



HAL
open science

Influence de l'olfaction dans l'orientation et la sélection des ressources trophiques chez les carabes

Olivier Faloya

► **To cite this version:**

Olivier Faloya. Influence de l'olfaction dans l'orientation et la sélection des ressources trophiques chez les carabes. Sciences du Vivant [q-bio]. 2025. <dumas-05349476>

HAL Id: dumas-05349476

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-05349476v1>

Submitted on 5 Nov 2025

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.



HAL Authorization

Mémoire de stage

**Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome,
option Inter-Etablissement Protection des Plantes et Environnement**



sur le thème

**Influence de l'olfaction dans l'orientation et la sélection des ressources trophiques
chez les carabes.**

Par Olivier Faloya

Ecole de rattachement : L'Institut Agro Rennes-Angers, site de Rennes

Stage réalisé à : UMR 1349 IGEPP, Équipe EGI, Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers, 2 Rue
André Le Nôtre 49000 Angers, France

Sous l'encadrement de : Benjamin Carbonne

Soutenu le 16 septembre 2025 à Montpellier,

devant le jury composé de :

Présidente: Anne Le Ralec (IA Rennes-Angers)

Membres: Alice Charalabidis (IA Montpellier)

Frédéric Marion-Poll (APT)

Lise Roy (CEFE)

Remerciements

Ce stage a été pour moi une expérience formidable, et je ne pourrais jamais assez remercier toutes les personnes qui y ont participé de près ou de loin.

Je souhaite d'abord remercier Benjamin, mon maître de stage et guide spirituel des carabes sans qui ce stage n'aurait pas eu lieu. Benjamin, merci pour toute l'aide, la bienveillance et la patience dont tu as fait preuve durant ce stage. Merci de transmettre cette passion que tu as pour les carabes et plus généralement pour la recherche.

Merci Yajiao, sans toi, je pense que je serai encore en train de priver des carabes à l'heure qu'il est. Merci pour cette collaboration de choc et je te souhaite le meilleur pour la suite.

Merci Adrien, pour ta joie et ta bienveillance, ton expertise bien sûr, mais surtout pour toute l'aide que tu m'as apportée sur le terrain à relever les pots, et dans les laboratoires. J'espère que tout se passera pour le mieux à Tours pour ton master, tu vas gérer, j'en suis sûr.

Merci Julie, ma co-stagiaire et coloc. Qui aurait cru que la cohabitation Rennes-Angers était possible à l'institut Agro? Merci pour tous ces moments, ces rires, ces pleurs... Une rencontre haut en couleurs (capillairement surtout) mais que je ne suis pas prêt d'oublier

Je voulais aussi remercier Thierry, pour les élevages de pucerons de dernière minute qui ont sûrement sauvé mon stage, et merci pour tous les dépannages de lave-vaisselle et d'objet en tout genre.

Merci à toute cette merveilleuse équipe de l'UP EBE, qui m'a accueillis à bras ouvert à Angers et qui a égayé ce stage avec de nombreux moments formidables.

Merci à toute la troupe de stagiaires de l'été 2025, j'ai adoré partager ces moments avec vous en salle E137 et en dehors. Je vous souhaite à tous le meilleurs pour la suite.

Merci à Anne Le Ralec pour son encadrement durant ce stage, mais également durant les différents enseignements de ces 3 dernières années, qui m'ont menée jusqu'à PPE.

Enfin merci à Anne, Vincent, Gaëlle et Clarie pour tout le soutien que vous m'avez donné durant ces 6 mois, sans savoir parfois ce que je faisais vraiment et devant parfois remonter les bretelles.

PS : mille pardons aux centaines de carabes que j'ai dû sacrifier au nom de la science. Je l'ai fait dans l'unique but de trouver un moyen de favoriser vos congénères dans les parcelles agricoles dans un futur proche.

Glossaire

UNIVOLTINE : ne faisant qu'une seule génération par an

PRÉDATION INTRAGUILDE : compétition entre organismes de la même guilda trophique (par exemple, entre prédateurs ou parasitoïdes de la même espèce).

Liste des abréviations

COV : composés organiques volatils.

EBF : E- β -Farnesène.

AIC : critère d'information d'Akaike,.

GLMM : modèle linéaire mixte généralisé.

ORNs : neurones récepteurs olfactifs.

ANOVA : analyse de variance.

LD : Long Day : photopériode avec une phase lumineuse de 15 heures et une phase sombre de 9 heures (LD(15-9)).

FPS : Frame Per Second, image par seconde

Liste des Figures

Figure 1 : schéma d'un piège Barber sec tel que disposé au champ (Faloya, 2025).

Figure 2 : photo des espèces de carabe *Harpalus distinguendus* (à gauche), *Poecilus cupreus* (au centre) et *Anchomenus dorsalis* (à droite), ainsi que leur taille et leur régime trophique (coleoweb, 2025).

Figure 3 : étapes de l'isolement et de la privation des carabes pour standardiser la faim de chaque individu (Faloya, 2025).

Figure 4 : dispositif expérimental d'olfactométrie active avec un olfactomètre à 4 voies. L'air est d'abord filtré au charbon actif puis humidifié avant de rentrer par les pipettes dans l'arène au centre (Faloya, 2025).

Figure 5 : dispositif expérimental d'olfactométrie active avec un olfactomètre à 4 voies schématisé. Les zones dessinées ne sont pas physiquement représentées (Faloya, 2025).

Figure 6 : ressources testées, *Taraxacum officinale* (à gauche)(tela-botanica, 2025) et *Sitobion avenae* (à droite)(fiches arvalis, 2025).

Figure 7 : frise du déroulé d'un test d'olfactométrie active (Faloya, 2025).

Figure 8 : graphique présentant les différences en temps passé dans chaque stimulus par les carabes, toute espèces confondues, sur l'intégralité de la saison.

Figure 9 : graphique présentant les différences de vitesse entre les stimuli par les carabes, toute espèces confondues, sur l'intégralité de la saison.

Figure 10 : graphique présentant les différences de vitesse en fonction des Espèces testées.

Liste des Tableaux

Tableau 1 : Répartition des stimuli 1(succès) et 2 (échec) pour chaque traitement

Tableau 2 : Résultats des tests binomiaux exacts pour la variable « choix préféré »

Tableau 3 : Résultats des tests de Fisher pour la variable « choix préféré »

Liste des annexes

Annexe 1 : Représentation Graphique Test Binomial exact

Annexe 2 : Représentation Graphique Test Fischer

Annexe 3 : Engagement de non plagiat

Table des matières

Glossaire

Liste de abréviations

Liste des Figures

Liste des Tableaux

Liste de Annexes

Introduction	1
1- Contexte historique et évolution des pratiques agricoles	1
2- Les carabes	4
3- Régimes trophiques et stratégies alimentaires des carabes	4
4- Des carabes pour la lutte biologique ?	6
5- L'olfaction chez les insectes et focus sur les carabes.....	6
6- Problématique et hypothèses de l'étude	8
Matériels & méthodes	9
1- Collecte, maintien et standardisation des carabes.....	9
2- Olfactométrie	10
3- Analyses statistiques	12
Résultats.....	16
1- Variable "choix préféré"	16
2- Variable "temps passé"	16
3- Variable "vitesse".....	17
Discussion	18
1- Absence de réponse aux odeurs de pucerons	18
2- Des réponses contrastées vis-à-vis des graines	20
3- Discussion de l'implication de la vision	23
4- Le dispositif d'olfactomètre à 4 voies:.....	24
5- Perspectives	25
Conclusion.....	26

Introduction

1- Contexte historique et évolution des pratiques agricoles

Suite à la Seconde Guerre mondiale, les pays très touchés comme ce fut le cas de la France, doivent relancer leur économie et se reconstruire (Daucé, 2000). À cette période, la France fait donc le choix de l'intensification de la production agricole (FAO, 2020) et vise l'indépendance alimentaire (INSEE, 1958). Cette intensification se traduit par plusieurs changements dans le monde rural qui permettent d'atteindre les objectifs fixés. L'agriculture française connaît une augmentation considérable de l'utilisation des intrants, comme les fertilisants et les produits phytosanitaires de synthèse (Jas, 2021) faisant augmenter considérablement les rendements et rendant la protection des cultures bien plus efficace. On peut également citer l'exemple outre Atlantique du glyphosate, sous son appellation Roundup, représentant incontesté de l'agriculture industrielle et de sa cohorte de pesticides systémiques à large spectre. En parallèle, on constate la création de nouvelles variétés (céréales) plus productives, répondant mieux aux fertilisants (Mazoyer & Roudart, 2009). Enfin, les agriculteurs ont recours à de la mécanisation, de plus en plus performante permettant de fortement augmenter les surfaces exploitées (Mazoyer & Roudart, 2009) modifiant ainsi en profondeur les types d'exploitations. Cette explosion des surfaces est notamment due au remembrement voulu par la politique agricole nationale. L'agriculture française passe d'une agriculture familiale en polyculture élevage à de grosses exploitations industrielles et spécialisées (Bowler, 1986). Cette modification entraîne aussi la spécialisation de l'agriculture française en bassins de productions où tout de l'amont à l'aval sera pensé pour un type d'exploitation majoritaire.

Cette politique agricole et les pratiques associées montreront rapidement leurs effets délétères sur la biodiversité dont la définition diffusée par la Convention sur la diversité biologique (Sommet de la Terre de Rio en 1992) est : « La variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes » (Nations Unies, 1992). C'est aux Etats-Unis, que la sonnette d'alarme a d'abord été tirée. Les naturalistes et ornithologues s'inquiètent dès le début des années 50 du déclin des populations d'oiseaux et d'invertébrés dans les zones agricoles où des pulvérisations ont lieu.

La réorganisation de l'agriculture mène rapidement à une homogénéisation et une simplification des paysages (Emmerson et al., 2016) dans les dimensions spatiales et temporelles. On observe des parcelles aux surfaces de plus en plus importantes au détriment des surfaces d'habitats semi-naturels (dimension spatiale)(Fischesser et al., 2007). Ces habitats, que représentent les haies, les prairies, les bordures herbacées et les talus, sont petit à petit supprimés (Papy & Baudry, 2019 ; Robinson &

Sutherland, 2002) et fragmentés (Foley et al., 2005). Par ailleurs, on constate que les rotations raccourcissent et sont de moins en moins diverses sur les exploitations (dimension temporelle) (Robinson & Sutherland, 2002). La perte d'habitats semi-naturels diversifiés et leur fragmentation impactent fortement la diversité des espèces qui ont besoin de cette complémentarité du paysage, en réduisant l'accès à des refuges et aux ressources trophiques (Deguine et al., 2019). Enfin, cette fragmentation accroît le risque d'extinction d'espèces qui dispersent sur de courtes distances, les privant de certains habitats essentiels à leur survie (Robinson & Sutherland, 2002).

De nombreuses espèces de plantes et d'arthropodes sont impactées par ces changements de pratiques. L'apport d'intrants et le travail du sol répété, déstabilisent sa composition et sa structure. Cette fragilisation entraîne la mort directe de nombreuses espèces d'invertébrés. Ces pratiques provoquent aussi la mort indirecte des arthropodes du sol via la disparition des ressources et la désorganisation des chaînes trophiques. De plus, ces pratiques tendent à favoriser certains groupes taxonomiques parmi les adventices qui très vite développeront des résistances aux premiers herbicides (Busi et al., 2018). Ainsi certains scientifiques prennent très tôt la parole dans l'espace médiatique et la synthèse publique de Rachel Carson (Silent Spring, 1962) permet de révéler au grand jour l'ampleur de cette situation ainsi que de donner une cohérence entre des faits jusqu'alors dispersés. De nombreuses autres études réalisées depuis confirment cette tendance (Sánchez-Bayo et al., 2019 ; Wagner et al. 2021).

Bien que cette première révolution agricole productiviste ait répondu aux enjeux d'après-guerre, il est maintenant essentiel de revoir les systèmes pour s'orienter vers une agriculture plus durable qui permettrait de répondre aux enjeux écologiques imminents (Emmerson et al., 2016 ; Tilman et al., 2001). L'agroécologie, dont les grandes lignes apparaissent déjà dans un article en 1989 (Altieri, 1989), et qui s'est étoffée avec le temps (Doré et al., 2011 ; Wezel & Soldat, 2009) est une approche scientifique, chiffrée et multidisciplinaire cherchant à concilier les enjeux environnementaux avec des enjeux sociaux et économiques et d'en appliquer les solutions aux différentes échelles du monde agricole, du bassin de production ou système de production jusqu'à la parcelle (Wezel & Soldat, 2009). L'enjeu est de supprimer et remplacer les intrants de synthèse des systèmes agricoles en réintégrant et intensifiant des processus écologiques dans les parcelles cultivées en revoyant les pratiques (Francis et al., 2003). Dans cette optique, l'agroécologie a identifié et mobilisé des leviers concrets, le plus souvent une combinaison de leviers à effets partiels, qui permettent la mise en place de systèmes de production fonctionnels et rentables. Parmi les plus utilisés, il y a la réduction du travail du sol (Pretty et al., 2018; Rowen et al., 2020), l'allongement et la diversification des rotations (Letourneau et al., 2011), mais également la diversification des infrastructures agroécologiques de périphéries comme les haies ou les bandes enherbées et fleuries

(Deguine et al., 2019). Enfin, les pesticides pourraient être réduits, voire remplacés, par des pratiques de lutte biologique contre les différents bioagresseurs des cultures (Pretty et al., 2018). La lutte biologique consiste en l'utilisation d'organismes vivants afin de réguler les dégâts engendrés par des bioagresseurs sur les cultures (Eilenberg et al., 2001). Ces organismes vivants sont appelés ennemis naturels des bioagresseurs, et regroupent, les prédateurs, les parasitoïdes, et les pathogènes. En agroécologie, la lutte biologique est depuis longtemps très étudiée. (Balvanera et al., 2006; Tilman et al., 2002). On retrouve des ennemis naturels dans tout le règne animal, chez les vertébrés (oiseaux par exemple), chez les invertébrés (insectes, nématodes, acariens), et dans le monde des micro-organismes (bactéries, virus, et champignons) (Van Driesche et al., 2008). Dans cette grande diversité, on peut distinguer alors des groupes d'ennemis naturels en fonction de leur mode opératoire. Les pathogènes sont représentés par les micro-organismes. Les parasitoïdes sont majoritairement représentés par des espèces d'hyménoptères et de diptères (bien que l'on en trouve dans d'autres ordres). Les parasitoïdes pondent leurs œufs à l'intérieur ou à l'extérieur de l'hôte et la fin de leur développement larvaire provoquent systématiquement la mort de l'hôte (Van Driesche et al., 2008). Enfin le troisième groupe est celui des prédateurs. Ceux-ci tuent leurs proies en les consommant directement. On retrouve des prédateurs chez les vertébrés, chez les arachnides (en France, araignées et acarien surtout) et chez les insectes parmi lesquels les coléoptères occupent une place importante (Coccinellidae, Staphylinidae et bien sûr Carabidae) (Van Driesche et al., 2008).

On peut différencier trois grandes méthodes de lutte biologique, en fonction de l'introduction de l'agent de contrôle et de la façon dont il est géré ensuite. Le contrôle biologique dit classique ou par acclimatation consiste à importer dans un milieu, un nouvel organisme qui n'est pas indigène à celui-ci et à en implanter durablement une population pour lutter contre un bioagresseur (Eilenberg et al., 2001). La lutte biologique par augmentation consiste à introduire des agents de contrôle indigènes. On différencie l'inoculation qui est un contrôle sur une période prolongée et l'inondation qui consiste en la libération massive des agents sans intention qu'ils se reproduisent (Eilenberg et al., 2001). Enfin, la lutte par conservation vise à adapter les pratiques et les écosystèmes pour favoriser le développement des agents qui sont naturellement présents dans le milieu d'intérêt (Eilenberg et al., 2001).

La lutte biologique par conservation est la méthode de contrôle des bioagresseurs d'intérêt dans notre étude, car elle vise à favoriser les carabes, famille de l'ordre des coléoptères, présents naturellement et en abondance dans les parcelles agricoles de l'ouest de la France. Afin de favoriser les ennemis naturels dans les parcelles agricoles, certains leviers existent comme la réduction du travail du sol (Jacobsen et al., 2022) ou encore la diversification des plantes cultivées ou non, présentes sous différentes configurations dans et autour des parcelles (Letourneau et al., 2011). Le but est de mieux connaître les comportements

de prédation chez les carabes afin d'augmenter à la fois leur abondance ainsi que leur diversité et ainsi favoriser les processus naturels qui en dépendent en modifiant l'environnement de l'agroécosystème (Rusch, 2020).

