par les carabes. Ce switch dans le comportement alimentaire des carabes est encore peu compris notamment pour les carabes omnivores qui peuvent consommer autant les graines que les proies animales. Pourtant, les observations aux champs semblent démontrer l'existence d'un

compromis entre la consommation de graines et de proies animales tels que les pucerons, les collemboles ou les lombrics (Frank et al, 2011 ; Carbonne et al, 2020). Ceci est d'autant plus préoccupant qu'un des leviers souvent mobilisés dans les systèmes agroécologiques est la diversification végétale qui entraîne souvent une augmentation de la biodiversité, y compris celle des proies alternatives [13]. Afin de mieux cerner l'impact de la présence de proies alternatives sur le comportement alimentaire des carabes, il est nécessaire, dans un premier temps, d'effectuer des études de laboratoire pour mieux comprendre comment les proies sont perçues par les carabes et comment leurs perceptions et présence affecte le comportement de prédation des carabes. Ce type d'études reste encore rare voire inexistant notamment lorsque l'on s'intéresse simultanément à des proies animales et végétales (Frank et al, 2011). Cela permettra de ne pas sur-estimer ou sous-estimer la contribution que les carabes pourraient apporter dans la gestion des bioagresseurs et de comprendre les variations de cette régulation biologique d'une parcelle à une autre (De Heij et al, 2020).

C. Problématique et hypothèses de l'étude

Afin de pouvoir prendre en compte les services écosystémiques des carabes et les intégrer dans le cadre de la lutte biologique contre les bioagresseurs, il est nécessaire d'approfondir les connaissances sur l'effet de la présence et de la perception de ressources trophiques alternatives sur le comportement des carabes et leur consommation de bioagresseurs.

Cette étude permettra de répondre à la problématique suivante : Dans quelle mesure la présence et la perception de ressources trophiques alternatives (graine, puceron) modifient-elles le comportement alimentaire des carabes ?

Plusieurs hypothèses peuvent déjà être posées :

- La présence et l'odeur d'un type de proie alternative, notamment si celle-ci est préférée, va impacter de manière négative le taux de consommation des autres types de proies présentes ;
- La présence et l'odeur d'un type de proie alternative, notamment si celle-ci est préférée, va augmenter le temps de recherche et de manipulation de cette proie alternative et donc diminuer le temps consacré aux autres types de proies présentes ;
- Les espèces de carabes testées percevront et mangeront préférentiellement les proies qui correspondent à leur régime trophique assigné (granivore = graine et omnivore = graine et puceron) ;

II. Matériel et méthode

A. Choix et approvisionnement en carabes

1. Capture, choix et maintien des carabes

L'approvisionnement des carabes adultes pour les expérimentations comportementales est effectué par des piégeages avec des pièges barber à partir du 3 avril jusqu'à fin juillet. Le fonctionnement des pièges barber est le suivant : on dispose des pots en plastique au niveau du sol, dans un trou, pour capturer la faune qui circule à la surface du sol et tombe dans le pot (Figure 3). Les pots contiennent quelques copeaux de bois pour fournir des cachettes et éviter le cannibalisme entre carabes. Chaque pot est recouvert d'un toit en plexiglas de 12 cm*12 cm prédécoupé en amont et maintenu par une tige en pvc. Ce toit permet de maintenir le pot au sec en cas de pluie (Figure 4). Les zones de piégeage se situent chez un agriculteur de l'exploitation du GAEC La Croix Picard, la cordonnerie, à Bouchemaine. Trois parcelles en mélange de cultures, féveroles et triticales, ont été retenues pour disposer environ 60 pièges. Aucun traitement ou intervention sur les parcelles n'a été réalisé durant toute la période de capture. Les pièges sont positionnés en bordure de parcelles où les passages de carabes sont souvent plus fréquents (Thomas et al, 2002). Tous les deux jours, les carabes piégés sont prélevés.

Les carabes collectés sont ensuite disposés dans des boîtes en plastique avec du terreau humidifié pour le substrat. Ces boîtes sont ensuite conservées en chambre climatique, en conditions contrôlées avec 20°C et avec une lumière de 17hL/7hN (Tenailleau et al, 2011). L'approvisionnement en eau se fait avec des tubes Eppendorf remplis d'eau et des cotons mouillés, changés une fois par semaine (Figure 4). Les carabes sont nourris avec des vers de farine et un mélange de graines de *Viola arvensis*, *Poa annua* et *Chenopodium album* (commandées chez Arbiotech) et connues pour être consommées par les carabes testés (Gaba et al, 2019).

Le choix des espèces s'est basé sur l'abondance de celles-ci mais aussi selon leurs régimes alimentaires qui devaient être contrastés (une espèce omnivore/granivore et une espèce omnivore/carnivore). Les 2 espèces qui ont été choisies pour les expérimentations sont *P. cupreus* et *A. familiaris* (Figure 5).

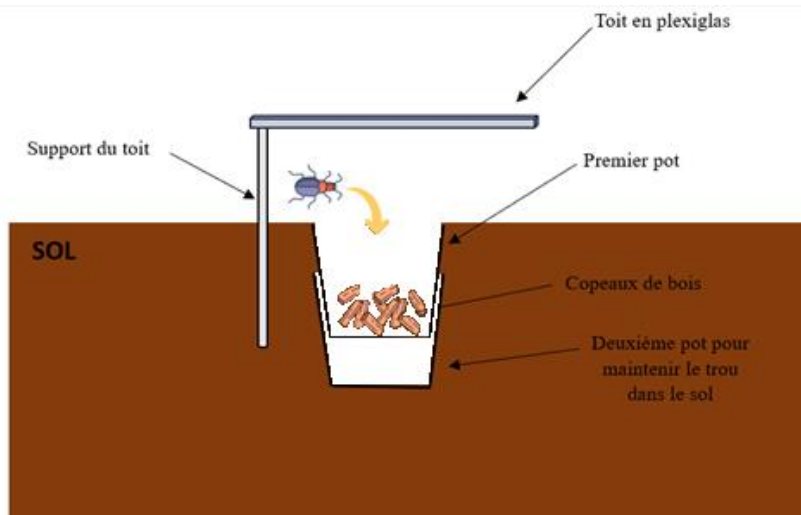


Figure 3 : Schéma de la disposition d'un piège Barber en champs, (Saint-lys, 2023)



Figure 4 : Boîte de maintien des carabes, (Saint-lys, 2023)

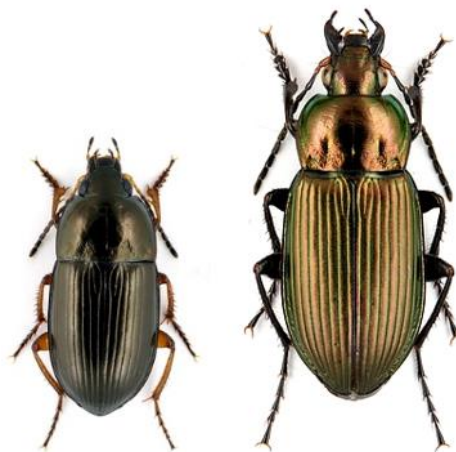


Figure 5 : Photo des espèces de carabe *Poecilus cupreus* (à droite) et *Amara familiaris* (à gauche), (coleoweb, 2023)

Poecilus cupreus s'inscrit parmi les espèces de carabes les plus abondantes et largement retrouvées en Europe et en France. Ce carabe de 10 à 12 mm est présent dans une large gamme de milieux et est très abondant dans les cultures (Roger et al, 2021). Il est noté dans la littérature que l'adulte de cette espèce est plutôt omnivore (Tosser et al, 2014).

Amara familiaris est un carabe de 5 à 7 mm aussi présent dans une large gamme de milieux. On le retrouve notamment dans les haies et bandes enherbées, mais aussi dans les cultures (Roger et al, 2021). Des études portant sur cette espèce ont montré une préférence pour une diversité de graines, l'adulte est plutôt granivore (Klimes, Saska, 2010).

Une fois identifiée, chaque espèce est répartie dans des boîtes de maintien différentes. Il y a aussi une séparation entre les mâles et les femelles de chaque espèce.

2. Isolement des carabes avant expérimentation

Les individus utilisés pour les expérimentations doivent avoir le même niveau de faim avant de débiter. Pour cela, il faut procéder à un isolement et un jeûne de chaque individu testé avant le début de l'expérimentation. Des pré-manipulations réalisées en amont ont permis de fixer le temps de privation des carabes à 72h. La première étape consiste à isoler de manière individuelle chaque carabe choisi dans une petite boîte en plastique dont le couvercle est troué. Cette boîte contient un papier filtre humidifié sur lequel on dispose un mélange de graines consommées par ces carabes (*P. annua*, *V. arvensis* et *C. album*) (Petit et al, 2014) ainsi qu'un demi vers de farine. Après 24h, la nourriture est retirée. Le carabe restera 72h en isolation sans nourriture. Une fois le temps écoulé, le carabe est prêt à être utilisé pour les expérimentations (Figure 6).

B. Les ressources trophiques utilisées

Il a été décidé de choisir une proie animale et une proie végétale étant donné que peu d'études les incluent ensemble. Le choix des espèces de proies s'est ensuite basé sur la capacité de *P. cupreus* et *A. familiaris* à les manger mais aussi sur l'abondance de ces espèces aux champs. Le puceron *S. avenae* et la graine de *T. officinale* ont donc été sélectionnés comme proies au sein de l'étude.

1. Le puceron *Sitobion avenae*

Nous avons choisi d'élever le puceron *Sitobion avenae* qui est un puceron consommé par les carabes et qui est un ravageur des cultures céréalières (notamment le blé). C'est aussi un puceron qui est déjà élevé à l'Institut Agro d'Angers. Ce puceron mesure 1,3mm à 3,3mm [9]. L'objectif étant d'avoir plus de 6000 pucerons, 4 élevages de pucerons sur plantes d'orges ont été mis en place et maintenus durant tout le stage. Ces élevages sont conservés en chambre contrôlée à température (21°C jour/18°C nuit), luminosité (6h – 22h jour) et humidité (80% jour /90% nuit) contrôlées.

Les individus qui servent pour les expérimentations sont les stades non ailés (stades aptères). Les pucerons seront testés morts, congelés la semaine précédente, pour faciliter la mise place des expérimentations mais aussi la prédation par les carabes. Cela permet de réaliser un test de préférence en laissant le carabe choisir sans se soucier du contexte



Nourrissage



Isolement de 72h avant
expérimentation



Expérimentation en
microcosme (boîte de Pétri)

Figure 6 : Etapes clés de l'isolement des carabes pour standardiser la faim de chaque individu, (Saint-lys, 2023)

normalement plus complexe du milieu (mouvement du puceron) (Lang et Gsodl, 2001). Par ailleurs, bien qu'un puceron vivant soit plus difficile à prédater, il semble que les carabes, notamment *Poecilus cupreus* accepte de consommer aussi bien des pucerons vivants que morts (Mundy et al, 2000).

La masse lipidique des pucerons permet de renseigner l'apport énergétique que va gagner le carabe en mangeant les pucerons. Des études réalisées sur le puceron *Aphis spiraecola* ou encore *Acyrtosiphon pisum*, de tailles similaires à *S. avenae*, montre que le contenu lipidique de 10 pucerons aptères (poids frais) de ces espèces est d'environ 20 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ soit environ 4% du poids frais (Houda et al, 2014 ; Febvay, 1996). Le poids moyen de 200 pucerons a été mesuré afin d'avoir une idée de la masse assimilée par les carabes lors de leur consommation des proies (Tableau I).

2. La graine de *T. officinale*

La graine adventice qui a été retenue pour les expérimentations est *T. officinale* (Pissenlit, Dent-de-Lion) qui est une graine consommée par une grande majorité d'espèces de carabes (Foffová et al, 2020). C'est une graine nutritive avec une composition d'environ 90% d'acides gras insaturés (Stoja M et al, 2022). Elle est aussi facile à manipuler car c'est une graine plate (indice de 6.094 ± 0.517) et petite ($\pm 2,88\text{mm}$ de longueur) (Gaba et al, 2019 ; Foffová et al, 2020). Les graines ont été imbibées sur du papier filtre mouillé, 24h avant le début des expérimentations (Foffová et al, 2020 ; Ali et al, 2022). Le poids moyen de 200 graines a été mesuré afin d'avoir une idée de la masse assimilée par les carabes lors de leur consommation des proies (Tableau I). Par ailleurs, il est commun de retrouver cette plante dans la nature [14]. Un sachet de 25g a été commandé chez Arbiotech.

Tableau I : Masse (en gramme) pour 200 individus pesés de Sitobion avenae et Taraxacum officinale

	<i>Sitobion avenae</i>	<i>Taraxacum officinale</i> (masse sèche)	<i>Taraxacum officinale</i> (masse graines imbibées)
Masse pour 200 individus (en g)	0,0234	0,0945	0,1945

C. Expérimentation en microcosme

1. Modalités testées

L'objectif de l'expérimentation en microcosme est d'étudier le comportement des carabes adultes et le nombre de proies consommées en présence de ressources alternatives ou de leurs odeurs. Pour cela, on utilise des tests de choix entre deux ressources et de non-choix avec une seule ressource. Les tests ont lieu en laboratoire dans une chambre climatique (20°C et lumière de 17hL/ 7hN).

Globalement, le dispositif consiste à mettre un carabe au centre d'une boîte de pétri avec une papier filtre sur lequel repose une ou plusieurs ressources (graines de *T. officinale*, puceron *S. avenae* au stade aptère) et avec ou sans odeurs des ressources. Des pré-manipulations effectuées en amont ont permis de fixer le nombre de proies à tester en expérimentation. Par ailleurs, afin d'intégrer la capacité de perception chimique des proies par les carabes et l'effet de cette perception sur le comportement alimentaire des carabes, deux modalités ont permis d'intégrer soit une odeur liée à *S. avenae*, soit une odeur liée à *T. officinale* (Kulkarni et al, 2017 ; Kielty et al, 1996). L'odeur du puceron est représentée par l'EBF (E-beta-farnesene), la phéromone d'alarme du puceron. L'EBF utilisé pour les expérimentations provient d'une solution composée d'huile neutre et d'EBF en concentration 1 µg/µl. Une goutte de 10 µl de cette solution a été déposé au centre de chaque boîte de pétri, sur le papier filtre juste avant d'insérer le carabe dans le milieu. L'odeur de graine a été faite par imbibition durant 24h de 20 graines réparties de manière homogène sur les papiers filtres, et utilisés par la suite dans les tests.

Pour vérifier que les carabes perçoivent bien ces deux odeurs, l'EAG (Electroantennographie) a été utilisé. Une étude datant de 2004 qui porte sur la détection de limaces mortes ou vivantes par le carabe *P. melanarius* a utilisé cette méthode pour démontrer que le carabe utilise l'olfaction pour détecter sa proie (McKemey, 2004).

L'EAG permet de mesurer la réponse des neurones olfactifs de l'antenne d'un insecte (ici le carabe) à des odeurs (EBF ou odeurs de graines) appliquées sur l'antenne. Le bout de l'antenne coupée de l'insecte est relié à une électrode d'enregistrement et la tête de l'insecte est relié à une électrode de référence. On fait alors passer sur l'antenne, l'odeur à tester. Cela permet de mesurer le potentiel électrique (amplifié et visualisé avec un logiciel) entre ces deux électrodes. Plus l'amplitude de ce potentiel est grand comparé à une référence (solvant), plus l'insecte perçoit l'odeur (McKemey, 2004 et Figure 7).

Durant les pré-manipulation, l'EAG a donc été utilisé et a confirmé chez quelques individus de *Poecilus cupreus* et *Amara familiaris*, la détection de l'EBF, phéromone d'alarme des pucerons et la détection de graines de *Taraxacum officinale* par l'antenne des carabes. Par ailleurs, l'EAG a aussi permis de déterminer une dose d'EBF et un nombre de graines imbibés émettant des odeurs bien détectées par les carabes c'est-à-dire une concentration de 1 µg/µl d'EBF et 20 graines.

