

Etude préliminaire des traits d'histoire naturelle et des caractéristiques écologiques des Carabides en expansion et en régression en Belgique

par Marc DUFRÈNE et Michel BAGUETTE *

Résumé

Il semble qu'actuellement, les espèces de Carabides en expansion ne sont pas celles qui sont dotées du meilleur pouvoir de dispersion, mais bien celles qui ont la valence écologique la plus large. Cette observation nous porte à croire que le climat et ses variations ne sont pas les seuls facteurs impliqués dans la répartition à grande échelle des Carabides. En effet, les activités humaines jouent certainement un rôle non négligeable.

Introduction

A l'inverse de nombreux groupes animaux ou végétaux, les publications concernant la mise en évidence ou l'analyse des phénomènes d'extension ou de colonisation de nouveaux milieux chez les Carabides sont au moins aussi nombreuses que celles qui traitent des disparitions et des régressions. Comme LINDROTH (1972) le souligne, les changements fondamentaux apportés par l'homme dans le paysage après la révolution industrielle laissaient présager l'extinction ou le retrait d'espèces plutôt que des augmentations en densité ou des expansions. Si des activités humaines comme le drainage, la régulation du débit des cours d'eau, les plantations de résineux, l'utilisation de pesticides et l'augmentation de l'intensité des pollutions sont certainement à l'origine de régressions (BASEDOW, 1983; FRIDEN, 1984; HENGEVELD, 1985), d'autres comme l'extension des pratiques agricoles en Scandinavie ont favorisé l'installation de plusieurs espèces telles qu' *Amara ingenua* (DUFTSCHMID) et *Agonum dorsale* (PONTOPPIDAN) (LINDROTH, 1972; ANDERSEN, 1985).

* Université Catholique de Louvain, Unité d'Ecologie et de Biogéographie. Place Croix du Sud, 4-5, B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgique).

Néanmoins, le facteur essentiel de régression ou d'expansion chez les Carabides semble être le climat et ses variations. Il existe une bonne corrélation entre l'augmentation des températures depuis quelques décennies en Scandinavie et l'expansion des Carabides (LINDROTH, 1972). Aux Pays-Bas, la régression des espèces xérophiles et l'augmentation des espèces mésophiles depuis les années soixante est apparemment en relation directe avec l'augmentation des précipitations (HENGEVELD, 1985).

En Belgique, les données de répartition des Carabides ont été synthétisées et sont rassemblées en deux périodes : avant et après 1950 (DESENDER, 1986a, b, c, d). Ce jeu de données ne permet pas de tester une éventuelle relation entre les températures ou la pluviosité et l'expansion de certaines espèces, vu l'hétérogénéité des deux périodes. Par contre, l'approche utilisée ici consistera à comparer les caractéristiques écologiques et les traits d'histoire naturelle des Carabides en expansion et en régression. Parmi les traits d'histoire naturelle, on relèvera notamment le polymorphisme alaire dont la valeur sélective pourrait être considérable (DEN BOER, 1970, 1977). Certaines espèces sont dotées d'ailes membraneuses bien développées (macroptères), d'autres d'ailes membraneuses réduites (brachyptères). Outre ces espèces monomorphiques, il existe des Carabides dimorphiques ou polymorphiques qui présentent respectivement, au sein de la même espèce, deux ou plusieurs types d'ailes. Dans des environnements stables, les brachyptères sont sélectionnés alors que, dans les situations perturbées, les macroptères sont favorisés car ils échappent plus facilement aux perturbations en s'envolant (DEN BOER, 1977). Les espèces dimorphiques seraient capables de s'adapter aux conditions stables et instables (DEN BOER *et al.*, 1980; DESENDER, 1986e). L'état alaire se conjugue souvent à d'autres caractéristiques comme la période de reproduction, la taille et la sélection de l'habitat pour former un ensemble de traits d'histoire naturelle associés qu'on appelle une stratégie adaptative. Les brachyptères se reproduisent plus souvent en automne, passent l'hiver à l'état larvaire, sont généralement plus grands et préfèrent les milieux confinés et bien tamponnés comme les habitats forestiers (THIELE, 1977; DESENDER, 1986e).

Notre hypothèse est que, sous l'influence des activités humaines, les espèces qui ont développé ce type de stratégie sont en régression, alors que les Carabides macroptères, reproducteurs de printemps et de petite taille, sont en expansion. Notre objectif sera de tenter de mettre en relief les traits d'histoire naturelle, voire les stratégies adaptatives, qui, dans le contexte actuel de l'impact de l'homme sur l'environnement, permettent un meilleur maintien des populations.

Par trois approches différentes, nous tenterons de définir des groupes écologiques sur base de leur statut et des stratégies adaptatives qu'ils développent. On comparera d'abord un ensemble de variables deux à deux. Ces variables seront ensuite étudiées globalement par une analyse multivariée. Enfin, on comparera les conclusions des deux analyses à la cartographie des variables sélectionnées. Ce premier article décrit succinctement les étapes de l'analyse. Celle-ci fera l'objet d'une publication plus détaillée dans un avenir proche.

Méthodes

1. Choix des variables

L'ensemble des données de répartition publiées sous la forme de cartes et les caractéristiques écologiques (DESENDER, 1986a,b,c,d) ont été encodées. Parmi les variables écologiques, neuf ont été supprimées, soit que l'information apportée est inadaptée à la méthode choisie (classes cumulatives), soit que le nombre d'espèces dont les réactions sont inconnues est trop important. Les variables continues comme la taille, le nombre de carrés U.T.M. occupés et l'altitude ont été subdivisées en classes. Comme chez les Carabides les espèces taxonomiquement proches sont souvent écologiquement très semblables (DEN BOER, 1980; MAELFAIT *et al.*, 1980), on y ajoute un identificateur des genres les plus abondants. Cette variable supplémentaire nous permettra d'identifier les taxons responsables de certaines affinités.