2- Les carabes

Les carabes font partie d'une famille de l'ordre des coléoptères (Coleoptera : Carabidae) très diversifiée avec plus de 40 000 espèces dans le monde ce qui en fait la deuxième famille la plus diversifiée de cet ordre (10 % des espèces) (Dajoz, 2002; Kotze et al., 2011). En France, on compte environ 1 000 espèces (Dajoz, 2002). Les carabes sont présents sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique. Ils occupent tous les écosystèmes en colonisant une grande diversité d'habitats : forêts, prairies, zone humide, mais aussi les milieux agricoles (Roger & Jambon, 2013) dans lesquels on retrouve plus de 165 espèces de carabes pour le Nord-ouest de la France (Roger & Jambon, 2013). Bien que les carabes soient des espèces univoltines (ne faisant qu'une génération par an), on distingue deux cycles de développement saisonnier, avec des espèces à reproduction printanière et d'autres à reproduction automnale et qui passeront donc respectivement l'hiver sous forme adulte et larvaire. Les femelles pondent leurs œufs dans des cavités ou dans les premiers centimètres des sols en passant par 3 stades larvaires avant de nymphoser pour les émergences soit au printemps, soit en automne (Dajoz, 2002). La partie adulte de leur cycle de vie se passe sur le sol comme coureur en surface. Les carabes se différencient aussi par leur activité, certains ayant une activité diurne et d'autres espèces ayant une activité nocturne (Bouchebti & Arganda 2020).

3- Régimes trophiques et stratégies alimentaires des carabes

Les carabes occupent souvent une place intermédiaire dans les chaînes trophiques. Ils font le lien entre les niveaux inférieurs et les niveaux supérieurs tels que les rongeurs, oiseaux et amphibiens (Lövei & Sunderland 1996). Les carabes sont des organismes en grande partie omnivores généralistes (Kulkarni et al., 2015 ; Kotze et al. 2011) et opportunistes (Mundy et al., 2000 ; Kotze et al. 2011). Cependant cette qualification d'omnivore traduit en fait un gradient de régimes alimentaires complexes et divers au sein de la famille des carabidés. Historiquement, les carabidés ont été classés selon des régimes trophiques assez fermés, assignant à chaque espèce un régime alimentaire spécifique qui pouvait être carnivore, omnivore ou granivore (Homburg et al., 2014). En réalité, le régime alimentaire des différentes espèces est bien moins catégorique. Une représentation plus actuelle est celle d'un gradient de régimes alimentaires allant de la granivorie à la carnivorie. Cette nouvelle vision moins cloisonnée des régimes alimentaires est soutenue par des études moléculaires des contenus stomacaux de carabes qui montrent que de l'ADN de plantes a été détecté dans les estomacs de nombreuses espèces de carabes, et ce, indépendamment de la région de collecte, de la saison ou même du sexe, y compris chez des espèces considérées jusque-là

comme carnivores (Frei et al., 2019 ; Sacco--Martret De Prévile et al., 2024). Cependant classer les espèces selon ces groupes reste pertinent dans la mesure où cette classification reflète les préférences alimentaires de chaque espèce. Les préférences alimentaires sont liées à des facteurs intrinsèques comme la taille, le sexe et la forme des mandibules ou le microbiote de l'individu (Lundgren et al., 2010). Les carabes peuvent vivre entre 1 et 4 ans (Thiele, 1977 ; Lövei & Sunderland 1996) et leurs besoins peuvent donc être amenés à changer au cours de leur vie. Les femelles, pour la production des œufs, ont une consommation alimentaire ainsi qu'une assimilation des nutriments plus importantes que celles des mâles. Cependant, le carabe peut être amené à faire un choix, indépendamment des préférences alimentaires (Charalabidis, 2017). Ce choix va dépendre des conditions de l'environnement biotique (prédateurs, conspécifiques, compétiteurs, disponibilité des ressources) et abiotique (climat, météo, saison) qui entoure le carabe (Toft & Bilde, 2002 ; Saska et al., 2010). Cette différence notable de comportement peut être liée à une problématique de saisonnalité et donc de disponibilité des ressources (Honěk et al., 2006). Par ailleurs, les choix trophiques sont influencés par des interactions complexes au sein du réseau écologique (De Heij & Willenborg, 2020). Au printemps, la floraison des angiospermes attire de nombreux ravageurs. Cette disponibilité en ressources attire donc également des prédateurs et parasitoïdes de ces ravageurs. Les carabes émergent à cette période-là. Plus tard dans la saison, durant l'été, on observe que les plantes et notamment les adventices produisent leurs graines et les disséminent. Cette abondance de graines est alors liée à un shift dans l'utilisation des ressources, les carabes consommant plus de graines qu'en début de saison (Sacco--Martret De Prévile et al., 2024) où l'émergence d'espèces granivores, comme c'est le cas avec les genres *Amara* et *Harpalus* (Honěk et al., 2003) . Dans les milieux agricoles, les carabes sont aussi confrontés à des habitats très dépendants des pratiques agricoles. En effet, les parcelles agricoles cultivées subissent beaucoup de pression de la part des agriculteurs, à la fois par la pulvérisation de pesticides divers limitant la quantité de ressources comme les ravageurs ou les adventices mais qui menacent aussi directement les carabes (insecticides).

Les carabes ayant un régime alimentaire très varié, pouvant consommer des ravageurs tels que pucerons, limaces ou larves, mais aussi des graines d'adventices (Honěk et al., 2003 ; Kulkarni et al., 2015) sont des sujets très intéressants pour la lutte biologique. Ainsi, dans les milieux agricoles, les carabes consomment une grande diversité d'adventices et contribuent à réguler la banque de graines du sol (Carbonne et al., 2020). Cette consommation de graines va dépendre de la forme de la graine, de sa taille (Foffová et al., 2020), mais aussi de la taille du carabe (Ali & Willenborg, 2023) ou de la forme de ses mandibules (Baulechner et al., 2022). Les carabes sont aussi de grands consommateurs de pucerons (Mundy et al., 2000) et peuvent prédater la majorité des espèces que l'on retrouve dans les parcelles cultivées (Mundy et al., 2000). Bien que les carabes aient des modes de chasse à la surface du sol

majoritairement, (Mesmin *et al.*, 2024) ont démontré que certains carabes étaient capables de monter sur les feuilles de choux afin de consommer des pucerons. Par ailleurs, chez les pucerons, le comportement fréquent de se laisser tomber quand ils sont dérangés par un prédateur, les expose à une prédation au sol (Ben-Ari *et al.*, 2019).

4- Des carabes pour la lutte biologique ?

La diversité des préférences alimentaires des carabes semble être un avantage pour l'utilisation des carabes en lutte biologique. Les carabes peuvent en effet se maintenir dans les parcelles cultivées même en l'absence de ravageurs. Cependant, cela implique également des inconvénients dont le plus important est le détournement vers des proies alternatives non-cibles qui peuvent également être des auxiliaires de culture ou non. C'est par exemple le cas de *Poecilus cupreus* qui, bien que consommateur de pucerons et de graines d'adventices, consomme entre autres des lombrics et des collemboles (Frei *et al.*, 2019). Ces ressources non-cible sont en compétition directe avec des ressources cible que sont les bioagresseurs des cultures. La compétition entre ressources peut aussi se faire entre deux ressources cible, mais concurrentes comme c'est le cas entre graines d'adventices et pucerons (Frank *et al.*, 2011). L'influence de la présence de proies alternatives sur le comportement de sélection de la ressource chez les carabes est encore peu étudiée même si des études semblent montrer un compromis dans la sélection entre les deux ressources (végétale et animale) (Carbonne *et al.*, 2020).

Afin de mieux comprendre le rôle que pourraient jouer les carabes dans la lutte biologique contre les bioagresseurs, il est intéressant de mieux comprendre comment les carabes cherchent, trouvent et choisissent leurs ressources au champ. Les carabes utilisent alors plusieurs sens comme la vue ou le touché en fonction du type de proie et de leur régime trophique. Cependant, un des sens primordial est l'odorat. Une étude menée en 2024, par Camille Faber (Faber, 2024) a démontré que les odeurs étaient perçues différemment en fonction des espèces de carabes, des ressources alimentaires, mais aussi de la biomasse de la ressource, des doses plus importantes entraînant de meilleures perceptions. La perception d'une odeur n'implique pas forcément une réaction comportementale et il apparaît alors important de mieux comprendre le comportement de choix du carabe vis-à-vis des odeurs détectées. Il est encore plus intéressant de tester ce comportement vis à vis de ressources végétales et de proies animales ainsi que la confrontation des deux (Frank *et al.*, 2011).

5- L'olfaction chez les insectes et focus sur les carabes

Le système olfactif est central chez les insectes si bien qu'on retrouve les organes récepteurs principaux, les antennes, chez toutes les espèces. Le système olfactif permet de percevoir dans leur environnement, tous les signaux chimiques émis par les proies, par les prédateurs, par les congénères et qui leur assure donc leur survie et leur reproduction. Les antennes sont des structures présentes sur la

tête des insectes et sont recouvertes de sensilles. Les sensilles sont des microstructures, ressemblant à des poils (mais pouvant avoir d'autres formes) qui abritent le neurone sensoriel olfactif (ORNs)(schmidt et Benton, 2020 ; Sims et al., 2022). Les sensilles sont hautement spécialisées et permettent de détecter en fonction de leur morphologie, un certain type d'odeur (Sims et al., 2022). La multiplicité des sensilles permet donc une détection panoramique des odeurs présentes dans l'environnement de l'individu (Sims et al., 2022). Cependant, les antennes ne sont pas les seuls organes à pouvoir détecter des odeurs, les palpes maxillaires ou d'autres pièces buccales, ainsi que des sensilles disposées sur d'autres parties du corps de l'insecte (palpes, pattes...) peuvent également servir à sonder l'environnement gustatif de l'insecte (Gadenne et al., 2016). Au contact des sensilles, les molécules pénètrent dans les sensilles et sont transportées par des protéines de liaison (OBPs)(Brito et al., 2016). Elles activent alors des récepteurs situés sur les dendrites des neurones olfactifs, générant une dépolarisation qui remonte jusqu'au corps cellulaire du neurone. Le message poursuit ensuite son chemin vers le système nerveux central par le lobe antennaire pour être traité et est enfin relayé aux centres cérébraux correspondant (Brito et al., 2016 ; Haverkamp et al., 2018).

Le comportement de recherche alimentaire est motivé par des signaux à la fois internes (la faim, les hormones) mais aussi extérieurs comme l'environnement ou la luminosité (Zhang et al., 2019). Par exemple, chez l'abeille, la recherche active de nourriture est déterminée par l'activation du système dopaminergique (Huang et al., 2022). En général, cette recherche alimentaire se fait en deux temps. L'insecte recherche d'abord un environnement propice, un habitat susceptible de contenir la ressource avant de rechercher la ressource spécifique. Cette recherche alimentaire est modulée dans son intensité ainsi que dans le temps passé à la réaliser par des conditions environnementales ou intrinsèques. Face à un panache odorant, beaucoup d'insectes adoptent un comportement dit de *surge and cast* (Cardé & Willis, 2008 ; Saxena et al., 2017), ou en français, avancée et balayage. Lorsqu'un insecte détecte une odeur, un flux odorant, il va se diriger en avancée rapide et rectiligne face à ce flux (Barata & Araújo, 2001). Si à un moment ce flux est perdu, l'insecte va alors suivre des trajectoires transversales qui balayent latéralement l'environnement face au flux (Barata & Araújo, 2001). Quand le panache est retrouvé, l'insecte reprend son comportement de *surge*, c'est-à-dire qu'il fonce droit vers la source.

Chez les carabes, l'olfaction semble avoir une place importante dans les stratégies de chasse via la détection et la localisation de composés organiques volatils (COVs) émis par les proies animales et les ressources végétales (Kulkarni et al., 2017 ; Mundy et al., 2000). Kulkarni montrait que la perception des odeurs par les carabes génère des réponses comportementales d'attraction et de répulsion marquées en fonction de l'espèce. Par ailleurs, l'imbibition des graines semble avoir un effet dans les émissions de COVs

(acétonitrile, éthanol, chloroforme, méthylène chloride...) qui elles-mêmes semblent positivement impacter la perception des graines par les carabes (Kulkarni et al., 2017 ; Foffová et al., 2020 ; Law & Gallagher, 2015). Les proies animales émettent des substances chimiques volatiles jouant le rôle de kairomones pour les carabes (Mundy et al., 2000 ; Salmon et al., 2020) comme c'est le cas du puceron qui lorsqu'il est stressé émet du (E) -béta-farnésène (EBF), une phéromone d'alarme produite par les pucerons et qui semble avoir un effet attractif à forte concentration (Kielty et al., 1996). Par ailleurs, les espèces nocturnes exploitent probablement plus les signaux olfactifs que les espèces diurnes. Le comportement vis-à-vis des composés odorants perçus et les explications de ces comportements restent encore méconnus, faisant sûrement appel à des facteurs agissant en combinaison.

6- Problématique et hypothèses de l'étude

Pour mieux intégrer les carabes en lutte biologique et mieux prendre en compte les services rendus par ces coléoptères, il paraît nécessaire de comprendre la stratégie de recherche alimentaire des carabes, et notamment le rôle que joue la perception des odeurs dans la localisation et la sélection des ressources trophiques. Cette étude a pour but d'apporter des réponses à la problématique suivante :

L'olfaction influence-t-elle l'orientation et la sélection des ressources trophiques chez les carabes, favorisant le choix de certaines ressources en fonction de leur signature olfactive ?

Nous établissons pour cela plusieurs hypothèses :

- Les carabes s'orientent en direction des ressources trophiques en utilisant le cocktail d'odeurs émis par les ressources elles-mêmes.
- L'attraction pour une ressource dépend du régime alimentaire de l'espèce et du type de proie. Un carabe appartenant à un régime trophique granivore s'oriente de préférence vers les graines et un carnivore de préférence vers les proies animales.
- La présence et l'odeur de deux proies alternatives, entraînera un choix entre les deux ressources en fonction du régime trophique de l'espèce.
- L'activité diurne ou nocturne influence le type de proie consommée par les différentes espèces de carabes.
- Enfin, à l'inverse de l'hypothèse "une ressource induit une réponse" comportementale, on s'attend à ce qu'une absence de stimulus ne déclenche aucune réponse comportementale

Enfin, ce stage avait aussi pour objectif d'améliorer et de standardiser un dispositif d'olfactométrie active à quatre voies et ainsi pallier aux éventuels biais environnementaux liés au dispositif.

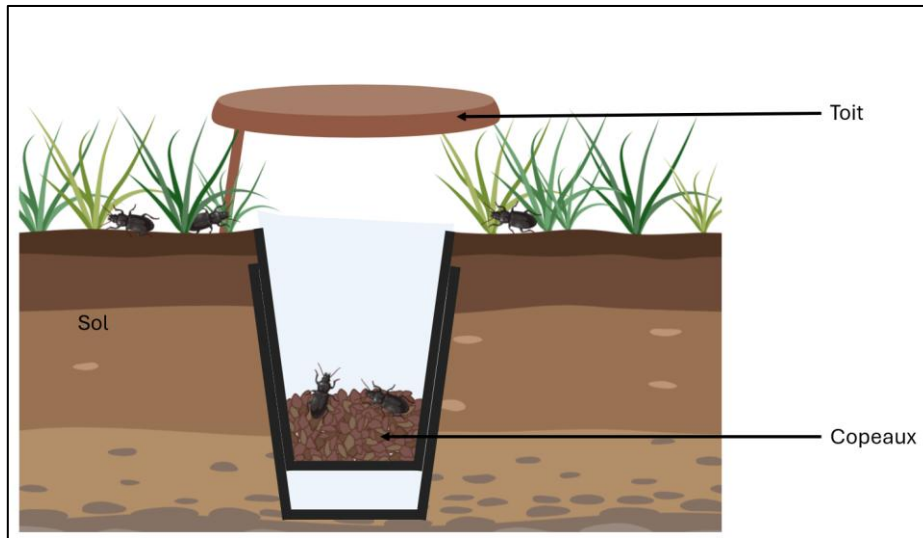


Figure 1 : Schéma d'un piège Barber sec tel que disposé au champ, (Faloya, 2025).

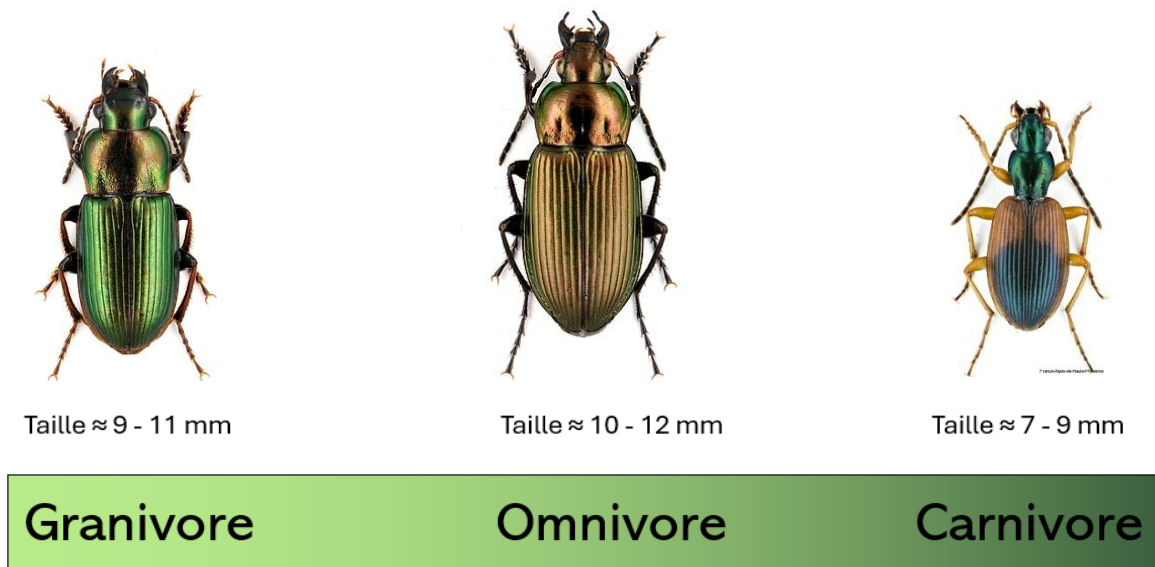


Figure 2 : Photo des espèces de carabe *Harpalus distinguendus* (à gauche), *Poecilus cupreus* (au centre) et *Anchomenus dorsalis* (à droite), ainsi que leur taille et leur régime trophique, (coleoweb, 2025).