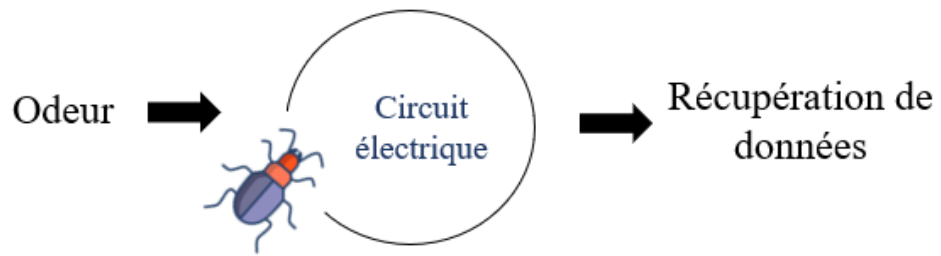


Figure 7 : Schéma simplifié du fonctionnement de l'EAG sur un carabe, (Saint-lys, 2023)

Afin de tester au mieux l'influence de la présence de proies ou de leurs odeurs sur le comportement alimentaire des carabes, 5 modalités sont testées :

- 30 graines de *Taraxacum officinale* (modalité nommée **G**)
- 30 pucerons *Sitobion avenae* (modalité nommée **P**)
- 30 graines et 30 pucerons (modalité nommée **GP**)
- 30 graines et ajout au centre de la boîte d'une goutte de 10 µl d'une solution d'EBF (en concentration 1 µg/µl) (modalité nommée **GodeurP**)
- 30 pucerons et présence de l'odeur de 20 graines de *Taraxacum officinale* imbibées en amont sur le papier filtre utilisé puis retirés avec le début du test (modalité nommée **PodeurG**)

Il a été choisi de donner les ressources en même quantité (30 proies du même type) afin que l'abondance ne soit pas un biais. Cela permet de générer la même probabilité que le carabe tombe sur la même ressource. En contrepartie, la masse des proies proposées dans la boîte n'est donc pas la même. Pour la modalité GP, il a été choisi de conserver une abondance de 30 individus pour chaque type de proies. Néanmoins cela augmente la probabilité que le carabe rencontre une proie.

De plus, cette expérimentation a été réalisée avec les deux espèces de carabes présentées précédemment et pour les deux sexes à part égales le plus possible. Afin de respecter l'indépendance des observations, un individu différent a été utilisé pour chaque modalité et chaque répétition. Chaque individu a reçu un identifiant unique. Et enfin, étant donné que le nombre de répétitions à effectuer était élevé (objectif de 30 répétitions), les deux espèces ont été testées sur la même période mais jamais simultanément le même jour (alternance des jours de test). Cela a permis d'éviter un biais dû au changement de comportement au cours de la saison et d'éviter que les odeurs émises par une espèce influencent l'autre espèce (Guenay-Greunke et al, 2023 ; Charalabidis, 2017).

2. Dispositif expérimental

Les expérimentations se déroulent dans des boîtes de pétri (D = 13,5 cm et H = 1,7 cm). Avant de placer les ressources dans la boîte de pétri, un papier filtre humidifié est disposé au fond de la boîte de pétri pour garder de bonnes conditions d'humidité et éviter que les carabes ne glissent sur le plastique de la boîte. Pour chaque modalité, on a soit 30 ressources ou alors 2 x 30 ressources à placer dans la boîte de pétri à distances égales (Figure 8). Une fois les ressources en place, un carabe (isolé en amont et dont le niveau de faim a été standardisé) est placé au centre de la boîte.

A partir de ce dispositif deux types de test ont été réalisés : les tests de nutrition et les tests de comportement.

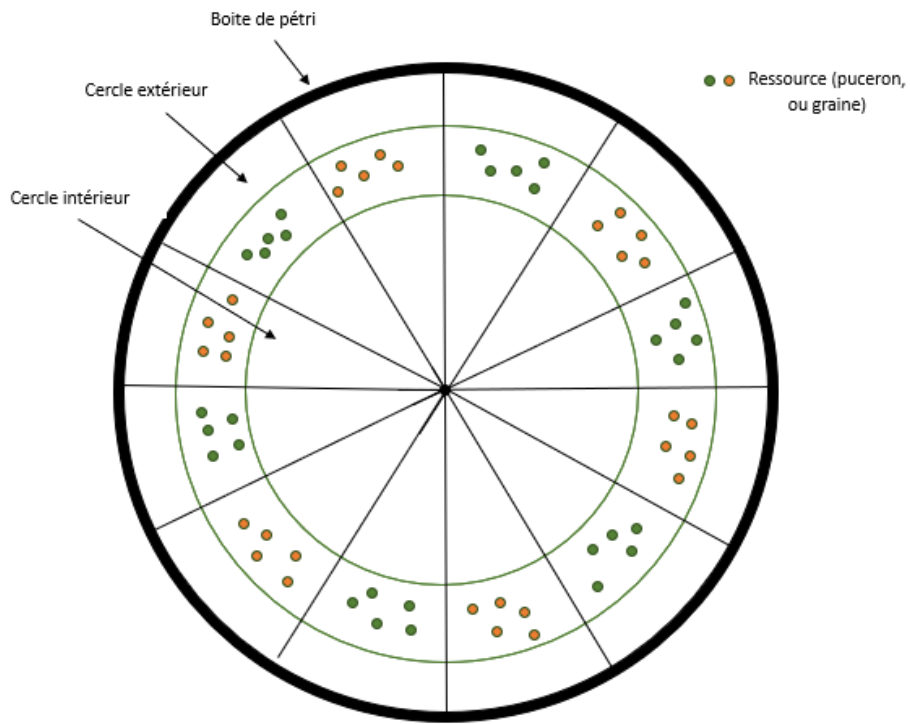


Figure 8 : Dispositif expérimental utilisé pour chaque expérimentation. Le carabe est placé au centre de la boîte de pétri, (Saint-lys, 2023)

a) Test de consommation sur 24h

Le test de consommation atteste du niveau de consommation et de la préférence des carabes vis-à-vis des proies. Il permet d'observer de possibles changements de quantités de proies consommées lorsqu'il y a une ou plusieurs proies présentes (seules ou en mélanges) ou leurs odeurs. La durée du test s'étend sur 24h et la variable mesurée est le nombre de proies consommées (pucerons et/ou graines) à $t=1h$, $t=3h$, $t=6h$, $t=24h$.

En plus de ces données, des informations sur les individus ont été relevé notamment l'espèce, le sexe et le poids avant (0h) et après expérimentation (24h). La taille des carabes a aussi été mesurée de la base des mandibules à l'extrémité des élytres à l'aide du logiciel ImageJ (Roger et al, 2021). Une dissection des carabes femelles a permis de connaître le stade de maturité des œufs. Par manque de temps, seules les femelles *P. cupreus* ont pu être disséquées. Des répétitions au nombre de 30 (15 mâles et 15 femelles) par modalité ont été réalisées pour chaque espèce de carabe, soit un total de 300 carabes testés

b) Test de comportement sur 1h

Le test de comportement permet d'obtenir des informations sur le comportement du carabe vis-à-vis des proies et d'évaluer son intérêt pour les proies à travers ses contacts avec les proies et l'allocation de son temps entre les proies. Il permet d'observer de possibles changements du comportement alimentaire lorsqu'il y a une ou plusieurs proies (seules ou en mélanges) présentes ou leurs odeurs.

Les contraintes dans la quantité de matériel et d'insectes disponibles ainsi que le temps, ont fait que 21 *P. cupreus* et 29 *A. familiaris* ont été utilisés à la fois pour le test de consommation et pour le test de comportement. En effet, la première heure du test de consommation a servi à réaliser le test de comportement de 1h pour ces individus. 30 répétitions pour chaque modalité ont pu être réalisées avec le carabe *P. cupreus* (15 mâles et 15 femelles). Seules 21 répétitions ont pu être effectuées avec le carabe *A. familiaris* (environ 7 femelles et 14 mâles pour chaque modalité sauf la modalité GP où les sexes ont pu être équilibrés) dû à un manque d'insecte à la fin de la saison.

Le test de comportement, consiste en de l'observation comportementale sur une durée de 1h. Plusieurs variables sont mesurées.

- Temps mis par le carabe avant la consommation de sa première proie
- Identité de la première proie consommée par le carabe (puceron, graine, aucune)
- Nombre de manipulations réalisées avec la proie (puceron, graine)
- Temps de manipulations de chaque type de proies (puceron, graine)
- Nombre de contacts réalisés avec la proie (puceron, graine)
- Temps de contacts avec chaque type de proies (puceron, graine)

La manipulation d'une proie est observée quand le carabe touche la proie avec ses mandibules pour un temps supérieur strictement à 5 secondes. Le contact avec une proie est observé quand le carabe touche la proie avec ses mandibules brièvement pour un temps inférieur ou égal à 5 secondes.

En plus de ces données, des informations sur l'espèce, le sexe, la taille du carabe, et le poids avant expérimentation (0h) ont été collectées pour chaque individu. Le stade des œufs chez les femelles n'a pas été inclus dans cette analyse, par manque de temps pour réaliser les dissections et a été jugé moins important pour les analyses bien que ces données auraient pu être intéressantes.

D. Traitements statistiques des données

1. Test de consommation

Pour l'analyse des données issues des tests de consommation, 3 modèles ont été réalisés pour comparer les taux de prédation de proies entre les différentes modalités testées et ce, pour chaque espèce de carabe, soit un total de 6 modèles (Annexe I).

- Le modèle 1 permet la comparaison des modalités avec des graines seules (G) versus avec des pucerons seuls (P) sur les taux de prédation des proies. L'objectif de ce modèle est de cerner la préférence des carabes et de confronter ces résultats avec ceux déjà parus dans la littérature sur ces espèces.
- Le modèle 2 permet la comparaison des modalités avec les graines (G, GP et GodeurP) sur les taux de prédation de graines. L'objectif de ce modèle est d'étudier l'influence de la présence ou de l'odeur du puceron *S. avenae*, qui représente ici la proie alternative, sur le taux de prédation de *T. officinale*.
- Le modèle 3 permet la comparaison des modalités avec les pucerons (P, GP et PodeurG) sur le taux de prédation des pucerons. L'objectif de ce modèle est d'étudier l'influence de la présence ou de l'odeur de la graine *T. officinale*, qui représente ici la proie alternative, sur le le taux de prédation du puceron *S. avenae*.

Pour l'ensemble des modèles (1, 2 et 3) l'effet des interactions entre le temps depuis le début du test ($t= 0, 3, 6$ et $24h$), le sexe (mâle, femelle avec et sans œuf mature) et les modalités ont été testés. De plus, le poids (à $t= 0h$) ainsi que la taille des individus testés ont été ajoutés en co-variables explicatives. Les variables réponses sont des taux de prédation (proportions) qui traduisent la probabilité pour une ressource d'être consommée ou non par le carabe sur les 30 ressources disponibles de même type (puceron ou graine). Pour traiter des données de proportion, des modèles linéaires généralisés avec une loi de distribution d'erreur binomiale (fonction de lien logit) ont été utilisés.

Pour un même carabe, différentes mesures ont été réalisées au cours du temps (1h, 3h, 6h, 24h) et ne sont donc pas indépendantes (pseudo réplifications). Pour le prendre en compte, l'identifiant du carabe a été placé en facteur aléatoire dans les modèles. La date de l'expérimentation, considérée comme un bloc temporel, a aussi été placé en effet aléatoire. Les modèles construits sont donc des modèles linéaires généralisés mixtes (binomial). Les résultats des analyses statistiques ont été compilés dans un tableau récapitulatif (Tableau II).

Tableau II : Table d'Anovas des modèles issus des tests de nutrition pour chaque espèce de carabe et chaque modèle. Les variables explicatives présentes sont celles retenues pour chaque modèle

Espèce	Modèle	R2m	R2c	Variable explicatives	Chisq	df	Pr(>Chisq)	Significativité
<i>Amara familiaris</i>	Modèle 1 (G et P)	0.2304835	0.3848216	modalite	1.5516	1	0.21290	NS
				temps	56.9374	3	2.65e-12	***
				taille	0.0519	1	0.81981	NS
				poidsdebut	0.8508	1	0.35633	NS
	Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	0.02016180	0.0428397	modalite:temps	231.7431	3	< 2.2e-16	***
				temps	8.7209	3	< 2.2e-16	***
				sexe	8.7209	1	0.003146	**
				poidsdebut	0.0086	1	0.926051	NS
	Modèle 3 (P, GP, PodeurG)	0.2441274	0.4073538	taille	0.5793	1	0.446569	NS
				modalite	18.8233	2	8.177e-05	***
				temps	132.5120	3	< 2.2e-16	***
				taille	0.8198	1	0.8198	NS
<i>Poecilus cupreus</i>	Modèle 1 (G et P)	0.4178688	0.7643015	modalite:temps	158.0671	6	< 2.2e-16	***
				modalite	3.3327	1	0.06791	NS
				temps	189.0405	3	< 2.2e-16	***
				sexe_oeufs	6.9701	2	0.03065	*
				taille	0.0203	1	0.88676	NS
				poidsdebut	0.8315	1	0.36185	NS
	Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	0.2103887	0.5812875	modalite:temps	22.5365	3	5.044e-05	***
				modalite:sexe_oeufs	4.6466	2	0.09795	NS
				modalite	2.0627	2	0.35652	NS
				temps	460.8175	3	< 2.2e-16	***
				sexe_oeufs	7.1388	2	0.02817	*
				taille	0.0082	1	0.927732	NS
	Modèle 3 (P, GP, PodeurG)	0.3172236	0.7708765	poidsdebut	3.0719	1	0.07965	NS
				modalite:sexe_oeufs	5.5586	4	0.23463	NS
				modalite	0.4907	2	0.78241	NS
				temps	668.7394	3	< 2e-16	***
				sexe_oeufs	5.5567	2	0.06214	NS
				taille	0.7226	1	0.39531	NS
	poidsdebut	6.1843	1	0.01289	*			
	modalite:sexe_oeufs	1.4343	4	0.83822	NS			

2. Test de comportement

Etant donné le nombre important de variables mesurées durant les tests comportementaux, des ACP (Analyses en composantes principales) ont été réalisées en amont des analyses statistiques afin de sélectionner les variables les plus contrastées pour l'analyse sur R (Annexe II). Les variables nombre de manipulations, temps de manipulation et nombre de proies consommées sont très corrélées. De ce fait, la variable nombre de manipulations a été retenue pour les analyses statistiques. Le temps de contact a quant à lui été calculé en multipliant le nombre de contacts par 2,5. Ce nombre correspond au temps moyen (en seconde) pour un contact effectué avec la proie. Ces deux variables sont donc très liées. La variable nombre de contacts a donc été retenue pour les analyses statistiques. Les variables choix de la première proie consommée et temps avant la première proie consommée ont été analysées de manière descriptive sur Excel.

Pour l'analyse des données issues des tests de comportement, 3 modèles ont été réalisés pour comparer le nombre de manipulations des proies et le nombre de contacts avec les proies entre les différentes modalités testées et ce, pour chaque espèce de carabe, soit un total de 12 modèles (Annexe III et Annexe IV).

- Le modèle 1 permet la comparaison des modalités avec des graines seules (G) versus avec des pucerons seuls (P) sur le nombre de manipulations ainsi que le nombre de contacts effectués par les carabes avec les proies. L'objectif de ce modèle est de cerner le comportement d'évaluation de chaque type proies par les carabes.
- Le modèle 2 permet la comparaison des modalités avec les graines (G, GP et GodeurP) sur le nombre de manipulations ainsi que le nombre de contacts effectués par les carabes avec les graines. L'objectif de ce modèle est d'étudier l'influence de la présence ou de l'odeur du puceron *S. avenae*, qui représente ici la proie alternative, sur le comportement d'évaluation des carabes vis-à-vis de la graine *T. officinale*.
- Le modèle 3 permet la comparaison des modalités avec les pucerons (P, GP et PodeurG) sur le nombre de manipulations ainsi que le nombre de contacts effectués par les carabes avec les pucerons. L'objectif de ce modèle est d'étudier l'influence de la présence ou de l'odeur de la graine *T. officinale*, qui représente ici la proie alternative, sur le comportement d'évaluation des carabes vis-à-vis du puceron *S. avenae*.

Pour l'ensemble des modèles (1, 2 et 3) nous avons testé l'effet d'interaction entre le sexe (mâle, femelle) et les modalités. De plus, le poids (à $t = 0h$) est ajouté en co-variable explicative.

Les premières variables réponses sont des nombres de manipulations des proies qui traduisent, s'ils sont forts, un intérêt élevé pour les proies concernées. Les deuxièmes variables réponses sont des nombres de contacts avec les proies qui traduisent, s'ils sont élevés, une évaluation brève des carabes sur les proies concernées. Pour traiter des données de comptage, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés avec une loi de distribution d'erreur poisson (fonction de lien log). La date de l'expérimentation est placée en effet

aléatoire. Les modèles construits sont donc des modèles linéaires généralisés mixtes (loi de poisson).

3. Traitement des modèles

Pour les deux types de tests, la normalité et l'homogénéité des résidus ont été vérifiées par la suite ainsi que l'existence d'une possible surdispersion des résidus. Lorsque celle-ci existait, un OLRE (Observation Level Random Effect) a été créé et ajouté dans le modèle afin d'attribuer un niveau d'effet aléatoire différent pour chaque observation et ainsi modérer la surdispersion (Harrison, 2015).

Il a été choisi de faire une sélection de modèle afin de simplifier le modèle complet et sélectionner le meilleur modèle. Pour faire cette sélection, il a été décidé de se baser sur le critère d'Akaike (AIC) et d'utiliser la fonction dredge (package MuMIn) pour obtenir toutes les combinaisons de variables possibles. Le modèle choisi est celui dont l'AIC est parmi les plus faibles.

