

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'ALIMENTATION  
DE *ABAX ATER* VILLERS, *CARABUS PROBLEMATICUS* HERBST  
ET *CYCHRUS ATTENUATUS* FABRICIUS  
(COLEOPTERA, CARABIDAE)

par

MICHEL LOREAU (\*)

Laboratoire de Zoologie systématique et d'Écologie animale  
C.P. 160, Université Libre de Bruxelles  
50 Avenue Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique)

RÉSUMÉ

Les préférences alimentaires de trois Carabides de forêt ont été mesurées par une méthode expérimentale en élevage.

Les trois espèces sont carnivores. *Abax ater* est le plus généraliste; il ne manifeste pas de préférence marquée, sauf vis-à-vis des Diplopodes et Oniscides qu'il évite, et mange indifféremment des proies vivantes ou mortes. Il s'attaque de préférence à des animaux de même taille que lui.

Malgré une large polyphagie, *Carabus problematicus* a un comportement alimentaire plus spécialisé; il recherche les Insectes, particulièrement les chenilles de Lépidoptères; sa nécrophagie est plus prononcée.

*Cychrus attenuatus* est spécialisé dans la prédation de Mollusques, bien qu'il puisse se nourrir aussi d'autres animaux à corps mou; sa nécrophagie est modérée.

Une estimation du régime alimentaire des deux dernières espèces est donnée, par comparaison avec le régime alimentaire connu de *Abax ater*.

*Mots clés* : Carabidae, alimentation, préférences expérimentales, prédation, forêt.

Experimental study of the feeding of *Abax ater* VILLERS,  
*Carabus problematicus* HERBST and *Cychrus attenuatus* FABRICIUS  
(Coleoptera, Carabidae)

ABSTRACT

The alimentary preferences of three carabid beetles have been measured by an experimental method in rearings.

The three species are carnivorous. *Abax ater* is the most generalist one; it does not show any marked preference, except an avoidance of millipedes and wood-lice, and eats dead as well as living prey. It attacks in preference animals of its own size.

In spite of a broad polyphagy, *Carabus problematicus* has a more specialized alimentary behaviour; it selects insects, especially caterpillars; its necrophagy is more pronounced.

(\*) Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique.

*Cychrus attenuatus* is specialized in preying upon molluscs, though it can also eat other soft-bodied animals; its necrophagy is moderate.

An estimation of the diet of the last two species is given, by comparison with the known diet of *Abax ater*.

*Key-words* : Carabid beetles, alimentation, experimental preferences, predation, forest.

#### INTRODUCTION

Le régime alimentaire de *Abax ater* (adulte) dans une hêtraie et une pineraie à Lembeek (Belgique) a été décrit grâce à l'examen du contenu de son tube digestif (LOREAU, 1983). À côté de cette espèce largement dominante, deux autres espèces de grande taille occupent une place importante dans ces forêts : *Carabus problematicus* et *Cychrus attenuatus*. Mais pour ces dernières, l'examen du contenu du tube digestif est inapplicable, à cause de leur digestion pré-orale caractéristique.

Les autres méthodes appliquées à l'étude du régime alimentaire des Carabides se sont limitées jusqu'à présent à un test sérologique décrit par WEST (1950), utilisé pour les Carabides notamment par FOX et MAC LELLAN (1956), COAKER et WILLIAMS (1963), FRANK (1967, 1971) : et d'autre part à des expériences de nutrition en laboratoire, surtout qualitatives (JUNG, 1940 ; SCHERNEY, 1955, 1961 ; MITCHELL, 1963 ; MALISZEWSKA, 1966 ; KABACIK-WASYLIK, 1971). Le test sérologique est efficace lorsqu'il s'agit de rechercher l'ensemble des prédateurs d'une proie donnée. Par contre son application est fastidieuse dans le cas inverse de l'étude du régime alimentaire de prédateurs polyphages comme les Carabides, à cause du travail considérable que nécessite la production d'anticorps spécifiques contre toute la gamme des proies disponibles. Les expériences en laboratoire, de leur côté, ont consisté à mettre en présence des Carabides avec des proies diverses, à constater lesquelles sont mangées, et éventuellement à apprécier lesquelles sont mangées plus voracement que d'autres. Faciles à réaliser, elles ont l'inconvénient de ne fournir qu'une faible indication du régime alimentaire réel des espèces polyphages, celles-ci étant bien souvent capables de manger presque n'importe quoi, une fois affamées.

Dans le présent travail, de telles expériences qualitatives ne sont réalisées que comme préliminaires à une recherche plus approfondie. La méthode originale proposée ici consiste à quantifier les préférences alimentaires de *Carabus problematicus* et *Cychrus attenuatus* (adultes), par une méthode expérimentale en élevage. Par comparaison avec celles de *Abax ater*, espèce de référence au régime alimentaire connu, ces préférences servent alors à estimer le régime alimentaire de ces Carabides dans leur milieu.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

##### *Expériences qualitatives préliminaires*

Les animaux utilisés pour ces expériences sont capturés dans la hêtraie étudiée à l'aide de pièges d'activité vides. L'expérience consiste simplement à les placer individuellement dans des pots en verre, dont le fond est couvert d'un papier absorbant humide, et à leur fournir un seul type de nourriture. Chaque jour est ensuite effectué un relevé de la nourriture mangée.