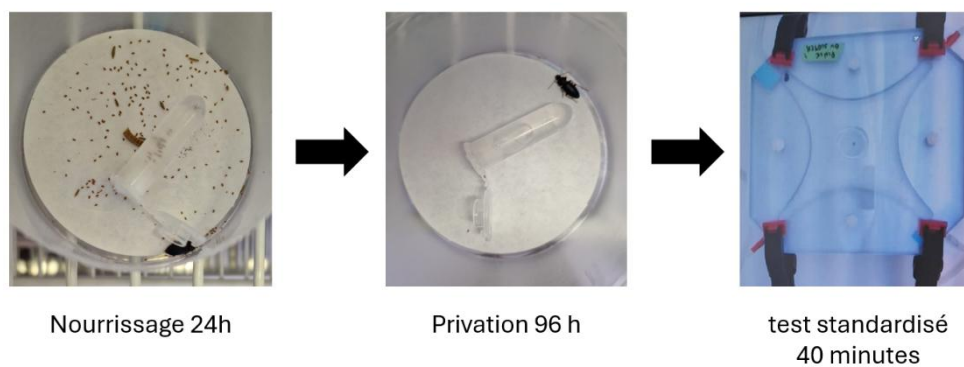


Figure 3 : Etapes de l'isolement et de la privation des carabes pour standardiser la faim de chaque individu, (Faloya, 2025).

Matériels & méthodes

1- Collecte, maintien et standardisation des carabes

Les carabes utilisés durant cette étude ont été collectés dans des parcelles agricoles en utilisant des pièges Barber secs (Figure 1) (85 mm de diamètre, 100 mm de hauteur) surmontés d'un toit opaque pour prévenir les inondations par la pluie. Ces pièges contiennent quelques copeaux de bois dans le fond qui fournissent des cachettes et permettent ainsi de réduire la prédation intraguilde, fréquente chez les carabes (Curie et al., 1996). Au total, 90 pièges ont été posés, répartis entre 3 parcelles cultivées avec un triticale pur. Les parcelles appartiennent toutes les trois à un même agriculteur installé en Agriculture Biologique sur la commune de Savennières (47°25'50.5"N 0°39'40.3"W) et ont été cultivées avec un itinéraire technique équivalent. Une parcelle se trouve sur le site principal de l'exploitation et les deux autres font partie d'un îlot de parcelles sur la commune de Bouchemaine (47°25'47.4"N 0°37'11.8"W, à 3 kilomètres à vol d'oiseau). Dans chaque parcelle, les pièges sont disposés sur les bordures, à l'interface entre la parcelle et une haie, une prairie ou une autre parcelle. Deux transects de 15 pièges chacun sont réalisés dans chaque parcelle permettant de couvrir deux bordures de la parcelle. Sur chaque transect, les pièges sont espacés de 5 mètres les uns des autres. Les carabes sont collectés deux fois par semaine du 12 mars au 3 juillet.

Les contenus des pièges sont triés et les carabes sont identifiés et sexés (Roger & Jambon, 2012), afin de ne garder que les espèces d'intérêts selon deux critères principaux, l'abondance dans les parcelles et des régimes alimentaires contrastés, avec un omnivore, un carnivore et un granivore. Les trois espèces utilisées pour ce stage sont : *Poecilus cupreus*, défini comme omnivore, *Anchomenus dorsalis*, plutôt carnivore et *Harpalus distinguendus* plutôt granivore (Figure 2) (Homburg et al., 2014). Les carabes sont maintenus dans deux enceintes climatiques à une température de 20°C et une photopériode de jours longs avec une phase éclairée de 15 h et une phase sombre de 9h (LD(15-9)). Pour certaines espèces comme *A. dorsalis* et *H. distinguendus*, sujets de l'étude, ayant une activité principalement nocturne, les individus ont été placés dans une enceinte au cycle inversé. Il y a donc une enceinte jour, éclairée de 6h à 21h et une enceinte nuit éclairée de 17h à 8h. Thiele (1977) a montré que la désynchronisation chez les carabes est assez rapide et permet donc de tester des carabes nocturnes en journée. Les individus sont séparés par espèce et par sexe et sont conservés dans des boîtes tapissées de substrat (terreau) et aérées. Des tubes à essai remplis d'eau et bouchés avec un coton sont disposés dans chaque boîte pour remonter le taux d'hygrométrie et leur permettre de boire. Les carabes sont nourris de façon hebdomadaire, avec des vers de farine (*Tenebrio molitor*) congelés et un mélange de graines d'adventices (*Poa annua*, *Viola arvensis*, *Papaver rhoeas* et *Plantago major*, commercialisées par Arbiotech, 35590 Saint-Gilles, France). Dans le but de standardiser les individus avant l'expérience et de limiter le stress durant l'expérimentation

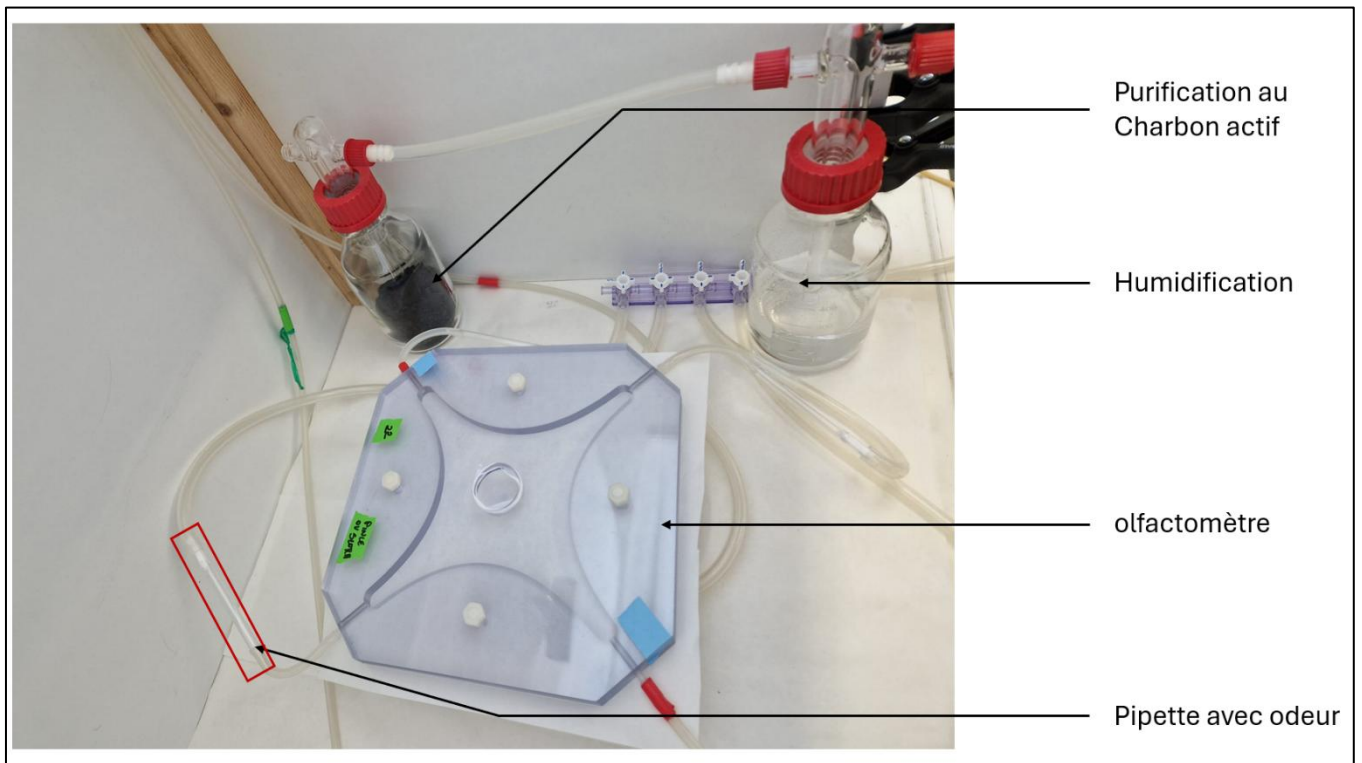


Figure 4 : dispositif expérimental d'olfactométrie active avec un olfactomètre à 4 voies. L'air est d'abord filtré au charbon actif puis humidifié avant de rentrer par les pipettes dans l'arène au centre, (Faloya, 2025).

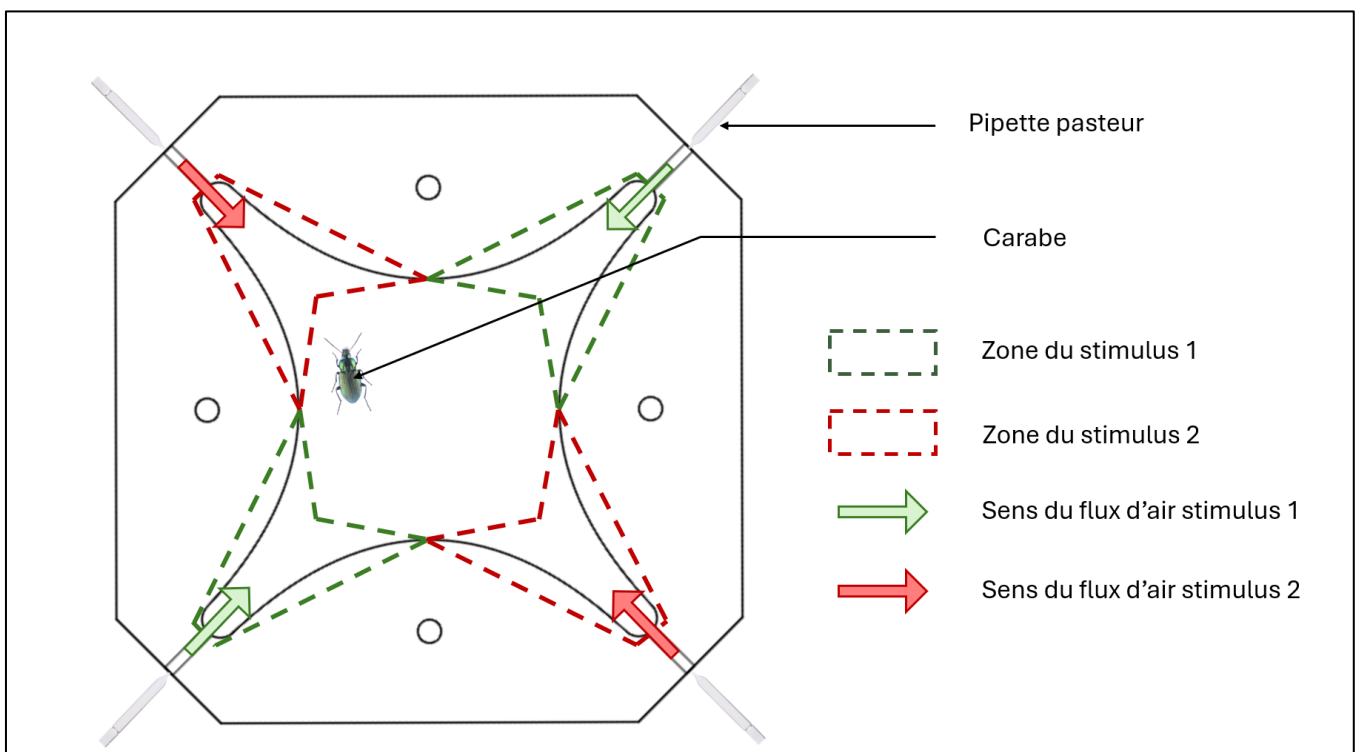


Figure 5 : dispositif expérimental d'olfactométrie active avec un olfactomètre à 4 voies schématisé. Les zones dessinées ne sont pas physiquement représentées (Faloya, 2025).

(habituations), les carabes sont isolés dans des boîtes percées (82,5 mm de diamètre, 50 mm de hauteur). Chaque boîte contient un papier filtre et un tube eppendorf (Eppendorf Tubes® 3810X - Microtube) d'1,5 ml d'eau bouché avec un coton. Les individus sont nourris avec un demi vers de farine et une pincée du même mélange de graines que celui de l'élevage, pendant 24 heures, avant d'être privés de nourriture pendant 96 heures. Durant cette phase, les boîtes individuelles sont placées dans les enceintes climatiques afin de respecter les photopériodes (Figure 3).

2- Olfactométrie

Dispositif expérimental

Les tests comportementaux sont réalisés en utilisant un olfactomètre à 4 voies (Figure 4) (Kielty et al., 1996 ; Kulkarni et al., 2017). Les carabes peuvent se déplacer dans une arène en forme de X dont la diagonale fait 24 centimètres et dont les voies font 1,4 cm de large au niveau de leurs extrémités (Figure 4). Cette largeur dans les voies permet de limiter le comportement de cachette des carabes et donc de les inciter à explorer toute l'arène. Une pipette Pasteur avec le stimulus d'odeurs voulu est connectée à l'extrémité de chaque voie (Figure 4). Les stimuli sont testés deux à deux et donc présentés aux deux extrémités d'une même diagonale (Figure 5). Dans le but de limiter les biais d'orientation liés notamment à l'environnement, le positionnement des stimuli alterne d'une répétition à l'autre. L'air est aspiré au centre de l'arène par une pompe ayant un débit d'1L/min. L'air entrant dans l'arène est d'abord filtré au charbon actif puis humidifié grâce à un bulleur avant de traverser les pipettes. De ce fait, ce sont des flux d'air chargés en odeurs des différents stimuli qui arrivent dans l'arène avec un débit d'air de 250 ml/min par voie (Figure 5). Un papier filtre est déposé sur le sol de l'olfactomètre pour faciliter le déplacement des carabes lors de l'exploration de l'arène. Le papier est remplacé à chaque test pour limiter les traces olfactives résiduelles d'un test à l'autre. Entre chaque test, l'olfactomètre est démonté et les pièces sont lavées au détergent inodore (TFD4, FRANKLAB) pour limiter les traces olfactives. L'olfactomètre est placé dans un environnement homogène dans un caisson aux parois entièrement blanches et d'une lumière diffuse grâce à l'application d'un linge blanc par-dessus. En condition nocturne, des lumières rouges sont placées à proximité des dispositifs pour permettre le suivi vidéo des déplacements, sans impacter l'activité du carabe, qui ne perçoit pas la couleur rouge émise par les lampes (Liang et al., 2024). Enfin, à la verticale de chaque olfactomètre, on place une webcam pour enregistrer chaque test en vue de réaliser du videotracking.

Ressources

La proie animale retenue pour cette expérience est le puceron des épis *Sitobion avenae* (Hemiptera : Aphididae)(Figure 6). Les pucerons sont élevés directement au sein du laboratoire (Institut Agro Angers) dans des cages à insectes (46 cm x 46 cm x 46 cm). Des jeunes plants d'orge (*Hordeum vulgare*, variété Prestige) n'ayant pas atteint la montaison sont utilisés comme support d'élevage pour les



Figure 6 : Ressources testés, *Taraxacum officinale* (à gauche)(tela-botanica, 2025) et *Sitobion avenae* (à droite) (fiches arvalis, 2025).

pucerons. L'élevage est maintenu au fil de la saison en renouvelant les colonies sur de nouveaux plants d'orge. Les pucerons sont prélevés avec quelques feuilles et mis au congélateur 2 minutes. Ainsi, ils sont anesthésiés le temps de les mettre dans les pipettes Pasteur. Les pucerons sont ainsi maintenus vivants tout le long de l'expérience. On espère ainsi se rapprocher des conditions que l'on retrouverait au champ. Le choix de cette espèce de pucerons est basé sur l'étude de Faber (2024) qui a montré une bonne perception des pucerons par les 3 espèces de cette étude. La ressource végétale retenue pour l'expérimentation est une graine d'adventice : *Taraxacum officinale* (Arbiotech, Saint-Gilles, 35590 France)(Figure 6). Le choix de cette espèce se justifie par la bonne consommation de celle-ci par les carabes avec toutefois des différences notables de consommation en fonction des régimes alimentaires des différentes espèces. (Gaba *et al.*, 2019 ; Foffová *et al.*, 2020). Elle est également bien perçue par les espèces testées dans cette étude (Faber, 2024).