Les effets des variables et de leurs interactions ont été analysés en procédant à un test du khi2 grâce à la fonction Anova (package car). Lorsqu'une interaction est significative, une comparaison des moyennes marginales estimées est réalisée pour chaque combinaison des niveaux des facteurs concernés avec la fonction emmeans et pairs (package emmeans). Leurs intervalles de confiance est calculé et permet de conclure sur l'effet de ces facteurs sur la proportion de proies mangées. Par ailleurs, la fonction cld (Compact Letter Display, package multcomp) a été utilisé pour reporter les résultats des comparaisons des moyennes marginales estimées à l'aide de lettres.

Le traitement des données se fait avec R (version 4.3.1).

III. Résultats

A. Test de consommation : étude de la proportion de proies mangées par *P. cupreus* et *A. familiaris* en fonction des ressources disponibles

Comparaison des modalités graines seules (G) et pucerons seuls (P) (modèle 1)

Pour *P. cupreus*, on observe un effet significatif de l'interaction entre la modalité et le temps sur le taux de prédation des proies (Tableau II et Figure 9). La consommation des pucerons dans la modalité P est plus haute que la consommation des graines dans la modalité G à chaque heure. Le maximum de proies consommées (soit 30 individus) est atteint à 24h et uniquement pour la consommation des pucerons dans la modalité P (Figure 9). Il n'y a pas d'effet du poids à 0h ou de la taille sur le taux de prédation des proies (Tableau II). Cependant, il y a un effet du sexe sur la consommation des proies. En effet, les mâles ainsi que les femelles avec des œufs mûres consomment plus de pucerons que les femelles avec des œufs immatures (Figure 11).

Chez *A. familiaris* on détecte aussi un effet significatif d'interaction entre le temps et les modalités sur le taux de prédation des proies (Tableau II et Figure 10). On observe un taux de consommation nettement plus haut des pucerons par rapport aux graines qu'à partir de 6h et ce, jusqu'à 24h après le début de l'expérimentation. Bien que le maximum de consommation de pucerons dans la modalité P soit atteint à 24h, la variabilité, à cette heure-ci, y est beaucoup plus grande que pour *P. cupreus* (Figure 10). Il n'y a pas d'effet du poids avant expérimentation (à 0h), de la taille ou du sexe sur le taux de prédation des proies (Tableau II).

Globalement, on constate une plus grande variabilité de prédation entre les individus quelle que soit l'espèce en ce qui concerne la modalité P (Figure 9 et Figure 10).

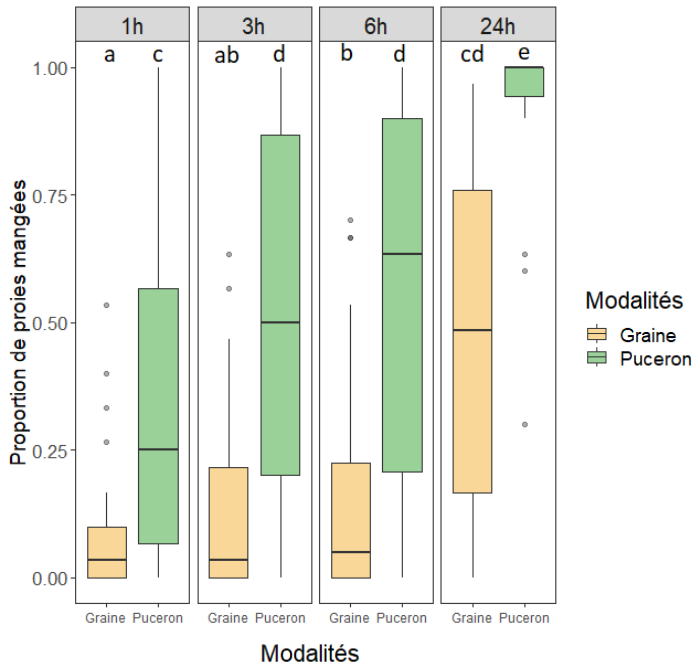


Figure 9 : Proportion de proies mangées par *P. cupreus* (graine ou puceron) selon la modalité et le temps

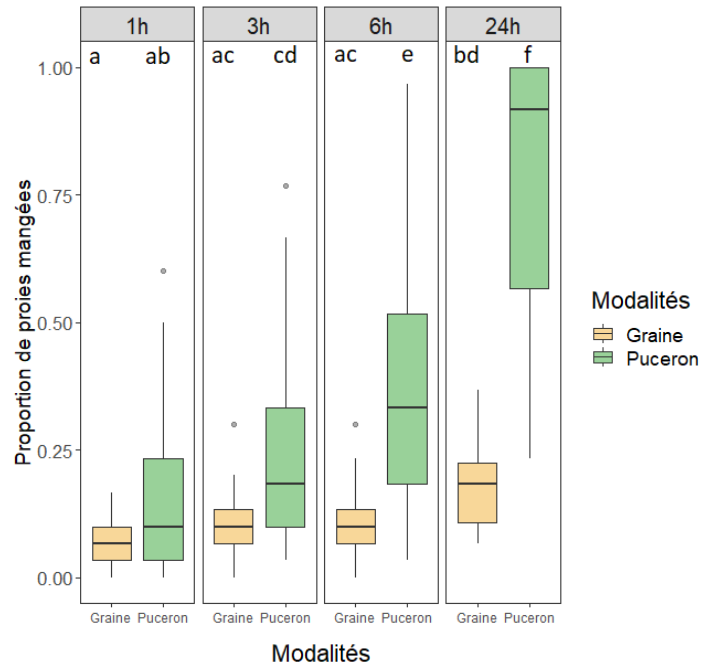


Figure 10 : Proportion de proies mangées par *A. familiaris* (graine ou puceron) selon la modalité et le temps

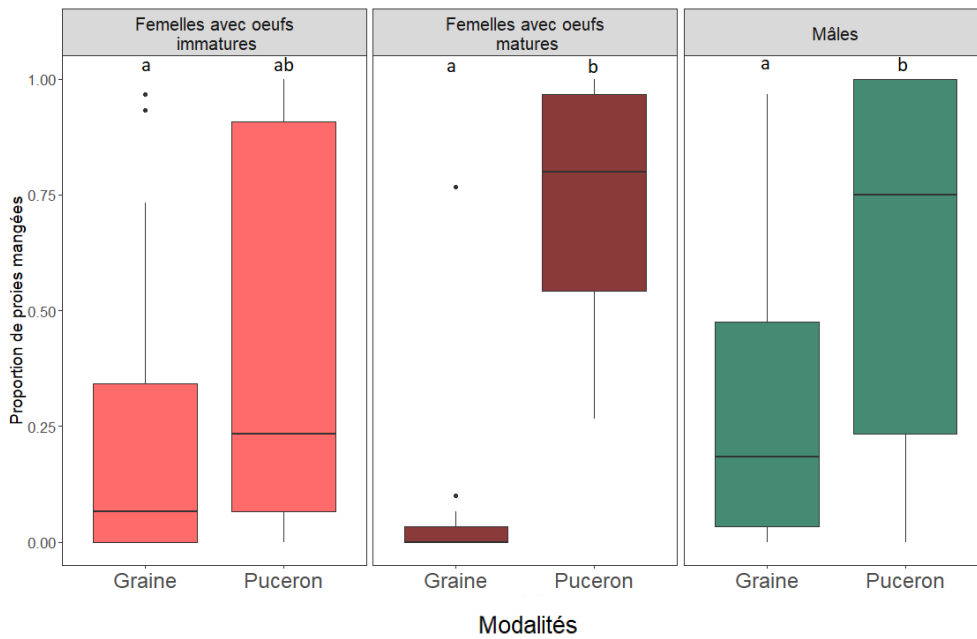


Figure 11 : Proportion de proies mangées par *P. cupreus* selon la modalité et le sexe

Comparaison des modalités avec graines : G, GP et GodeurP (modèle 2)

Pour *P. cupreus*, l'analyse statistique ne montre pas d'effet significatif de l'interaction entre la modalité, le temps et le sexe (Tableau II). Il n'y a aucune différence significative de la prédation de graines en fonction de la modalité. La moyenne du taux de graines consommées à $t= 24h$ est d'environ 0,40 soit 13 graines assimilées toutes modalités confondues. Par ailleurs, le maximum de 30 graines consommées n'est jamais atteint quelle que soit la modalité et même après 24h (Figure 12). Un effet significatif du sexe est observé avec une prédation de graines en moyenne plus élevée chez les mâles (environ un taux de 0,10 soit 3 graines en moyenne) que chez les femelles avec des œufs au stade immature (la moyenne est de 0 graines mangées). Le taux de prédation chez femelles avec des œufs au stade mûre se situe entre celui des femelles avec des œufs immatures et celui des mâles (Figure 14).

Pour *A. familiaris*, l'analyse statistique ne montre pas d'effet significatif de l'interaction entre la modalité, le temps et le sexe (Tableau II). On ne constate aucune différence significative de prédation de graines entre les modalités. Ici aussi, le maximum de 30 graines consommées n'est jamais atteint quelle que soit la modalité et même après 24h (Figure 13). On note cependant, un effet significatif du sexe sur les taux de prédation des graines : il y a une prédation globalement plus élevée chez les femelles que chez les mâles (Figure 15).

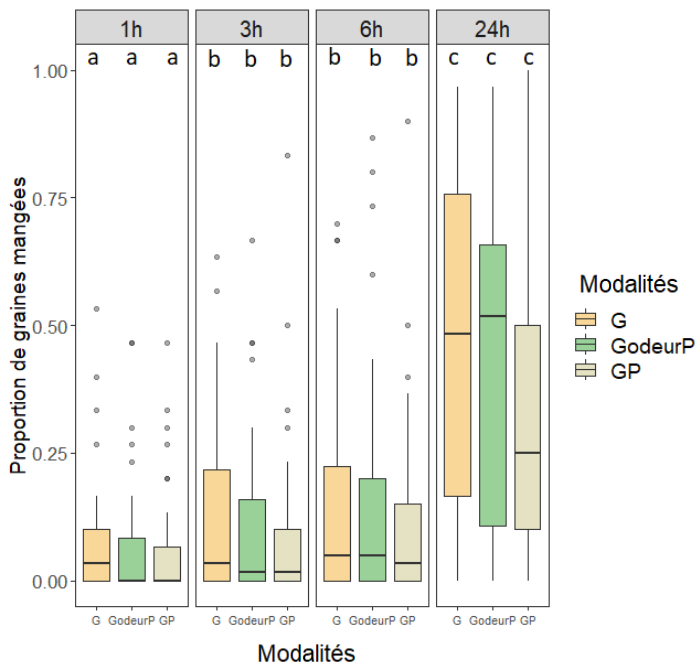


Figure 12 : Proportion de graines mangées par *P. cupreus* selon la modalité et le temps

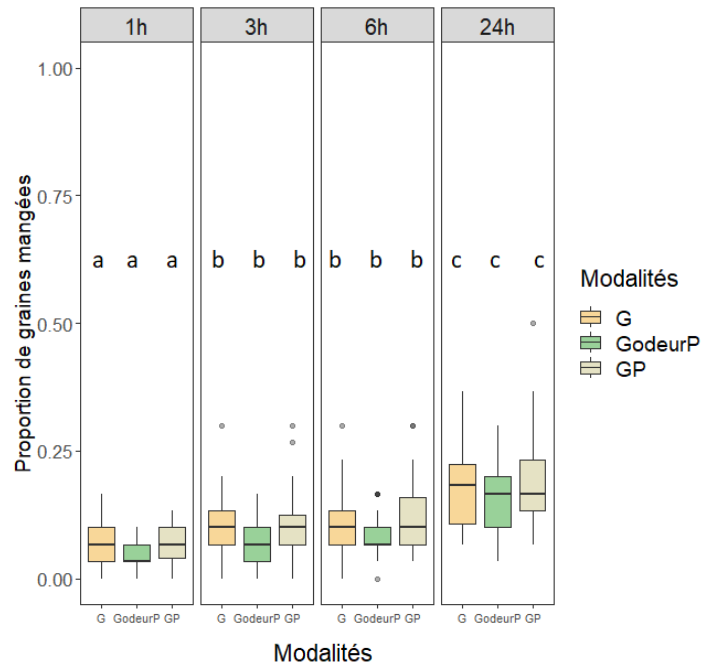


Figure 13 : Proportion de graines mangées par *A. familiaris* selon la modalité et le temps

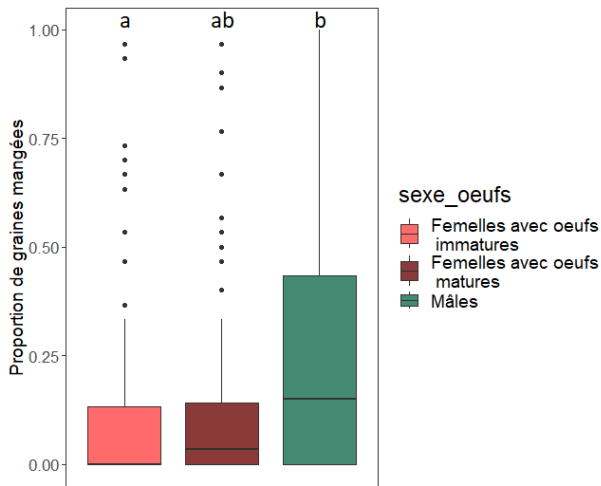


Figure 14 : Proportion de graines mangées par *P. cupreus* selon le sexe

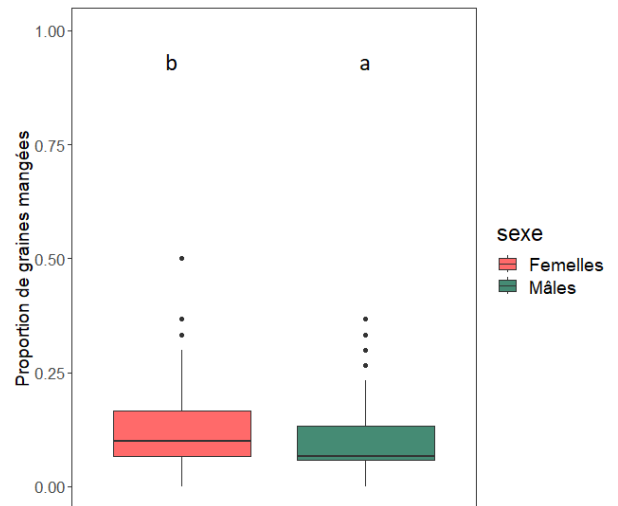


Figure 15 : Proportion de graines mangées par *A. familiaris* selon le sexe

Comparaison des modalités avec pucerons : P, GP et PodeurG (modèle 3)

Pour *P. cupreus*, l'analyse statistique ne montre pas d'effet d'interaction entre la modalité, le temps et le sexe (Tableau II). La prédation des pucerons n'est pas différente en fonction de la modalité. La prédation moyenne atteint un taux de 0,55 soit presque 17 pucerons consommés à $t=6h$ pour toutes modalités confondues. On observe néanmoins une très grande variabilité entre les individus quant à la prédation des pucerons du début de l'expérimentation jusqu'à 6h. A 24h, la plupart des carabes ont consommé tous les pucerons (Figure 16). Le sexe et la taille n'ont aucun effet sur le taux de prédation des pucerons (Tableau II). On observe par contre un effet positif du poids à 0h sur la prédation des pucerons (Figure 18).

Pour *A. familiaris*, on observe un effet d'interaction significatif entre le temps et les modalités sur les taux de prédation des pucerons (Tableau II et Figure 17). Dès $t=3h$ et jusqu'à $t=24h$, on observe un taux de prédation de pucerons moins important lorsque les pucerons sont mélangés avec les graines (modalité GP) en comparaison avec la modalité où les pucerons sont seuls. Avec la modalité GP, le maximum de pucerons mangés n'est pas atteint et la consommation est plus lente dans le temps qu'avec les modalités P et PodeurG. Une autre observation est qu'à $t=3h$, le taux de prédation des pucerons est plus élevé avec la modalité PodeurG que P bien que pour $t=6h$ et $t=24h$, cette observation n'est plus valable (Figure 17). Le poids à 0h, la taille et sexe n'ont pas d'impact sur le taux de prédation des pucerons (Tableau II).