*Recherche quantitative des préférences alimentaires*a) *Principe et description de l'expérimentation*

Pour estimer le régime alimentaire d'autres animaux à digestion pré-orale, les Araignées, des auteurs comme BREYMEYER (1967) ou CLARKE et GRANT (1968) ont utilisé des méthodes d'évaluation indirectes dans des conditions naturelles. Si ces méthodes sont inapplicables telles quelles aux grands Carabides, à cause de la forte mobilité de ceux-ci, la méthode proposée ici s'inspire du même principe, dans des conditions d'élevage les moins artificielles possibles afin de perturber au minimum les relations de prédation.

Les bacs d'élevage, de base  $20 \times 30$  cm pour *Abar ater* et *Cychrus attenuatus*,  $30 \times 45$  cm pour *Carabus problematicus*, et de 7 cm de hauteur, contiennent une couche de 2 cm de terreau provenant de la hêtraie, mais débarrassé de tout animal de plus de 1-2 mm, ainsi qu'une couche de feuilles mortes et des gros morceaux d'écorce ; le tout est humidifié chaque jour. La partie supérieure des parois est enduite de fluon (polytétrafluoroéthylène) pour empêcher les animaux d'y monter ; les bacs sont en outre couverts d'un filet de nylon à mailles fines. Les Carabides, capturés par pièges d'activité, sont immédiatement placés en élevage, deux à quatre par bac, dans une pièce non ensoleillée, subissant des fluctuations de température analogues à celles de la forêt. Les diverses proies, en quantités et proportions variables, sont introduites après avoir été comptées et mesurées. Les expériences sont arrêtées après quatre ou cinq jours, et les animaux restant triés et mesurés, de sorte que le nombre, le type, et la taille des proies mangées peuvent être connus avec précision par différence.

b) *Calcul de la préférence alimentaire*

Le principe du traitement des résultats obéit à deux objectifs :

1) réduire les données à une mesure qui puisse comparer des situations différentes quant aux nombres de proies offertes, de proies mangées, de Carabides présents ou de jours d'expérience ;

2) disposer d'une mesure qui puisse être confrontée au régime alimentaire effectif.

Une mesure répondant à ces critères est l'indice de préférence non standardisé de IVLEV (1961) :

$$P_i = \frac{m_i}{n_i} \text{ où } m_i = \text{proportion de proies de la catégorie } i \text{ parmi les proies mangées ;}$$

$$n_i = \text{proportion de proies de la catégorie } i \text{ parmi les proies présentes au départ.}$$

Une valeur de  $P_i$  inférieure à 1 indique une préférence plus faible pour la catégorie de proies  $i$  que pour l'ensemble des autres, et une valeur supérieure à 1, une préférence plus grande.

Chaque indice  $P_i$  est calculé sur les résultats cumulés de l'ensemble des expériences où intervient la catégorie de proies  $i$ . Afin de ne pas en atténuer la valeur comparative, les expériences suivantes sont alors écartées du calcul de  $P$  :

- expériences où aucune proie n'est mangée, et où toutes les proies sont mangées ;
- expériences où  $n_i > 0,8$  ; en effet pour des valeurs de  $n_i$  proches de 1,  $P_i$  tend nécessairement vers 1.

Pour pouvoir comparer leurs valeurs entre plusieurs Carabides différents, les indices  $P_i$  sont ensuite ramenés à des indices relatifs  $P'_i = \frac{P_i}{\sum_i P_i}$ . La préférence mesurée n'a en effet qu'une signification relative, dépendant des proies testées.

c) *Estimation du régime alimentaire*

Une fois les préférences relatives  $P'_i$  connues pour deux espèces, il est possible d'inférer une estimation du régime alimentaire de l'espèce B à partir du régime alimentaire de l'espèce A. Dans le milieu naturel, on devrait avoir, comme dans les expériences :

$$\frac{m_{iA}}{n_i} \cdot \left( \sum_i \frac{m_{iA}}{n_i} \right)^{-1} = P'_{iA} \text{ et } \frac{m_{iB}}{n_i} \cdot \left( \sum_i \frac{m_{iB}}{n_i} \right)^{-1} = P'_{iB}.$$

D'où  $m_{iB}$  est proportionnel à la variable de calcul

$$C_{iB} = \frac{P'_{iB}}{P'_{iA}} \cdot m_{iA}.$$

Il suffit donc de calculer les valeurs de  $C_{iB}$  et de les réduire à des fréquences relatives :

$$m_{iB} = \frac{C_{iB}}{\sum_i C_{iB}}.$$

## RÉSULTATS

### 1. Expériences qualitatives préliminaires

Les résultats sont synthétisés dans le tableau

a) *Abax ater*

Les résultats concordent avec les conclusions tirées de l'examen du contenu du tube digestif (LOREAU, 1983) : *Abax ater* est un carnivore largement polyphage, mais qui évite les animaux à glandes défensives et la plupart des prédateurs. Les fruits charnus sont la seule forme de nourriture non animale qu'il accepte ; mais il n'a pas l'occasion d'en trouver en forêt, à l'exception de quelques mûres (*Rubus sp.*) pendant une courte période de l'année. Il faut remarquer en outre qu'il ne mange qu'une petite partie des mûres offertes, en y enfonçant ses mandibules comme il le fait dans la terre ou le papier humides. Même dans ce cas, il pourrait s'agir d'une réponse à un besoin en eau, ainsi que l'a suggéré SCHERNEY (1961) pour d'autres espèces.