Traitements testés

Nous avons choisi de tester les stimuli en réalisant une équivalence basée sur la biomasse entre graines et pucerons. La biomasse retenue est de 0,0325 g de pucerons ou de graines imbibées par pipette. Cette biomasse équivaut à 25 graines en moyenne. Les graines sont au préalable imbibées d'eau car cela favorise la production de COVs, et donc leur détection et leur consommation par rapport à des graines sèches (Kulkarni *et al.*, 2017, Law et Gallagher, 2015). Pour cela, les graines sont placées dans une boîte de pétri (90 mm de diamètre) sur un papier filtre humidifié et la boîte est scellée au parafilm. Elles sont ensuite laissées en chambre climatique à 20°C pendant 24h avant d'être sorties le jour du test. Dans chaque pipette pasteur les graines ou les pucerons sont placés sur un carré de papier filtre entre deux boules de coton très fines afin de ne pas obstruer le flux d'air entrant. Le contrôle est une pipette Pasteur contenant un rectangle de papier filtre intercalé entre deux boules de coton. Les pipettes sont utilisées durant une demi-journée de trois rounds de tests et renouvelées une fois pour l'après-midi.

Les Traitements testés sont les suivantes :

- Contrôle vs Contrôle : ce traitement permet d'observer le déplacement naturel des carabes dans l'olfactomètre et de mettre en lumière d'éventuels biais expérimentaux, ou liés par exemple à la conception de l'olfactomètre (variabilité des flux d'air entre les branches de l'olfactomètre)
- *T. officinale* vs Contrôle : ce traitement permet d'évaluer l'attractivité des graines de *T. officinale* seules.
- *S. avenae* vs Contrôle : ce traitement permet d'évaluer l'attractivité des pucerons seuls.
- *T. officinale* vs *S. avenae*: ce dernier traitement permet d'évaluer la préférence relative des carabes entre les graines de *T. officinale* et les pucerons des céréales, en mettant directement en compétition ces deux sources de stimulus.

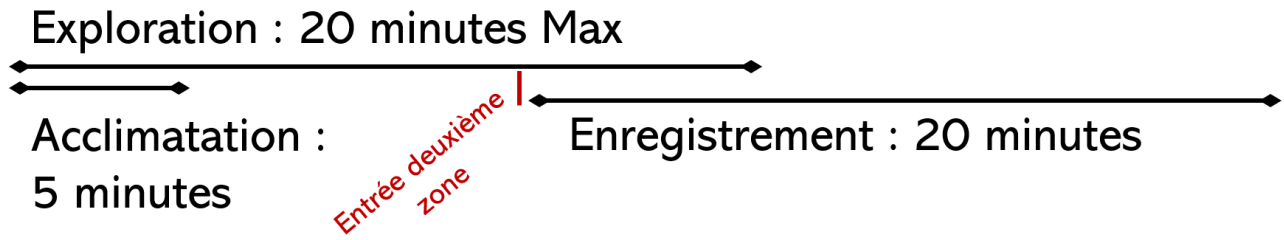


Figure 7 : frise du déroulé d'un test d'olfactométrie active (Faloya, 2025).

Tableau 1 : Répartition des stimuli 1(succès) et 2 (échec) pour chaque traitement

Traitement	Stimulus 1	Stimulus 2
Contrôle vs Contrôle	Contrôle A	Contrôle B
Graines vs Contrôle	Graines	Contrôle
Puceron vs Contrôle	Pucerons	Contrôle
Graines vs Pucerons	Graines	Pucerons

Déroulé d'un test

Les tests ont eu lieu sur la même période de temps que les collectes soit de mars à juillet. Un jour correspond à une espèce testée et pour que toutes les espèces soient testées au moins une fois par semaine, on effectuait une rotation entre les espèces. 4 tests sont réalisés en parallèle et à chaque fois, les 4 traitements sont réalisés. De plus, on dispose toujours deux mâles et deux femelles par round de test. À chaque test, un individu est placé dans un olfactomètre. Le carabe est d'abord placé au centre de l'arène et maintenu dans cette zone par une cage constituée d'un morceau de grillage à mailles fines (0,5 mm) pour lui permettre de s'acclimater à l'environnement et aux flux d'air environnants. Après 5 minutes, on lance l'enregistrement vidéo (en format AVI à 7,5 fps) et on retire le grillage, laissant le carabe explorer l'arène dans sa totalité. L'enregistrement vidéo dure 40 minutes au total. Pour l'analyse, on laisse un maximum de 20 minutes au carabe pour explorer au moins deux voies. Les stimuli étant diagonalement opposés, le carabe aura ainsi visité les deux stimuli. Si le carabe ne visite pas deux voies dans ces 20 premières minutes, l'enregistrement sera exclu pour le tracking. Si 2 voies sont visitées dans ces 20 premières minutes, on enregistre les déplacements du carabe dans l'arène (videotraking) à partir du premier changement de voie et pendant 20 minutes (Figure 7).

Traitement vidéo

Les vidéos sont traitées à l'aide du logiciel AnimalTA (Chiara & Kim, 2023). Ce logiciel nous sert au suivi des déplacements des carabes dans l'arène durant les 20 minutes d'enregistrement. L'arène est divisée en quatre zones, une par voie. Celles-ci excluent la zone centrale (carré de 100*100 mm) car nous ne connaissons pas les perturbations et les mélanges d'odeurs engendrés par les flux d'air. Le logiciel mesure alors le temps passé dans chaque zone, et enfin la distance parcourue. Les stimuli allant deux par deux, il faut additionner les résultats obtenus dans les deux zones d'une même diagonale.

3- Analyses statistiques

Les analyses sont réalisées avec R (version 4.5.1).

Variable « choix préféré »

La première variable d'intérêt est le choix préféré par chaque individu durant leur test. Cette variable qualitative est obtenue en attribuant comme choix préféré, le stimulus dans lequel l'individu a passé le plus de temps durant le test. On obtient donc pour chaque combinaison traitement x espèce, le nombre d'individus ayant choisi le stimulus 1 (succès) ou 2 (échec) (Tableau 1). On a donc une probabilité de succès sur un nombre d'essais définis. Dans un premier temps, nous avons testé si la proportion d'individus préférant l'un ou l'autre des stimuli proposés différait d'une proportion théorique 50/50. Pour cela nous avons réalisé un test binomial exact. On vérifie que les issues sont binaires (choix du stimulus 1 ou 2), que le nombre total d'essais est connu et fixe, que les essais sont indépendants (chaque individu

n'est compté qu'une seule fois) et que la probabilité de succès est supposée constante sous l'hypothèse nulle suivante ($p = 0,5$). H_0 = il n'y a pas de préférences entre un ou l'autre des stimuli proposés dans un traitement. Chaque test est réalisé séparément pour toutes les combinaisons traitement x espèces, en utilisant la fonction `binom.test()` déjà installée sur R. Dans un second temps, on a souhaité observer si les préférences observées dans un traitement diffèrent non pas d'une proportion théorique 50/50, mais de celles observées dans le traitement contrôle vs contrôle. Nous réalisons donc un test de Fisher. Cette approche est particulièrement adaptée étant donné les effectifs parfois faibles dans nos tests. Les tests de chaque combinaison traitement x espèce sont réalisés avec la fonction `fisher.test()` déjà installée sur R. Cette méthode nécessite la construction d'un tableau de contingence 2x2 comparant, pour une même espèce, la répartition des choix dans un traitement donné à celle observée dans le traitement contrôle vs contrôle. Les résultats des deux tests (binomial exact et Fisher) sont synthétisés dans un tableau croisant les espèces, les traitements, les effectifs de choix, les proportions observées et les p-values) .

Variable « Temps passé »

La seconde variable réponse est quantitative et vient compléter la première en mettant en lumière les différences de temps passé dans chaque stimulus. Elle correspond à la somme de temps passé dans chaque stimulus (deux zones diagonales opposées cumulées). Les données sont analysées avec un modèle linéaire généralisé. La première loi testée pour cette variable était une Beta régression, avec des proportions de temps passé, mais les résidus du modèles n'étant pas conformes aux conditions d'application, la famille de distribution retenue est la famille normale avec une loi gaussienne. La fonction de lien est "logit".

Les variables explicatives choisies pour expliquer le temps passé dans chaque stimulus sont :

- Une variable qualitative `Traitement_stimulus`. Celle-ci compte 8 niveaux, qui représentent à la fois les quatre traitements (contrôle vs contrôle ou contrôle vs graine par exemple), couplée à une indication sur le stimulus (2 stimuli par test). Il y a donc pour un individu, dans un traitement, deux lignes à chaque fois, une pour le stimulus 1 et une pour le stimulus 2.
- Une variable qualitative `Espèces` permettant d'identifier si l'espèce a un effet sur la réponse à un stimulus. Celle-ci compte 3 niveaux : *A. dorsalis*, *P.cupreus* et *H. distinguendus*.
- Une variable `Saison` qualitative, découpée en 3 niveaux, également répartis en fonction du nombre d'individus (début de saison = 80, milieu de saison = 85, fin de saison = 77) ceci dans le but de déterminer si la période à laquelle le carabe a été testé (plutôt en mars ou plutôt en Juillet) a un effet sur sa réponse.

Ces trois variables sont intégrées au modèle en prenant en compte la triple interaction :

Traitement_Stimulus*Espece*Saison

Enfin nous prenons en compte un effet aléatoire avec l'individu, imbriqué dans le jour, exprimé comme ceci : **+ (1|Jour/ID_individu)**. ID_individu est imbriqué dans Jour, ce qui capture des variations entre individus au sein de chaque jour d'expérimentation. Cet effet est lié au dispositif. Pour chaque individu (ID unique, variable ID_individu), il existe deux lignes (une pour chaque stimulus). D'autre part, plusieurs individus sont testés chaque jour, tous de la même espèce, les 3 espèces alternant. Pour ces raisons, on observe de la non-indépendance, justifiant cet effet aléatoire.

Le modèle initial est donc le suivant :

Temps ~ Traitement_stimulus*Espece*Saison + (1|Jour/ID_individu)

Pour identifier le modèle le plus pertinent, nous utilisons la fonction dredge() du package 'MuMIn' version 1.48-11 (Barton, 2023), qui permet de réaliser une **sélection automatique de modèles**. Cette fonction génère **l'ensemble des sous-modèles possibles** à partir d'un modèle global, en combinant toutes les variables explicatives de manière systématique. Les modèles sont évalués et classés en utilisant l'AICc (Akaike Information Criterion corrigé). Ainsi nous identifions quel modèle est le plus parcimonieux, c'est-à-dire celui qui explique le mieux la variabilité des données tout en minimisant le nombre de paramètres. Si plusieurs modèles ont un AICc avec un delta inférieur à 2 alors seul le modèle le plus complet est conservé.

Après dredge, nous conservons le modèle suivant :

Temps ~ Traitement_stimulus + (1|Jour/ID_individu)

Pour vérifier la significativité des effets fixes du modèle, on utilise la fonction ANOVA type II (pas d'interactions) (package 'car', version 3.1-3 (Fox et Weisberg, 2019)) appliquée à un modèle linéaire mixte (package 'glmmTMB', version 1.1-11 (Brooks *et al.* (2017))). Les conditions de réalisation du modèle, la normalité des résidus ainsi que l'homogénéité des résidus, sont vérifiées grâce au package 'DHARMA' (version 0.4-7 (Hartig & Lohse, 2022)). Nous avons ensuite réalisé des comparaisons deux à deux des moyennes marginales estimées traitées avec une correction FDR (False Discovery Rate). Cette comparaison est faite traitement par traitement, pour ne pas comparer deux stimuli de deux traitements différents. La méthode FDR (Benjamini-Hochberg) ajuste les p-values pour contrôler la proportion moyenne de faux positifs parmi les résultats déclarés significatifs (package 'emmeans', version 1.11-2 (Searle *et al.*, 1980), Lenth R (2025)).

Variable « Vitesse »

La troisième variable étudiée ici est la vitesse de déplacement du carabe exprimée en $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$. L'enjeu ici était d'avoir des indications sur le déplacement des carabes dans les zones. La variable initialement choisie était la variable distance mais étant très liée au temps passé dans chaque zone, nous l'avons donc transformée en une variable vitesse ($V = d/t$) exprimée en $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ permettant d'interpréter l'activité du carabe en présence d'un stimulus donné. Les données sont analysées avec un modèle linéaire

généralisé. La famille de distribution sélectionnée est la famille Tweedie car elle permet de gérer des valeurs continues strictement positives comme c'est notre cas ici. La fonction de lien est "log".

Les variables explicatives choisies pour expliquer cette variable vitesse sont les mêmes que pour la variable précédente à savoir une variable `Traitement_stimulus`, `Espèces` et `Saison` ainsi que leur triple interaction.

Enfin nous prenons en compte un effet aléatoire avec l'individu, imbriqué dans le jour, exprimé comme ceci : **+ (1|Jour/ID_individu)**. `ID_individu` est imbriqué dans `Jour`, ce qui capture des variations entre individus au sein de chaque jour d'expérimentation. Cet effet est lié au dispositif. Pour chaque individu (ID unique, variable `ID_individu`), il existe deux lignes (une pour chaque stimulus). D'autre part, plusieurs individus sont testés chaque jour, tous de la même espèce, les 3 espèces alternant. Pour ces raisons, on observe de la non-indépendance, justifiant cet effet aléatoire.

Le modèle initial est donc le suivant :

`Dist_temps ~ Traitement_stimulus * Espece * Saison + (1 | Jour/ID_individu)`, `dispformula = ~ Espece + Modalite_zone`

`dispformula = ~ Espece + Modalite_zone` signifie que la dispersion (variance résiduelle ou surdispersion) est estimée séparément en fonction de l'espèce et de `Traitement_stimulus`.

Pour identifier les variables explicatives les plus pertinentes, nous utilisons la fonction `dredge()` du package 'MuMIn' version 1.48-11 (Barton, 2023).

Après `dredge`, nous conservons le modèle suivant :

`Dist_temps ~ Traitement_stimulus + Espece + Saison + (1|Jour/ID_individu)`, `dispformula = ~ Traitement_stimulus`

Pour faire l'analyse de ces données, la différence de temps passé entre les deux stimuli est analysée par une ANOVA type II (pas d'interactions) appliquée à un modèle linéaire mixte (package 'glmmTMB', version 1.1-11 (Brooks *et al.* (2017))) dans lequel les variables **`Traitement_stimulus`**, `Espèce` et la `Saison` sont considérées comme indépendantes. Les conditions de réalisation du modèle, la normalité des résidus ainsi que l'homogénéité des résidus, sont vérifiées grâce au package 'DHARMA' (version 0.4-7 (Hartig & Lohse, 2022)). Nous avons ensuite réalisé des comparaisons deux à deux des moyennes marginales estimées traitées avec une correction de Bonferroni nous permettant de comparer au sein de chaque traitement, la vitesse entre les deux diagonales (Dunn, 1961) (package 'emmeans', version 1.11-2 (Searle *et al.*, 1980), Lenth R (2025)).

Tableau 2 : Résultats des tests binomiaux exacts pour la variable « choix préféré »

Traitement / Espèce	Contrôle vs Contrôle	Contrôle vs Graines	Contrôle vs Pucerons	Graines vs Pucerons
<i>P. cupreus</i>	x = 20 / n = 29 P-value = 0.061	x = 10 / n = 20 P-value = 0.286	x = 11 / n = 19 P-value = 0.648	x = 13 / n = 17 P-value = 0.049
<i>A. dorsalis</i>	x = 17 / n = 25 P-value = 0.108	x = 8 / n = 21 P-value = 0.383	x = 10 / n = 19 P-value = 1.00	x = 15 / n = 19 P-value = 0.039
<i>H. distinguendus</i>	x = 10 / n = 24 P-value = 0.541	x = 8 / n = 22 P-value = 0.585	x = 8 / n = 17 P-value = 1.00	x = 15 / n = 19 P-value = 0.019

Tableau 3 : Résultats des tests de Fisher pour la variable « choix préféré »

Traitement / Espèce	Contrôle vs Contrôle	Contrôle vs Graines	Contrôle vs Pucerons	Graines vs Pucerons
<i>P. cupreus</i>	x = 20 / n = 29 P-value = NA	x = 13 / n = 30 P-value = 0.067	x = 11 / n = 19 P-value = 0.541	x = 13 / n = 17 P-value = 0.739
<i>A. dorsalis</i>	x = 17 / n = 25 P-value = NA	x = 8 / n = 21 P-value = 0.074	x = 7 / n = 15 P-value = 0.205	x = 10 / n = 12 P-value = 0.445
<i>H. distinguendus</i>	x = 10 / n = 24 P-value = NA	x = 8 / n = 22 P-value = 0.769	x = 8 / n = 17 P-value = 0.760	x = 15 / n = 19 P-value = 0.028

Résultats

1- Variable “choix préféré”

En général, il apparaît que le choix d'un stimulus préféré n'est pas souvent significatif.

Les résultats du test binomial exact montre que les trois espèces de carabes font significativement plus le choix des graines que celui des pucerons dans le traitement des graines vs pucerons. Les P-values des tests pour les trois espèces sont de 0,039 pour *A. dorsalis*, 0,019 pour *H. distinguendus* et 0,049 pour *P. cupreus*. Par ailleurs, bien que ce résultat ne soit pas significatif (P-value = 0,061) on observe une tendance à la préférence contrôle A dans le traitement Contrôle vs contrôle. Le reste des traitements, pour les 3 espèces, n'apparaît pas significatif (Tableau 2, Annexe 1).

Le test de Fisher, rappelons-le, compare la distribution des choix entre les deux stimuli d'un traitement par rapport à la distribution des choix entre le stimulus contrôle A et contrôle B du traitement contrôle vs contrôle. Les résultats de ce test montrent qu'une seule combinaison Traitement x espèce présente une différence significative par rapport à la distribution du contrôle. En effet les individus de l'espèce *H. distinguendus* choisissent significativement plus le stimulus graine que le stimulus pucerons. (Tableau 3, Annexe 2).

2- Variable “temps passé”

Le meilleur modèle expliquant la différence de temps passé dans les différents stimuli ne comprend que la variable explicative Traitement_stimulus, les variables Espèce et Saison n'ont pas été retenues par le modèle. La variable Traitement_stimulus a un effet significatif ($\chi^2 = 32,5$, dF = 7, P-value = 3,23e-05) sur le temps passé et cela quelle que soit l'espèce de carabes ou la saison.

Dans le traitement contrôle vs contrôle, on n'observe pas de différence significative entre les deux stimuli (P-value = 0,089). Les carabes ne passent pas significativement plus de temps dans Contrôle A que dans contrôle B (ou l'inverse) quelle que soit l'espèce ou la saison (Figure 8).

Nous faisons les mêmes observations dans le traitement contrôle vs puceron. Il n'y a pas de différence significative (P-value = 0,741) dans le temps passé par les carabes dans le stimulus contrôle par rapport au stimulus pucerons (ou l'inverse) (Figure 8).

Dans le traitement Contrôle vs Graine, les carabes passent significativement plus de temps dans le contrôle (moyenne = 650.4s) que dans les graines (moyenne = 475,8 s) (P-value = 0.002) (Figure 8).

Dans le traitement Graine vs Pucerons, les carabes passent significativement plus de temps dans les graines (moyenne = 696.1s) que dans les pucerons (moyenne = 413.9s) (P-value = 1e-04) (Figure 8).

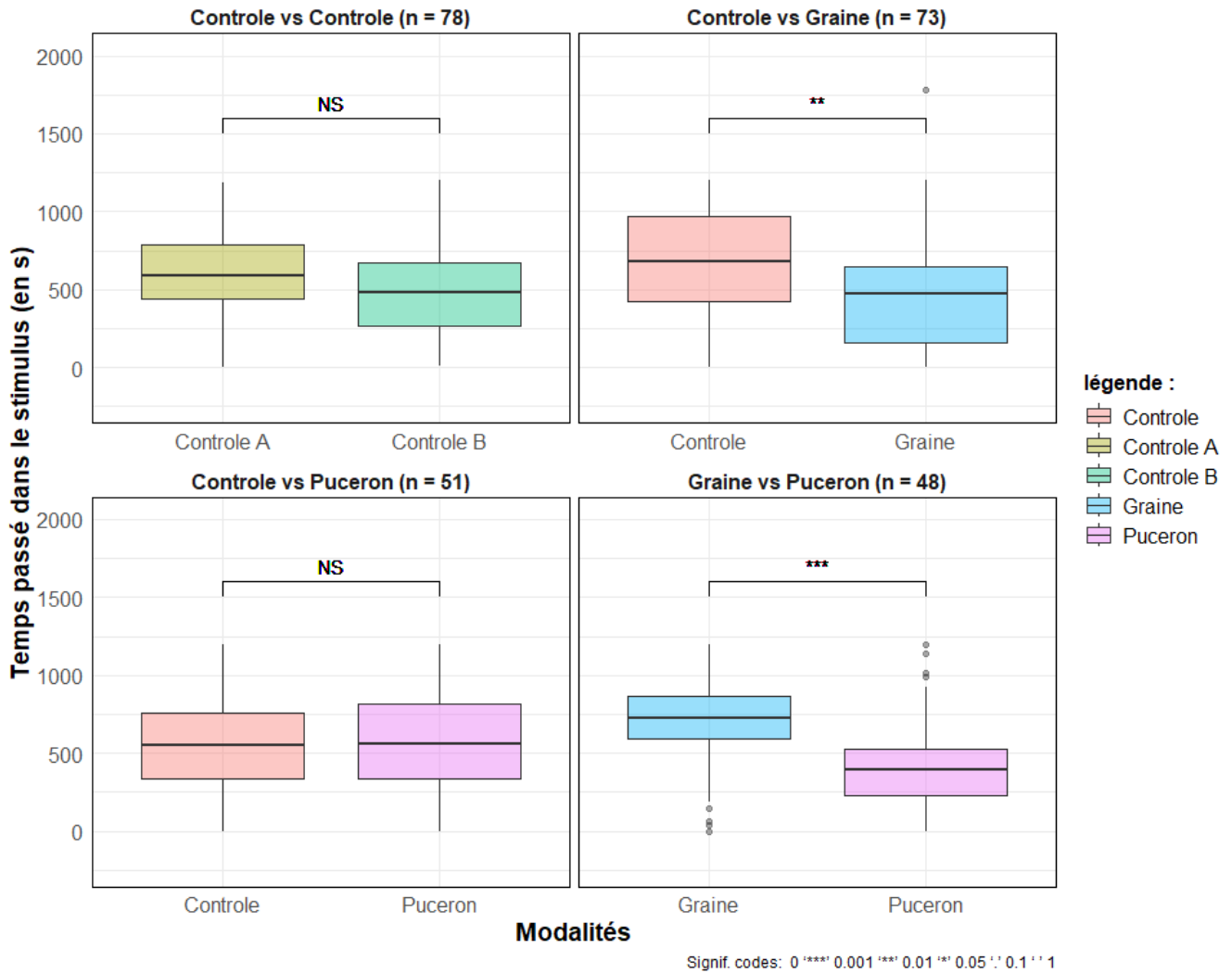


Figure 8 : Graphique présentant les différences en temps passé dans chaque stimulus par les carabes, toutes espèces confondues, sur l'intégralité de la saison. Pour le traitement Contrôle vs Graines, les carabes passent significativement plus de temps dans le contrôle (moyenne = 650.4s) que dans les graines (moyenne = 475,8 s) (P-value = 0.002). Dans le traitement Graines vs Pucerons, les carabes passent significativement plus de temps dans les graines (moyenne = 696.1s) que dans les pucerons (moyenne = 413.9s) (P-value = 1e-04).

3- Variable "vitesse"

Le meilleur modèle expliquant la différence de vitesse passée dans les différents stimuli comprend les variables explicatives Traitement_stimulus, Espèce et Saison mais n'intègre pas leur interaction. Ils sont

étudiés séparément. Les variables Traitement_stimulus et Espèce ont un effet significatif sur la vitesse des carabes dans les différents stimuli (respectivement : $\chi^2 = 20,9 \text{ cm.s}^{-1}$, dF = 7, P-value = 0,004 et $\chi^2 = 10,1595$, dF = 2, P-value = 0,006). Le modèle montre un effet marginal, non significatif ($\chi^2 = 5,86$, dF = 2, P-value = 0,054 > 0,05) nous n'entrerons donc pas dans les détails à son sujet. D'ailleurs la fonction dredge () montrait un delta < 2 entre le modèles avec les trois variables et celui excluant la variable saison.

Dans le traitement contrôle vs contrôle, on observe une différence significative entre les vitesses dans contrôle A et contrôle B. Les carabes sont significativement plus rapides dans contrôle B que contrôle A (z-value = -2,33, P-value = 0,040) (Figure 9).

Dans le traitement Contrôle vs Graine, les carabes sont significativement plus rapides dans le stimulus graine que dans le contrôle (z-value = -2.16, P-value = 0.041) (Figure 9).

Dans le traitement Graine vs Pucerons, les carabes sont significativement plus rapides dans le stimulus puceron que dans le stimulus graine (z-value = -2.39, P-value = 0.040) (Figure 9)).

Dans le traitement contrôle vs puceron enfin, il n'y a pas de différences significative dans la vitesse de déplacement du carabe dans le contrôle par rapport au stimulus puceron (P-value = 0, 236) (Figure 9).

Concernant l'effet de l'espèce sur la vitesse, *H. distinguendus* est significativement plus rapide que *A. dorsalis* et que *P. cupreus* (respectivement z-value = -2,41 , P-value = 0,042 et z-value = 3,01 , P-value = 0,007) mais *A. dorsalis* , n'est pas plus rapide que *P. cupreus* ou inversement. P-value = 0,937)(Figure 10).

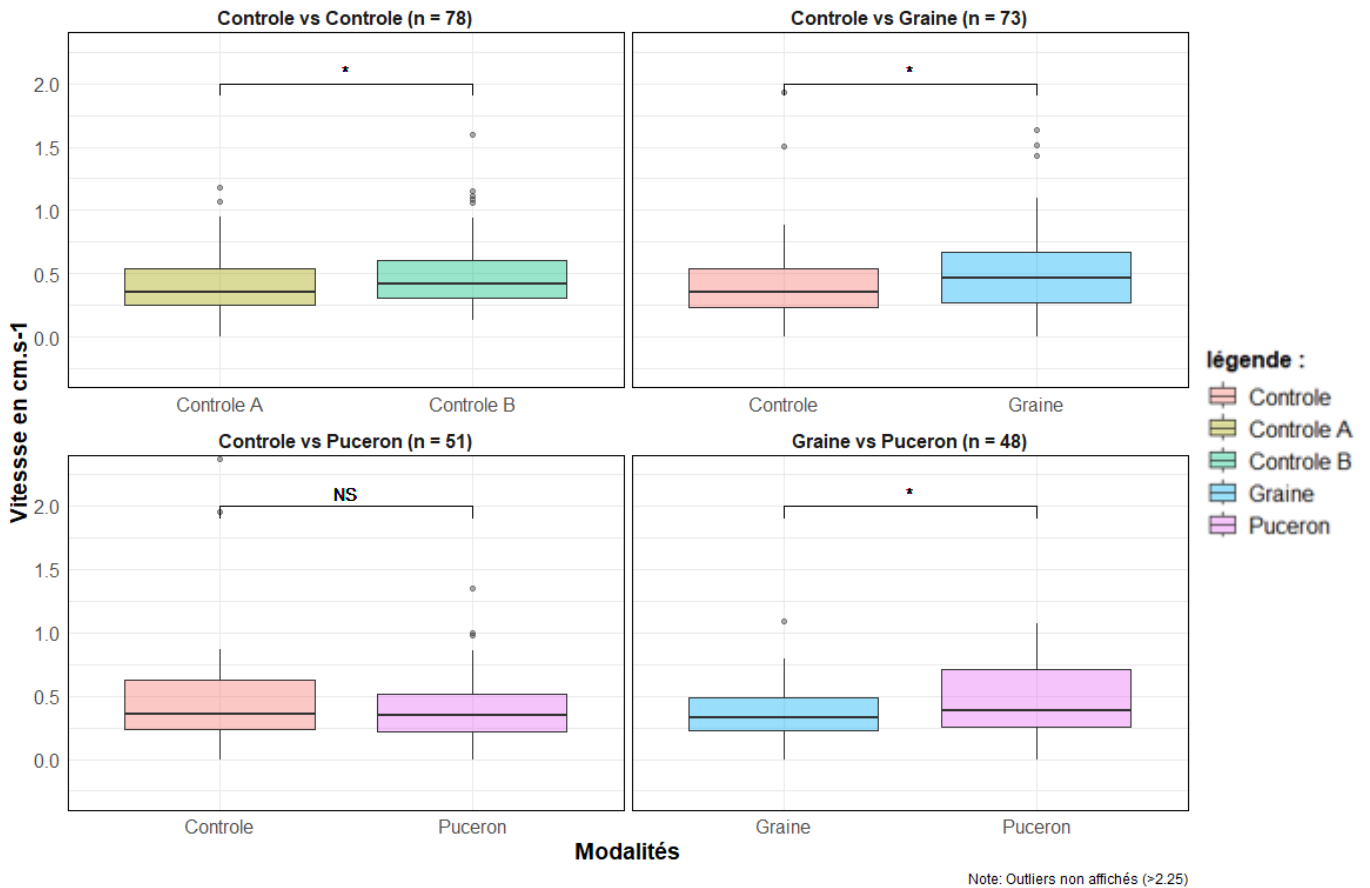


Figure 9 : Graphique présentant les différences de vitesse entre les stimulus par les carabes, toutes espèces confondues, sur l'intégralité de la saison. Pour le traitement Contrôle vs Contrôle, les carabes sont significativement plus rapides dans contrôle B que contrôle A (z-value = -2,33, P-value = 0,040). Dans le traitement Contrôle vs Graine, les carabes sont significativement plus rapides dans le stimulus graine que dans le contrôle (z-value = -2.16, P-value = 0.041). Dans le traitement Graine vs Pucerons, les carabes sont significativement plus rapides dans le stimulus puceron que dans le stimulus graine (z-value = -2.39, P-value = 0.040).

Discussion

Cette étude avait pour but d'apporter des réponses sur les comportements d'orientation et de sélection des ressources trophiques par les carabes. Nous cherchions à montrer que l'émission de COVs par les ressources trophiques, permettait aux carabes de s'orienter en direction des ressources, conformément à leurs régimes trophiques. Nous souhaitions aussi observer les comportements des carabes face à deux ressources trophiques en compétition. Pour cela nous avons mis en place un dispositif d'olfactomètre à 4 voies à flux actif. Les résultats nous montrent que 1) aucune réponse comportementale n'est observable quand des pucerons sont opposés à un contrôle chez les 3 espèces de carabes testées ; 2) les graines induisent des réponses comportementales pour les 3 variables à expliquer (choix préféré, temps passé et vitesse) ; 3) L'activité diurne ou nocturne influence le type de proie consommée par les différentes espèces de carabes. Enfin 4) les deux traitements présentant des graines montrent des résultats contradictoires. Les graines, quand opposée au contrôle, ont un effet répulsif alors que les graines opposées aux pucerons ont un effet attractif (ou les pucerons ont un effet répulsif plus important).

1- Absence de réponse aux odeurs de pucerons

Premièrement, les pucerons ne déclenchent pas de réponse comportementale chez les carabes quand ils sont mis face à un contrôle. Ce résultat va en désaccord avec l'hypothèse que nous avons sur l'orientation des carabes en fonction de leur guildes trophique. Pour rappel, le choix des espèces de carabes avait été fait de manière à représenter une espèce carnivore, une omnivore et une granivore. Nous nous attendions donc à retrouver des comportements d'attraction au moins chez le carnivore, et même les 3 espèces. Des études similaires ont démontré que différentes espèces de carabes répondaient aux odeurs de pucerons avec cependant des différences (Mundy et al., 2000 ; Kieley et al., 1996). Kieley a testé l'attrait de plusieurs espèces de carabes pour différentes proies animales, notamment, les pucerons et l'EBF, émis par les pucerons. Il montre que *P. melanarius*, un granivore/omnivore, présente un attrait pour les pucerons ainsi que l'EBF à faible dose. Ce comportement va en faveur d'une orientation chimique vers des pucerons qui seraient tombés au sol. Ce premier résultat est en contradiction avec nos résultats, deux des 3 espèces que nous avons testées étant omnivores ou omnivores à tendance granivore. *H. rufipes*, montre une sensibilité aux pucerons ainsi qu'à l'EBF uniquement à des concentrations élevées (autour des 34,5 % d'EBF en solution) ce qui laisse entendre que cette espèce répond à des seuils d'émission. Ce résultat pourrait expliquer que des carabes comme *A. dorsalis* qui est un carnivore qui ne répondrait qu'à des seuils d'émission, ne répondent pas aux odeurs de pucerons. Ces deux résultats nous éclairent quant à l'absence de réaction des carabes dans notre dispositif vis-à-vis des pucerons. Mundy revient également sur le caractère opportuniste des carabes et mentionne que *P. cupreus* notamment, ne va se focaliser sur