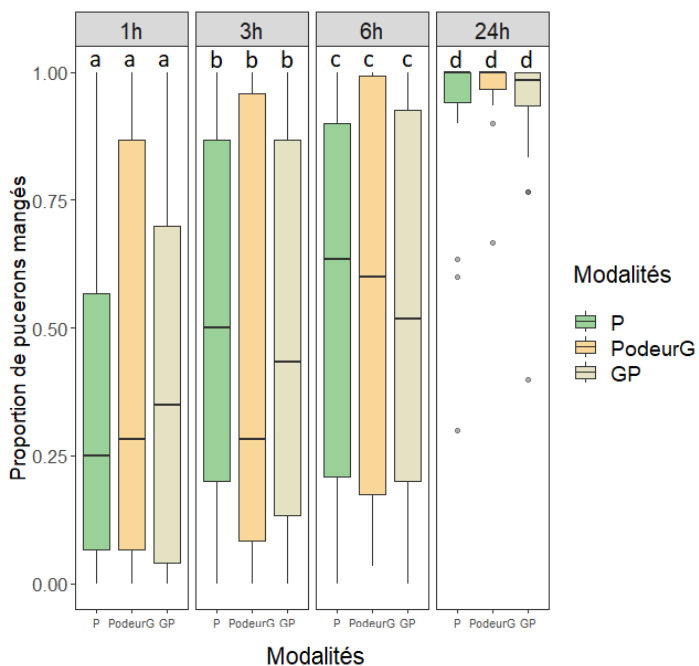


Figure 16 : Proportion de pucerons mangés par *P. cupreus* selon la modalité et le temps

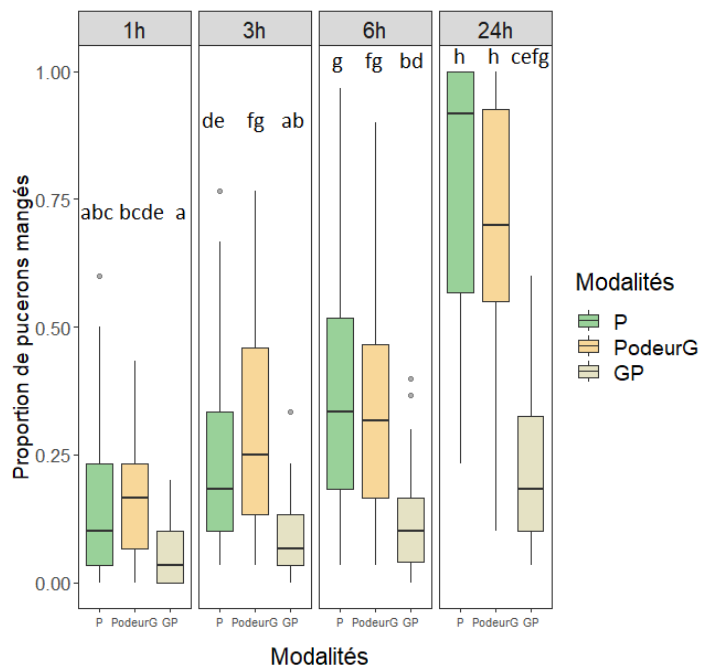


Figure 17 : Proportion de pucerons mangés par *A. familiaris* selon la modalité et le temps

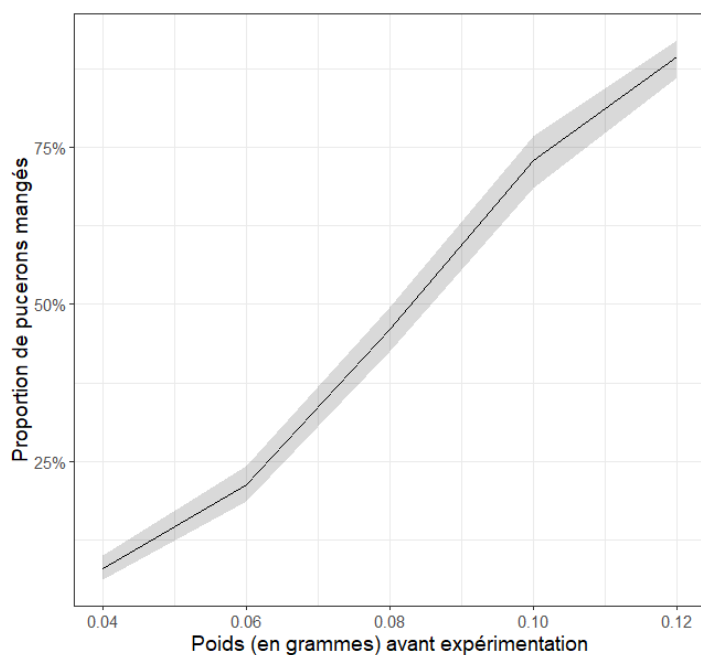


Figure 18 : Proportion de pucerons mangés par *P. cupreus* selon le poids de individus (en grammes) avant le début de l'expérimentation

B. Test de comportement : étude de la réponse comportementale de *P. cupreus* et *A. familiaris* en fonction des ressources disponibles

Choix de la première proie et temps avant sa consommation

Pour *P. cupreus*, les modalités comportant des pucerons ont un meilleur pourcentage d'acceptation de consommation réalisée par les carabes : 66,7% des carabes testés dans la modalité P ont choisi de consommer un puceron durant les 1h de test. De même, 70% des carabes testés dans la modalité PodeurG ont choisi de consommer un puceron dans les 1h de test. Dans la modalité GP, 46,7% des carabes ont choisi un puceron comme première proie contre 16,7% pour la graine (Tableau III).

Les temps pour se décider à manger la première proie sont cependant moins contrastés. Le temps pour les modalités P, GP puceron (choix d'un puceron dans la modalité GP) et PodeurG ne semblent pas différer et est d'environ 1200 secondes, soit 20 minutes pour se décider. Pour les modalités concernant les graines, les modalités G et GodeurP ne semblent pas différer dans le temps et les carabes prennent un temps d'environ 1350 secondes soit 22 minutes pour se décider à manger une graine. Pour la modalité GP graine (choix d'une graine dans la modalité GP), les carabes mettent moitié moins de temps à se décider à consommer une graine, quand celle-ci est choisie, avec un temps de 600 secondes soit 10 minutes (Figure 19).

Pour *Amara familiaris*, les modalités G et P ont un pourcentage de premier choix respectivement de 71,4% pour les graines et 76,2% pour les pucerons. Avec la présence d'odeurs, les pourcentages de carabes ayant choisi une proie sont plus élevés et atteignent 90,5% et ce, pour les 2 modalités (GodeurP et PodeurG). Et enfin, pour la modalité GP, 47,6% des carabes ont choisi une graine alors que 23,8% des carabes ont choisi un puceron en première proie (Tableau IV).

Les temps pour se décider à manger la première proie sont différents entre la modalité G (550 secondes soit 9 minutes) et la modalité P (850 secondes soit 14 minutes). Par ailleurs, les modalités G, GP (graine) et GodeurP ne donnent pas de temps différents pour se décider à manger une première graine. On retrouve le même constat pour les modalités P, GP (puceron) et PodeurG (Figure 20). On remarque globalement que les temps que mettent *Amara familiaris* à se décider sont plus courts que *Poecilus cupreus* (Figure 19 et Figure 20).

Tableau III : Première proie consommée par *P. cupreus* durant le test de comportement et selon les modalités (en pourcentage d'individus ayant fait un choix entre graine, puceron ou aucune)

Espèce	<i>Poecilus cupreus</i>				
Modalité	Graine	Puceron	Graine et Puceron	Graine et odeur de Puceron	Puceron et odeur de Graine
1ère proie consommée	30% (G) 70% (Aucune)	66,7% (P) 33,3% (Aucune)	16,7% (G) 46,7% (P) 36,6% (Aucune)	30% (G) 70% (Aucune)	70% (P) 30% (Aucune)
Temps avant la 1ère proie consommée (en seconde)	1319,7 ±210,3	963,4 ±141,8	618,7 ±304 (G) 1309,5 ±246,3 (P)	1389,4 ±283,7	1018,1 ±134,2

Tableau IV : Première proie consommée par *A. familiaris* durant le test de comportement et selon les modalités (en pourcentage d'individus ayant fait un choix entre graine, puceron ou aucune)

Espèce	<i>Amara familiaris</i>				
Modalité	Graine	Puceron	Graine et Puceron	Graine et odeur de Puceron	Puceron et odeur de Graine
1ère proie consommée	71,4% (G) 28,6% (Aucune)	76,2% (P) 23,8% (Aucune)	47,6% (G) 23,8% (P) 28,6% (Aucune)	90,5% (G) 9,5% (Aucune)	90,5% (P) 9,5% (Aucune)
Temps avant la 1ère proie consommée (en seconde)	529,3 ±136,4	874,9 ±175,2	428,5 ±124,5 (G) 748 ±452,7 (P)	632,5 ±172,3	699,5 ±116

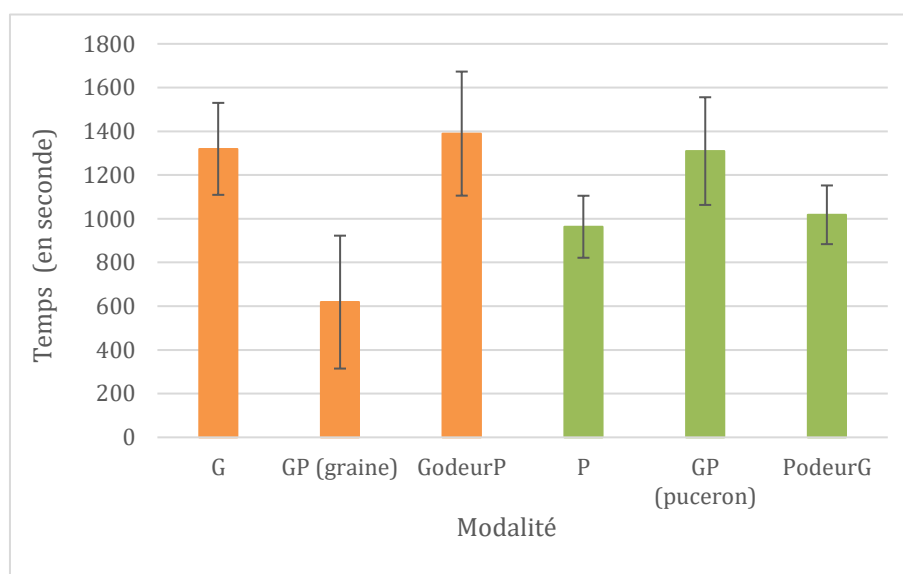


Figure 19 : Temps avant consommation de la première proie par *P. cupreus* selon les modalités

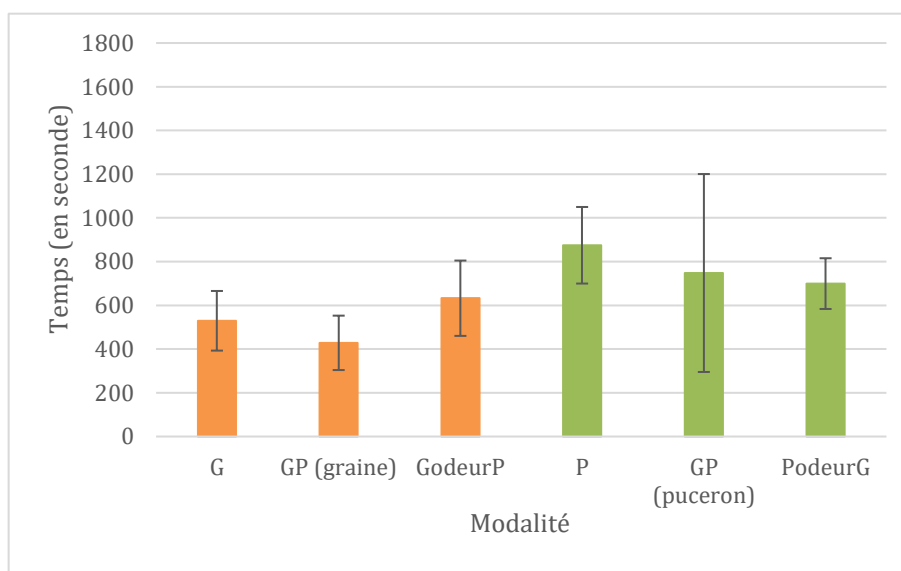


Figure 20 : Temps avant consommation de la première proie par *A. familiaris* selon les modalités

Nombre de contacts et manipulations avec les proies

Pour *Poecilus cupreus*, seul le modèle 1 associé à la variable « nombre de contacts » a montré un effet significatif de la modalité (Tableau V). Les *P. cupreus* ont effectué plus de contacts avec la modalité G associé aux graines qu'avec la modalité P associé aux pucerons. Les autres modèles comparant le comportement face aux graines uniquement (modèle 2) ou aux pucerons uniquement (modèle 3) n'ont pas montré de différence significative et ce, ni avec la variable « nombre de contacts » ni la variable « nombre de manipulations » (Tableau VI).

Pour *Amara familiaris*, grâce au modèle 1 (G et P) on observe aucune différence dans le nombre de contacts avec les graines ou avec les pucerons (Tableau V et Tableau VII). Par ailleurs, il n'y a aucune différence significative du nombre de manipulations entre les modalités G et P. D'après le modèle 2 (G, GP et GodeurP), le nombre de contacts n'est pas significativement différent entre les modalités. Néanmoins, on observe des différences significatives avec la variable « nombre de manipulations » (Tableau V). Le nombre de manipulations des graines est plus important avec la modalité G plutôt que GP. De même, ce nombre de manipulations est plus haut avec GodeurP que GP (Tableau VIII). Et enfin, pour le modèle 3 (P, GP, PodeurG), le nombre de contacts avec les pucerons est significativement plus important avec la modalité P que GP alors que les modalités P et GP ne sont pas significativement différentes (Tableau VII). Pour la variable « nombre de manipulations », P et PodeurG ne sont pas différentes alors que le nombre de manipulations des pucerons est plus élevé avec la modalité P que la modalité GP. De même, ce nombre de manipulations est plus élevé avec la modalité PodeurG que GP (Tableau VIII).

Tableau V : Récapitulatif des résultats des analyses statistiques pour le comportement selon les espèces de carabes, les modèles, les variables réponses et les variables explicatives prises en compte. (S) signifie que le modèle a un impact sur la variable réponse donnée (voir tableau V à VII pour le détail), (NS) signifie que le modèle est non significatif et (-) signifie que la variable explicative a été retirée du modèle lors de la sélection de modèles.

	Modalités	Sexe	Poids début	Modalité : Sexe
Poecilus cupreus				
Variable : nombre de contacts				
Modèle 1 (G et P)	S	-	NS	-
Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	NS	NS	NS	NS
Modèle 3 (P, GP, PondeurG)	NS	-	-	-
Poecilus cupreus				
Variable : nombre de manipulations				
Modèle 1 (G et P)	NS	-	-	-
Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	NS	NS	NS	NS
Modèle 3 (P, GP, PondeurG)	NS	NS	NS	NS
Amara familiaris				
Variable : nombre de contacts				
Modèle 1 (G et P)	NS	-	-	-
Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	NS	NS	NS	NS
Modèle 3 (P, GP, PondeurG)	S	-	NS	-
Amara familiaris				
Variable : nombre de manipulations				
Modèle 1 (G et P)	NS	-	-	-
Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	S	NS	-	-
Modèle 3 (P, GP, PondeurG)	S	NS	-	-

Tableau VI : Détail des résultats des analyses statistiques pour la variable "nombre de contacts" pour *P. cupreus* en fonction des modalités

Modalités	P	GP	GodeurP	PondeurG
G	S (+G)	NS	NS	
P		NS		NS
GP			NS	NS

Tableau VII : Détail des résultats des analyses statistiques pour la variable "nombre de contacts" pour *A. familiaris* en fonction des modalités

Modalités	P	GP	GodeurP	PondeurG
G	NS	NS	NS	
P		NS		S (+PondeurG)
GP			NS	NS

Tableau VIII : Détail des résultats des analyses statistiques pour la variable "nombre de manipulations" pour *A. familiaris* en fonction des modalités

Modalités	P	GP	GodeurP	PondeurG
G	NS	S (+G)	NS	
P		S (+P)		NS
GP			S (+GodeurP)	S (+PondeurG)

IV. Discussion

A. Evaluation des préférences chez les carabes entre *T. officinale* et *S. avenae*

Pour l'espèce *Poecilus cupreus*, les résultats montrent une consommation plus élevée et rapide en faveur des pucerons (Figure 9). Une première explication pourrait être que *P. cupreus* préfère les pucerons aux graines. Cela pourrait s'expliquer par la constitution physique des graines qui peut rendre difficile leur consommation par *P. cupreus* et expliquerait le nombre de contacts élevé effectué avec les graines traduisant une évaluation de celles-ci mais qui se finit souvent par un abandon de la part des carabes. Lorsque l'on compare le poids des deux types de proies, les graines sont 8 fois plus lourdes que les pucerons pour 200 individus pesés (Tableau I). De plus, *T. officinale* présente une taille supérieure à *S. avenae* avec 3 mm de longueur contre environ 2 mm pour le puceron (Foffová et al, 2020 ; [9]). Enfin, la dureté des graines est estimée à 1,3N et bien qu'aucune information sur la dureté de la cuticule des pucerons ne soit disponible, de nombreuses études pour lutter contre ce ravageur utilise la perméabilité de sa cuticule pour faire pénétrer les produits, révélant la fragilité de cette cuticule (Yanxiao et al, 2022). Cette dernière information peut notamment expliquer dans nos expérimentations le temps beaucoup plus long pour consommer une graine (environ 4 minutes) comparé à celui pour consommer un puceron (environ 22 secondes) (Annexe V). Tous ces points rendent compte de la difficulté plus grande à ouvrir et consommer la graine *T. officinale* se traduisant dans les expérimentations par un nombre de contacts important. Et bien que les graines aient un taux lipidique élevé comparé aux pucerons (Houda et al, 2014 ; Stoja M et al, 2022), *P. cupreus* choisit pour stratégie de se concentrer en priorité sur *S. avenae* qui lui demande le moins de temps et d'énergie à consommer.