En conséquence, on dispose de 14 variables associées à 348 espèces (Tableau 1).

2. Méthode d'analyse

Les relations entre les variables seront évaluées par les tests d'indépendance du Chicarré et de G^2 (SOKAL & ROHLF, 1982) produits par le progiciel SAS*.

L'analyse adéquate pour l'interprétation de la structure d'un tableau de variables qualitatives est l'analyse des correspondances multiples (VOLLE, 1985). Le programme utilisé a été publié par LEBART *et al.*, 1979.

Pour cartographier les classes des diverses variables dont le rôle est prépondérant, la proportion de la classe étudiée dans un carré U.T.M. est exprimée en écart type par rapport à la moyenne de tous les autres carrés. Quand cet écart est positif, l'intensité de l'assombrissement des carrés est proportionnelle au niveau de signification. Les plus sombres sont significativement différents à 5%, on y observe plus d'espèces correspondant à la classe analysée. Les cartes sont des produits du progiciel SAS.

Résultats

1. Tests d'indépendance

Avant d'analyser les relations entre le statut et les stratégies adaptatives, il est nécessaire de vérifier les relations entre les différents traits d'histoire

* Statistical Analysis System, SAS Institute Inc., Box 8000 Cary, North Carolina 27511 U.S.A.

Tableau 1. - Liste des traits d'histoire naturelle et des caractéristiques écologiques retenus parmi ceux publiés par DESENDER(1986a,b,c,d)

Description des variables

A. Statut :

- en augmentation (68 espèces),
- inchangé (117 espèces),
- en diminution (163 espèces).

B. Type de sol :

- argile maritime (17 espèces),
- sables (34 espèces),
- limons (85 espèces),
- sablolimoneux (50 espèces),
- limonosableux (40 espèces),
- inconnu (122 espèces).

C. Réaction au calcaire :

- positive (59 espèces),
- négative (289 espèces).

D. Distribution dans le monde :

- paléarctique (195 espèces),
- européenne (56 espèces),
- ouestpaléarctique (47 espèces),
- euroméditerranéenne (25 espèces),
- eurocaucasienne (10 espèces),
- circumpolaire (11 espèces),
- amphiatlantique (2 espèces),
- inconnu (2 espèces).

E. Position de la Belgique dans l'aire de distribution :

- au centre de l'aire (243 espèces),
- près des limites de l'aire (50 espèces),
- en dehors de l'aire (55 espèces).

F. Etat alaire en Belgique :

- macroptères (254 espèces),
- brachyptères (41 espèces),
- di-polymorphiques (53 espèces).

G. Période de reproduction :

- printemps (256 espèces),
- été-automne (81 espèces),
- inconnu (11 espèces).

H. Altitude :

- < 50 m (51 espèces),
- 51-200 m (231 espèces),
- > 201 m (66 espèces).

I. Taille :

- < 5 mm (107 espèces),
- 5.1 à 10 mm (163 espèces),
- 10.1 à 15 mm (53 espèces),
- > 15 mm (25 espèces).

J. Nombre de carrés U.T.M. :

- < 10 carrés (50 espèces),
- 11 à 50 carrés (135 espèces),
- 51 à 100 carrés (71 espèces),
- 101 à 150 carrés (40 espèces),
- 151 à 200 carrés (36 espèces),
- > de 200 carrés (16 espèces).

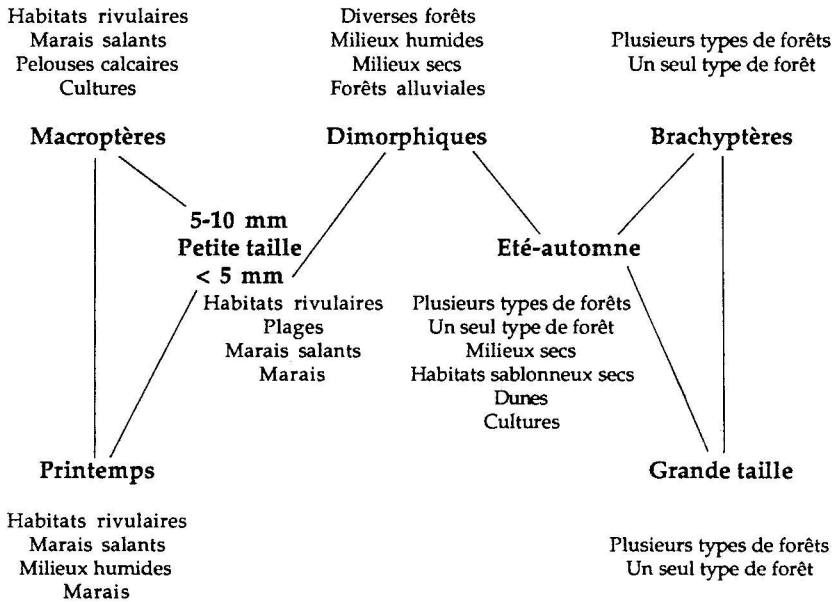
K. Nombre de données :

- < à 50 données (126 espèces),
- 51 à 150 données (99 espèces),
- 151 à 300 données (55 espèces),
- 300 à 500 données (39 espèces),
- > de 500 données (29 espèces).

L. Type d'habitats fréquentés :

- marais salants (12 espèces),
- rives eutrophes (26 espèces),
- rives oligotrophes (22 espèces),
- rives eaux courantes (22 espèces),
- un seul type de forêt (20 espèces),
- plusieurs types de forêts (18 espèces),
- forêts alluviales (6 espèces),
- landes sèches (10 espèces),
- landes humides (1 espèce),
- marais (10 espèces),
- tourbières (4 espèces),
- cultures et milieux rudéraux (13 espèces),
- prairies humides (13 espèces),
- prairies sèches (13 espèces),
- milieux sablonneux secs (38 espèces),
- dunes sèches (7 espèces),
- plages et slikkes (3 espèces),
- coteaux et pelouses calcaires (28 espèces),
- milieux secs (31 espèces),
- milieux humides (22 espèces),
- habitats arboricoles (8 espèces),
- grottes et caves (3 espèces),
- inconnu (18 espèces).

naturelle. La figure suivante représente les relations significatives (5%) entre trois traits d'histoire naturelle : le pouvoir de dispersion, la période de reproduction et la taille. A côté de chaque caractéristique, on a mentionné les habitats où cette caractéristique est plus fréquemment rencontrée.



Deux pôles principaux se dégagent. Les macroptères sont des reproducteurs de printemps de petite taille. Ils vivent en général dans les milieux ouverts. A l'opposé, les brachyptères sont de grande taille, se reproduisent significativement plus en automne et sont plus abondants dans les habitats forestiers. Par contre, les di-polymorphiques ne sont ni assimilables aux brachyptères, ni aux macroptères. Ils empruntent à chacune de ces deux stratégies des caractéristiques qui les singularisent. Ils sont plus souvent reproducteurs d'automne, mais de petite taille. Ces espèces sont peu exigeantes et supportent une gamme de milieux très variés.

L'analyse des interactions entre le statut, les traits d'histoire naturelle et les caractéristiques écologiques montre que des espèces largement réparties, abondantes, di-polymorphiques sont en augmentation (Tableau 2).

Il n'y a pas de relation significative entre le statut et la distribution en Europe, la présence sur sols calcaires, la période de reproduction et l'altitude. Les tests sont significatifs avec le type d'habitat fréquenté, mais comme le nombre d'espèces attendues inférieur à cinq est trop élevé, celles-ci pourraient contribuer d'une manière non négligeable à la valeur de Chicarré. Néanmoins, les classes

qui contribuent le plus aux tests d'indépendance sont synthétisées dans le tableau 3.

Les pelouses calcaires, les milieux sablonneux secs et rivulaires sont caractérisés par respectivement 82, 74 et 64% d'espèces en régression. Les espèces eurytopes ou de milieux plus eutrophes sont en expansion alors que certaines espèces plus exigeantes quant à leurs préférences écologiques sont en régression.

Tableau 2. - Représentation des relations significatives (5%) entre le statut, les traits d'histoire naturelle et les caractéristiques écologiques. Le signe correspond au sens de l'interaction. + : on observe plus d'espèces en expansion, stables ou en régression qu'attendu; - : on observe moins d'espèces en expansion, stables ou en régression qu'attendu.

Variables	Classes	Aug.	Stable	Dim.
Genre	<i>Agonum</i>	+		-
Genre	<i>Pterostichus</i>	+		-
Abondance	> 300 données	+		-
Répartition	> 150 carrés	+		-
Etat alaire	di-polymorp.	+		-
Pos. de la Belgique	centre	+	+	-
Genre	<i>Bembidion</i>		+	-
Taille	< 5 mm		+	-
Type de sol	argile maritime		+	-
Taille	> 15 mm	+	-	+
Taille	10.1 à 15 mm	-	-	+
Type de sol	limoneux	-		+
Pos. de la Belgique	marginale	-		+
Etat alaire	macroptères	-		+
Répartition	< 50 carrés	-		+
Abondance	< 50 données	-		+
Genre	<i>Harpalus</i>	-		+

Tableau 3. - Relation entre le statut et le type d'habitat. Le signe correspond au sens de l'interaction. + : on observe plus d'espèces en expansion, stables ou en régression qu'attendu; - : on observe moins d'espèces en expansion, stables ou en régression qu'attendu.

Classes d'habitat	Aug.	Stable	Dim.
Divers types forestiers	+	-	-
Milieux humides	+		-
Marais	+		-
Milieux secs	+		-
Rives eaux courantes	-	-	+
Pelouses calcaires	-	-	+
Habitats sablonneux secs	-	-	+

2. Analyse des correspondances multiples

Le premier axe isole les Carabides présents au-dessus de 200 m, ceux qui sont brachyptères, qui préfèrent les sols limoneux et calcaires, ceux dont la taille dépasse 15 mm et ceux pour lesquels la Belgique est en marge de l'aire de distribution (fig.1).

Le deuxième axe est principalement déterminé par la classe d'altitude inférieure à 50 m et l'argile maritime mais aussi par les Carabides dont l'aire est inchangée et les espèces inférieures à 5 mm (fig.1).

Enfin, les Carabides de taille supérieure à 15 mm, les différentes classes de l'état alaire et les espèces en expansion contribuent au troisième axe (fig.2). Alors que le deuxième axe oppose les espèces stables aux autres, celui-ci contraste les espèces en régression aux Carabides en augmentation, les macroptères aux di-polymorphiques et brachyptères. On remarque que l'ensemble des relations déjà mises en évidence par les tests d'indépendance sont présentes.