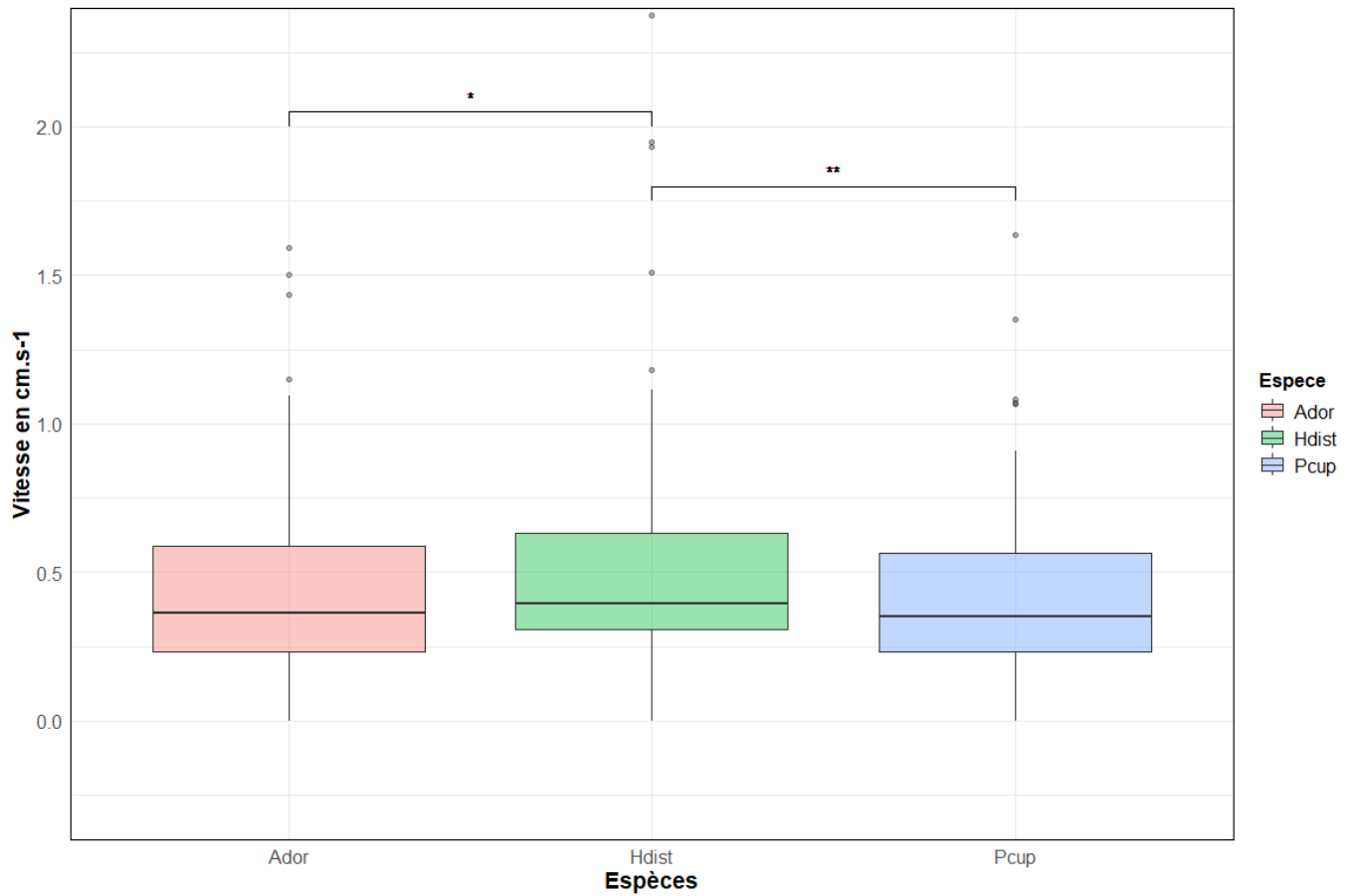


Figure 10 : Graphique présentant les différences de vitesse en fonction des Espèces testées. *H. distinguendus* est significativement plus rapide que *A. dorsalis* et que *P. cupreus* (respectivement z-value = -2,41 , P-value = 0,042 et z-value = 3,01 , P-value = 0,007) mais *A. dorsalis* , n'est pas plus rapide que *P. cupreus* ou inversement. P-value = 0,937).

la proie animale que si les autres ressources ne sont pas assez attractives. L'absence de réponse face aux contrôles pourrait donc être liée à un manque d'attractivité olfactive des pucerons dans ce traitement. Par ailleurs, C. Edwards et al. dès 1979, montrent que les carabes avaient un rôle dans la régulation des pucerons, notamment dans les parcelles de céréales (. Les carabes ont développé différentes stratégies de chasse vis à vis des pucerons. La première, liée à leur statut de coureurs, consiste à consommer les pucerons qui auraient été dérangés et qui se seraient laissés tomber sur le sol. La seconde, a été développée par certaines espèces et consiste à grimper sur les tiges qui présentent des colonies de pucerons (Hannam et al., 2008). Cette technique implique que le carabe ait les capacités de détecter les colonies perchées, via la production d'EBF par exemple, ainsi que celle d'escalader les brins de céréales (Mesmin et al., 2024).

Un étude menée en électroantennographie en 2024 (Faber, 2024) montre qu'*A. dorsalis*, répond très bien à l'EBF tandis que ses réponses aux autres stimuli semblent plus limitées. Ce résultat s'explique dans la littérature, qui décrit *A. dorsalis* comme consommant les pucerons présents au sol en fonction de leur densité de population (Griffiths et al., 1985). Il est donc nécessaire pour lui d'être sensible à l'EBF. Dans cette même étude, *P. cupreus*, représentant omnivore, présente des réponses significatives seulement aux fortes doses des stimuli proposés. Enfin *H. distinguendus* présente lui des réponses moins contrastées pour des proies animales, ce troisième résultat est en accord avec le régime trophique de cette espèce qui est plutôt granivore. En ce qui concerne la réponse au stimulus pucerons (*S. avenae*), à l'exception d'une espèce granivore (*A. aenea*), toutes les espèces testées durant l'étude présentent de meilleures réponses aux différentes doses plutôt qu'au contrôle (Faber, 2024). Ces résultats d'électroantennographie, couplés aux résultats de notre étude, nous laissent donc penser que bien que la perception soit contrastée pour la grande majorité des espèces, elle ne déclenche pas forcément de réponse comportementale.

Dans l'étude menée par Mundy, les carabes ne sont que peu sensibles aux odeurs de pucerons, comme c'est le cas dans notre étude. Son explication réside dans le fait que les pucerons ne sont pas alarmés et ne produisent donc pas leur phéromone d'alarme : l'EBF ((E)-bêta-farnésène). Pour notre étude, le manque d'émission des composés attractifs peut être lié au fait que les pucerons sont disposés avant les tests dans la pipette et bien que gardés vivant durant le test, restent pendant 3 tests consécutifs ou le flux d'air est continu avant d'être renouvelés. Cette longue période peut donc induire soit un retour au calme chez les pucerons, soit une mort des individus, soit, bien que l'air soit purifié et humidifié, un épuisement des odeurs lié à une dessiccation (Mundy et al., 2000). Bien que nous ayons maintenu les pucerons vivants durant les tests, il est possible que leur nombre dans la pipette Pasteur ne soit pas suffisant pour provoquer chez les carabes, une réaction comportementale détectable. En conditions naturelles, les pucerons forment des colonies, amassées en haut des tiges des céréales. Cette

conformation pourrait être à l'origine d'odeurs plus marquées. Cependant, une étude de la réponse des prédateurs de pucerons à différentes doses d'EBF a permis de montrer que les quantités d'EBF produites par une colonie de pucerons, moins de 200 mg, n'étaient pas suffisantes pour déclencher une réponse de prédateurs (Vosteen et al., 2016). Les doses nécessaires pour obtenir une réponse des prédateurs ne peuvent être produites que par des plantes attaquées. Enfin, Kuhn et al. discutent dans leur étude de la structure de l'EBF, riche en double liaison le rendant facilement oxydable et donc rapidement épuisable (Kuhn et al., 2024).

2- Des réponses contrastées vis-à-vis des graines

En général, seuls les 2 traitements avec le stimulus "graines" ont démontré des résultats significatifs. De plus, ces résultats sont observables et concordent au sein d'un même traitement (graine vs contrôle ou graine vs puceron) entre les différentes variables à expliquer retenues. Enfin, ces résultats significatifs sont observables indépendamment de l'espèce de carabes, et donc par extension, indépendamment du régime trophique.

Premièrement, ces résultats sont en accord avec l'hypothèse qui est que la présence d'odeurs de ressources alimentaires déclenche une réponse et que les carabes s'orientent en utilisant les odeurs. Bien que le montage ici soit légèrement différent de celui réalisé par Kulkarni et al. (2017) (pas de chambres aux bout des voies de l'olfactomètre), nos résultats concordent avec les siens, montrant que les carabes montraient une réponse comportementale aux flux d'odeurs de graines (Kulkarni et al., 2017). Cette réponse, généralisée au stimulus graine, quelle que soit l'espèce est en accord avec des études moléculaires récentes qui montrent que les carabes bien que affiliés à des régimes plus ou moins stricts, présentent tous des graines dans leur régime alimentaire en plus ou moins grande quantité (Frei et al., 2019, Sacco--Martret De Prévile et al., 2024). Frei et al. ont montré dans leur analyse que plus de 70 % de leurs échantillons contenait des traces d'ADN de graine. Cette acceptation presque unanime des graines par les carabes peut être liée à son statut opportuniste, le poussant indépendamment de son régime trophique à accepter des graines rencontrées lors de la recherche de proies. Une étude menée en électroantennographie en 2024 (Faber, 2024) montre que toutes les espèces testées (comprenant les trois espèces de notre étude) détectent bien les graines de *T. officinale*, avec des réponses significativement différentes de 0 à très faible dose (une graine) pour *H. distinguendus* et à dose plus importante (10 graines) pour *A. dorsalis* et *P. cupreus*. Nos résultats vont donc dans la continuité de cette étude (Faber, 2024) et montreraient que les carabes, qui perçoivent effectivement les COVs émis par les graines, s'en servent pour leur orientation.

Dans le traitement graine vs contrôle, on observe un comportement d'évitement et les carabes passent significativement moins de temps dans la diagonale avec des graines que dans la diagonale

contrôle. Cet effet répulsif des graines quand opposées à un contrôle, toutes espèces confondues, contredit l'hypothèse selon laquelle les carabes seraient attirés par les ressources qui correspondent à leur guilda trophique. Par ailleurs, ce résultat contredit vis à vis des résultats de l'étude moléculaire sur les contenus stomacaux sur un grand nombre d'espèces de carabes qui montrait la présence d'ADN végétal chez plus de 70 % des espèces de carabes (Frei et al., 2019, Sacco--Martret De Prévaille et al., 2024) y compris chez *A. dorsalis*, *H. distinguendus* et *P. cupreus*. En 2024, Faber (Faber, 2024) avait aussi expérimenté en olfactométrie, une répulsivité des graines de *T. Officinale* quand opposées à un contrôle pour l'espèce de carabes granivores, *A. Aenea* alors que les tests en cafétéria de Foffová et al. (2020) montraient une très bonne consommation de *T. officinale* par *A. Aenea*. C'est cependant moins le cas pour les 3 espèces de notre étude. Cette consommation est expliquée par une contrainte morphologique des mandibules, notamment des genres *Harpalus* et *Poecilus* qui sont celles d'un omnivore (Foffová et al., 2020). Enfin, Kulkarni et al., (2017) ont montré, dans un test sur olfactomètre à 4 voies et flux actif, que les carabes étaient significativement attirés par des odeurs de graines imbibées quand celles-ci étaient opposées à un contrôle.

Préalablement aux tests, toutes les graines ont été imbibées pendant 24h. Cette opération a été réalisée de manière similaire à l'étude menée par Kulkarni et ses collaborateurs en 2017. C'est pourquoi nous nous attendions à une forte réponse en direction des graines dans le traitement graine versus contrôle mais ce n'est pas le cas et elle semble avoir un effet répulsif. Cette étude de Kulkarni et al. montre une bien meilleure attractivité des graines vis à vis des carabes. Ainsi ils montraient que des carabes de différentes espèces faisaient plus souvent le choix des graines imbibées, que celui des graines non imbibées (Kulkarni et al., 2017). La variable « Choix préféré » n'a été dans notre étude que très peu concluante et aucun choix significatif pour une des deux ressources n'a été fait par les 3 espèces pour le traitement graines vs contrôle. On peut donc questionner l'état physiologique des graines durant les tests. Est-ce que 24h d'imbibition suffisent ? Est-ce trop ? Faut-il que les graines commencent à germer ou au contraire doivent-elles rester imbibées mais ne pas germer pour attirer les carabes ?

On observe des comportements contradictoires dans le traitement Graine vs Puceron, les carabes passant significativement plus de temps dans les stimuli graines que dans les stimuli pucerons. Ce résultat est observable pour les trois espèces testées. Ce résultat montre donc qu'une attraction très significative est exprimée en direction des graines indépendamment de la guilda trophique des espèces. Ce résultat est donc en contradiction avec notre hypothèse première. Une étude menée dans des conditions de champs (Frank et al., 2011) montre que les graines avaient un pouvoir d'attraction et d'agrégation des carabes bien plus important que les proies animales et notamment les pucerons. Ce comportement d'agrégation était d'autant plus observable pour les espèces d'omnivores (Frank et al., 2011). Ce phénomène pourrait expliquer les comportements observés en conditions contrôlées et plus

particulièrement pour *P. cupreus* qui est un omnivore mais qui consomme une grande quantité de graines (Frei et al., 2019). Par ailleurs, Saint-Lys (2023) a montré que la présence d'odeurs de graines de *T. officinale* sur le comportement de consommation d'une espèce de granivore, augmentait légèrement la consommation de pucerons avec toutefois un épuisement du comportement dans le temps, venant conforter ce résultat. Mundy et al. reviennent aussi sur le caractère opportuniste des carabes et mentionnent que *P. cupreus* notamment ne va se focaliser sur la proie animale que si les autres ressources ne sont pas assez attractives. Ainsi, on peut supposer que la présence de graines, plus attractives que les pucerons, entraîne ce déséquilibre en faveur des graines plutôt que des pucerons.

Les carabes se déplacent plus vite dans la zone puceron que dans la zone où l'odeur de graine est propagée, c'est-à-dire dans le stimulus où le carabe passe moins de temps. Cette observation est aussi faite dans le traitement contrôle vs graine où les carabes se déplacent significativement plus vite dans le stimulus graine que dans le stimulus contrôle. Par ailleurs, bien que significatifs, les écarts entre valeurs des différents stimuli sont minimes. Ce résultat peut s'expliquer par le fait qu'une variable vitesse est construite telle que $V = d/t$. Ainsi plus le temps est important moins la vitesse est grande et inversement. Ici, comme le temps passé dans le stimulus inverse est significativement plus important, cela explique ces résultats.

Faber en 2024 avait montré des variations dans les profils de perception en fonction des espèces pour les différentes ressources qui étaient proposées, dont des graines de *T. officinale* et des pucerons *S. avenae*. Elle avait également montré des différences de perception en fonction des doses de ressources. Les carabes percevaient donc mieux les différences de dosages dans le stimulus *T. Officinale* que *S. avenae*, répondant aussi mieux à des dosages importants de graines. La plupart des espèces de carabes qu'elle a testé percevaient les graines de manière plus distinctes en fonction des doses, là où à biomasse égale, les différences entre doses de pucerons sont moins bien perçues. Cette question de perception de dose nous amène à questionner celles que nous avons utilisées. Nous avons décidé de tester une biomasse similaire de pucerons que de graines, soit 0,0325 g. Cela représente en moyenne 25 graines imbibées. Kulkarni et al. en 2017 avait lui testé 0,020 g de graines imbibées et montrait une forte attraction quel que soit l'espèce proposée. Faber en 2024 a testé la perception des odeurs pour 30 graines (0,036 g) mais seulement pour 0,013 g de pucerons maximum. Au cours de notre expérimentation, il est possible que la quantité de composés volatiles pour 0,0325 g de pucerons, bien qu'ayant été doublée par rapport à Faber 2024 ne soit pas suffisante pour émettre un bouquet d'odeurs aussi important que celui émis par son équivalent biomasse en graines, provoquant une attirance plus forte vers les graines, y compris pour le carabe carnivore.

Dans cette étude, on observe une contradiction dans les traitements impliquant des graines. En effet, lorsque les graines sont opposées à des pucerons, elles attirent les carabes, alors que dans le

traitement des graines vs contrôle, elles induisent un comportement d'évitement. Une des hypothèses à ce sujet concerne l'état physiologique des graines ainsi que son dosage. Les graines imbibées pourraient être en stade de germination. Ce stade serait alors à l'origine d'émission de composés volatils différents qui repousseraient les carabes. Cependant, on aurait dû observer ce comportement également avec les pucerons. Cela pourrait vouloir dire que les pucerons, dans le traitement graine vs puceron, aurait un pouvoir de répulsion plus fort que les graines, amenant les carabes à se réfugier dans les graines. Cependant, si le pouvoir de répulsion des pucerons est plus fort dans le traitement graine vs pucerons il devrait être très marqué dans le traitement pucerons vs contrôle, or ce n'est pas le cas.