Pourtant, *P. cupreus* est une espèce citée dans la littérature comme omnivore (Tosser et al, 2014) et les résultats démontrent bien ici, que *P. cupreus* a aussi la capacité de consommer les graines. Une deuxième explication pourrait alors être qu'en consommant en 24h 50% des graines (soit 15 graines pour une masse de 0,014g assimilée) ou 100% des pucerons (soit 30 pucerons pour une masse de 0,004g), *P. cupreus* soit rassasié (Figure 9 et Tableau I). On note tout de même qu'après 24h, la totalité des pucerons a été consommés par les carabes. On ne peut donc pas conclure sur l'apport suffisant du nombre de pucerons vis-à-vis de *P. cupreus*. Néanmoins, il semble donc qu'il faille manger un nombre plus important de pucerons pour obtenir le même apport énergétique qu'avec une quinzaine de graines. Nos résultats montrent donc que *P. cupreus* peut consommer aussi bien les graines que les pucerons, si ceux-ci sont présents seuls dans le milieu.

En ce qui concerne *Amara familiaris*, les résultats montrent aussi une consommation plus importante et rapide des pucerons (Figure 10). Comme pour *P. cupreus*, une première explication pourrait être qu'*A. familiaris* préfère les pucerons en lien avec la structure physique des graines qui rend difficile la consommation de celles-ci. Ceci est confirmé par un temps de consommation des graines relativement long (environ 18 minutes) comparé aux pucerons (environ 2 minutes) (Annexe V). Par ailleurs, il a été démontré qu'il y a une corrélation positive entre la taille du carabe et la taille des proies (Seric Jelaska et al, 2014).

Or, *A. familiaris* est un petit carabe de 5 à 7 mm (Roger et al, 2021), et va donc surement consommer les proies les plus petites. Une deuxième explication est que la consommation d'une proportion de 0,20 graines (soit 6 graines pour une masse de 0,0058g assimilée) ou une proportion de 0,85 pucerons (soit 25 pucerons pour une masse de 0,0029g) après 24h soit suffisante pour nourrir *A. familiaris* (Figure 10 et Tableau I). Ces chiffres sont supérieurs à ceux qui peuvent être trouvés dans la littérature où il est dit qu'*A. familiaris* peut manger jusqu'à 3 graines de *T. officinale* et qu'une espèce similaire, *Amara aena*, pouvait consommer 7 pucerons *S. avenae* par jour. Néanmoins, ces différences dans les résultats pourraient s'expliquer par des conditions d'expérimentation (température, durée de privation des carabes...) différentes entre ici et les précédentes études (Klimes, Saska, 2010 ; Sopp et Wratten, 1986). Un autre résultat confirmant cette capacité à s'intéresser aux 2 types de proies est que le nombre de contacts et de manipulations des graines comme des pucerons sont identiques entre les 2 modalités G et P. Ces résultats en faveur d'une consommation répartie entre pucerons et graines restent néanmoins surprenants étant donné que *A. familiaris* est décrit comme granivore dans la littérature (Klimes, Saska, 2010). Nos résultats montrent donc qu'*A. familiaris*, s'adapte à son environnement et peut consommer graine comme puceron si ceux-ci sont présents seuls dans le milieu.

B. Evaluation de la stabilité de la consommation d'une proie en présence d'une proie alternative ou de son odeur

Lorsqu'on s'intéresse à la présence des deux types de proies simultanément, pour *P. cupreus*, les résultats montrent que la consommation des graines comme des pucerons par *P. cupreus* n'est pas affectée ni par la présence d'une autre proie, ni par son odeur. De même, il n'y a aucune différence dans le nombre de manipulations et de contacts effectués sur les proies en présence d'une autre proie ou de son odeur. On peut opposer ce résultat à ceux trouvés dans la littérature. Notamment avec une étude qui avait démontré qu'en présence au sol de la proie alternative *Heteromurus nitidus*, un collembole, *P. cupreus* changeait de comportement et arrêta de grimper sur les plantes d'orges où se trouvaient le puceron *Metopolophium dirhodum* (Mundy et al, 2000). La conclusion de cette étude, qui est que la présence de proie alternative réduit le contrôle biologique effectué par *P. cupreus*, n'est pas retrouvé ici. La présence de *T. officinale* ou *S. avenae* comme proies alternatives, ne réduit pas ici, le contrôle biologique de chacune de ces proies. Cependant, la difficulté liée à l'accessibilité des proies ici est plus faible (2 proies au sol) que dans l'étude présentée précédemment (une proie au sol et une proie sur une plante) (Mundy et al, 2000). Les proies sont présentées ici de manière à avoir la même probabilité que *P. cupreus* les rencontre dans le milieu. La difficulté d'accès aux proies étant moins complexe, le comportement omnivore et opportuniste de *P. cupreus* pourrait expliquer pourquoi il n'y a aucune différence entre les modalités (Mundy et al, 2000). Une autre explication notamment vis-à-vis des odeurs pourrait être que l'exposition sur une longue durée des récepteurs antennaires de *P. cupreus* à la concentration d'EBF par exemple (surement plus concentré ici que dans le milieu naturel) provoque un phénomène d'habituation dû à une exposition permanente du carabe à l'EBF. En effet, la concentration d'EBF utilisée ici sont loin de représenter les concentrations réelles dans le milieu naturel. Par exemple, un puceron comme *S. avenae* produit une quantité infime

d'EBF, de l'ordre de 0,7 ng par gouttelette (Vosteen et al, 2015). Un article datant de 2010 discutait sur la capacité des plantes à synthétiser aussi la phéromone d'alarme. Les concentrations produites par les plantes sont beaucoup moins connues et étudiées. Mais, bien que supérieures aux concentrations produites par les pucerons, celles des plantes semblent s'en rapprocher tout de même et sont de plus, diluées dans le milieu (Vosteen et al, 2015 ; Kunert et al, 2010).

Cependant, le test de comportement révèle quand même des différences de choix vis-à-vis de la première proie. En effet, en présence des deux types de proies, les pourcentages d'individus choisissant une première proie consommée sont beaucoup plus faibles (que ce soit le puceron ou la graine qui ai été choisi) comparé aux modalités avec les proies seules (Tableau III). *P. cupreus* répartit donc un peu plus son choix entre graine et puceron, en faveur tout de même du puceron, lorsque les deux proies sont présentes. Ce dernier résultat, en opposition avec les précédentes informations, est à prendre avec précaution n'ayant pas été analysé statistiquement sur R par manque de temps.

Pour *A. familiaris*, avec deux types de proies présentes simultanément dans le milieu, plusieurs faits marquants sont observables. La consommation des graines reste identique si elles sont présentes seules dans le milieu ou en mélange avec des pucerons (Figure 13). Par ailleurs, l'odeur du puceron à travers un dépôt d'une goutte d'EBF dans le milieu n'a aucun impact sur la consommation des graines (Figure 13). Aucune étude ne semble avoir testé l'attraction d'*A. familiaris* vis-à-vis de l'EBF. Et il semble donc à travers les résultats obtenus, que l'EBF n'a pas d'impact sur le comportement alimentaire du carabe vis-à-vis de la consommation *T. officinale*. *A. familiaris* n'est donc pas affecté par la présence ou l'odeur du puceron lorsque les graines sont disponibles dans le milieu. On note tout de même qu'avec l'odeur de puceron, de plus nombreux individus ont choisi de consommer une graine comme 1^{ère} proie par rapport à s'il n'y avait pas l'odeur de puceron (Tableau IV). Ce résultat n'a pas été analysé sous R et est donc à prendre avec précaution. On peut néanmoins formuler l'hypothèse que la présence d'une odeur dans le milieu pourrait stimuler l'exploration et la recherche de nourriture par le carabe facilitant sa rencontre avec les proies.

A contrario, en présence de graines, la consommation de pucerons est nettement plus faible. On en déduit donc qu'en présence de graines comme proie alternative, le contrôle biologique des pucerons par *A. familiaris* est moins efficace. L'odeur de graine a cependant l'effet inverse et semble stimuler jusqu'à 6h, la consommation de pucerons et confirme l'hypothèse de la stimulation d'*A. familiaris* en présence d'odeur (Figure 17). Après 6h, l'effet positif de l'odeur des graines sur la prédation des pucerons n'est plus détecté. Une possible explication pourrait être la diminution de la persistance de l'odeur sur le papier filtre. Cette persistance de l'odeur n'a pas été pas vérifiée dans cette étude. Une autre hypothèse pourrait être, ici aussi comme pour *P. cupreus*, l'habituation de *A. familiaris* à l'odeur au fur et à mesure du test mais non vérifiée, ici aussi.

Enfin, le dernier résultat soulevé est qu'en présence des deux types de proies, le nombre de manipulations de chaque proie par *A. familiaris* diminue significativement ainsi que les pourcentages des individus choisissant les premières proies (Tableau IV et Tableau VIII). Cela révèle qu'*A. familiaris* partage son temps entre les deux types de proies pour les évaluer

et les gouter. On en conclut que la présence des graines dans le milieu va impacter de manière négative le contrôle biologique fournit par *A. familiaris* vis-à-vis du puceron. Cela se traduit par une diminution de l'efficacité de consommation du puceron *S. avenae* en présence de *T. officinale* mais aussi par une répartition du temps d'évaluation entre les graines et les pucerons par le carabe. A contrario, le contrôle biologique fournit par *A. familiaris* vis à vis de *T. officinale* est stable même en présence du *S. avenae*.

Pour finir, les proies alternatives sont ici présentées comme un obstacle à la régulation biologique des bioagresseurs cependant elles présentent aussi bien des intérêts. Ces proies secondaires peuvent maintenir les populations sur les parcelles lorsque les proies cibles ont disparus et en réduisant le cannibalisme qui peut être observé en cas de disparition totale des ressources (notamment chez *P. cupreus*). Ainsi, les populations survivent et se reproduisent par elles même évitant de devoir faire des lâchers du type inondatif régulièrement (ce qui n'est ici pas la stratégie) (Steven et al, 2010).

C. Des facteurs internes qui jouent sur le niveau de consommation des proies chez *Poecilus cupreus* et *Amara familiaris*

Les variations observées de la consommation et du comportement des carabes lors des expérimentations ne sont pas seulement expliquées par la présence ou l'absence des proies dans le milieu. Les choix et les comportements des carabes sont aussi liés à une grande diversité de facteurs qui pour certains, sont internes aux carabes eux-mêmes. Certains de ces facteurs ont pu être étudiés en parallèle dans cette étude : la taille du carabe ne semble pas avoir impacté le comportement alimentaire du carabe. Cette mesure, notamment utilisée pour l'identification des espèces, demeure plus ou moins constante entre individus de la même espèce avec environ 1,3 cm pour *P. cupreus* et 0,7 cm pour *A. familiaris* (Annexe VI).

Cependant, le sexe prend une place importante dans la compréhension des préférences alimentaires des carabes et s'avère très lié au poids des individus. Pour *P. cupreus*, les mâles sont les plus lourds et sont aussi ceux qui consomment le plus (toutes modalités confondues). Les femelles portant des œufs matures sont plus lourdes que les femelles avec des œufs immatures et consomment alors plus que ces dernières. Par ailleurs, en plus du poids, la production d'œufs par les femelles demande de l'énergie et peut avoir un impact positif significatif sur la consommation des proies (Figure 14 ; Annexe VII ; Pail, 2004). On peut en plus faire l'hypothèse que les femelles *P. cupreus* avec des œufs matures, deviennent plus exigeantes sur le type de proies consommées en délaissant notamment les graines et traduisant sûrement des besoins nutritionnels différents (Figure 11). On retrouve ce même raisonnement chez *A. familiaris* où les femelles, plus lourdes que les mâles, consomment plus de proies (Figure 15 et Annexe VII). Par manque de temps, la présence d'œufs chez *A. familiaris* n'a pas pu être vérifié.

Un dernier facteur pourrait être la présence de personnalités différentes chez des individus d'une même espèce. Une étude réalisée en 2018, a mesuré la fréquence d'observation de traits liés à l'activité et l'exploration du milieu chez des individus de l'espèce *Nebria brevicollis* et a conclu à l'existence de différentes personnalités entre les individus (Labaude et al, 2018). Ce résultat augmente les variations de comportement intraspécifique et peut

influencer les résultats obtenus. Le nombre de répétitions doit donc être conséquent pour avoir un résultat de comportement valable à l'échelle de l'espèce.

Les limites des expérimentations

La capacité de stockage et d'entretien des boîtes de maintien des carabes étant limitée, de même que les capacités humaines pour réaliser les expérimentations, seules 30 répétitions ont pu être réalisées. Les comportements entre individus d'une même espèce sont très variables et bien que les résultats soient prometteurs, le nombre de répétitions pourrait être insuffisant. Pour savoir si ce nombre de répétitions est suffisant, il faudrait procéder à une analyse d'échantillonnage sous R.

Par ailleurs, la durée d'expérimentation s'est étalée sur 3 mois et une étude portant sur la prédation du carabe selon les saisons a démontré des potentiels changements de comportement et de taux de prédation dans le temps (Guenay-Greunke et al, 2023 ; Losey et al, 1999). Ce fait n'a pas été pris en compte au cours de l'étude.

Enfin, après plusieurs manipulations de pucerons vivants, il a été décidé de les tester morts afin de faciliter les expérimentations. Aucune étude ne traite des composés volatils émis par des pucerons décongelés. Cependant, on peut faire l'hypothèse que les composés volatils émis par des pucerons morts sont différents de ceux émis par des pucerons vivants, rendant plus difficile la perception des pucerons morts. Alors que les graines imbibées peuvent être potentiellement plus facilement perçues par les carabes. Il se peut donc que les résultats obtenus pour les pucerons sous-estimés l'attraction de ceux-ci.

V. Conclusion et perspectives

Avec les conditions testées, cette étude démontre une prédation stable de *T. officinale* comme de *S. avenae* par *P. cupreus* et ce, même en présence d'une proie alternative. Si ces deux types de proies se retrouvent dans un même milieu, on en déduit que le contrôle biologique fourni par ce carabe est peu influencé par la présence et l'odeur de ces proies alternatives. Ce constat est aussi observé pour *A. familiaris* vis-à-vis de la prédation de *T. officinale* en présence de *S. avenae*. Cependant, la présence de *T. officinale* comme proie alternative affecte de manière négative la consommation de *S. avenae* par *A. familiaris*. La contribution de cette espèce de carabe pour réguler ce puceron peut donc être moins efficace si *T. officinale* se retrouve aussi dans le milieu. Les odeurs de proies ont, quant à elles, un effet stimulant sur l'exploration et la recherche de nourriture par *A. familiaris* et ont donc un impact positif sur le contrôle biologique. Néanmoins, les concentrations des odeurs utilisées ici sont loin de refléter les concentrations réelles retrouvables dans l'environnement. On peut faire l'hypothèse que les odeurs aux champs seront distribuées différemment, plus diluées, et vont dépendre de facteurs non pris en compte dans les expérimentations en microcosme. Les conditions très contrôlées ne permettent donc pas d'obtenir des résultats reflétant la réalité du terrain. Pour s'en rapprocher de manière progressive, des expérimentations à plus grande échelle comme par exemple, les mésocosmes (Wootton et al, 2022) mais aussi directement aux champs pourraient être envisagées afin d'inclure des facteurs non pris en compte en laboratoire (climat, prédateurs...).

Bibliographie

Ali KA et al. 2022. Seed choice in ground beetles is driven by surface-derived hydrocarbons. *Communications Biology*. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03678-1>

Ali KA et Willenborg CJ. 2023. Allometric constraints on carabid diets: interspecific differences in carabid-to-seed mass ratios impact seed choice. *ScienceDirect*. vol 71. pp 85-97. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.05.007>

Al Hassan D. Rôle du paysage sur la répartition et l'abondance des pucerons et de leurs prédateurs carabiques. Thèse en Écosystèmes, Biodiversité, Évolution. Université Rennes 1. 2013. 202p.