b) *Carabus problematicus*

Les espèces de *Carabus* sont reconnues comme des carnivores polyphages (JUNG, 1940 ; DAVIES, 1953 ; SCHERNEY, 1955). De fait, *C. problematicus* mange les mêmes proies que *Abax ater*, et ne s'en distingue apparemment que par une plus grande facilité à s'attaquer à d'autres prédateurs (Araignées, larves de Carabides, ...). Aucune nourriture végétale n'a été essayée, mais il est bien connu que les *Carabus*

TABLEAU 1

Résultats des expériences qualitatives de nutrition en laboratoire. + : nourriture mangée en général rapidement; 0 : nourriture mangée en général avec réticence, après trois jours; — : nourriture toujours refusée après sept jours.

	<i>Abax ater</i>	<i>Carabus problematicus</i>	<i>Cychrus attenuatus</i>
<b>ANIMAUX VIVANTS</b>			
Oligochètes Lumbricidae	+	+	+
Mollusques limaces, divers	+	+	+
<i>Arion rufus</i> adultes	—		—
escargots	—		+
Araignées ( <i>Coelotes</i> sp.)	0		—
Oniscidae ( <i>Oniscus asellus</i> )	0		—
Diplopodes	0	0	
Chilopodes ( <i>Cryptops</i> sp.)	+	+	
Insectes adultes, divers (Dermaptères : <i>Forficula auricularia</i> , Orthoptères, Hémiptères, Diptères, Hyménoptères : Formicidae ailés, Coléoptères)	+		
<i>Philonthus</i> sp.	—		
<i>Abax ater</i>		+	
Insectes larves, divers (Trichoptères, Lépidoptères, Diptères, Coléoptères)			—
larve Scarabaeidae			+
larve <i>Abax ater</i>	0		
<b>ANIMAUX MORTS</b>			
Araignées ( <i>Coelotes</i> sp.)	+		0
Opilions ( <i>Nemastoma lugubre</i> )	+		
Oniscidae ( <i>Oniscus asellus</i> )	0		
Insectes ( <i>Philonthus</i> sp., <i>Tipula</i> sp.)			
<b>VÉGÉTAUX</b>			
— provenant du milieu naturel :			
feuilles ( <i>Endymion non-scriptus</i> , <i>Narcissus pseudonarcissus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> )			
jeunes pousses ( <i>Narcissus pseudonarcissus</i> )			
fleurs ( <i>Endymion non-scriptus</i> )	—		
fruits ( <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Fagus sylvatica</i> )	—		
— autres :			
graines ( <i>Fagopyrum esculentum</i> )	—		
fruits charnus ( <i>Rubus</i> sp., banane)	+		
<b>CHAMPIGNONS</b>			

peuvent se nourrir de fruits charnus ; certaines espèces ont été observées dans la nature mangeant des fraises (KIRCHNER, 1939) et des cerises (*C. problematicus*, observations personnelles). Elles mangent aussi d'autres aliments divers en laboratoire (JUNG, 1940 ; SCHERNEY, 1955), à tel point que les fruits et le pain entrent dans la composition normale de leur nourriture en élevage (RAYNAUD, 1968). Encore une fois, cependant, il faut remarquer que de tels aliments ne sont pas (ou peu) disponibles en forêt.

#### c) *Cychrus attenuatus*

Les *Cychrus* passent pour des prédateurs spécialisés d'escargots (voir THIELE, 1977). Les présentes expériences montrent que *C. attenuatus* se nourrit également, et même plus facilement, de limaces. Il s'attaque encore, dans une moindre mesure, aux Lombrics et à certaines larves d'Insectes à corps mou. Il refuse par contre tout autre Arthropode, sauf lorsque celui-ci est mort, auquel cas il s'intéresse parfois à des parties molles (abdomen d'Araignées), de sorte qu'on serait tenté de lui appliquer le terme de « malacophage » dans son sens étymologique ....

#### d) Larve de *Abax ater*

Il est intéressant de noter enfin que, dans les élevages réalisés en vue de l'étude quantitative des préférences alimentaires, de nombreuses larves de *Abax ater* ont éclos, et furent, à plusieurs reprises, observées se nourrissant de Lombrics. Elles furent ensuite élevées avec succès jusqu'au dernier stade en étant alimentées exclusivement de ceux-ci. Ces observations confortent l'idée que la larve de *Abax ater* serait un prédateur plus ou moins spécialisé de vers de terre (THIELE, 1977).

## 2. Recherche quantitative des préférences alimentaires

### a) Préférences en fonction du type de proies

Le tableau 2 donne les résultats généraux des préférences alimentaires en fonction des grands types de proies. Les escargots en ont été éliminés, parce qu'ils n'ont été que peu mangés par *Cychrus attenuatus* et pas du tout par les deux autres Carabides. Le comportement de prédation vis-à-vis des escargots varie probablement très fort selon l'espèce et l'âge : ainsi *Abax ater* est limité par la dureté de la coquille, car il broie l'animal tout entier ; *Cychrus attenuatus*, par contre, introduit sa tête et son thorax dans la coquille pour manger l'animal à l'intérieur, mais il semble limité par la taille de celui-ci. Enfin, les animaux morts sont considérés à part dans les résultats, parce qu'ils appartiennent à tous les types de proies.

#### 1) *Abax ater*

Cette espèce est nettement généraliste : elle ne marque aucune préférence particulière vis-à-vis des Oligochètes, des limaces ou des larves d'Insectes. Sa préférence est un peu plus forte pour les Insectes adultes, mais dans ce cas un effet de bord a pu jouer. Par contre, elle évite très clairement Diplopodes et Oniscides. Enfin, la préférence pour les animaux morts est du même ordre de grandeur que les autres ; *Abax ater* mange donc indifféremment des proies mortes ou vivantes. L'ensemble de ces résultats quantitatifs confirment pleinement les conclusions tirées précédemment sur cette espèce.

#### 2) *Carabus problematicus*

En dépit de sa large polyphagie, *Carabus problematicus* s'attaque préférentielle-

TABLEAU 2

Résultats totaux des expériences de préférence alimentaire en fonction du type de proies. Pour chaque catégorie de proies sont indiqués le nombre d'expériences dont il est tenu compte (NE), le nombre cumulé de proies de cette catégorie données au départ ( $\Sigma N$ ), le nombre total cumulé de proies données au départ ( $\Sigma N_T$ ), le nombre cumulé de proies de cette catégorie mangées ( $\Sigma M$ ), le nombre total cumulé de proies mangées ( $\Sigma M_T$ ), l'indice de préférence P et l'indice relatif P'. La présence de décimales dans les nombres de proies mangées s'explique par l'ingestion partielle de certaines proies.

	NE	$\Sigma N$	$\Sigma N_T$	$\Sigma M$	$\Sigma M_T$	P	P'
<i>ABAX ATER</i> :							
Oligochètes	19	111	413	52	207	0,93	0,20
Limaces	21	130	453	64	221	1,01	0,22
Insectes larves	10	67	254	33	116	1,08	0,24
Insectes adultes	12	67	303	47	145	1,47	0,32
Diplopedes + Oniscides	6	27	156	1	71	0,08	0,02
Animaux morts	9	26	205	14	96	1,15	
<i>CARABUS PROBLEMATICUS</i> :							
Oligochètes	29	133	534	22,5	213,5	0,42	0,09
Limaces	36	249	657	68	263,8	0,68	0,15
Insectes larves	29	120	539	107	237,3	2,03	0,44
Insectes adultes	21	85	408	48	168	1,37	0,30
Diplopedes + Oniscides	18	57	352	2	129	0,10	0,02
Animaux morts	9	35	176	33	96	1,73	
<i>CYCHRUS ATTENUATUS</i> :							
Oligochètes	13	36	155	3,1	52,6	0,25	0,09
Limaces	15	71	204	54,5	75,6	2,07	0,76
Insectes larves	14	51	171	7	58,1	0,40	0,15
Animaux morts	8	38	117	13	48,5	0,83	

ment aux Insectes, tout particulièrement aux chenilles de Lépidoptères, urticantes ou non. Ce résultat est un peu surprenant, les *Carabus* ayant souvent été considérés comme des prédateurs de Lombrics principalement (JUNG, 1940). Il est pourtant compréhensible, car l'activité de *C. problematicus* semble se restreindre à la surface de la litière, où sans doute peu de Lombrics sont disponibles. A l'égard des Diplopedes et des Oniscides, cette espèce manifeste la même réticence que *Abax ater*. Elle a donc un comportement alimentaire plus spécialisé que *Abax ater*; sa nécrophagie est aussi plus forte, comme l'atteste la préférence élevée pour les animaux morts. Il faut cependant souligner que cette spécialisation alimentaire n'est peut-être pas intrinsèque, mais qu'elle peut refléter en partie une spécialisation dans la distribution verticale de l'activité à la surface du sol.

3) *Cychnus attenuatus*

Les résultats confirment la spécialisation de cette espèce envers les Mollusques. Sa nécrophagie est modérée.

## b) Préférences en fonction de la taille des proies

Les données des expériences peuvent encore servir à apprécier les préférences en fonction de la taille de certaines proies. Seul le groupe des limaces, avec celui des Oligochètes pour *Abax ater*, offre des données assez nombreuses pour effectuer une comparaison à cet égard. Les résultats sont consignés dans le tableau 3 et illustrés dans les figures 1 et 2. Remarquons que, dans ce cas, la préférence est calculée, pour chaque classe de taille, relativement à l'ensemble des classes de taille du seul groupe de proies considéré.

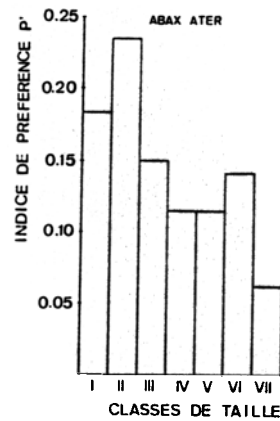


Fig. 1. — Indices de préférence P' de *Abax ater* vis-à-vis des classes de taille d'Oligochètes (voir tableau 3).

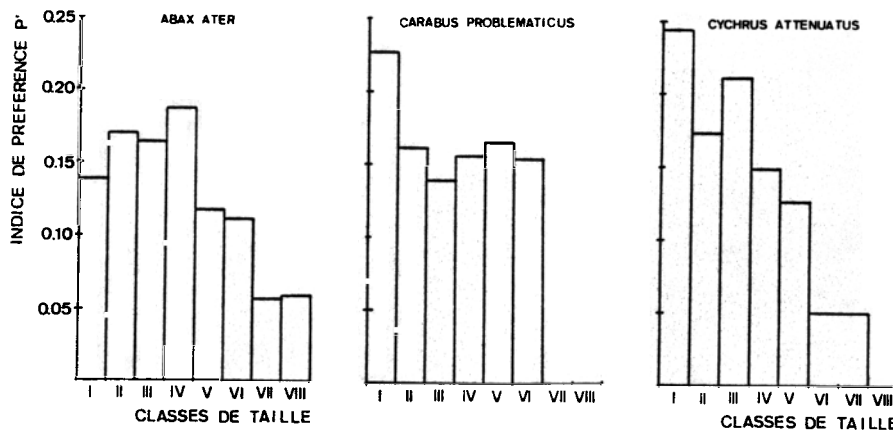


Fig. 2. — Indices de préférence P' des trois espèces vis-à-vis des classes de taille de limaces (voir tableau 3).



TABLEAU 3

Résultats totaux des expériences de préférence alimentaire en fonction de la taille des proies. Pour chaque classe de taille d'une certaine catégorie de proies sont indiqués le nombre d'expériences dont il est tenu compte (NE), le nombre cumulé de proies de cette taille données au départ ( $\Sigma N$ ), le nombre total cumulé de proies de la catégorie considérée données au départ ( $\Sigma N_T$ ), le nombre cumulé de proies de cette taille mangées ( $\Sigma M$ ), le nombre total cumulé de proies mangées de la catégorie considérée ( $\Sigma M_T$ ), l'indice de préférence P et l'indice relatif P'. La présence de décimales dans les nombres de proies mangées s'explique par l'ingestion partielle de certaines proies.

	NE	$\Sigma N$	$\Sigma N_T$	$\Sigma M$	$\Sigma M_T$	P	P'
<b>OLIGOCHÈTES :</b>							
<i>Abax ater</i>							
I (< 20 mm)	5	11	51	8	31	1,20	0,18
II (20-39 mm)	9	15	101	11,5	50,5	1,53	0,23
III (40-59 mm)	13	50	124	22,5	57	0,98	0,15
IV (60-79 mm)	12	17	119	6	56	0,75	0,11
V (80-99 mm)	7	12	83	4	37	0,75	0,11
VI (100-119 mm)	7	12	76	4	27,5	0,92	0,14
VII (> 119 mm)	2	7	27	1	9,5	0,41	0,06
<b>LIMACES :</b>							
<i>Abax ater</i>							
I (< 15 mm)	12	47	212	26	133	0,88	0,14
II (15-19 mm)	9	32	115	22	73	1,08	0,17
III (20-24 mm)	18	78	245	51	153	1,05	0,16
IV (25-29 mm)	18	70	242	51	148	1,19	0,19
V (30-34 mm)	10	24	140	10	78	0,75	0,12
VI (35-39 mm)	8	19	146	9	98	0,71	0,11
VII (40-50 mm)	5	9	90	2	56	0,36	0,06
VIII (> 50 mm)	5	8	68	2	46	0,37	0,06
<i>Carabus problematicus</i>							
I (< 15 mm)	3	6	20	4	9	1,48	0,23
II (15-19 mm)	13	42	106	15	36	1,05	0,16
III (20-24 mm)	21	75	169	31	77	0,91	0,14
IV (25-29 mm)	19	56	163	22	63	1,02	0,16
V (30-34 mm)	14	30	101	16	50	1,08	0,16
VI (35-39 mm)	5	13	41	7	22	1,00	0,15
VII + VIII (> 39 mm)	3	3	21	0	7	0	0
<i>Cychrus attenuatus</i>							
I (< 15 mm)	2	12	41	5	11	1,55	0,24
II (15-19 mm)	4	24	65	12	29,5	1,10	0,17
III (20-24 mm)	6	23	116	12	45	1,34	0,21
IV (25-29 mm)	4	33	77	15	37	0,95	0,15
V (30-34 mm)	7	25	124	8	52,5	0,80	0,13
VI + VII (35-50 mm)	4	9	90	1	32	0,31	0,05
VIII (> 50 mm)			21	0	4	0	0

1) *Abax ater*

*Abax ater* laisse apparaître une préférence pour une taille de limaces située entre 15 et 30 mm, avec un maximum à 25-30 mm. Pour les Oligochètes, il manifeste également une préférence maximale envers les tailles de 20 à 40 mm. Étant donné que ces tailles sont mesurées en extension complète de l'animal, il s'attaque donc préférentiellement à des proies de volume plus ou moins équivalent au sien.

2) *Carabus problematicus*

Cette espèce ne montre pas d'évolution claire des préférences en fonction des classes de taille de limaces ; mais il faut rappeler qu'elle n'a pas non plus de préférence très forte pour les limaces en général.

3) *Cychrus attenuatus*

Cette espèce se différencie de *Abax ater* par une préférence pour des limaces plus petites, de moins de 25 mm ; cette caractéristique s'explique en partie par la différence de taille entre les deux espèces.

c) *Quantité de proies consommées*

Il est intéressant de noter le taux élevé de prédation en élevage, un phénomène déjà décrit par SCHERNEY (1955, 1961). La prédation peut atteindre, par individu et par jour, une moyenne de 0,9 limaces de 10 à 30 mm chez *Cychrus attenuatus*, 1,2 limaces de 10 à 30 mm chez *Abax ater*, et 3,5 chenilles de 10 à 40 mm chez *Carabus problematicus*. Comme une seule de ces proies constitue un repas aussi ou plus important que ceux décelés dans les tubes digestifs pleins de *Abax ater*, ces chiffres indiquent une fréquence d'alimentation en élevage de loin supérieure à celle qui existe dans le milieu naturel (LOREAU, 1983). Les fluctuations de l'activité causées par les conditions climatiques ne paraissent pas suffisantes pour expliquer une telle discordance entre le taux de prédation potentiel de *Abax ater* et le taux effectif observé dans la nature. En outre, la taille des proies consommées est généralement inférieure à la taille préférée en élevage. Il faut en conclure à une limitation des ressources disponibles en forêt.

Que cette conclusion ne s'applique pas seulement à *Abax ater* est démontré par les expériences de GRÜM (1971). En ajoutant artificiellement de la nourriture au sein d'enclos, cet auteur avait décelé, chez des espèces de *Carabus* et de *Pterostichus*, une augmentation considérable de la proportion d'individus rassasiés, qui témoigne à suffisance de l'état de limitation générale des ressources disponibles aux grands Carabides en forêt.

d) *Estimation du régime alimentaire*

La méthode d'estimation du régime alimentaire se justifie à la condition que les indices  $P'_i$  sont des caractéristiques constantes pour chaque espèce, identiques dans le milieu naturel et dans les expériences. Cette condition est vérifiée dans le cas d'un prédateur tout à fait opportuniste, chez lequel les proportions  $m_i$  dans le régime alimentaire dépendent strictement des proportions  $n_i$  de proies disponibles. Mais lorsqu'existe une spécialisation, le régime alimentaire peut être fonction de la densité des proies, ou encore varier irrégulièrement avec la proportion des différentes proies disponibles.

Il est donc nécessaire d'apprécier au départ l'opportunisme des espèces étudiées ; ceci peut être fait de façon approximative en vérifiant si, au moins dans les

expériences,  $m_t$  augmente avec  $n_t$ . La figure 3 illustre, pour les trois Carabides, la relation entre  $m$  et  $n$  dans le cas d'une catégorie de proies à préférence élevée et testée dans un grand nombre d'expériences. Si un opportunisme existe bien chez *Abax ater* et *Carabus problematicus*, aucune relation évidente entre  $m$  et  $n$  n'apparaît chez *Cychrus attenuatus*, du moins aux valeurs de  $n$  testées. Pour cette dernière espèce, plus spécialisée, la méthode d'estimation peut donc être entachée d'erreurs.

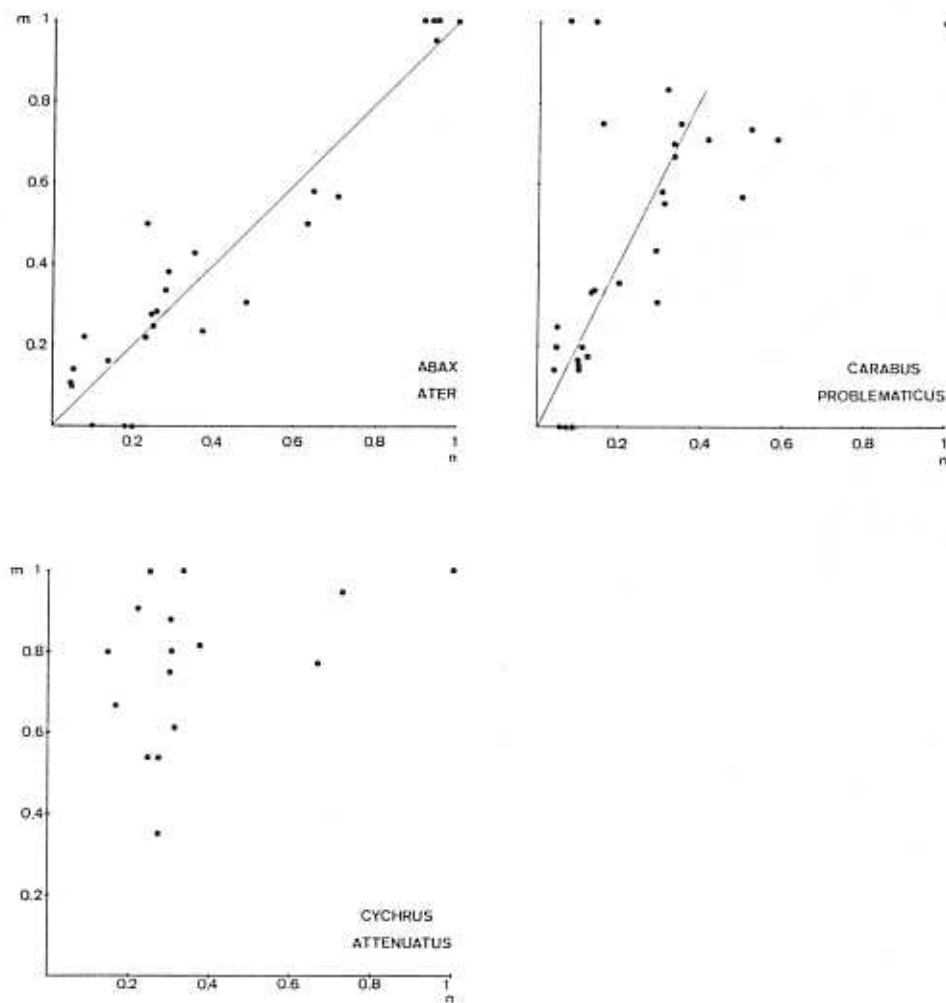


Fig. 3. — Relation entre la proportion  $m$  de limaces (pour *Abax ater* et *Cychrus attenuatus*) ou de chenilles de Lépidoptères (pour *Carabus problematicus*) parmi les animaux mangés, et la proportion  $n$  de ces proies parmi les animaux présents au départ. Les droites sont tracées à vue pour montrer l'augmentation de  $m$  en fonction de  $n$ .

La figure 4 représente les estimations des régimes alimentaires de *Carabus problematicus* et de *Cychrus attenuatus*, à partir de celui de *Abax ater* dans la hêtraie en 1978 (décrit dans LOREAU, 1983). Pour la première espèce, certaines proies (Acariens, Diptères Nématocères, Hémiptères Aphides) présentes dans l'alimentation de *Abax ater* ont été écartées de l'estimation, leur taille (inférieure à 3 mm) étant vraisemblablement trop petite pour qu'elles soient mangées par un aussi grand Carabide à digestion préorale. Même si elle se justifie moins théoriquement, remarquons que l'estimation pour *Cychrus attenuatus* ne doit pas être trop faussée, à cause de la proportion de toute manière très élevée des Mollusques. Par manque de données comparatives, elle n'inclut malheureusement pas les escargots, qui constituent pourtant un trait spécifique de l'alimentation des *Cychrus*.

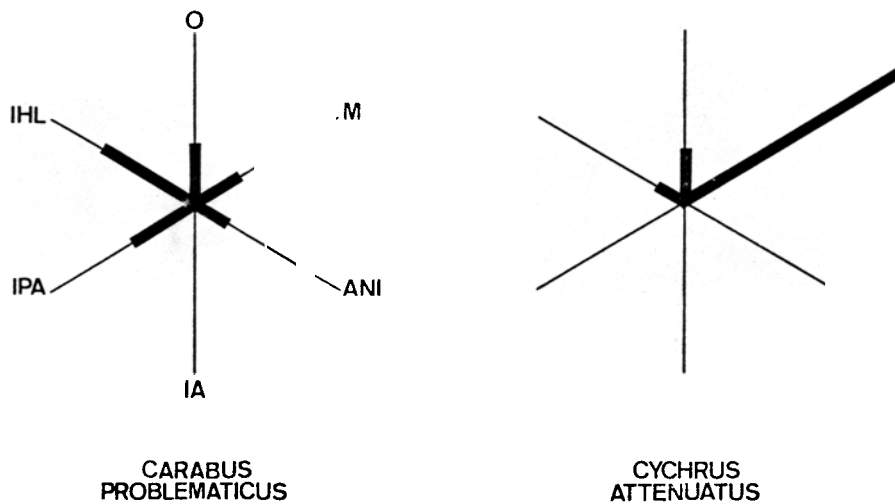


Fig. 4. — Estimations des régimes alimentaires de *Carabus problematicus* et de *Cychrus attenuatus* dans la hêtraie en 1978. La longueur fixe des axes représente un pourcentage de 50 % de la catégorie de proies dans le régime alimentaire. O = Oligochètes; M = Mollusques; ANI = Arthropodes non Insectes; IA = Insectes aptérygotes; IPA = Insectes holométaboles adultes; IHL = Insectes holométaboles larves.

Il faut remarquer une approximation supplémentaire dans ces estimations : elles se basent sur le régime alimentaire annuel total de *Abax ater*, alors que *Carabus problematicus* et *Cychrus attenuatus* ont une activité maximale après celui-ci, en septembre-octobre. Elles ne tiennent donc pas compte des fluctuations saisonnières de la disponibilité des proies.

En conséquence, ces estimations sont utiles au titre de simples ordres de grandeur.

#### CONCLUSION

Les expériences en élevage confirment que *Abax ater* est un prédateur généraliste et opportuniste, se nourrissant de proies mortes ou vivantes, de préférence de même taille que lui, mais qu'il évite les animaux à glandes défensives et les prédateurs

agiles. Sa larve semble prédatrice d'Oligochètes principalement. *Carabus problematicus* se nourrit d'une gamme de proies très étendue, mais marque une préférence nette pour les Insectes, surtout les chenilles de Lépidoptères ; sa nécrophagie est plus prononcée. *Cychrus attenuatus* est spécialisé dans la prédation de Mollusques ; il peut encore s'attaquer à d'autres animaux à corps mou, tels que Lombrics et certaines larves d'Insectes, ainsi qu'à des parties d'animaux morts.

Bien que leur densité ne soit pas fort élevée dans la hêtraie — quelques centaines d'individus par hectare (LOREAU, 1984) —, *Carabus problematicus* et *Cychrus attenuatus* sont très actifs à la surface du sol en automne, en même temps que la larve de *Abax ater*. Ces trois espèces remplissent probablement un rôle important, analogue à celui de *Abax ater* adulte pendant l'été ; par leurs exigences alimentaires complémentaires, elles couvrent en effet toute la gamme des proies mangées par ce dernier. Le remplacement, parmi les espèces dominantes du peuplement, de *Abax ater* adulte par une combinaison de trois espèces en automne indique un haut degré d'organisation du peuplement de Carabides dans la hêtraie.

#### RÉFÉRENCES

- BREYMEYER, A. (1967) — Preliminary data for estimating the biological production of wandering spiders. In : *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, Vol. II, Ed. K. Petrusewicz, Warszawa-Krakow, Pol. Acad. Sci., 821-834.
- CLARKE, R. D. et P. R. GRANT (1968) — An experimental study of the role of spiders as predators in a forest litter community. Part 1. *Ecology*, **49**, 1152-1154.
- COAKER, T. H. et D. A. WILLIAMS (1963) — The importance of some Carabidae and Staphylinidae as predators of the cabbage root fly, *Erioischia brassicae* (Bouché). *Ent. Exp. Appl.*, **6**, 156-164.
- DAVIES, M. J. (1953) — The contents of the crops of some British Carabid beetles. *Ent. mon. Mag.*, **89**, 18-23.
- FOX, C. J. S. et C. R. MAC LELLAN (1956) — Some Carabidae and Staphylinidae shown to feed on a wireworm, *Agriotes sputator* L., by the precipitin test. *Can. Ent.*, **88**, 228-231.
- FRANK, J. H. (1967) — The insect predators of the pupal stage of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera, Hydriomenidae). *J. Anim. Ecol.*, **36**, 375-389.
- FRANK, J. H. (1971) — Carabidae (Coleoptera) as predators of the redbacked cutworm (Lepidoptera, Noctuidae) in central Alberta. *Can. Ent.*, **103**, 1039-1044.
- GRÜM, L. (1971) — Spatial differentiation of the *Carabus* L. mobility. *Ekol. Pol.*, **19**, 1-34.
- IVLEV, V. S. (1961) — *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, U.S.A., 302 pp.
- JUNG, W. (1940) — Ernährungsversuche an *Carabus*-Arten. *Ent. Bl.*, **36**, 117-124.
- KABACIK-WASYLIK, D. (1971) — Studies on the diet of three field species of Carabidae. *Ekol. Pol.*, **19**, 501-508.
- KIRCHNER, H. A. (1939) — Laufkäferschäden an Erdbeeren. *Z. Pflkrankh.*, **49**, 267-271.
- LOREAU, M. (1983) — Le régime alimentaire de *Abax ater* Vill. (Coleoptera, Carabidae). *Acta Oecologica/Oecol. Gener.*, **4**, 253-263.
- LOREAU, M. (1984) — Population density and biomass of Carabidae (Coleoptera) in a forest community. *Pedobiologia*, **27**, 169-178 (in press).
- MALISZEWSKA, Z. (1966) — Observations on the food of several species of predatory forest insects. *Ekol. Pol. A*, **14**, 139-143.

- MITCHELL, B. (1963) — Ecology of two Carabid beetles, *Bembidion lampros* (Herbst) and *Trechus quadristriatus* (Schränk). I. Life cycles and feeding behaviour. *J. Anim. Ecol.*, **32**, 289-299.
- RAYNAUD, P. (1968) — L'élevage de *Carabus* (Col. Carabidae). *L'entomologiste*, **24**, 61-65.
- SCHERNEY, F. (1955) — Untersuchungen über Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung räuberisch lebender Käfer in Feldkulturen. *Z. Pflbau. Pflschutz.*, **6**, 49-73.
- SCHERNEY, F. (1961) — Beiträge zur Biologie und ökonomischen Bedeutung räuberisch lebender Käferarten. III. Beobachtungen und Versuche zur Überwinterung, Aktivität und Ernährungsweise der Laufkäfer (Carabidae). *Z. angew. Ent.*, **48**, 163-175.
- THIELE, H. U. (1977) — *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 369 pp.
- WEST, A. S. (1950) — The precipitin test as an entomological tool. *Can. Ent.*, **82**, 241-244.