3- Discussion de l'implication de la vision

Mundy et al. (2000) ont montré que l'accès à des informations visuelles et tactiles permettent d'augmenter la consommation de proies chez *P. cupreus*. Cela suggère que leur stratégie de recherche alimentaire repose à la fois sur des informations visuelles et sur des informations olfactives et tactiles, ce qui pourrait expliquer les résultats observés. Des études menées par Bauer et collaborateurs montrent que la taille des yeux est un bon indicateur de l'importance dans la chasse des proies par les carabes (Bauer, 1993 ; Bauer et al., 1985). Plus précisément, on observe que les carabes carnivores et chassant à vue ont des yeux qui occupent une part importante de la tête et possèdent plus d'ommatidies. Enfin, ces espèces possèdent un champ visuel binoculaire plus large ($> 50^\circ$). Ces espèces ont un comportement de prédation déclenché par le mouvement de la proie et sont d'ailleurs capables de chasser même privés d'odeurs (Bauer et al., 1995). Dans cet article *P. cupreus* est classé comme intermédiaire, se servant quand même de la vue, mais aussi de l'odorat et du chimiotactisme. Ses yeux sont d'ailleurs de taille moyenne en comparaison avec des espèces du genre *Notiophilus* qui ont des yeux exorbités. Enfin Bauer et al. (1985) détaillent que des carabes se basant pour tout ou partie sur l'olfaction ont des antennes relativement longues comme c'est le cas de nos trois espèces choisies. Pour *A. dorsalis* et *H. distinguendus* il a été montré que leur principale période d'activité était la nuit et que donc la vue est moins utilisée, au profit de l'olfaction (Mundy et al. 2000). En effet, une étude a montré que les carabes ne perçoivent pas la couleur rouge (Liang et al., 2024) et l'on peut supposer alors qu'ils ne perçoivent pas de longueurs d'ondes de l'infrarouge et donc ne voient que très mal la nuit. Ainsi, la chasse nocturne est alors plutôt basée sur des signaux olfactifs et tactiles que visuels. Enfin, bien que rien dans la littérature ayant été consultée n'étaye cette hypothèse, il se peut que le comportement d'évitement des pucerons soit lié à leurs rythmes diurne et nocturne. Il se pourrait que le profil des composés volatils émis par les pucerons en condition d'obscurité change, amenant les carabes à favoriser significativement les ressources végétales.

4- Le dispositif d'olfactomètre à 4 voies:

Dans le but de nous assurer que les résultats observés ne soient pas liés à des biais environnementaux au test, nous avons créé un traitement contrôle vs contrôle. Ainsi, on s'attendait à ce qu'aucune différence significative ne soit à noter pour cette modalité dans les différentes variables d'intérêts. En effet, ce traitement permet de comparer deux diagonales entre elles, attribuées aléatoirement, comme c'est le cas des diagonales dans les autres traitements. Pour ce traitement, aucune différence significative n'est observable entre les deux diagonales, quelle que soit la variable à expliquer et quelle que soit l'espèce. Les résultats sont donc en accord avec ce premier postulat. Ce résultat est aussi mentionné dans des études d'olfactométrie (Mundy et al, 2003 et Kielty et al. 1996) qui démontrent elles aussi qu'il n'y a pas de préférences spontanées pour une des branches.

Un des objectifs majeurs de ce stage était d'améliorer et de valider un protocole expérimental de test sur des olfactomètres à 4 voies à flux actif. Il était par exemple important d'améliorer l'étanchéité des branches odorantes de l'olfactomètre ainsi que de filtrer et humidifier l'air entrant dans le système. Cependant, pour cause de manque de matériel, nous n'avons pas pu caractériser les flux d'air à l'intérieur de l'olfactométrie. La seule certitude à ce niveau concerne le débit de l'air à la sortie centrale est d'1L/minute. On estime alors que l'air s'écoule vers la sortie au centre, et que chaque voie capte 250 mL/minute. Cette estimation pourrait être à l'origine de certains questionnements à propos de la propagation des odeurs dans le dispositif, et le mélange de celle-ci dans le traitement graine vs puceron. Une caractérisation plus fine de ces flux pourrait aider à expliquer certains comportements contradictoires vis-à-vis notamment du stimulus graine. Bien que l'on observe des comportements contradictoires, il semble également difficile d'attribuer cela à des biais liés aux résidus et à la contamination par les odeurs sur le dispositif. En effet, un nettoyage systématique de chaque plaque, au détergent (inodore) ainsi qu'un bain dans du détergent durant la nuit nous laisse à penser que nous limitons les biais. Des olfactomètres à 4 voies ont été utilisés pour la réalisation de ces tests. Ce design est celui majoritairement utilisé dans les études abordant le sujet dès l'olfactométrie chez les carabes (Mundy et al, 2003 ; Kielty et al. 1996 ; Kulkarni et al. 2017 ; Law et Gallagher, 2015). Cependant, il semblerait intéressant de tester les carabes sur des dispositifs d'autre types comme l'olfactométrie en Y (Law et al. 2015). Par ailleurs, l'utilisation de dispositif d'olfactomètre passif permettrait de comprendre la propagation naturelle des odeurs.

Enfin, certaines études mentionnent que les carabes pouvaient changer de comportement de prédation au cours de la saison (Guenay-Greunke et al, 2023 ; Losey et al, 1999) expliquant peut-être une satiété vis à vis des graines dans le traitement graine vs pucerons. Cependant, afin de prendre en compte cet effet, nous avons utilisé une variable saison qui n'est apparue ne pas avoir d'effet sur le modèle. De plus, tous

les traitements et toutes les espèces ont été testés en même temps et durant toute la période, nous amenant à rejeter cette hypothèse.

De plus, les carabes ont été collectés durant toute la saison, de mars à juillet. Nous sommes partis du postulat que nous capturions les carabes au fur et à mesure de leur émergence. On supposait alors que les carabes étaient naïfs quant aux ressources proposées. Par ailleurs, ils étaient standardisés avant expérimentation. Cependant, il est possible que des carabes collectés en fin de saison soient des carabes émergés dès le début de la saison et qui n'ont pas été piégés. Cela implique donc des expériences sur les proies différentes et potentiellement des états physiologiques différents. Aucune différence marquée n'a d'ailleurs été observée durant les tests.

5- Perspectives

Ces travaux participent à la compréhension plus globale de l'olfaction chez les prédateurs, et plus précisément ici chez les carabes, ainsi qu'à son implication dans l'orientation et la sélection des ressources trophiques par ces Carabidae. Toutefois, des améliorations notamment dans la caractérisation des flux d'air dans le dispositif permettraient de bien mieux caractériser ce qui se passe dans l'arène. Cette caractérisation conduira à la définition de zones plus précises dans chaque branche d'un olfactomètre. Par ailleurs, la combinaison de plusieurs dispositifs d'olfactométrie et notamment actif x passif permettrait de mieux comprendre les comportements des carabes vis à vis des odeurs de leur environnement. La mise au point de dispositifs d'olfactométrie au champ permettrait enfin d'approfondir encore nos connaissances sur la perception et ensuite la sélection des ressources trophiques par les carabes. Dans cette optique, il apparaît crucial de caractériser le plus finement possible les composés émis par les différentes ressources notamment les concentrations émises. Ainsi en déterminant les molécules séparément et surtout en les testant séparément comme ça a été fait avec l'EBF, nous pourrions mieux cerner les composés les plus impliqués dans la sélection des ressources par les carabes. Enfin, bien que les odeurs émises par les ressources soient importantes, il serait aussi judicieux de tester également des phéromones, notamment des phéromones d'agrégation. Charalabidis (2017) avait montré l'influence de ces phéromones dans les comportements alimentaires des carabes. Il serait également intéressant de tester des traitements graine + phéromone vs graines seules afin d'ouvrir de nouvelles perspectives. D'autres variables auraient pu être intéressantes à analyser comme par exemple le premier choix effectué par le carabe lorsque l'on retire la cage qui le maintient au centre. Ce choix pourrait nous éclairer sur l'attractivité des ressources lors de l'entrée dans un nouveau patch de ressources.

Conclusion

Grâce à ce travail, nous avons pu montrer que la perception des odeurs induit des réponses comportementales. Elle joue un rôle dans l'orientation et la sélection de ressources trophiques par les carabes. Cependant, ce travail a aussi montré que contrairement à ce que nous proposions dans notre première hypothèse, les carabes ne font pas systématiquement le choix des ressources les plus proches du régime trophique auquel ils appartiennent. Dans cette étude, on constate une réponse marquée dans les traitements impliquant des graines. Ainsi, ce travail va dans le sens des études moléculaires qui montre que la plupart des carabes consomment des graines (Frei et al., 2019 ; Sacco--Martret De Prévaille et al., 2024) . Bien que nous nous attendions à ce que la présence de deux ressources en compétition entraîne un choix de la part des carabes, nous nous attendions à des réponses contrastées en fonction des espèces. Or, les trois espèces de carabes répondent unanimement en choisissant les graines dans le traitement graines vs pucerons. Par ailleurs, on observe un comportement contradictoire et surprenant dans le traitement graines vs contrôle. Les carabes délaissent les zones où le stimulus graine est soufflé au profit des zones contrôle. Cette contradiction vis à vis du stimulus graines n'ayant pas été observée, il serait intéressant de compléter cette étude avec des graines d'autres espèces d'adventices. Les réactions face aux stimuli pucerons dans les traitements contrôle vs puceron et graine vs puceron, nous portent à penser que la quantité des ressources testée n'a pas été assez importante pour générer un bouquet d'odeurs suffisant pour déclencher une réponse comportementale chez les carabes. Ce stage avait aussi pour but de mettre au point un dispositif d'olfactométrie fiable sur la base des travaux réalisés par le passé (Kulkarni et al., 2017 ; Mundy et al., 2000, Kielty et al., 1996). À travers ce stage, nous avons donc amélioré le dispositif et montré sa capacité à permettre l'expression de réponses comportementales. Cependant, une meilleure caractérisation des flux d'air dans les olfactomètres 4 voies ou l'utilisation de dispositifs différents comme des olfactomètres passifs pourrait être prévue dans des travaux futurs. L'écologie chimique et plus précisément l'écologie sensorielle des carabes est la clé vers l'utilisation de ces arthropodes pour la régulation biologique des bioagresseurs. Mieux comprendre les mécanismes d'orientation et de sélection des ressources trophiques par les carabes pourrait nous permettre d'en faire des alliés redoutables dans la mise en place de stratégies de gestion agroécologique des systèmes agricoles.

Bibliographie

- Ali, K. A., & Willenborg, C. J. (2023). Allometric constraints on carabid diets: interspecific differences in carabid-to-seed mass ratios impact seed choice. *Basic and Applied Ecology*, 71, 85–97. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.05.007>
- Altieri, M. A. (1989). Agroecology: A new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 27(1–4), 37–46.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146–1156.
- Barata, E. N., & Araújo, J. (2001). Olfactory orientation responses of the eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata*, to host plant in a wind tunnel. *Physiological Entomology*, 26(1), 26–37. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2001.00213.x>
- Bauer, T. (1985). Different adaptation to visual hunting in three ground beetle species of the same genus. In *J. Insect Physiol* (Vol. 31, Issue 8).
- Bauer, T., & Kredler, M. (1993). *Morphology of the compound eyes as an indicator of life-style in carabid beetles*. www.nrcresearchpress.com
- Baulechner, D., Jauker, F., & Wolters, V. (2022). Carabid adaptation to a collembolan diet: hunting efficiency and nutritional value. *Ecological Entomology*, 47(2), 242–248. <https://doi.org/10.1111/een.13106>
- Ben-Ari, M., Outreman, Y., Denis, G., le Gallic, J.-F., Inbar, M., & Simon, J.-C. (2019). Differences in escape behavior between pea aphid biotypes reflect their host plants' palatability to mammalian herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 34, 108–117. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.10.005>
- Bouchebti, S., & Arganda, S. (2020). Insect lifestyle and evolution of brain morphology. *Current Opinion in Insect Science*, 42, 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.09.012>
- Bowler, I. R. (1986). Intensification, concentration and specialisation in agriculture: the case of the European Community. *Geography*, 71(1), 14–24.
- Brito, N. F., Moreira, M. F., & Melo, A. C. A. (2016). A look inside odorant-binding proteins in insect chemoreception. *Journal of Insect Physiology*, 95, 51–65. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.09.008>

- Busi, R., Goggin, D. E., Heap, I. M., Horak, M. J., Jugulam, M., Masters, R. A., Napier, R. M., Riar, D. S., Satchivi, N. M., Torra, J., Westra, P., & Wright, T. R. (2018). Weed resistance to synthetic auxin herbicides. *Pest Management Science*, *74*(10), 2265–2276. <https://doi.org/10.1002/ps.4823>
- Carbonne, B., Petit, S., Neidel, V., Foffova, H., Daouti, E., Frei, B., Skuhrovec, J., Řezáč, M., Saska, P., & Wallinger, C. (2020). The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales, to alternative prey. *Scientific Reports*, *10*(1), 19315.
- Cardé, R. T., & Willis, M. A. (2008). Navigational Strategies Used by Insects to Find Distant, Wind-Borne Sources of Odor. *Journal of Chemical Ecology*, *34*(7), 854–866. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9484-5>
- Charalabidis, A., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Petit, S., & Bohan, D. A. (2017). Risk of predation makes foragers less choosy about their food. *PLoS One*, *12*(11), e0187167.
- Chiara, V., & Kim, S. Y. (2023). AnimalTA: A highly flexible and easy-to-use program for tracking and analysing animal movement in different environments. *Methods in Ecology and Evolution*, *14*(7), 1699-1707.
- Currie, C. R., Spence, J. R., & Niemelä, J. (1996). The Coleopterists Society Competition, Cannibalism and Intraguild Predation among Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae): A Laboratory Study. In *Source: The Coleopterists Bulletin* (Vol. 50, Issue 2).
- Dajoz, R. (2002). *Les coléoptères: carabidés et ténébrionidés*. Lavoisier Tec&Doc.
- Daucé, P. (2000). Développement et ruralité. *Économie Rurale*, 114–119.
- Deguine, J.-P., Muru, D., & Plessix, S. (2019). Interactions between flowering plants and arthropods in organic agroecosystems: A review and case study. In *Organic farming* (pp. 213–249). Elsevier.
- Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., & TITTONELL, P. (2011). Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy*, *34*(4), 197–210.
- Edwards, C. A., Sunderland, K. D., & George, K. S. (1979). Studies on polyphagous predators of cereal aphids. *Journal of Applied Ecology*, 811–823.
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, *46*(4), 387–400.
- Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tschamtko, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J. (2016).

How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services (pp. 43–97).

<https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.08.005>

- Faber, C. (2024) Le rôle de l'olfaction dans la perception, la localisation et la sélection de ressources trophiques par les carabes pour une meilleure compréhension des régulations biologiques. Mémoire de Master 2 Biodiversité Écologie Évolution Parcours ÉcoPhysiologie et ÉcoToxicologie, Paris Sorbonne 33 p.
- FAO, (2020). FAO Statistical Databases [WWW Document]. URL <http://www.fao.org/faostat/fr/>
- Fischesser, B., Dupuis-Tate, M.-F., Moyne, M.-L., & Sardat, N. (2007). *Le guide illustré de l'écologie*. La Martinière.
- Foffová, H., Čavar Zeljković, S., Honěk, A., Martinková, Z., Tarkowski, P., & Saska, P. (2020). Which Seed Properties Determine the Preferences of Carabid Beetle Seed Predators? *Insects*, *11*(11), 757. <https://doi.org/10.3390/insects11110757>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., & Gibbs, H. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, *309*(5734), 570–574.
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T. A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., & Salvador, R. (2003). Agroecology: The ecology of food systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, *22*(3), 99–118.
- Frank, S. D., Shrewsbury, P. M., & Denno, R. F. (2011). Plant versus prey resources: Influence on omnivore behavior and herbivore suppression. *Biological Control*, *57*(3), 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.004>
- Frei, B., Guenay, Y., Bohan, D. A., Traugott, M., & Wallinger, C. (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.
- 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.
- Gadenne, C., Barrozo, R. B., & Anton, S. (2016). Plasticity in Insect Olfaction: To Smell or Not to Smell? *Annual Review of Entomology*, *61*(1), 317–333. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023523>
- Griffiths, E., Wratten, S. D., & Vickerman, G. P. (1985). Foraging by the carabid *Agonum dorsale* in the field. *Ecological Entomology*, *10*(2), 181–189. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00547.x>

- Hannam, J. J., Liebherr, J. K., & Hajek, A. E. (2008). Climbing behaviour and aphid predation by *Agonum muelleri* (Coleoptera: Carabidae). *The Canadian Entomologist*, 140(2), 203–207. <https://doi.org/10.4039/n07-056>
- Haverkamp, A., Hansson, B. S., & Knaden, M. (2018). Combinatorial Codes and Labeled Lines: How Insects Use Olfactory Cues to Find and Judge Food, Mates, and Oviposition Sites in Complex Environments. *Frontiers in Physiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00049>
- Homburg, K., Homburg, N., Schäfer, F., Schuldt, A., & Assmann, T. (2014). Carabids.org—a dynamic online database of ground beetle species traits (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conservation and Diversity*, 7(3), 195–205.
- Honek, A., Martinkova, Z., & Jarosik, V. (2003). *Ground beetles (Carabidae) as seed predators*.
- Honek, A., Saska, P., & Martinkova, Z. (2006). Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118(2), 157–162.
- Huang, J., Zhang, Z., Feng, W., Zhao, Y., Aldanondo, A., de Brito Sanchez, M. G., Paoli, M., Rolland, A., Li, Z., Nie, H., Lin, Y., Zhang, S., Giurfa, M., & Su, S. (2022). Food wanting is mediated by transient activation of dopaminergic signaling in the honey bee brain. *Science*, 376(6592), 508–512. <https://doi.org/10.1126/science.abn9920>
- INSEE, (1958). Mouvement économique en France de 1944 à 1957. INSEE.
- Jacobsen, S. K., Sigsgaard, L., Johansen, A. B., Thorup-Kristensen, K., & Jensen, P. M. (2022). The impact of reduced tillage and distance to field margin on predator functional diversity. *Journal of Insect Conservation*, 26(3), 491–501. <https://doi.org/10.1007/s10841-022-00370-x>
- Jas, N. (2021). Corporate Systemic Ascendency. In *Pervasive Powers* (pp. 58–81). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781003053873-4>
- Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M. J., Lövei, G. L., Mossakowski, D., Noordijk, J., & Paarmann, W. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe—from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100, 55.
- Kuhn, D., Nägele, N., Tolasch, T., Petschenka, G., & Steidle, J. L. M. (2024). Can a Mixture of Farnesene Isomers Avert the Infestation of Aphids in Sugar Beet Crops? *Insects*, 15(10). <https://doi.org/10.3390/insects15100736>

- Kulkarni, S. S., Dossall, L. M., Spence, J. R., & Willenborg, C. J. (2017). Seed detection and discrimination by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are associated with olfactory cues. *PLoS One*, *12*(1), e0170593.
- Kulkarni, S. S., Dossall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The role of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in weed seed consumption: a review. *Weed Science*, *63*(2), 355–376.
- Law, J. J., & Gallagher, R. S. (2015). The role of imbibition on seed selection by *Harpalus pensylvanicus*. *Applied Soil Ecology*, *87*, 118–124.
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., & López, S. D. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, *21*(1), 9–21.
- Liang, Z.-L., Zhang, T.-H., Muinde, J., Fan, W.-L., Dong, Z.-Q., Wu, F.-M., Huang, Z.-Z., & Ge, S.-Q. (2024). Ultrastructure and Spectral Characteristics of the Compound Eye of *Asiophrida xanthospilota* (Baly, 1881) (Coleoptera, Chrysomelidae). *Insects*, *15*(7), 532. <https://doi.org/10.3390/insects15070532>
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, *41*(1), 231–256.
- Lundgren, J. G., & Lehman, R. M. (2010). Bacterial Gut Symbionts Contribute to Seed Digestion in an Omnivorous Beetle. *PLoS ONE*, *5*(5), e10831. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010831>
- Mazoyer, M., & Roudart, L. (2009). Des agricultures manuelles à la motorisation lourde: des écarts de productivité considérables. *Grain de Sel*, *48*, 12.
- Mesmin, X., Maret, M., Vincent, M., Daniel, L., Gardin, P., Raitif, J., Faloya, V., Cortesero, A.-M., & le Ralec, A. (2022). Biological control at work: demonstrating the complementary effects of natural enemies on two contrasting pests and the damage they cause. *Journal of Pest Science*, *95*(2), 653–667. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01426-8>
- Mundy, C. A., Allen-Williams, L. J., Underwood, N., & Warrington, S. (2000). Prey selection and foraging behaviour by *Pterostichus cupreus* L. (Col., Carabidae) under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology*, *124*(9–10), 349–358. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2000.00491.x>
- Nation Unies. (1992). *CONVENTION SUR LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE NATIONS UNIES 1992*.
- Papy, F., & Baudry, J. (2019). Chapitre 1. Agriculture et paysage: d'une gestion individuelle de la production vers une gestion collective de la biodiversité fonctionnelle. In *Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes* (pp. 17–26). Educagri éditions.

- Pretty, J., Benton, T. G., Bharucha, Z. P., Dicks, L. v, Flora, C. B., Godfray, H. C. J., Goulson, D., Hartley, S., Lampkin, N., & Morris, C. (2018). Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification. *Nature Sustainability*, 1(8), 441–446.
- Robinson, R. A., & Sutherland, W. J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39(1), 157–176.
- Roger, J.-L., Jambon, O., & Bouger, G. (2013). Clé de Détermination Des Carabides—Paysages Agricoles du Nord-Ouest de la France. *Rennes: SAD-Paysage, Institut National de Recherche Agronomique*.
- Rowen, E. K., Regan, K. H., Barbercheck, M. E., & Tooker, J. F. (2020). Is tillage beneficial or detrimental for insect and slug management? A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 294, 106849.
- Rusch, A. (2020). Gestion agroécologique des insectes ravageurs de la parcelle au paysage. *Biocontrôle. Versailles*, 376.
- Sacco--Martret de Préville, A., Staudacher, K., Traugott, M., Bohan, D. A., Plantegenest, M., & Canard, E. (2024). Prey Switching and Natural Pest Control Potential of Carabid Communities over the Winter Wheat Cropping Season. *Insects*, 15(8), 610. <https://doi.org/10.3390/insects15080610>
- Saint-Lys, O. (2023) Effet des ressources trophiques alternatives sur le comportement alimentaire des carabes. Sciences du Vivant [q-bio]. 2023. ffdumas-04237862 Disponible à l'adresse : https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04237862/file/2023_SAINTE-LYS_Oc%C3%A9ane_PPEH.pdf
- Salmon, S., Rebuffat, S., Prado, S., Sablier, M., d'Haese, C., Sun, J.-S., & Ponge, J.-F. (2019). Chemical communication in springtails: a review of facts and perspectives. *Biology and Fertility of Soils*, 55(5), 425–438.
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27.
- Saska, P., Martinkova, Z., & Honek, A. (2010). Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biological Control*, 52(2), 91–95.
- Saxena, N., Natesan, D., & Sane, S. P. (2017). Odor source localization in complex visual environments by fruit flies. *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.172023>
- Sims, C., Birkett, M. A., & Withall, D. M. (2022). Enantiomeric Discrimination in Insects: The Role of OBPs and ORs. *Insects*, 13(4), 368. <https://doi.org/10.3390/insects13040368>
- Thiele, H. U. (1977). Carabid beetles in their environments Springer-Verlag. *Berlin, Germany*, 369.

- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, *418*(6898), 671–677.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D., & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, *292*(5515), 281–284.
- Toft, S., & Bilde, T. (2002). Carabid diets and food value. In *The agroecology of carabid beetles* (pp. 81–110).
- van Driesche, R., Center, T. D., & Hoddle, M. (2008). *Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to biological control*.
- Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2). <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>
- Wezel, A., & Soldat, V. (2009). A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability*, *7*(1), 3–18.
- Zhang, D.-W., Xiao, Z.-J., Zeng, B.-P., Li, K., & Tang, Y.-L. (2019). Insect Behavior and Physiological Adaptation Mechanisms Under Starvation Stress. *Frontiers in Physiology*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00163>

Annexe 1 : Représentation Graphique Test Binomial exact

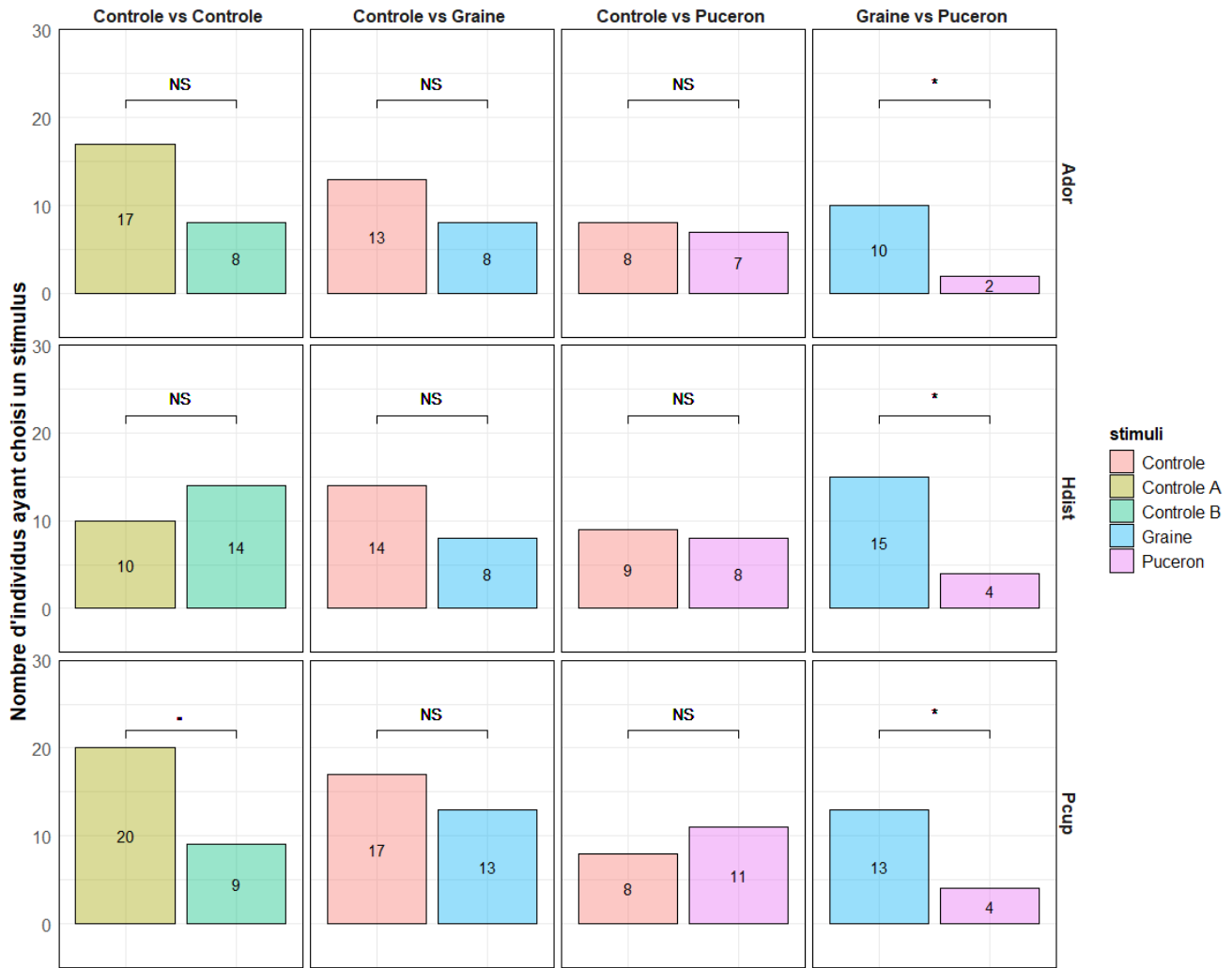


Figure : Graphique présentant les résultats des tests Binomiaux exacts pour la variable « choix préféré »

Annexe 2 : Représentation Graphique Test Fischer

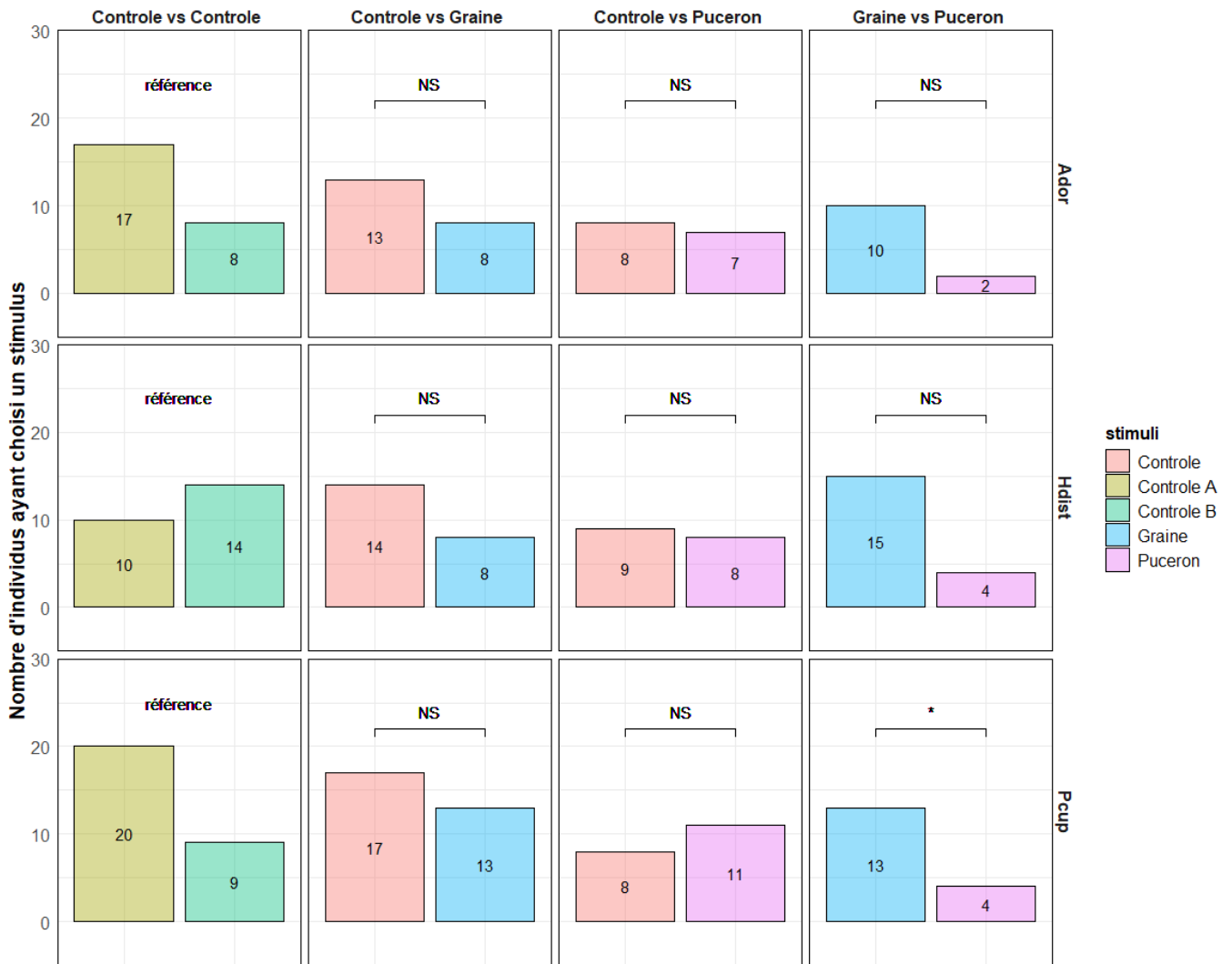


Figure : Graphique présentant les résultats des tests de Fischer pour la variable « choix préféré »

Nom et prénom de l'auteur : Faloya Olivier

Titre du mémoire : Influence de l'olfaction dans l'orientation et la sélection des ressources trophiques chez les carabes.

Ecole d'inscription : L'Institut Agro Rennes-Angers

Lieu du stage : : UMR 1349 IGEPP, Équipe EGI, Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers, 2 Rue André Le Nôtre 49000 Angers, France

Résumé : Les carabes (Coleoptera: Carabidae) sont des prédateurs généralistes présents en grand nombre dans les agroécosystèmes. Ils contribuent à la régulation biologique des bioagresseurs des cultures, en consommant à la fois des adventices et des ravageurs. La connaissance de leur écologie sensorielle, c'est-à-dire leur capacité à percevoir et utiliser les signaux olfactifs émis par les ressources, est essentielle pour une meilleure mise en valeurs de ces prédateurs en conditions naturelles. L'olfaction joue un rôle essentiel mais reste encore mal connue pour les carabes. Dans cette étude nous avons étudié par olfactométrie 4 voies à flux actif, les comportements d'orientation et de sélection des ressources trophiques pour trois espèces de carabes au régime trophique différent, et pour deux ressources trophiques, des graines et des pucerons. Bien que nous pensions que la réponse aux ressources trophiques se fait majoritairement en lien avec le régime trophique des espèces testées, il s'est avéré que la réponse est plus contrastée. Nos résultats suggèrent que les carabes réagissent peu aux odeurs de pucerons, laissant penser à un dosage sûrement trop faible. En revanche, les carabes réagissent bien aux odeurs de graines. Toutefois, les comportements sont contradictoires vis-à-vis du stimulus graine, induisant une fois une attraction quand opposé aux pucerons et une autre fois une répulsion quand opposé à un contrôle. Ces comportements soulignent la complexité de l'olfaction chez les carabes. Cette étude permet d'avancer vers un idéal de régulation biologique réalisé par des auxiliaires.

mots clé : Carabes, Olfactométrie, lutte biologique par conservation, écologie chimique, bioagresseurs

Name and surname of the author: Faloya Olivier

Title : Influence of the olfaction of carabid on orientation and selection of trophic resources.

Location : UMR 1349 IGEPP, Équipe EGI, Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers, 2 Rue André Le Nôtre 49000 Angers, France

Abstract : Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are generalist, massively found in agroecosystems. They contribute to the biological control of crop pests by consuming both weeds and pests. Knowledge of their sensory ecology, i.e., their ability to perceive and use olfactory signals emitted by resources, is essential for better utilization of these predators in natural conditions. Olfaction plays an essential role but remains poorly understood about carabids. In this study, we used active-flow four-way olfactometry to study the orientation and selection behaviors of three species of ground beetles with different diets for two food resources, seeds and aphids. Although we thought that the response to food resources would be mainly related to the diet of the species tested, the response turned out to be more varied. Our results suggest that ground beetles poorly respond to aphid odors, suggesting that the concentration was probably too low. On the other hand, ground beetles respond well to seed odors. However, behaviors are contradictory with regard to the seed stimulus, inducing attraction when opposed to aphids and repulsion when opposed to a control. These behaviors highlight the complexity of olfaction in ground beetles. This study represents a step toward the ideal of biological control achieved by beneficial insects.

Key words : Carabids, olfactometry, conservation biological control, chemical ecology, pest management