Baulechner D, Jauker, Wolters V. 2022. Carabid adaptation to a collembolan diet: hunting efficiency and nutritional value. *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.13106>

Ben-Ari et al. 2019. Differences in escape behavior between pea aphid biotypes reflect their host plants' palatability to mammalian herbivores. *ScienceDirect*. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.10.005>

Carbonne B et al. 2020. The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales to alternative prey. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76305-w>

Carbonne B. Le rôle des interactions biotiques dans un système proie-prédateur : le cas de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes. Thèse en environnement et santé. Université de Bourgogne Franche-Comte. 2020. 288p.

Charalabidis A. Effect of inter-individual variabilities and intraguild interferences on the foraging strategies of seed-eating carabid species. Thèse en écologie comportementale et agroécologie. Université de Bourgogne Franche-Comté. 2017. 203p.

Couëdel C. 2018. Régulation naturelle et qualité nutritionnelle des ravageurs et adventices chez les carabes. INRA.

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

Dedryver CA, Jahier J, Le Gallic JF et al. 2008. Introduction de résistance au puceron des épis *Sitobion avenae* chez le blé dur. INRA UMR IGEPP.

De Heij SE, Willenborg CJ. 2020 Connected carabids: network interactions and their impact on biocontrol by carabid beetles. *Bioscience* 70, 490–500. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa039>

Deroulers P, Bretagnolle V. 2018. The consumption pattern of 28 species of carabid beetles (Carabidae) to a weed seed, *Viola arvensis*. Bulletin of Entomological Research. <https://doi.org/10.1017/S0007485318000457>

Ecophyto. 2015. Fiche technique n°2 : Lutte biologique par conservation. Guide Fruits.

Febvay G, Pageaux JF, Bonnot G. 1992. Lipid composition of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera : Aphididae), reared on host plant and on artificial media. Archives of Insect Biochemistry and Physiology. pp 103-118. <https://doi.org/10.1002/arch.940210204>

Fesnau M et Béchu C. 2023. Communiqué de presse : Décision de la Cour de justice de l'Union européenne relatif à l'utilisation des néonicotinoïdes pour les semences - L'État accélère le déploiement d'alternatives et accompagnera la filière betterave-sucre.

Foffová H, Cavar SZ, Honek A et al. 2020. Which Seed Properties Determine the Preferences of Carabid Beetle Seed Predators?. Insects. <https://doi.org/10.3390/insects11110757>

Frank SD, Shrewsbury PM, Denno RF. 2011. Plant versus prey resources: Influence on omnivore behavior and herbivore suppression. Biological Control, pp 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.004>

Frei B, Guenay Y, Bohan DA et al. 2019. Molecular analysis indicates high levels of carabid weed seed consumption in cereal fields across Central Europe. Journal of Pest Science, 92(3), 935–942. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01109-5>

Gaba S, Deroulers P, Bretagnolle F, Bretagnolle V. (2019). Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (Coleoptera, Carabidae) within the smallest seeds. Weed Research, 59(3), 170–179. <https://doi.org/10.1111/wre.12354>

Gayrard M, Berger F et Delval Ph. 2018. Pratiquer la lutte par conservation de la biodiversité fonctionnelle. Ecophyto.

Guenay-Greunke Y et al. 2023. Consumer identity but not food availability affects carabid diet in cereal crops. Journal of Pest Science. <https://doi.org/10.1007/s10340-023-01636-2>

Guillou M. 2013. Le projet agro-écologique : Vers des agricultures doublement performantes pour concilier compétitivité et respect de l'environnement. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire.

Hannam JJ, Lieberr JK, Hajek A. 2008. Climbing behaviour and aphid predation by *Agonum muelleri* (Coleoptera: Carabidae). Entomological Society of Canada. pp 203-207. <https://doi.org/10.4039/n07-056>

Harrison XA. 2014. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. PeerJ. <https://doi.org/10.7717/peerj.616>

Harrison XA. 2015. A comparison of observation-level random effect and Beta-Binomial models for modelling overdispersion in Binomial data in ecology & evolution. PeerJ. <https://doi.org/10.7717/peerj.1114>

Herth A. 2011. Le bio-contrôle pour la protection des cultures : 15 recommandations pour soutenir les technologies vertes. Ministère en charge de l'Agriculture.

Holland J. 2002. Carabid beetles: their ecology, survival and use in agroecosystems. The Game Conservancy Trust.

Honek A, Saska P, Martinkova Z. 2006. Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. pp. 157-162.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00376.x>

Houda M et al. 2014. Why the aphid *Aphis spiraeicola* is more abundant on clementine tree than *Aphis gossypii*?. *ScienceDirect*. vol 337. pp 123-133.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2013.11.008>

Jelaska SL, Franjevic D, Jelaska SD et al. 2014. Prey detection in carabid beetles (coleoptera: carabidae) in woodland ecosystems by Pcr analysis of gut contents. *European Journal of Entomology*. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.079>

Kielty JP, Allen-Williams JL, Underwood N, Eastwood EA. 1996. Behavioral Responses of Three Species of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) to Olfactory Cues Associated with Prey and Habitat. *Journal of Insect Behavior*.

Klimes P, Saska P. 2010. Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Applied Entomology*.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2009.01463.x>

Kotze et al. 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100(SPEC. ISSUE), 55–148. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1523>

Kulkarni S, Dosedall LM, Willenborg CJ. 2015. The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Cambridge University Press*. Vol. 63, No. 2, pp. 355-376.

Kulkarni S, Dossall LM, Spence JR, Willenborg CJ. 2017 Seed detection and discrimination by ground beetles (coleoptera: Carabidae) are associated with olfactory cues. PLoS One 12, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170593>

Kunert G, Reinhold C, Gershenzon J. 2010. Constitutive emission of the aphid alarm pheromone, (E)- β -farnesene, from plants does not serve as a direct defense against aphids. BMC Ecology. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-10-23>

Labaude S, Donnell NO, Griffin CT. 2018. Description of a personality syndrome in a common and invasive ground beetle (Coleoptera: Carabidae). Scientific Reports. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35569-z>

Lang A, Gsodl S. 2001. Prey vulnerability and active predator choice as determinants of prey selection: a carabid beetle and its aphid prey. Journal of Applied Entomology. 125, 53±61. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2001.00511.x>

Leray E, Bouquet A. 2020. Utilisation des produits de biocontrôle en Auvergne-Rhône-Alpes. Chambre d'agriculture Auvergne-Rhône-Alpes.

Lichti NI et al. 2014. Mast species composition alters seed fate in North American rodent-dispersed hardwoods. Ecology. vol 95. pp 1746–1758. <https://doi.org/10.1890/13-1657.1>

Lundgren JG, Lehman R. M. 2010. Bacterial Gut Symbionts Contribute to Seed 594 Digestion in an Omnivorous Beetle. PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010831>

McKemey AR, Glen DM, Symondson WOC. 2004. How does a carabid predator find aggregations of slugs in the field? Electroantennograms and behavioural assays suggest chemical cues. Cardiff School of Biosciences. <https://doi.org/10.1079/ber2004294>

Mundy C, Allen-Williams L, Underwood N, Warrington S. 2000. Prey selection and foraging behaviour by *Pterostichus cupreus* L.(Col., Carabidae) under laboratory conditions. Journal of Applied Entomology 124,349–358. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2000.00491.x>

Oerke E. 2006. Crop losses to pests. The Journal of Agricultural Science. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>

Pail W. 2004. Slug feeding in the carabid beetle *Pterostichus melanarius*: Seasonality and dependence on prey size. Journal of Molluscan Studies. <https://doi.org/10.1093/mollus/70.2.203>

Petit S, Boursault A, Bohan D. 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. Eur. J. Entomol. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.086>

Roubinet E, Birkhofer K, Malsher G et al. 2017. Diet of generalist predators reflects effects of cropping period and farming system on extra- and intraguild prey. *Ecological Applications*. pp.1167–1177. <https://doi.org/10.1002/eap.1510>

Roger JL, Jambon O, Bouger G. 2021. Clé de détermination des carabides : Paysages agricoles du Nord Ouest de la France. INRA.

Salmon S. et al. 2020. Chemical communication in springtails : a review of facts and perspectives. *Biology and Fertility of Soils*. pp.425-438. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01365-8>

Sasakawa K. 2010. Field observations of climbing behavior and seed predation by adult ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a lowland area of the temperate zone. *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/EN10097>

Saska P, Martinkova , Honek A. 2010. Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biological Control*. pp 91-95. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.07.016>

Shields MW, Johnson AC, Pandey S et al. 2019. History, current situation and challenges for conservation biological control. *Biological Control*, 131(December 2018), 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.12.010>

Sopp P et Wratten SD. 1986. Rates of consumption of cereal aphids by some polyphagous predators in the laboratory. pp 69–73. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1986.tb02173.x>

Steven D, Shrewsbury P, Robert FD. 2010. Effects of alternative food on cannibalism and herbivore suppression by carabid larvae. *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01156.x>

Stoja M, Agnieszka G, Lukasz S et al. 2022. Dandelion seeds as a new and valuable source of bioactive extracts obtained using the supercritical fluid extraction technique. *ScienceDirect*. <https://doi.org/10.1016/j.scp.2022.100796>

Tenailleau M, Dor C, Maillet-Mezeray J. 2011. Synthèse bibliographique sur l'écologie des Carabidae : Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures » : diversité, service-rendu et potentialités des habitats. Arvalis.

Thomas G, Holland J, Brown N. 2002. The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. Faculty of Agriculture

Tibi A, Martinet V, Vialatte A. 2022. Protéger les cultures en augmentant la diversité végétale des espaces agricoles. INRAE.

Tosser V, Chapelin-Viscardi JD. 2014. Bords de champs : Un habitat pour les Carabidés. Perspectives agricoles. n°416.

Tricault Y. 2023. Plan national de recherche et d'innovation 2021-2023 : Vers des solutions opérationnelles contre la jaunisse de la betterave sucrière. EGI.

Vosteen I et al. 2015. Is there any evidence that aphid alarm pheromones work as prey and host finding kairomones for natural enemies?. Royal Entomological Society.

<https://doi.org/10.1111/een.12271>

White S, Renner AK, Menalled FD et al. 2007. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. Weed Sci. Vol 55, pp 606-612.

Wootton KL, Curtsdotter A, Jonsson T et al. 2022. Beyond body size-new traits for new heights in trait-based modelling of predator-prey dynamics. Plos One.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251896>

Yanxiao Y, Qinhong J, Min P et al. 2022. A Star Polyamine-Based Nanocarrier Delivery System for Enhanced Avermectin Contact and Stomach Toxicity against Green Peach Aphids. Nanomaterials. <https://doi.org/10.3390/nano12091445>

Sitographie

[1] Butault JP, Delame N, Jacquet F, Zardet G. 2012. L'utilisation des pesticides en France : état des lieux et perspectives de réduction, ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire [en ligne]. [Consulté le 14 mars 2023]. Disponible à l'adresse : <https://agriculture.gouv.fr/lutilisation-des-pesticides-en-france-etat-des-lieux-et-perspectives-de-reduction>

[2] Sénat. 2023. Pesticides : vers le risque zéro. Sénat [en ligne]. [Consulté le 10 août 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www.senat.fr/rap/r12-042-1/r12-042-1.html>

[3] Chambres d'agriculture. 2023. Plan Ecophyto 2+. [en ligne]. [Consulté le 28 août 2023]. Disponible à l'adresse : <https://chambres-agriculture.fr/agriculteur-et-politiques/ecophyto/plan-ecophyto-2/>

[4] Agriculture.gouv. 2021. Publication des données provisoires des ventes de produits phytopharmaceutiques en 2020. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire [en ligne]. [Consulté le 14 mars 2023]. Disponible à l'adresse :

<https://agriculture.gouv.fr/publication-des-donnees-provisoires-des-ventes-de-produits-phytopharmaceutiques-en-2020>

[5] Xicluna P. 2018. Entrée en vigueur de l'interdiction des néonicotinoïdes le 1er septembre. Communiqué de presse. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté Alimentaire [en ligne]. [Consulté le 22 août 2023]. Disponible à l'adresse :

<https://www.ecologie.gouv.fr/entree-en-vigueur-linterdiction-des-neonicotinoides-1er-septembre>

[6] Xicluna P. 2022. Indicateurs des ventes de produits phytopharmaceutiques, un NODU agricole 2018-2020 au plus bas depuis 2012-2014 : un premier résultat provisoire pour le NODU agricole 2021. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté Alimentaire [en ligne]. [Consulté le 22 août 2023]. Disponible à l'adresse : <https://agriculture.gouv.fr/indicateurs-des-ventes-de-produits-phytopharmaceutiques>

[7] Bonin L, Gautellier VL, Vacher C. 2019. Les Essentiels d'ARVALIS - Quelle est la nuisibilité des mauvaises herbes en céréales à paille ?. ARVALIS [en ligne]. [Consulté le 20 mars 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www.arvalis.fr/infos-techniques/quelle-est-la-nuisibilite-des-mauvaises-herbes-en-cereales-paille>

[8] Ephytia. 2014. Biocontrol - Pucerons. [en ligne]. [Consulté le 17 mars 2023]. Disponible à l'adresse: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/18484/Biocontrol-Pucerons>

[9] Encyclop'Aphid. 2010. L'encyclopédie des pucerons - S. avenae. [en ligne]. [Consulté le 10 mars 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www6.inrae.fr/encyclopedia-pucerons/Especies/Pucerons/Sitobion/S.-avenae>

[10] Ephytia. 2014. Biocontrol - Auxiliaires. [en ligne]. [Consulté le 28 août 2023]. Disponible à l'adresse : <http://ephytia.inra.fr/fr/C/18482/Biocontrol-Auxiliaires>

[11] Pchavigny. 2022. Recherche et Développement en Lutte Biologique. Institut Sophia Agrobiotech [en ligne]. [Consulté le 14 mars 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www6.paca.inrae.fr/institut-sophia-agrobiotech/Equipes-ISA/RDLB>

[12] Dulin I. 2017. Lutte biologique par conservation. INRAE [en ligne]. [Consulté le 10 mars 2023]. Disponible à l'adresse : <http://ephytia.inra.fr/fr/C/23199/Tropileg-Lutte-biologique-par-conservation>

[13] Ladet N. 2022. Augmenter la diversité végétale des espaces agricoles pour protéger les cultures. INRAE [en ligne]. [Consulté le 10 mars 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www.inrae.fr/actualites/augmenter-diversite-vegetale-espaces-agricoles-protoger-cultures>

[14] eFlore, 2013. Tela Botanica [en ligne]. [Consulté le 5 juin 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www.tela-botanica.org/eflore/>

L'Institut Agro Rennes-Angers

Site d'Angers Site de Rennes

<p>Année universitaire : 2022 - 2023</p> <p>Spécialité : Horticulture</p> <p>Spécialisation (et option éventuelle) : PPEH</p>	<p>Mémoire de fin d'études</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2)</p> <p><input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)</p>
---	--

Effet des ressources trophiques alternatives sur le comportement alimentaire des carabes

Par : Océane SAINT-LYS

ANNEXES

Soutenu à Angers

le 08/09/2023

Devant le jury composé de :

Président : Nicolas CHEN

Maître de stage : Benjamin CARBONNE

Enseignant référent : Alexandre DEGRAVE

Autres membres du jury (Nom, Qualité)

Azélie LELONG, experte biocontrôle

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle de l'Institut Agro Rennes-Angers