3. Analyse cartographique

De manière à disposer d'un échantillon significatif, tous les carrés avec moins de 30 espèces n'ont pas été retenus dans cette analyse. Les carrés éliminés se concentrent en Hesbaye, dans la région de Bastogne, de Bertrix, dans le nord du Grand-Duché de Luxembourg et en bordure des frontières.

Les cartes de la figure 3 représentent la cartographie du statut des Carabides en Belgique. Les carrés côtiers sont caractérisés par plus d'espèces stables alors que la Campine, le Hageland, la Hesbaye ont, avec la Lorraine belge et le Grand-Duché de Luxembourg, plus d'espèces en régression. Les carrés significativement caractérisés par plus d'espèces en expansion sont situés en Flandre sablo-limoneuse, dans le nord de la Campine, en Fagne et au plateau des Tailles.

La cartographie de l'état alaire (fig.4) montre que les brachyptères dominent en Ardenne alors que les macroptères occupent les territoires côtiers et les bords des grands cours d'eau comme l'Escaut, la Meuse et leurs affluents. Les espèces di-polymorphiques sont plus abondantes en Flandre orientale et dans le nord de la Campine. Ces cartes montrent que les états des deux variables ne se distribuent pas au hasard parmi les carrés U.T.M. Des tendances régionales sont décelables.

Discussion

Selon DEN BOER (1970, 1977), le polymorphisme alaire a une valeur sélective importante. Comme DESENDER (1986e) le souligne, la valeur sélective du pouvoir de dispersion n'est pas aussi considérable à grande échelle qu'à un

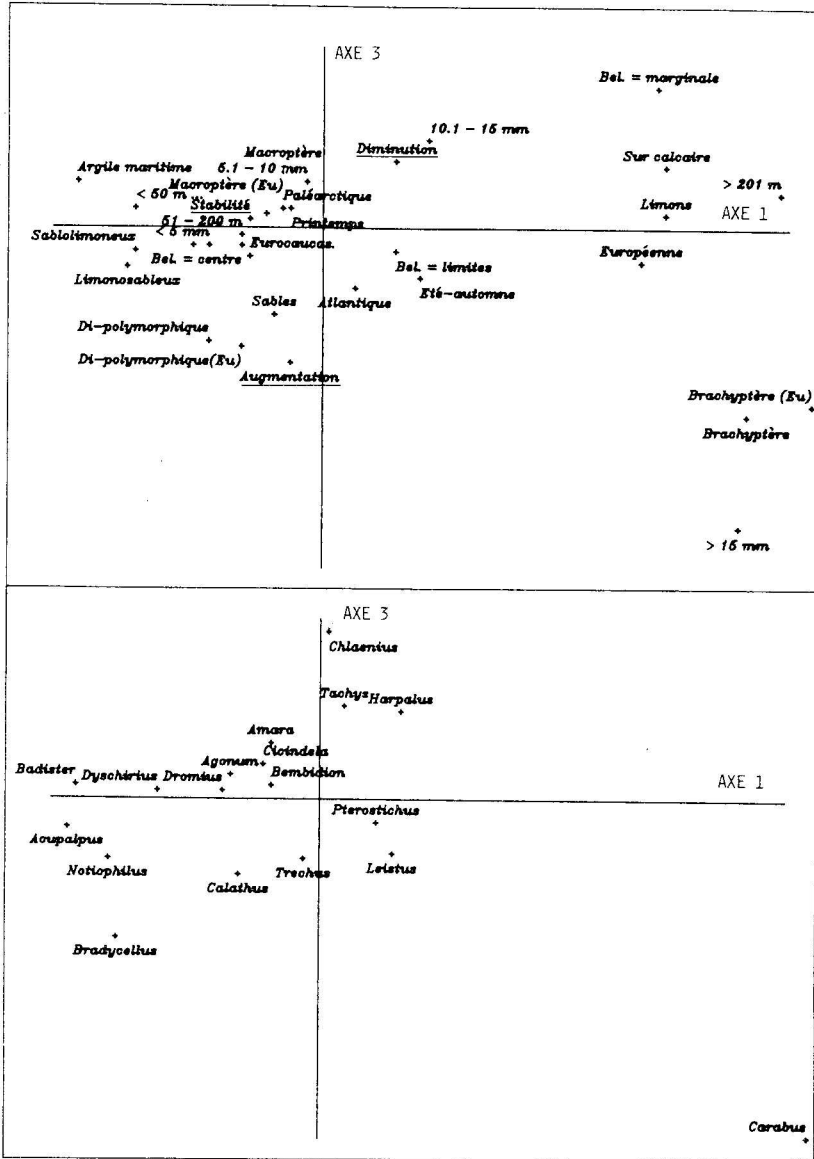
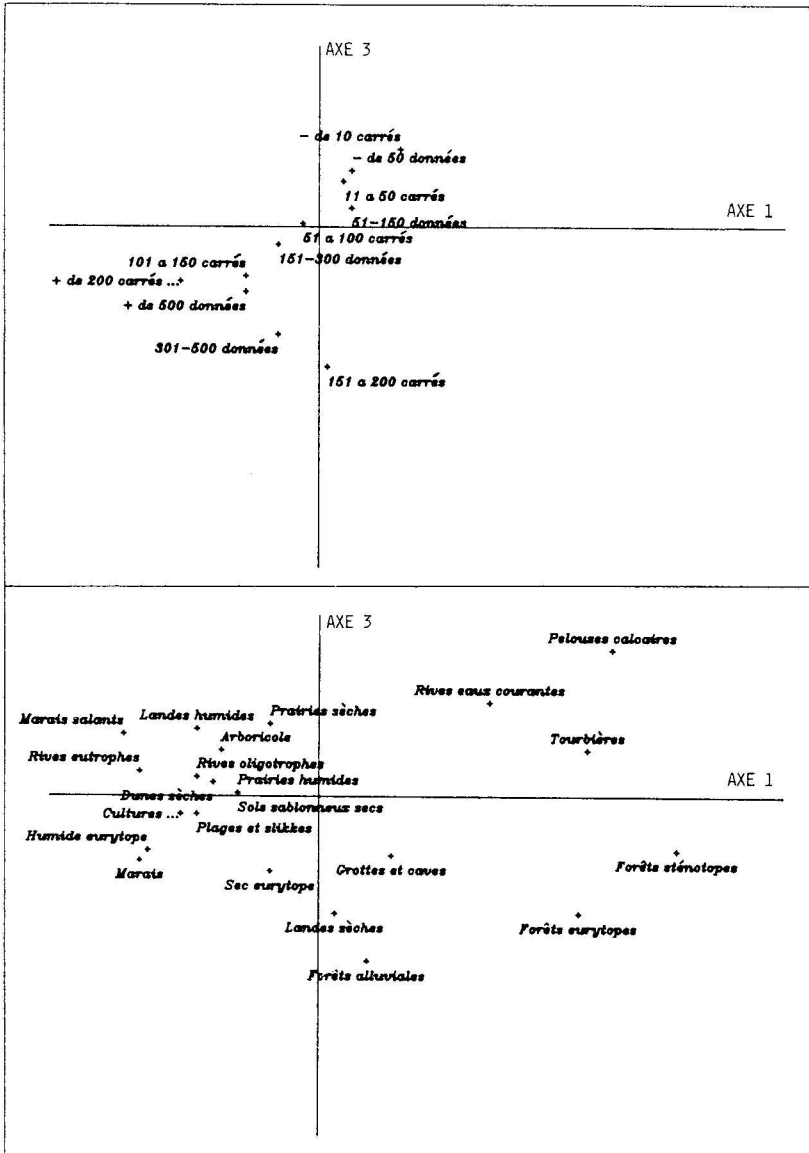


Fig.1.- Représentation des variables dans l'espace réduit formé par les deux premiers axes de l'analyse des correspondances multiples. Le cadran supérieur gauche comprend l'ensemble des variables actives et l'état alaire en Europe.



Pour plus de clarté, certaines classes de la distribution en Europe ne sont pas figurées. Les trois autres cadrans détaillent les variables placées en illustration.

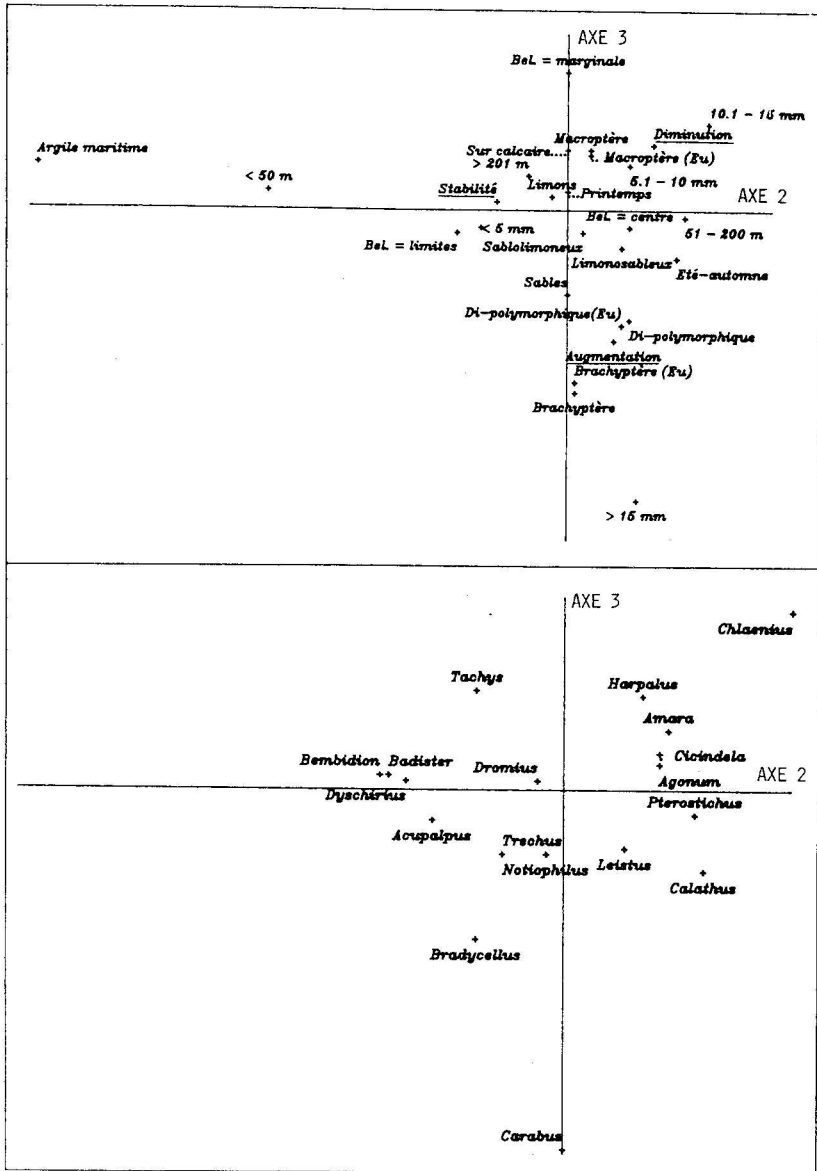
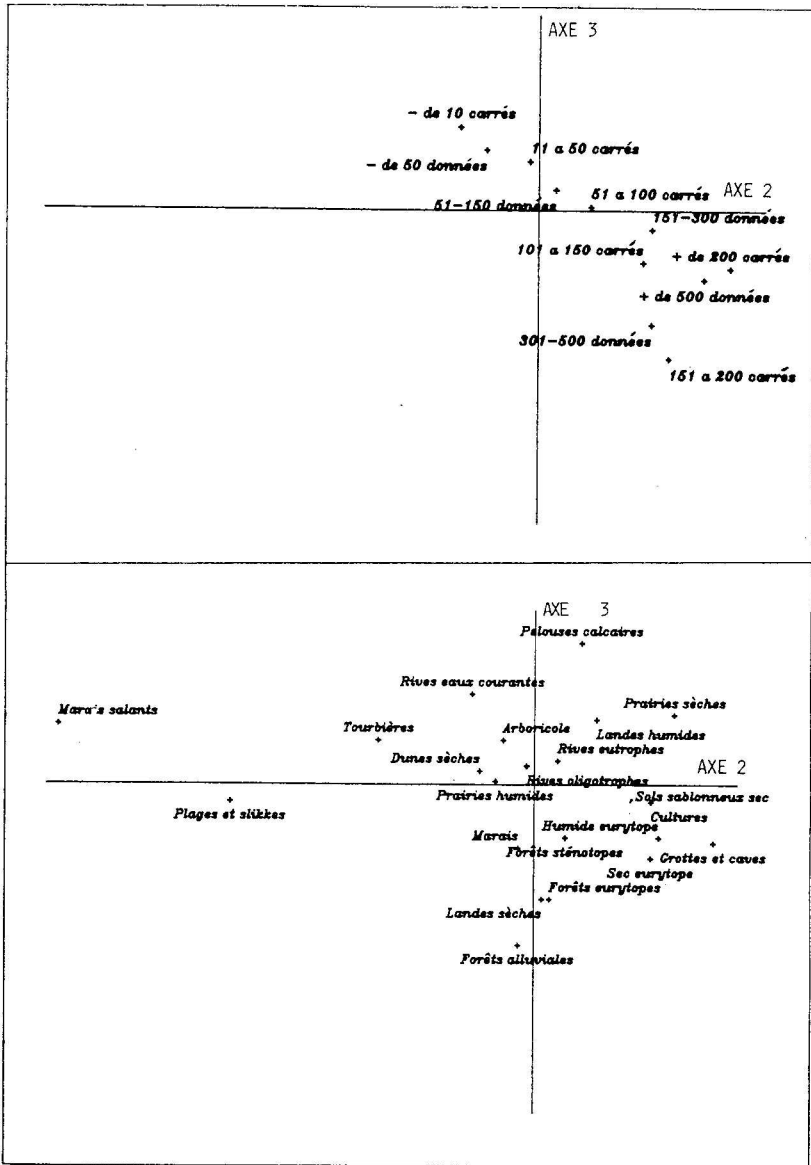


Fig.2. - Représentation des variables dans l'espace réduit formé par les axes 2 et 3 de l'analyse des correspondances multiples. Le cadran supérieur gauche comprend l'ensemble des variables actives et l'état alaire en Europe.



Pour plus de clarté, certaines classes de la distribution en Europe ne sont pas figurées. Les trois autres cadrans détaillent les variables placées en illustration.

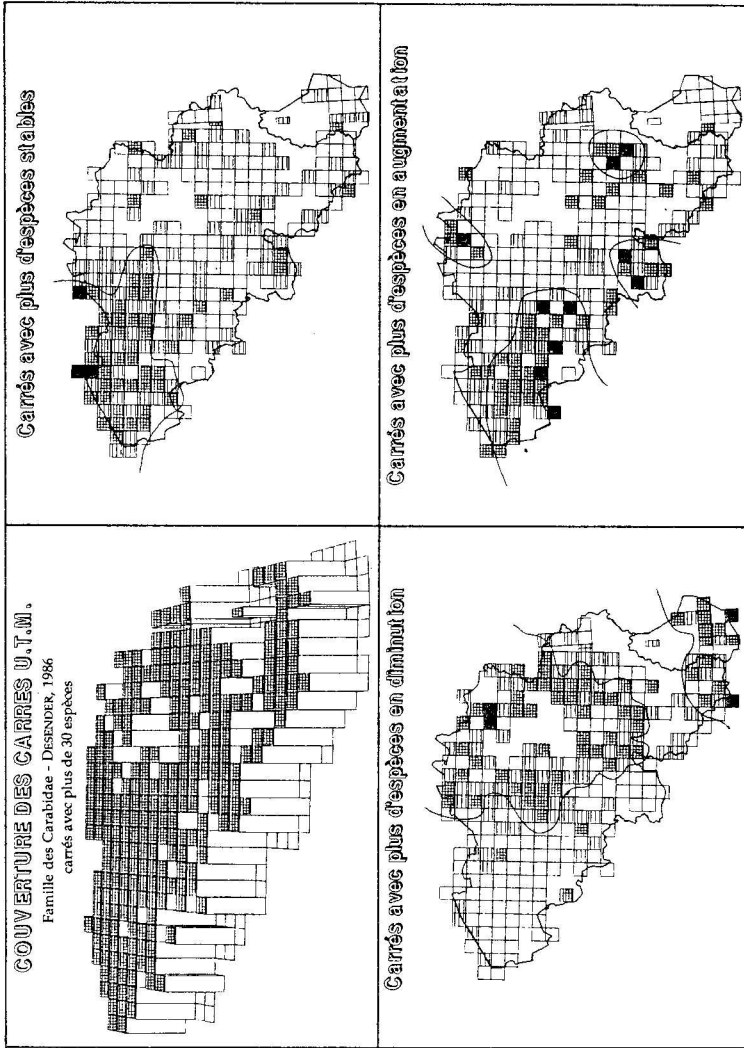


Fig.3. - Localisation des carrés U.T.M. avec, de gauche à droite et de haut en bas, moins de trente espèces par carré, significativement plus d'espèces stables, en diminution et en expansion. L'intensité du quadrillage est proportionnelle au niveau de signification, allant de 0 à 50%, de 51 à 95% et de 96 à 100%. Les carrés sans quadrillage sont caractérisés par des écarts types négatifs.

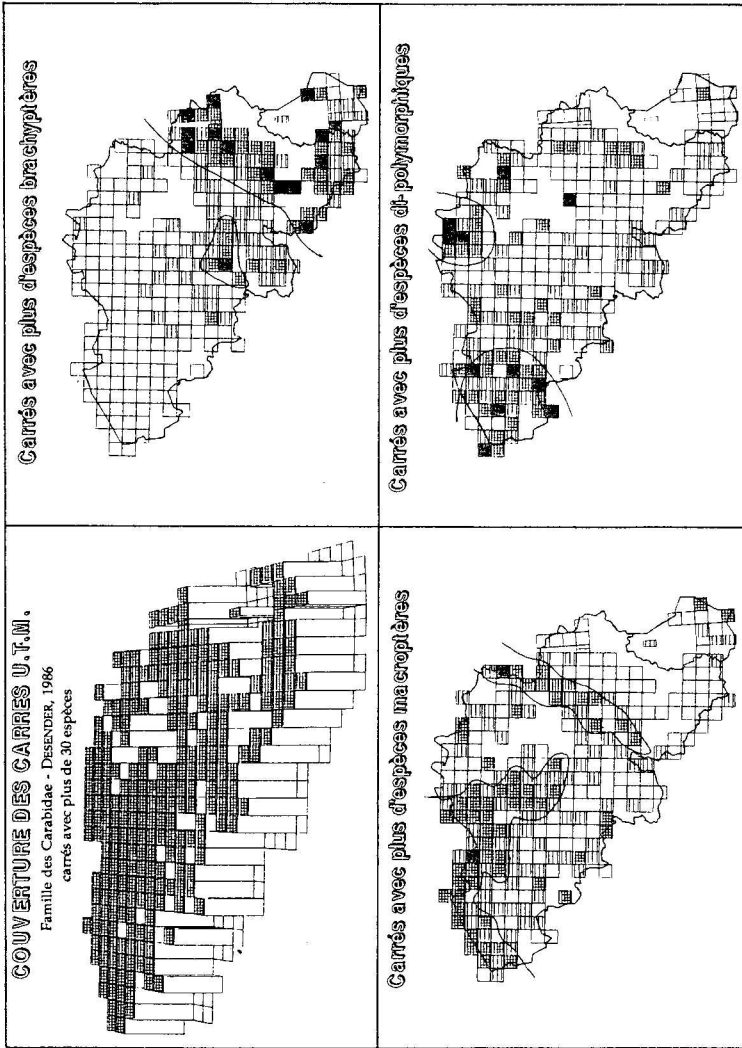


Fig.4. - Localisation des carrés U.T.M. avec , de gauche à droite et de haut en bas, moins de trente espèces par carré, significativement plus d'espèces brachyptères, macroptères et di-polymorphiques. L'intensité du quadrillage est proportionnelle au niveau de signification, allant de 0 à 50%, de 51 à 95% et de 96 à 100%. Les carrés sans quadrillage sont caractérisés par des écarts types négatifs.

niveau local. Les espèces brachyptères ne sont pas plus en régression ou en expansion que les autres. Le premier axe de l'analyse des correspondances multiples isole les espèces brachyptères qui sont localisées dans les régions d'altitude élevée. Parmi ces espèces, certaines sont en diminution (en marge de leur aire de distribution), d'autres sont en expansion (espèces forestières eurytopes).

Par contre, les espèces macroptères sont plus souvent en régression. Ce sont principalement les Carabides rivulaires et xérophiles qui contribuent à cette situation. La comparaison des cartes (fig.3 et 4) est à cet égard significative. Les carrés U.T.M. caractérisés par un plus grand nombre d'espèces macroptères et d'espèces en diminution se concentrent aux bords des grands fleuves et de leurs affluents. L'augmentation de l'intensité des pollutions et les activités de drainage et de régulation du débit des cours d'eaux sont certainement à l'origine de cette régression. Mais toutes les espèces macroptères ne sont pas en régression. Comme les tests d'indépendance et le deuxième axe le montrent, les carrés U.T.M. côtiers sont caractérisés par des macroptères dont le statut est stable.

Les Carabides en expansion sont di-polymorphiques. Ils sont généralement abondants et répandus. La bivalence de leur état alaire, qui leur permet de s'adapter à toutes les situations, est en relation avec la large amplitude de leur choix d'habitat.

S'il apparaît qu'une stratégie adaptative ait actuellement un avantage sélectif, celui-ci n'est pas en relation directe avec le pouvoir de dispersion, mais bien avec la plasticité, l'amplitude écologique. Mises à part les espèces côtières (plages, dunes et marais salants), beaucoup d'espèces spécialisées dans leur choix d'habitat sont en régression. Seuls les Carabides capables de s'adapter à plusieurs types de milieux sont en expansion. Cet élément nous fait croire que le climat n'est pas actuellement le seul facteur de répartition comme semble le penser HENGEVELD (1985). Les activités humaines jouent certainement un rôle non négligeable en Belgique. Si elles sont à l'origine de la régression des espèces rivulaires, elles sont probablement aussi responsables de la disparition des espèces xérophiles. Quand ils n'ont pas été plantés de résineux, suite à l'arrêt des pratiques agro-pastorales, les milieux xériques ont évolué vers des stades arborés. La situation est probablement la même aux Pays-Bas. En conséquence, il est difficile de déterminer si la régression des espèces xérophiles est due à l'augmentation des précipitations ou à l'influence des activités humaines.

Parallèlement à la régression des Carabides xérophiles, HENGEVELD(1985) constate une augmentation des espèces mésophiles. Or, ces espèces ont une amplitude écologique plus large que les hygrophiles ou les xérophiles, ce qui leur permet de s'adapter à des situations plus variées. L'expansion des espèces eurytopes semble plutôt favorisée par les activités humaines, même si des conditions climatiques qui leur sont favorables se sont développées.

Cette expansion des espèces eurytopes, aux dépens des espèces plus spécialisées, pourrait à longue échéance provoquer une uniformisation de la faune belge. En conclusion, il apparaît au terme de ce travail préliminaire que la protection et la gestion de la diversité de l'environnement deviennent

prioritaires si on désire maintenir la richesse actuelle des Carabides belges et enrayer le processus de banalisation détecté depuis 1950.

Remerciements

Nous remercions le Professeur Ph. LEBRUN pour le soutien constant qu'il porte à nos travaux et ses précieux conseils lors de la discussion du manuscrit.

Summary

It seems that, at present time, the recent increase of carabid beetles is not in relation with their best dispersal power but with a largest choice of habitat. We think that climatic variables may not be the only determinants of the dynamic of these species. At this scale, the effects of human activities seem to be also of a major importance.

Bibliographie

- ANDERSEN, A., 1985. - *Agonum dorsale* (PONTOPPIDAN) (Col., Carabidae), an expanding species in Norway. *Fauna norvegica*, Ser. B, 32: 52-57.
- BASEDOW, T., 1983. - *Agonum dorsale* PONT. (Col., Carabidae), an important predator of cereal pests: the effect of insecticides on its population density on cereal fields in Northern Germany. In P. LEBRUN, H.M. ANDRÉ, A. DE MEDTS, C. GRÉGOIRE-WIBO & G. WAUTHY (éditeurs), *Trends in Soil Biology*. Dieu Brichart, Louvain-la-Neuve: 583-586.
- DEN BOER, P.J., 1970. - On the Significance of Dispersal Power for Populations of Carabid-Beetles (Coleoptera, Caraboidea). *Oecologia*, 4 : 1-192.
- DEN BOER, P.J., 1977. - Dispersal power and survival Carabids in a cultivated countryside. *Miscellaneous papers Landbouw Hogeschool Wageningen*, 14: 1-192.
- DEN BOER, P.J., 1980. - Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Netherlands Journal of Zoology*, 30: 278-306.
- DEN BOER, P.J., VAN HUIZEN, T.H.P., DEN BOER-DAANJE, W., AUKEMA, B., DEN BIEMAN, C.F.M., 1980. - Wing polymorphism and Dimorphism in Ground Beetles as Stages in an Evolutionary Process (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis*, 6: 107-134.
- DESENDER, K., 1986a, b, c, d. - Distribution and ecology of Carabid Beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). *Document de travail, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, n° 26, 27, 30 et 34, 30 pp, 24 pp, 23 pp et 48 pp.
- DESENDER, K., 1986e. - Ecology, distribution and dispersal power of endangered carabid beetles in Belgium. *Proceedings of the 3rd European Congress of Entomology*, Amsterdam, Août 1986: 429-432.
- FRIDEN, A., 1984. - Effect of water regulations on beetle fauna of open shores of mountain lakes in Scandinavia. *Fauna norvegica*, Ser. B, 31: 16-19.

- HENGEVELD, R., 1985. - Dynamics of Dutch beetles species during the twentieth century (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Biogeography*, **12**: 289-311.
- LEBART, L., MORINEAU, A. & FÉNELON, J.-P., 1979. - *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Bordas, Paris, 509 pp.
- LINDROTH, C.H., 1972. - Changes in the Fennoscandian Ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) during the twentieth century. *Annales Zoologici Fennici*, **9**: 49-64.
- MAELFAIT, J.-P., DESENDER, K., STEENHOUDT, R. & VANHERCKE, L., 1980. - Coexistence of carabid beetles. *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, **18**: 119-125.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F. J., 1981. - *Biometry*. Freeman and Company, New York, 860 pp.
- THIELE, H.-U., 1977. - *Carabid Beetles in Their Environments*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 369 pp.
- VOLLE, M., 1985. - *Analyse de données*. Economica, Paris, 324 pp.