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation «Patrimoine-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France» disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Annexe I : Script R du test de consommation (exemple pour une modèle)

```
# Chargement des packages
library(readxl)
library(knitr)
library(ggplot2)
library(corrplot)
library(MASS)
library(DHARMA)
library(lattice)
library(lme4)
library(predictmeans)
library(rsq)
library(tidyr)
library(car)
library(glmTMB)
library(lmtest)
library(emmeans)
library(MuMIn)
library(AICcmodavg)
library(performance)
library(multcomp)
library(multcompView)
library(ggeffects)
library(forcats)

### ETAPE 1 : CHARGEMENT DES DONNEES ET ORGANISATION DU TABLEAU POUR LE MODELE CHOISI
data_poe <- read_excel("D:/oceane/ECOLE/Angers/M2/Stage et emploi/INH carabes/Stage Carabes/Analyse statistique des
résultats/Analyse statistique finale/Test de nutrition/Excel statistique nutrition.xlsx")

# Dataset import : modalité G et P
dataGP <- subset(data_poe, espece == "Poecilus", select = c(1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17))
data <- subset(dataGP, modalite == "G" | modalite == "P")
summary(data)

data$identifiant <- as.factor(data$identifiant)
data$modalite <- as.factor(data$modalite)
data$sexe <- as.factor(data$sexe)
data$date <- as.factor(data$date)
data$oeufs <- as.factor(data$oeufs)
data$sexe_oeufs <- as.factor(paste(data$sexe,data$oeufs))

# Renommer les individus (pour les facteurs sexe et modalité) pour les tableaux
data$sexe_oeufs <- gsub("F immature", "Femelles avec oeufs\n immatures", data$sexe_oeufs)
data$sexe_oeufs <- gsub("F mature", "Femelles avec oeufs\n matures", data$sexe_oeufs)
data$sexe_oeufs <- gsub("M NA", "Mâles", data$sexe_oeufs)

data$modalite <- gsub("G", "Graine", data$modalite)
data$modalite <- gsub("P", "Puceron", data$modalite)

# Sommer les colonnes de G et P en proies mangées selon les heures
data$proies1h <- rowSums(data[,c("P1h", "G1h")], na.rm=TRUE)
data$proies3h <- rowSums(data[,c("P3h", "G3h")], na.rm=TRUE)
data$proies6h <- rowSums(data[,c("P6h", "G6h")], na.rm=TRUE)
data$proies24h <- rowSums(data[,c("P24h", "G24h")], na.rm=TRUE)

# Check des données manquantes
colSums(is.na(data)) # There is no missing value.

# Faire une colonne mesure comprenant les heures/temps de notation
data <- gather(data, temps, mesure, proies1h:proies24h, factor_key=TRUE)
summary(data)
data$temps <- as.factor(data$temps)

# Renommer le temps en juste 1h, 3h, ...
data$temps <- gsub("proies1h", "1h", data$temps)
data$temps <- gsub("proies3h", "3h", data$temps)
data$temps <- gsub("proies6h", "6h", data$temps)
```



```

data$temps <- gsub("proies24h", "24h", data$temps)

# Création du facteur catégorique et ordonné pour le temps
temps = factor(data$temps, levels = c("1h", "3h", "6h", "24h"), ordered = TRUE)

# Création d'une colonne avec des proportions (/30)
data$mesureproportion = data$mesure/30
head(data)

# Création d'une colonne ressources initiales (ressources limitées à 30)
data$ressourceinitiale = c(30)

# Création d'une colonne OLRE avec le nombre de ligne
data$olre = c(1:length(data$mesure))

```

ETAPE 2 : EXPLORATION DES DONNEES ET NOTAMMENT LA COLINEARITE ET INTERACTION ENTRE Xi

```

# Check de la colinéarité entre Xi
#Corrélation entre Poids à 0h et Poids à 24h
plot(data_poe[,8:9],pch=16,col='blue')
M<-cor(data_poe[,8:9])
corrplot.mixed(M,upper="square",lower.col="black", tl.col="black",cl.cex = 0.8,tl.cex = 0.7,number.cex =0.8, main =
"Corrélation entre le poids avant expérimentation et le poids à la fin de l'expérimentation")
# On décide de retirer le poids à 24h de l'analyse

```

```

# Corrélation entre Poids à 0h et taille
plot(data_poe[,6:8],pch=16,col='blue')
a<-data_poe[,6]
b<-data_poe[,8]
M<-cor(a,b) # = 0,29
#la corrélation est légère, on garde les deux facteurs

```

#Interactions

```

# Interactions entre date d'expé & Poids début et sexe oeufs
ggplot(data, aes(x=date, y=poidsdebut, fill=sexe_oeufs)) +geom_boxplot()

```

#Interactions entre modalité, sexe et stade de oeufs

```

ggplot(data, aes(x=sexe_oeufs, y=mesure, fill=sexe_oeufs)) +
geom_boxplot()+ facet_grid(. ~modalite ) + labs(title = "Nombre de proies mangées selon la modalité et le sexe de Poecilus
cupreus", y = "Nombre de proies mangées")

```

ETAPE 3 : ANALYSE STATISTIQUE

Construction du modèle 1 : Modèle mixte en proportion : on utilise la loi de binomial

```

OBlmer1<-glmmTMB(mesureproportion~modalite*temps*sexe_oeufs+taille+1+(1|identifiant)+(1|date), weight =
ressourceinitiale, data=data,family = binomial, REML = TRUE)

```

ETAPE 4 : VERIFICATION DES POSTULATS

```

res = simulateResiduals(OBlmer1)
plot(res, rank = T)
testDispersion(res)

```

```

c_hat(OBlmer1,method = "pearson") #surdispersion !!
check_overdispersion(OBlmer1)# surdispersion !!
overdisp_fun <- function(model) {
rdf <- df.residual(model)
rp <- residuals(model,type="pearson")
Pearson.chisq <- sum(rp^2)
prat <- Pearson.chisq/rdf
pval <- pchisq(Pearson.chisq, df=rdf, lower.tail=FALSE)
c(chisq=Pearson.chisq, ratio=prat, rdf=rdf, p=pval)}
overdisp_fun(OBlmer1)# surdispersion !!

```


ETAPE 5 : AJOUT DE Observation Random Level Effect (ORLE) SI SURDISPERSION

```
OBlmer_OLRE1 <-  
glmmTMB(mesureproportion~modalite*temps*sexe_oeufs+poidsdebut+taille+1+(1|identifiant)+(1|date)+(1|olre), weight =  
ressourceinitiale, data=data,family = binomial, REML = TRUE,na.action = na.fail)
```

#Vérification des résidus

```
res = simulateResiduals(OBlmer_OLRE1)  
plot(res, rank = T)  
testDispersion(res)
```

#Surdispersion

```
c_hat(OBlmer_OLRE1,method = "pearson") #pas de surdispersion  
check_overdispersion(OBlmer_OLRE1)#pas de surdispersion  
overdisp_fun(OBlmer_OLRE1)# pas de surdispersion
```

ETAPE 6 : SELECTION DE MODELE SUR L'AIC

```
dredge(OBlmer_OLRE2)
```

#Le meilleur modèle

```
OBlmer_OLRE_2 <-  
glmmTMB(mesureproportion~modalite*temps+modalite*sexe_oeufs+poidsdebut+taille+1+(1|identifiant)+(1|date)+(1|olre),  
weight = ressourceinitiale, data=data,family = binomial, REML = TRUE)
```

ETAPE 7 : ANOVA

```
summary(OBlmer_OLRE_2)  
Anova(OBlmer_OLRE_2, type = 3) # effet de l'interaction modalité:temps et sexe_oeufs
```

#Les comparaisons deux à deux

```
#modalité et temps (l'interaction est significative)  
model.emmeans1 <- emmeans(OBlmer_OLRE_2, ~ modalite*temps, type="response")  
pairs <- pairs(model.emmeans1, simple = "each")  
cld(object = model.emmeans1,  
     adjust = "Tukey",  
     Letters = letters,  
     alpha = 0.05)
```

#Obtention de la figure pour l'interaction modalité : temps

```
data$temps <- fct_relevel(data$temps, c("1h", "3h", "6h","24h"))  
ggplot(data, aes(x=modalite, y=mesureproportion)) + geom_boxplot(aes( fill = modalite), alpha = 0.4, position = "identity")+  
facet_grid(. ~ temps)+ labs(title = "Proportion de proies mangées par Poecilus cupreus \n selon la modalité et le temps", y =  
"Proportion de proies mangées")+scale_fill_manual(values=c("orange2", "green4"))
```

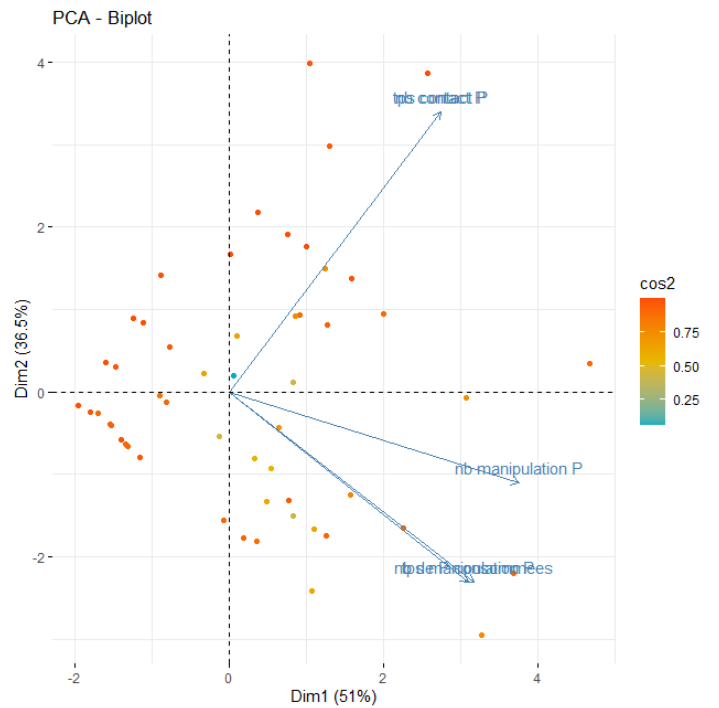
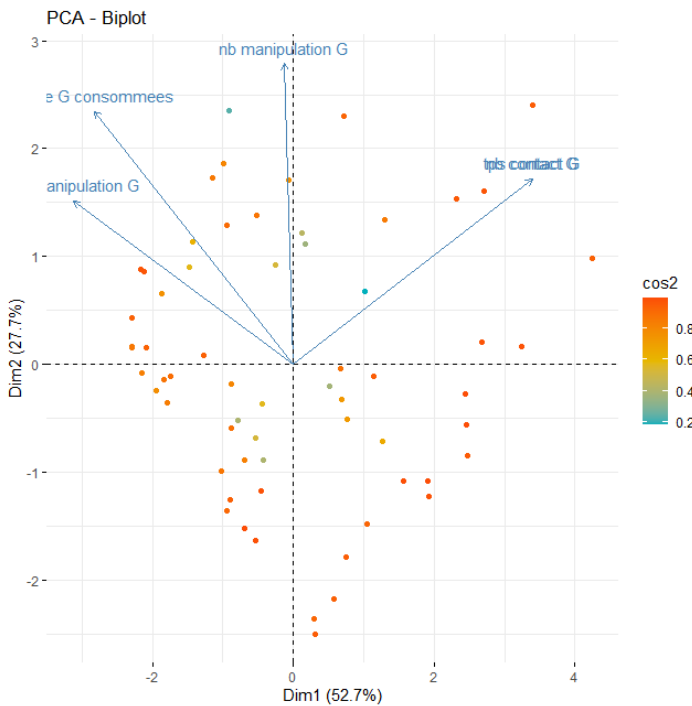
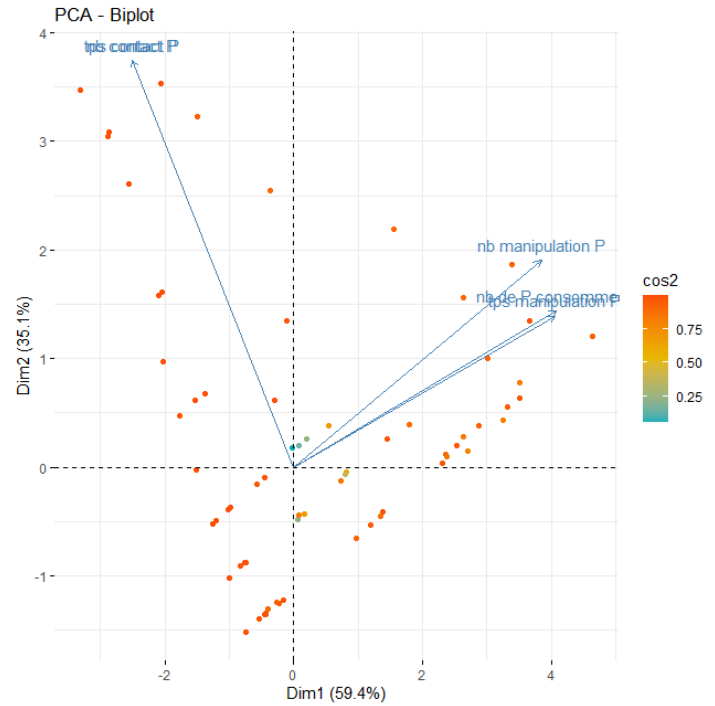
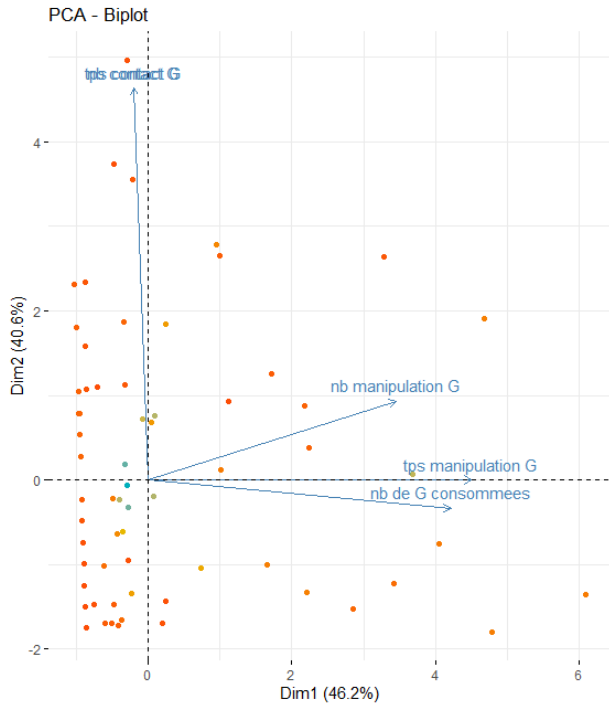
#modalité et sexe_oeufs (interaction non singificative mais sexe_oeufs seul oui)

```
model.emmeans2 <- emmeans(OBlmer_OLRE_2, ~ modalite*sexe_oeufs,type="response" )  
pairs(model.emmeans2, simple = "each")  
cld(object = model.emmeans2,  
     adjust = "Tukey",  
     Letters = letters,  
     alpha = 0.05)
```

#Obtention de la figure pour sexe_oeufs

```
ggplot(data, aes(x=modalite, y=mesureproportion, fill=sexe_oeufs )) +  
geom_boxplot()+ facet_grid(. ~ sexe_oeufs) + labs(title = "Proportion de proies mangées par Poecilus cupreus selon la  
modalité et le sexe", y = "Proportion de proies mangées")
```


Annexe II : ACP réalisées pour *P. cupreus* (en haut) et *A. familiaris* (en bas), pour les deux types de proies (graine et puceron) et avec les variables réponses suivantes : temps de contact, nombre de contacts, temps de manipulation, nombre de manipulation, nombre de proies consommées



Annexe III : Script R pour le test de comportement (exemple pour un modèle)

```
# Chargement des packages
```

```
library(readxl)
library(knitr)
library(ggplot2)
library(MASS)
library(DHARMA)
library(lattice)
library(lme4)
library(predictmeans)
library(tidyr)
library(car)
library(glmTMB)
library(lmtest)
library(emmeans)
library(MuMIn)
library(AICcmodavg)
library(performance)
library(multcomp)
library(multcompView)
library(ggeffects)
library(forcats)
```

```
### ETAPE 1 : CHARGEMENT DES DONNEES ET ORGANISATION DU TABLEAU POUR LE MODELE CHOISI
```

```
dataglobal <- read_excel("D:/oceane/ECOLE/Angers/M2/Stage et emploi/INH carabes/Stage
Carabes/Analyse statistique des résultats/Analyse statistique finale/Test de comportement/Excel
statistique comportement.xlsx")
```

```
# Modèle avec Poecilus : Modalité G et P _ Nb de contact
```

```
dataGP <- subset(dataglobal, espece == "Poecilus", select = c(1,2,3,4,5,6,9,16))
data <- subset(dataGP, modalite == "G" | modalite == "P")
```

```
# Faire une colonne pour la variable contact
```

```
data$contact <- rowSums(data[,c("nb contact G", "nb contact P")], na.rm=TRUE)
```

```
# Transformation en facteur
```

```
data$modalite <- as.factor(data$modalite)
data$identifiant <- as.factor(data$identifiant)
data$date <- as.factor(data$date)
data$sexe <- as.factor(data$sexe)
```

```
# Check des données manquantes
```

```
colSums(is.na(data))
```

```
# Création d'une colonne ressources initiales
```

```
data$ressourceinitiale = c(30)
```

```
# Création OLRE avec le nombre de lignes
```

```
data$olre = c(1:length(data$identifiant))
```


ETAPE 2 : EXPLORATION DES DONNEES ET NOTAMMENT LES INTERACTION ENTRE Xi

Analyse des interactions entre Xi

Interactions entre date d'expé & Poids début et sexe

```
ggplot(data, aes(x=date, y=contact, fill=sexe)) + geom_boxplot()
```

Interactions entre date d'expé & modalite et sexe

```
ggplot(data, aes(x=date, y=contact, fill=modalite)) + geom_boxplot()+ facet_grid(. ~sexe )
```

ETAPE 3 : ANALYSE STATISTIQUE

#Construction du modèle

```
mod1<-glmer(contact~ modalite*sexe+poidsdebut +(1|date),data = data, family = poisson, na.action = na.fail)
```

ETAPE 4 : VERIFICATION DES POSTULATS

```
res = simulateResiduals(mod1)
```

```
plot(res, rank = T)
```

#Vérification surdispersion

```
c_hat(mod1,method = "pearson") #surdispersion !!
```

```
check_overdispersion(mod1)# surdispersion !!
```

```
overdisp_fun <- function(model) {
```

```
  rdf <- df.residual(model)
```

```
  rp <- residuals(model,type="pearson")
```

```
  Pearson.chisq <- sum(rp^2)
```

```
  prat <- Pearson.chisq/rdf
```

```
  pval <- pchisq(Pearson.chisq, df=rdf, lower.tail=FALSE)
```

```
  c(chisq=Pearson.chisq,ratio=prat,rdf=rdf,p=pval)}
```

```
overdisp_fun(mod1)# surdispersion !!
```

ETAPE 5 : AJOUT DE Observation Random Level Effect (ORLE) SI SURDISPERSION

```
mod3<-glmer(contact~ modalite*sexe+poidsdebut +(1|date)+(1|olre) data = data,family = poisson, na.action = na.fail)
```

ETAPE 6 : VERIFICATION DES POSTULATS

```
res = simulateResiduals(mod3)
```

```
plot(res, rank = T)
```

```
c_hat(mod3,method = "pearson") #pas de surispersion
```

```
check_overdispersion(mod3)#pas de surispersion
```

```
overdisp_fun <- function(model) {
```

```
  rdf <- df.residual(model)
```

```
  rp <- residuals(model,type="pearson")
```

```
  Pearson.chisq <- sum(rp^2)
```

```
  prat <- Pearson.chisq/rdf
```

```
  pval <- pchisq(Pearson.chisq, df=rdf, lower.tail=FALSE)
```

```
  c(chisq=Pearson.chisq,ratio=prat,rdf=rdf,p=pval)}
```

```
overdisp_fun(mod3)#pas de surispersion
```


ETAPE 7 : SELECTION DE MODELE SUR L'AIC

```
dredge(mod3)
```

Le meilleur modèle est :

```
mod3<-glmer(contact~ modalite+poidsdebut +(1|date)+(1|olre) ,data = data,family = poisson,  
na.action = na.fail)
```

ETAPE 8 : ANOVA

```
Anova(mod3, type = 2)
```

```
summary(mod3)
```

#Les comparaisons deux à deux

Effet de la modalité

```
model.emmeans<- emmeans(mod3, ~ modalite,type="response" )
```

```
pairs(model.emmeans, simple = "each")
```

```
clد(object = model.emmeans,
```

```
  adjust = "Tukey",
```

```
  Letters = letters,
```

```
  alpha = 0.05)
```

```
plot <- ggeffect(mod3, terms =c("modalite"))
```

```
plot(plot, residuals = TRUE, jitter=0.01)
```

```
plot(model.emmeans, comparisons = F)
```

```
plot(model.emmeans, comparisons = T)+ labs(title = "Comparaison des moyennes de contact entre  
les deux modalités pour Poecilus cupreus", x = "Nombre de contact", y = "Modalité")+ theme_bw() +  
theme(panel.grid.major = element_blank(), panel.grid.minor = element_blank())
```


*Annexe IV : Résultats des Anovas de tests de comportement pour chaque espèce de carabe et chaque modèle.
Les variables explicatives présentes sont celles retenues pour chaque modèle*

Espèce	Variable réponse	Modèle	R2m	R2c	Variables explicatives	Chisq	df	Pr(>Chisq)	Significativité
<i>Amara familiaris</i>	Nombre de contact	Modèle 1 (G et P)	0.09281354	0.7111302	modalite	3.5092	1	0.06103	NS
		Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	0.03452279	0.6365241	modalite	0.61620	2	0.7349	NS
					sexe	0.0010	1	0.9754	NS
					poidsdebut	1.0893	1	0.2966	NS
					modalite:sexe	1.5531	2	0.4600	NS
		Modèle 3 (P, GP, PodeurG)	0.1819573	0.6515935	modalite	10.9884	2	0.00411	**
	poidsdebut				3.7745	1	0.05204	NS	
	Nombre de manipulation	Modèle 1 (G et P)	0.04528229	0.6714861	modalite	1.7894	1	0.181	NS
		Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	0.1267536	0.6534821	modalite	6.4305	2	0.04014	*
					sexe	3.0635	1	0.08007	NS
		Modèle 3 (P, GP, PodeurG)	0.4961696	0.8086877	modalite	33.1460	2	6.345e-08	***
					sexe	0.5523	1	0.4574	NS
<i>Poecilus cupreus</i>		Nombre de contact	Modèle 1 (G et P)	0.2415112	0.8356382	modalite	13.1957	1	0.0002806
	poidsdebut					1.9785	1	0.1595467	NS
	Modèle 2 (G, GP, GodeurP)		0.05114048	0.8120973	modalite	0.2811	2	0.8689	NS
					sexe	0.6833	1	0.4084	NS
					poidsdebut	2.0463	1	0.1526	NS
					modalite:sexe	2.0442	2	0.3598	NS
	Modèle 3 (P, GP, PodeurG)	0.02884093	0.4462237	modalite	3.0906	1	0.2132	NS	
	Nombre de manipulation	Modèle 1 (G et P)	0.01144244	0.8512599	modalite	0.5844	1	0.4446	NS
		Modèle 2 (G, GP, GodeurP)	0.01136391	0.4812293	modalite	0.4352	2	0.8044	NS
					sexe	0.9432	1	0.3315	NS
					poidsdebut	0.5042	1	0.4776	NS
					modalite:sexe	0.1008	2	0.9508	NS
		Modèle 3 (P, GP, PodeurG)	0.01377997	0.5659985	modalite	0.5771	2	0.7493	NS
					sexe	0.1455	1	0.7029	NS
					poidsdebut	0.9736	1	0.3238	NS
modalite:sexe					0.4878	2	0.7875	NS	

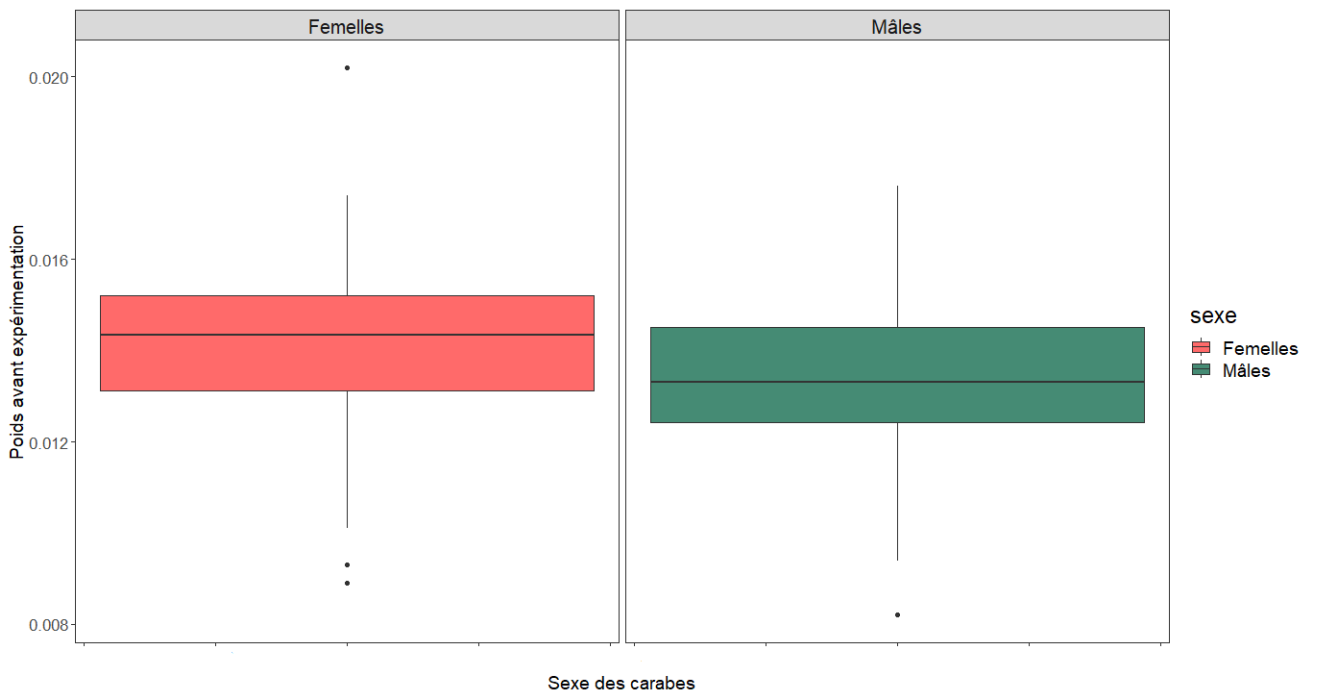
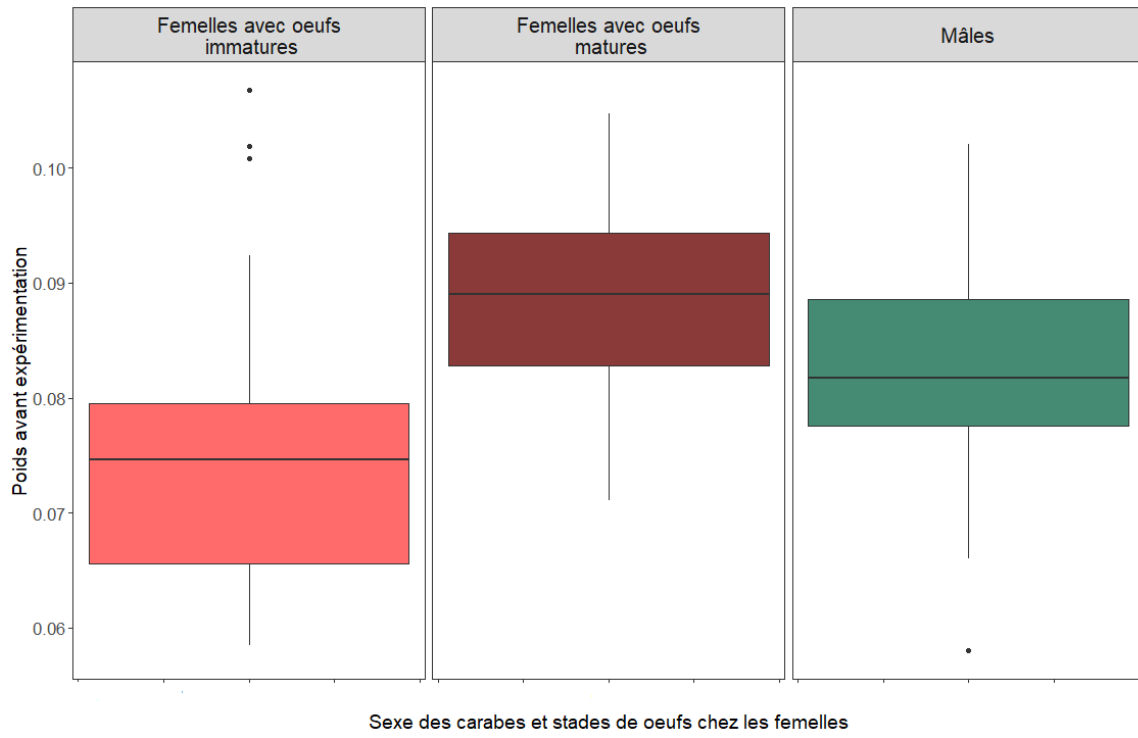
Annexe V : Temps moyen nécessaire à P. cupreus ou A. familiaris pour manger une graine ou un puceron


Espèce	<i>Poecilus cupreus</i>		<i>Amara familiaris</i>	
	Graine	Puceron	Graine	Puceron
Temps (s)	264,1	22,7	1110,8	144,6
Temps (min)	4,4	<1min	18,5	2,4
Ecart-type (s)	19,7	1,7	53,2	10,2

Annexe VI : Taille (en cm) moyenne des carabes *P. cupreus* et *A. familiaris* selon le sexe

	<i>Poecilus cupreus</i>		<i>Amara familiaris</i>	
Sexe	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle
Taille (en cm)	1,3657	1,3704	0,7101	0,6862
Ecart-type	0,0095	0,0085	0,0060	0,0043

Annexe VII : Poids des carabes *P. cupreus* (en haut) et *A. familiaris* (en bas) selon le sexe et le stade des œufs chez les femelles (uniquement pour *P. cupreus*)



	Diplôme : Ingénieur Spécialité : Horticulture Spécialisation / option : PPEH Enseignant référent : Alexandre DEGRAVE
Auteur(s) : Océane SAINT-LYS Date de naissance* : 27/04/1999	Organisme d'accueil : Institut Agro Rennes - Angers – UMR IGEPP Adresse : 2 rue André le Notre, 49000 Angers
Nb pages : 25 Annexe(s) : 7	
Année de soutenance : 2023	Maître de stage : Benjamin CARBONNE
Titre français : Effet des ressources trophiques alternatives sur le comportement alimentaire des carabes Titre anglais : Effect of alternative trophic resources on carabid beetle feeding behavior	
Résumé (1600 caractères maximum) : La prise de conscience des dangers liés aux produits phytosanitaires et la nécessité de réduire leur utilisation entraîne le besoin urgent de trouver des solutions alternatives. La lutte biologique par conservation est l'une des voies en cours d'exploration pour réguler les bioagresseurs de manière autonome et durable. Parmi les ennemis naturels, les carabes sont particulièrement intéressants car ce sont des prédateurs généralistes qui peuvent s'attaquer à un grand nombre de bioagresseurs. Bien que les régimes alimentaires généralistes des carabes en font sa force, les observations aux champs montrent que la présence de proies alternatives peut entraîner des changements de comportements et indiquent une nécessité de mieux comprendre le switch vis-à-vis de ces proies alternatives. La présence de proies alternatives peut impacter de manière négative l'efficacité du contrôle biologique fourni par les carabes. Cette étude a pour but d'analyser en microcosme les modifications de comportement alimentaire de <i>Poecilus cupreus</i> et <i>Amara familiaris</i> , en présence du puceron <i>Sitobion avenae</i> et/ou de la graine adventice <i>Taraxacum officinale</i> ou de leurs odeurs. En ce qui concerne <i>P. cupreus</i> , la présence ou l'odeur de la graine ou du puceron n'a eu aucun impact sur le comportement alimentaire du carabe vis-à-vis de l'autre proie. Ce carabe est en capacité de consommer de manière stable ces proies. En ce qui concerne <i>A. familiaris</i> , la consommation de graines n'est pas affectée par la présence ou l'odeur de <i>S. avenae</i> . Par contre, la consommation de pucerons est affectée négativement par la présence de <i>T. officinale</i> . Les odeurs des graines et des pucerons stimulent quant à elles, la recherche et la consommation des proies. <i>A. familiaris</i> présente une consommation plus stable pour <i>T. officinale</i> en présence de <i>S. avenae</i> mais pas pour <i>S. avenae</i> en présence de <i>T. officinale</i> .	
Abstract (1600 caractères maximum) : Awareness of the dangers associated with plant protection products and the need to reduce the use of these products have led to an urgent need to find alternative solutions. Conservation biological control is one of the ways currently being explored as a means of regulating pest autonomously and sustainably. Among natural enemies, carabid beetles are particularly interesting because they are generalist predators that can attack a large number of pests. Although this wide diet is an advantage to reduce pest, observations in the fields show that the presence of alternative prey can lead to behavioral changes and indicate a need for a better understanding of the switch towards these alternative preys. The competitive presence of several alternative prey species can have a negative impact on the effectiveness of the biological control provided by carabid beetles. The aim of this study is to analyze in microcosm the changes in feeding behavior of <i>Poecilus cupreus</i> and <i>Amara familiaris</i> , in the presence of the aphid <i>Sitobion avenae</i> with or without the weed seed <i>Taraxacum officinale</i> and with or without their chemical cues. In the case of <i>P. cupreus</i> , the presence of chemical cues of seeds or aphids had no impact on the carabid's feeding behaviour towards the other prey. This carabid beetle is able to consume these preys in a stable way. In the case of <i>A. familiaris</i> , seed consumption is not affected by the presence or odor of <i>S. avenae</i> . Meanwhile, the consumption of aphids is negatively affected by the presence of <i>T. officinale</i> . The chemical cues of seeds and aphids stimulated prey search and consumption. Therefore, <i>A. familiaris</i> shows a more stable consumption for <i>T. officinale</i> in the presence of <i>S. avenae</i> while the consumption of <i>S. avenae</i> is unstable in the presence of <i>T. officinale</i> .	
Mots-clés : Lutte biologique par conservation, bioagresseurs, proie alternative, carabe, <i>Poecilus cupreus</i> , <i>Amara familiaris</i> , <i>Sitobion avenae</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , microcosme, comportement Key Words: Conservation biological control, pest, alternative prey, carabid beetle, <i>Poecilus cupreus</i> , <i>Amara familiaris</i> , <i>Sitobion avenae</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , microcosm, behavior	

* Élément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires