

Suivi des populations de Carabes, dont *Carabus auronitens cupreonitens*, dans la Réserve naturelle nationale de la forêt domaniale de Cerisy (Manche-Calvados) (Coleoptera, Carabidae)

par Sébastien ÉTIENNE¹ & Aurélien BESNARD²

¹ Office National des Forêts, Réserve naturelle nationale de la forêt domaniale de Cerisy,
19 route de Coutances, F – 50180 Agneaux <sebastien.etienne@onf.fr>

² CEFE UMR 5175, CNRS - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE,
laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende,
F – 34293 Montpellier cedex 5 <aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr>

Résumé. – Une étude est menée sur la Réserve naturelle nationale de Cerisy pour suivre les populations de Carabes qui y vivent et appréhender l'évolution de leurs effectifs. Cette connaissance est primordiale pour la sous-espèce endémique, *Carabus (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* Chevrolat, 1861, celle-ci justifiant le classement de la réserve. Le gestionnaire devant rendre compte de l'effet de sa gestion sur la dynamique de cet insecte protégé, l'étude montre que le protocole standardisé permet, par la mise en œuvre d'analyses utilisant des Modèles Linéaires Généralisés, de caractériser une tendance d'évolution des populations. Sur la période 2008-2014, les effectifs de *C. (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* sont à la hausse, ce qui n'est pas le cas pour toutes les espèces.

Abstract. – Survey of the populations of *Carabus*, including *Carabus auronitens cupreonitens*, in the Cerisy National Natural Reserve (Manche-Calvados) (Coleoptera, Carabidae). A survey is being carried out in the Cerisy National Natural Reserve in order to monitor the populations of *Carabus* that live there, and to understand their evolution. This knowledge is essential as far as the endemic subspecies, *Carabus (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* Chevrolat, 1861, justifies the classification of the reserve. Indeed, the manager is accountable for the impact of his management upon the dynamics of this protected insect. The study shows that the standardized protocol allows, by the implementation of analyses using Generalized Linear Models, to characterize a tendency of evolution of the populations. Over the period 2008-2014, the level of population of *C. (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* increases; it is not the case for all other species of *Carabus*.

Keywords. – Protocol, index of abundance, Generalized Linear Model.

La Réserve naturelle nationale de la forêt domaniale de Cerisy est constituée dans les limites de la forêt du même nom (2130 ha), appartenant au domaine privé de l'État et dont la gestion est confiée à l'Office National des Forêts. C'est une forêt dont l'aménagement forestier est défini pour la période 2005-2024. Une partie de ce massif (970 ha) est classé en Site d'Intérêt Communautaire au titre de la directive européenne 92-43 CEE pour ses habitats de hêtraie.

Au sein de ce massif et conformément à son plan de gestion (ÉTIENNE, 2009), des mesures sylvicoles sont prises pour rendre compatible la gestion forestière avec la conservation et l'amélioration de son patrimoine naturel. Des actions particulières sont mises en œuvre. Elles visent à laisser s'exprimer localement les phases matures des arbres (îlots de sénescence, conservation d'arbres lors des régénérations), à augmenter le stock de bois mort (conservation d'arbres dépérissants, conservation de souches hautes...) et à mettre en place des écotones favorables au maintien des espèces ordinaires et patrimoniales. La vocation du site est d'intervenir de manière concertée et réfléchie pour concilier les enjeux écologiques et économiques.

Cette forêt héberge une sous-espèce endémique d'Insecte, protégée par l'arrêté ministériel du 23 avril 2007 : *Carabus (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* Chevrolat, 1861. La protection de ce site est donc fondamentale pour assurer la conservation de ce taxon (COLLECTIF, 1996) et l'arrêté du 2 mars 1976 (JORF du 30 mars 1976) portant création de la Réserve Naturelle a pour seul objet la protection des populations de Carabes du massif. Pour cela, il interdit la

recherche, le prélèvement, l'exportation ou la destruction de tout individu de ce genre, la vente et l'achat, ainsi que l'arrachage, la destruction ou la détérioration des souches, arbres ou parties d'arbres en cours de décomposition.

Concilier la protection du *Carabus (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* et la gestion forestière est l'objectif et la préoccupation constante du gestionnaire du site (ELDER, 1999) assisté du Comité consultatif de gestion présidé par le Préfet. Pour assurer cette mission de conservation et évaluer la gestion mise en œuvre, il est indispensable de se doter d'outils permettant de suivre la population intra- et inter-annuellement (effectifs, répartition). Pour cela, nous avons dû mettre au point un outil de suivi suffisamment simple pour être réalisable et suffisamment robuste pour être interprétable. Cet outil se construit à partir de la technique de piégeage en pot Barber, dont le dispositif est fixe et reproduit dans le temps depuis 2008. Six espèces de *Carabus* sont pris en compte dans ce suivi et le lien avec l'habitat du lieu de capture est recherché.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Rappel sur l'écologie de *Carabus auronitens cupreonitens*. – *C. a. cupreonitens*, dont le nom vernaculaire est le Carabe à reflets cuivrés, est un Insecte Coléoptère prédateur de 19 à 28 mm de longueur, de la famille des Carabidae. Dans sa forme typique, dominant génétiquement, la tête et le corselet sont rouges et les élytres verts portent chacun trois carènes noires. Dans les massifs forestiers, au sein de chaque population typique, apparaissent, avec des fréquences d'occurrence plus ou moins élevées, des individus dont la coloration peut varier du noir profond à l'orange mordoré (ELDER, 1995). De toutes ces formes, l'holomélanisante est la plus exceptionnelle, sauf dans le massif domanial de Cerisy où elle existe en population pure, à la quasi-exclusion de la forme nominative *C. auronitens auronitens* Fabricius, 1792.

C. a. cupreonitens est un Carabe de printemps (ELDER & CONSTANTIN, 1996) qui s'accouple et pond en avril-mai. Le développement larvaire dure de 2 à 3 mois. Les adultes néonates, ainsi que les imagos plus âgés en diapause estivale, émergent en septembre pour s'alimenter avant la diapause hivernale qu'ils passeront dans les souches, les troncs pourris, sous la mousse, dans la terre des talus ou sous les écorces déhiscentes. Il connaît donc deux pics d'activité : un en mai, l'autre en septembre (DAJOZ, 1998).

Le Carabe à reflets cuivrés se nourrit de petits escargots, de larves, de limaces, de chenilles... qu'il chasse la nuit en parcourant activement la surface du sol, le tronc des arbres et les arbustes. Il est capable de supporter les basses températures mais pas la sécheresse prolongée. Il est très dépendant de la température minimale nocturne pour déclencher les phases de son cycle (ALTHOFF *et al.*, 1994).

Il est présent dans tous les types de milieux forestiers de Cerisy, avec une prédilection apparente pour les lieux sombres et humides, et notamment les aulnaies bordant les cours d'eau (FOUILLET, 1994a).

Protocole d'échantillonnage. – L'objectif d'évaluation et de suivi de la dynamique de la population de *Carabus auronitens cupreonitens* en forêt de Cerisy se heurte à trois principales difficultés.

- Il semble illusoire de parvenir à dénombrer l'effectif de la (des) population(s). En effet, la superficie de 2130 hectares et l'hétérogénéité des situations (peuplements, âges, stations forestières) rendent impossible le recours à des méthodes d'enclos et de comptage exhaustif.

- Il ne faut pas compromettre la survie des individus collectés.

- Il faut s'affranchir des importantes variations d'effectifs piégés liées aux facteurs climatiques, comme c'est souvent le cas pour les populations d'Insectes (voir résultats). Compte tenu des difficultés évoquées ci-dessus et des expériences menées sur d'autres espèces (MALAUSA &

HONORÉ, 1997), une approche indiciaire apparaît comme la seule méthode envisageable. Elle se base sur des effectifs capturés par piégeage par pots Barber. En effet, les Carabinae étudiés sont aptères et actifs la nuit, le piège fosse est donc communément admis comme le plus efficace (NAGELEISEN & BOUGET, 2009).

L'idée première était de mettre en œuvre un piégeage sur 6 à 10 sites en forêt de Cerisy, ce nombre étant compatible avec le temps nécessaire aux relevés (TIBERGHEN, 1990), pendant les deux mois du pic d'activité de l'espèce-cible, soit du 15 avril au 15 juin, d'après les études précédentes réalisées dans la réserve naturelle de la forêt domaniale de Cerisy (FOUILLET, 1994a). Pour les méthodes indiciaires, il est capital de conserver le même réseau de sites de piégeage, ainsi que le même type de pièges, afin de comparer les résultats d'une année sur l'autre. Des pièges constitués d'une série de 29 pots en plastique de type Barber, disposés en croix (fig. 1) (PORET-BOUCHARD, 2006), avaient fait preuve de leur efficacité lors d'une étude réalisée en 2006 sur la réserve naturelle. Ces pièges fosse sont non létaux et ne contiennent pas de liquide préservant. Ils sont percés pour éviter l'accumulation de l'eau de pluie et la noyade des individus. Il a été décidé de ne pas les couvrir, la noyade étant évitée par le percement. Il reste le risque de la prédation exercée majoritairement par le sanglier et secondairement par des oiseaux. Avec l'expérience, il est constaté que la couverture ne réduit pas ce risque, les prédateurs ayant la faculté de déplacer nos dispositifs. Pour éviter les phénomènes de recapture immédiate, les individus collectés sont relâchés à deux mètres du dernier pot de la branche du dispositif.

Les espèces suivantes du genre *Carabus* ont été prises en compte dans notre protocole de suivi : *C. (Chrysocarabus) auronitens cupreonitens* Chevrolat, 1861, *C. (Archicarabus) nemoralis* O. F. Müller, 1764, *C. (Carabus) granulatus* Linné, 1758, *C. (Megodontus) violaceus purpurascens* Fabricius, 1787, *C. (Hadrocarabus) problematicus* Herbst, 1786, et *C. (Chaetocarabus) intricatus* Linné, 1761. Ces espèces partagent le même habitat et les mêmes ressources, et ont un niveau d'abondance suffisant pour être capturées (ELDER & CONSTANTIN, 1996).

Il est obligatoire d'effectuer les relevés avec suffisamment de fréquence pour éviter toute mortalité due à la prédation ou au dessèchement (WEBER & KLENNER, 1987). Ainsi, les sites sont visités trois fois par semaine. Ce rythme est adapté à cette étude car il n'a pas été constaté de mortalité et la répétition régulière des passages dans le temps rend facile l'organisation des relevés.

La position du pot à l'intérieur du dispositif en croix n'est pas mentionnée. Seule la donnée de présence d'un individu de *Carabus* sur le site de piégeage est compilée.

Choix des parcelles. – La principale étude menée sur ce taxon montre que *C. a. cupreonitens* est préférentiellement inféodé à des peuplements forestiers adultes, sombres et humides, notamment ceux à proximité des ruisseaux (FOUILLET, 1994b). Partant de ce constat, il nous a semblé nécessaire de prospecter les différents faciès de forêt en se basant sur différents contrastes : forêt adulte (de plus de 80 ans) / forêt jeune ; Hêtraie / Aulnaie. Nous avons ensuite retenu neuf parcelles (tableau I) tirées au sort parmi les 140 de la réserve. Au sein de toutes les parcelles du massif, il existe un réseau de placettes de description des peuplements forestiers, réseau fixe à maille déterminée et de coordonnées GPS connues. Un deuxième tirage au sort a été réalisé parmi les placettes permanentes des parcelles sélectionnées lors de la première étape. La placette retenue constitue le centre du dispositif de piégeage. Le schéma (fig. 1) répété au sein des 9 parcelles conduit ainsi à la mise en place de 261 pièges fosse.

Une fois cette stratification retenue, l'équipe chemine dans la direction du centre et retient l'arbre le plus proche du signal GPS comme centre effectif du dispositif. L'arbre est marqué de façon pérenne pour les campagnes suivantes. La standardisation de l'azimut des branches de la croix et l'écartement constant des pots (2 m) facilitent le relevé (les pièges seraient, sans cette standardisation, difficilement détectables car souvent recouverts de feuilles).

Tableau I. – Description des neuf parcelles retenues pour le suivi indiciaire par piégeage de *Chrysocarabus auronitens cupreonitens* Chevrolat dans la forêt de Cerisy entre 2008 et 2014. (Ind. : âge indéterminé).

N° parcelle	Peuplement	Description sommaire	Âge	Strate
1	Hêtraie	Futaie adulte de grands hêtres, au sol hydromorphe, en limite d'une aulnaie-frênaie. Présence de ronciers, fougères, graminées et litière épaisse.	Adulte	Favorable
33	Hêtraie	Jeune plantation de hêtres.	Jeune	Défavorable
39	Hêtraie	Jeune plantation de hêtres.	Jeune	Défavorable
62	Hêtraie	Futaie adulte de grands hêtres classée en flot de sénescence avec sous-bois de Canche flexueuse et <i>Blechnum</i> .	Adulte	Favorable
67	Hêtraie	Futaie en cours de régénération naturelle avec sous-bois de Houlique molle et Oxalis.	Adulte	Favorable
103	Hêtraie	Futaie adulte de grands hêtres classée en îlot de vieillissement avec sous-bois nu.	Adulte	Favorable
115	Aulnaie	Aulnaie-frênaie de bord de ruisseau. Présence de ronciers, fougères, graminées et litière épaisse. Proximité immédiate d'une hêtraie jeune.	Ind.	Favorable
131	Aulnaie	Aulnaie-frênaie de bord de ruisseau. Présence de ronciers, fougères, graminées et litière épaisse. Proximité immédiate d'une hêtraie adulte.	Ind.	Favorable
135	Hêtraie	Jeune plantation de hêtres.	Jeune	Défavorable

Variables relevées. – Pour la variable “habitat”, nous avons ainsi trois modalités : hêtraie jeune, hêtraie adulte et aulnaie. L'âge des aulnais, formations instables, est par nature hétérogène.

Nous considérons que les modalités de hêtraie adulte et d'aulnaie sont les peuplements favorables, les hêtraies jeunes étant elles considérées défavorables (FOUILLET, 1994b).

Dans le protocole, trois autres variables sont relevées. Il s'agit de l'année du relevé (de 2008 à 2014), de l'humus, et enfin du recouvrement herbacé (en pourcentage de surface occupée) des sites de piégeage. Les modalités de l'humus répondent à la terminologie en vigueur (JABIOL *et al.*, 1995). Les types rencontrés dans la forêt étudiée sont les dysmull, hémimoder, eumoder, et dysmoder.

Analyses statistiques. – L'objectif est de caractériser les tendances d'évolution des effectifs de la population de Carabes afin de déceler un éventuel impact de la gestion forestière sur cette population. Les données du nombre de captures par piège sur les neuf parcelles ont été analysées avec des Modèles Linéaires Généralisés avec ou sans effet aléatoire (GLM ou GLMM par la suite, voir ci-dessous).

Des méthodes de régression linéaire simple, visant à expliquer les abondances cumulées d'individus par un effet linéaire de l'année (tests d'une tendance linéaire dans les effectifs), ont tout d'abord été utilisées en cumulant l'ensemble des sites et des pots. Il est rapidement apparu que les résidus des modèles testés ne suivaient pas une loi normale, condition pour que le modèle soit valide et donc interprétable (ZUUR *et al.*, 2009).

Nous avons donc opté pour des modèles linéaires généralisés, basés sur une loi de Poisson, typiquement utilisés pour modéliser les données de comptage (ZUUR *et al.*, 2009). Mais la loi de Poisson est très contraignante car la variance de la loi est égale à sa moyenne, ce qui est rarement le cas des données de comptage. Un examen rapide des résultats d'un premier modèle nous a confirmé que les données présentaient une variance plus forte qu'attendue et une loi négative binomiale, qui gère cette sur-dispersion dans les données de comptage, a donc été utilisée.

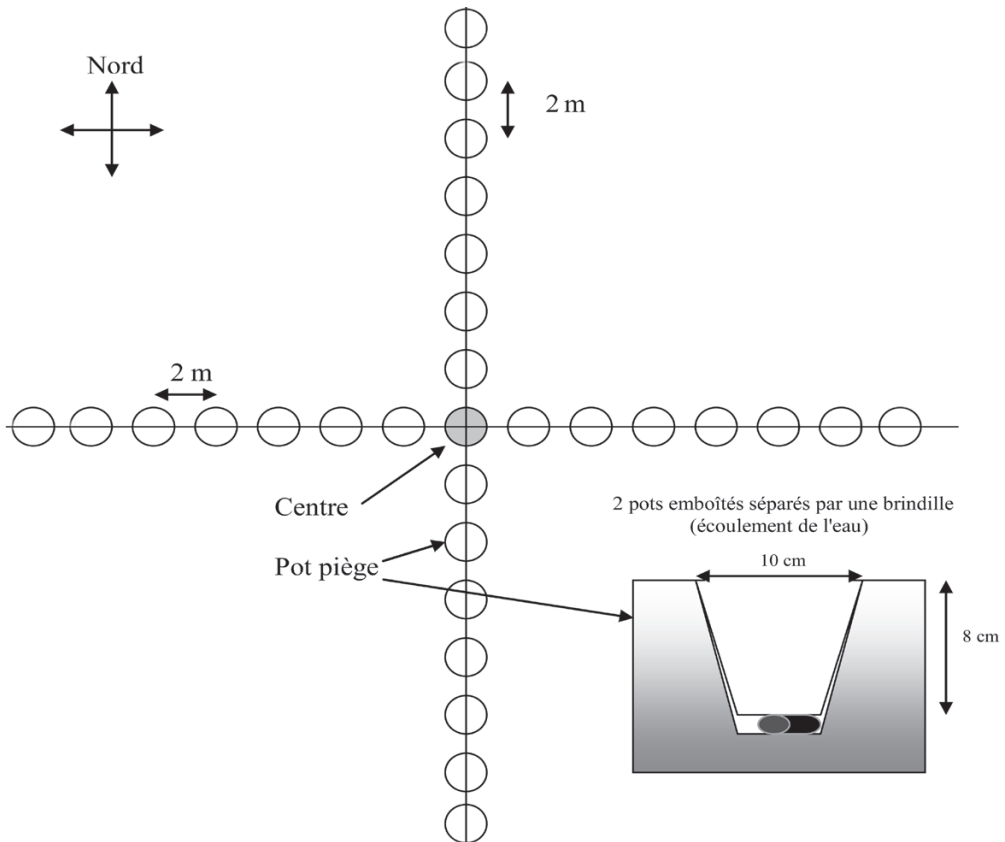


Fig. 1. – Schéma d’implantation des pièges (pots Barber) utilisés pour le suivi indiciaire de *Carabus auronitens cupreonitens* Chevrolat dans la forêt de Cerisy entre 2008 et 2014.

Pour que les variables puissent être incluses dans les modèles simultanément, il faut qu’elles soient non-corrélées, ce qui est bien le cas ici comme nous avons pu le vérifier avec les coefficients de corrélation de Pearson (tous inférieurs à 0,7).

Différents modèles, incluant les variables potentiellement explicatives d’abondance ou de tendance différentes dans les strates, ont été ajustés et comparés avec le critère d’information d’Akaike (AIC) qui permet de retenir le modèle expliquant le mieux les données avec le moins de paramètres possibles (critère de parcimonie) (BURNHAM & ANDERSON, 2002).

Les comptages étant répétés sur les mêmes pots au cours du temps, nous ne pouvons pas considérer que les données sont indépendantes. Nous nous sommes donc orientés dans un second temps vers des modèles linéaires à effets mixtes (GLMM) qui permettent, à l’aide d’un effet dit “aléatoire”, de gérer cette pseudo-réplication des mesures à l’échelle du site (ZUUR *et al.*, 2009). Pour simplifier l’interprétation des résultats des modèles, les données ont également été analysées séparément selon leur strate d’origine. Les sites 1, 62, 67, 103, 115 et 131 sont considérés comme étant favorables aux carabes car situés dans une aulnaie et sous un peuplement adulte de plus de 80 ans (FOUILLET, 1994b) et les sites 33, 39 et 135 comme étant *a priori* défavorables car sous un peuplement jeune. L’idée directrice de cette simplification est d’obtenir un signal clair entre le nombre de carabes et l’année, afin de connaître la tendance des effectifs dans chacune des strates.

Tous les tests statistiques et l’ajustement des modèles présentés ci-dessous ont été réalisés avec le logiciel R 3.1.1 (R CORE TEAM, 2013).

RÉSULTATS

Éléments sur les communautés de Carabus. – Les sept années de protocole, à raison de neuf sites, vingt-sept jours de relevés (les premiers relevés anticipant la période d'activité et donc non visibles sur la fig. 2), six espèces potentiellement rencontrées, constituent une base de données alimentée de ces 10 206 informations élémentaires. L'information élémentaire étant ici le nombre d'individus de l'espèce présente à un jour donné dans un des pots de la parcelle suivie.

Tableau II. – Cumul du nombre d'individus de *Carabus* capturés par espèce durant la période 2008-2014 dans la forêt de Cerisy.

Espèce	Nombre de captures	Pourcentage
<i>C. a. cupreonitens</i>	1157	47
<i>C. v. purpurascens</i>	491	20
<i>C. problematicus</i>	379	15
<i>C. nemoralis</i>	314	13
<i>C. intricatus</i>	104	4
<i>C. granulatus</i>	26	1

Représentant 47 % de l'ensemble des captures (tableau II), *C. auronitens cupreonitens* est l'espèce la plus représentée, majoritaire dans la communauté de *Carabus*. *C. violaceus purpurascens*, *C. nemoralis* et *C. problematicus* constituent les espèces suivantes en matière d'abondance relative. Notons la rareté relative de *C. granulatus* qui n'aura été contacté que 26 fois sur l'ensemble des années.

Le nombre annuel de capture de *C. a. cupreonitens* est en moyenne de 165 individus avec un minimum de 53 en 2009 et un maximum de 185 obtenu en 2014. L'écart-type de ce cumul de capture est de 43.

L'étude particulière de *C. v. purpurascens* indique une moyenne de capture de 70 individus avec un écart-type de 55, le minimum capturé étant en 2009 avec seulement 4 spécimens et le maximum en 2014 avec 157 spécimens.

C. problematicus fournit une moyenne de capture à 54 individus par an et un écart-type de 39. Pour ce qui est de *C. nemoralis* la moyenne des captures est de 45 individus par an avec un écart-type de 29. Pour les deux dernières espèces, les effectifs sont relativement faibles. Par



Fig. 2. – Nombre moyen de *Carabus auronitens cupreonitens* Chevrolat capturés par jour au cours de la saison d'étude, de 2008 à 2014 dans la forêt de Cerisy.

exemple, nous avons capturé en moyenne 14 individus par an de *C. intricatus* et l'écart-type est de 10.

La moyenne du nombre de captures de *C. a. cupreonitens* en fonction du jour de relevé pour toutes les années d'étude est présentée en fig. 2. Le niveau de capture étant lié intuitivement au niveau d'activité de l'espèce, on peut en tirer quelques enseignements sur sa phénologie. Ces enseignements sont évidemment partiels du fait de la concomitance de la période de capture avec la période d'activité connue. L'entrée en activité se situe bien vers la mi-avril avec une fin diffuse à la mi-juin (fig. 2).

Indices d'abondance. – Une des représentations adoptée est l'indice d'abondance qui trace, pour un nombre de relevés donné, l'effectif rencontré pour chaque espèce de Carabes suivie (fig. 3).

Captures par parcelle. – Le cumul de chaque parcelle par année est donné dans la fig. 4. Nous avons figuré une ligne qui représente le cumul moyen de capture de la sous-espèce à l'échelle d'un site et répété 7 années (soit $165/9 \times 7 = 128$). L'objectif est de déterminer visuellement la contribution de chaque site à la tendance observée.

Deux parcelles apparaissent particulièrement favorables à *C. a. cupreonitens* : la hêtraie adulte n°67 et l'aulnaie n°131. La moyenne annuelle des captures en parcelle 67 est de 47,0 individus par an pour un écart-type de 15,0. Cette moyenne est de 32,9 individus par an en parcelle 131 mais cette fois avec un écart-type plus important de 27,5. Les parcelles 33, 39 et 135 sont les jeunes peuplements. Ils concourent moins à la moyenne des captures mais leur participation ne semble pas plus faible que celle des parcelles 1, 62, 103 et 115 qui appartiennent à la strate favorable.

Tendances des indices. – La première étape de modélisation de l'indice d'abondance de *C. a. cupreonitens* réalisée avec les GLMM montre que le meilleur modèle inclut des effets de l'année, de la strate de l'humus et du recouvrement (tableau III). Il y a donc des différences significatives d'abondance selon le recouvrement, la présence d'humus, mais aussi entre les strates. L'effet "années" est quant à lui à la limite du seuil de significativité ($p = 0,05$).

Toutefois, la question posée au gestionnaire est bien de s'assurer que la gestion menée sur le site est compatible à long terme avec le maintien de la population de *C. a. cupreonitens*. La seconde étape de modélisation a alors consisté à simplifier le modèle en ne retenant que l'année et les strates. Les GLMM montrent alors que l'effet année est très significatif dans la strate favorable

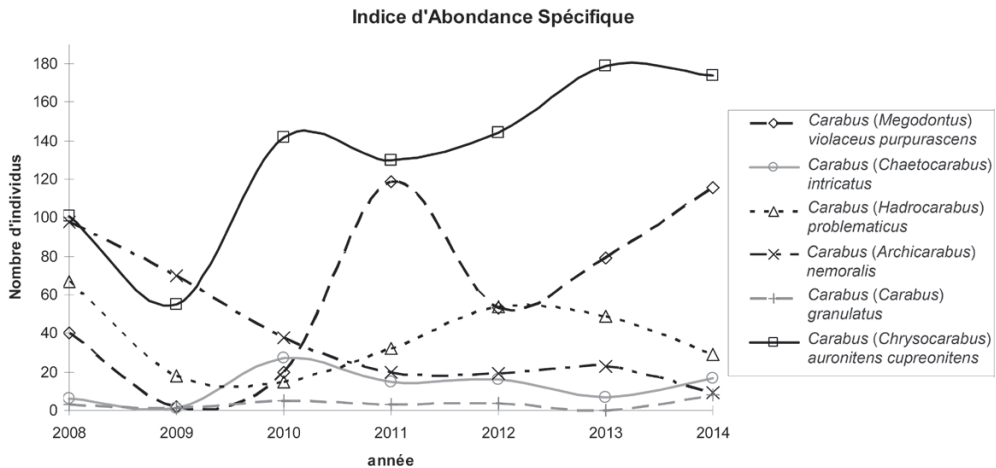


Fig 3. – Évolution de l'indice d'abondance (nombre d'individus capturés sur la période d'étude) par espèce de Carabes sur la période 2008 à 2014 en forêt domaniale de Cerisy.

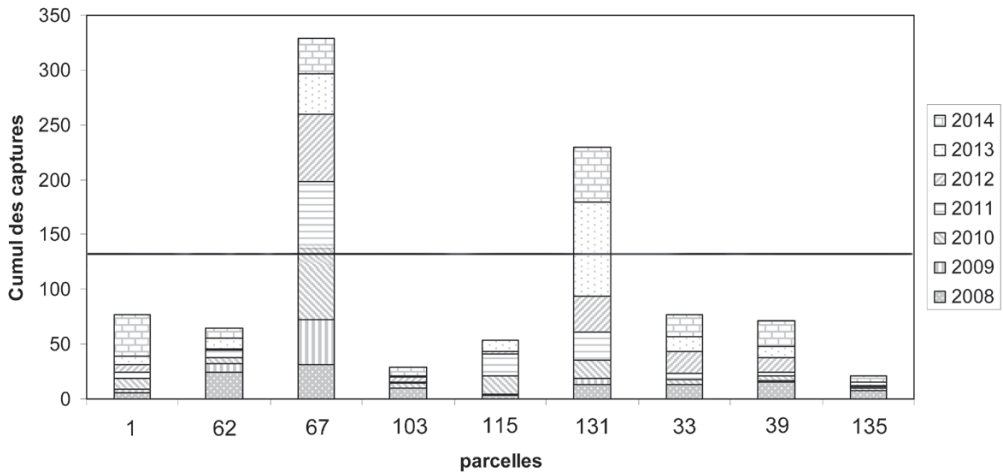


Fig. 4. – Cumul des captures de *Carabus auronitens cupreonitens* Chevrolat sur la période 2008-2014 par parcelle (parcelles 1, 62, 67 et 103 : futaies d’âge moyen ou anciennes ; parcelles 115 et 131 : aulnaies ; parcelles 33, 39 et 135 : futaies jeunes).

($p < 0,001$). Le modèle ajusté (fig. 5) permet de décrire l’évolution des abondances moyennes dans les pots à l’aide de la formule suivante : $\text{Log}(Nf) = 0,06346 \times \text{Année} - 128,19865$, où Nf est le nombre attendu de *C. a. cupreonitens* dans chacun des pots à la fin des relevés.

Ainsi, en multipliant Nf par le nombre de pots de la strate, il est possible d’obtenir l’abondance moyenne prédite par le modèle sur l’ensemble des parcelles de la strate et sur l’ensemble des dates de relevé. Cette abondance augmente donc progressivement au cours du temps.

En 2014, le modèle ajusté sur les données de la strate défavorable donne une pente positive. Mais la probabilité associée au test de significativité est largement supérieure à 5 % ($p = 0,493$). La pente n’est donc pas significativement différente de 0 et on ne peut conclure sur une tendance des effectifs au cours des années dans cette strate.

Le modèle appliqué à l’ensemble des données (toutes strates confondues), permet d’obtenir une très bonne significativité de la variable “année” ($p \leq 0,001$) dont l’évolution temporelle des effectifs moyens par pot s’écrit sous la forme suivante : $\text{Log}(Nf) = 0,05506 \times \text{Année} - 111,47187$.

Tableau III. – Résultats chiffrés de l’Anova appliquée au meilleur Modèle Linéaire Généralisé à effets mixtes (GLMM) ajusté sur les indices d’abondance de *Carabus auronitens cupreonitens* Chevrolat collectés dans la forêt de Cerisy de 2008 à 2014.

	Df	Déviante	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			1613	1464,3	
Année	1	3,810	1613	1460,5	0,050957
Strates	2	62,531	1610	1397,9	2,639e-14
Humus	1	7,058	1609	1390,9	0,007892
Recouvrement	1	172,444	1608	1218,4	< 2,2e-16

Tableau IV. – Synthèse des pentes et des significativités du modèle statistique appliqué aux autres espèces de *Carabus* présentes en forêt de Cerisy.

Espèces	<i>C. purpurascens</i>	<i>C. problematicus</i>	<i>C. nemoralis</i>	<i>C. intricatus</i>	<i>C. granulatus</i>
Pente du modèle	- 0,0799	- 0,2153	- 0,3788	- 0,0019	- 0,5805
Significativité Pr(> z)	7,05e-08	< 2e-16	< 2e-16	0,962	< 2e-16

La mise en relation visuelle du modèle avec les captures concrètes (fig. 6) montre que, lors des trois dernières années, les captures “tirent” le modèle vers le haut.

Le même modèle d’analyse peut également être appliqué aux autres *Carabus* du massif. Le tableau IV montre les résultats bruts d’une telle analyse. Tous les autres *Carabus* ont une pente évolutive orientée à la baisse. Les valeurs sont fortes pour *C. problematicus*, *C. granulatus* et *C. nemoralis*. Dans ces trois cas, la significativité du modèle est bien supérieure aux 5 % souhaités. La tendance évolutive de *C. intricatus* est moins évidente avec une significativité très dégradée.

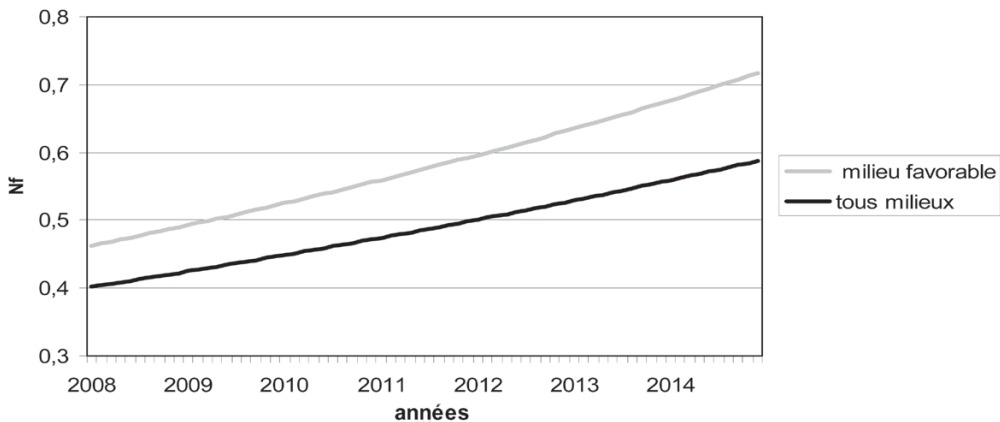


Fig. 5. – Représentation graphique du nombre moyen de carabes par pots (Nf) à la fin des 25 relevés du protocole prédit par le Modèle Linéaire Généralisé à effets mixtes (GLMM) ajusté sur les indices d’abondance de *Carabus auronitens cupreonitens* Chevrolat collectés dans la forêt de Cerisy de 2008 à 2014.

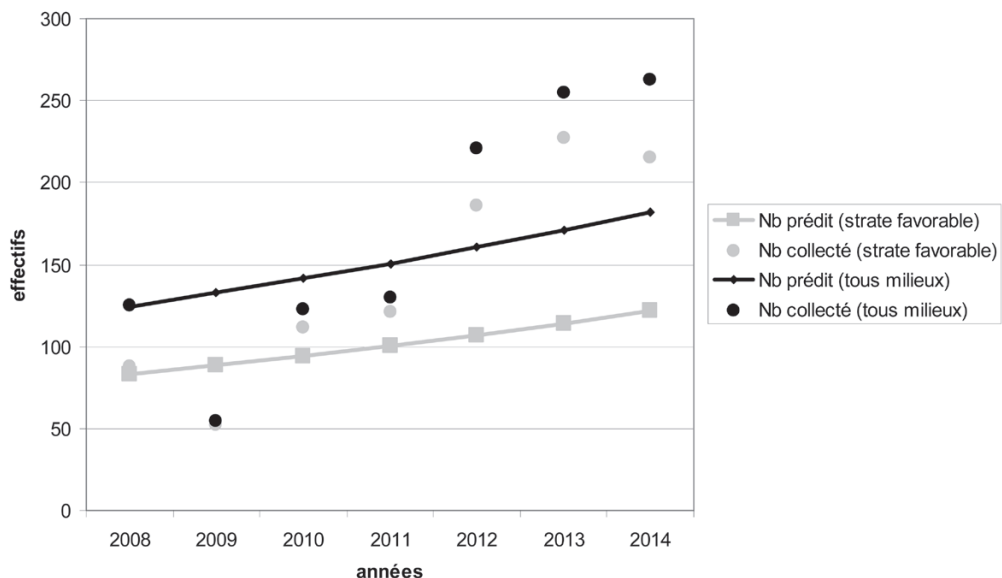


Fig. 6. – Évolution des effectifs prédits par le Modèle Linéaire Généralisé à effets mixtes (GLMM) ajustés sur les indices d’abondance de *Carabus auronitens cupreonitens* Chevrolat collectés dans la forêt de Cerisy de 2008 à 2014 et effectifs réellement collectés dans la strate des milieux favorables (en gris), et dans l’ensemble des données (en noir).

DISCUSSION

Description des peuplements de Carabus. – La base de données de la Réserve naturelle mentionne huit espèces de *Carabus*. Aux six étudiés s’ajoutent *Carabus (Procrustes) coriaceus* Linné, 1758, et *Carabus (Tachypus) auratus* Linné, 1761. *C. coriaceus* n’a pas été observé depuis 2008 sur la réserve. *C. auratus* n’est présent qu’au niveau d’un terrain de service. En comparaison des 11 espèces mentionnées en Île-de-France (INPN, 2015), notre peuplement de *Carabus* est assez représentatif des forêts de ce secteur.

Près d’un *Carabus* piégé sur deux est un *C. a. cupreonitens*. La sous-espèce, objet du classement du site, est bien le principal élément constituant notre peuplement.

Les indices d’abondance (fig. 3) n’apportent pas de certitudes quant à l’état de conservation des populations de Carabes sur Cerisy, ni sur leur tendance en termes d’effectifs. Il faudrait un temps d’étude très long pour réaliser une interprétation graphique. L’outil n’est pas abandonné et l’interprétation des résultats est différée. Pour le gestionnaire, il est toutefois important de dégager des tendances plus rapidement pour pouvoir, au travers des modalités de gestion, prendre des mesures conservatoires.

Actualisation des connaissances. – La seule étude existante sur la sous-espèce proposait des éléments d’écologie (FOUILLET, 1994a, b). Au printemps 1994, le taux de capture était de 0,61 *C. a. cupreonitens* par pot. Ce chiffre a été jugé faible par rapport à une étude similaire menée sur *C. a. auronitens* en forêt d’Écouves (TIBERGHIEU, 1990) et confirmé par nos huit années de piégeage. Nous aboutissons en effet à une moyenne de 0,52 *C. a. cupreonitens* par pot, chiffre qui semble comparable.

Sur le plan du biotope, FOUILLET (1994b) concluait à une préférence du taxon pour les futaies d’âge moyen ou anciennes, le type de sol et la position dans le massif étant peu discriminants.

Dans le diagramme de la fig. 4, les parcelles 1, 62, 67 et 103 correspondent à ce *preferendum*. Or nos résultats montrent que les niveaux d’abondance sont très différents dans ces parcelles qui sont pourtant de type *a priori* favorable. Les parcelles 1 et 103, en périmètre de massif, et la parcelle 62, située en cœur de massif, paraissent en moyenne moins favorables que la parcelle 67. *A contrario*, les parcelles 33, 39 et 135 sont jeunes et les cumuls y sont faibles, mais la sous-espèce demeure bien présente.

Nous ne pouvons donc pas être aussi affirmatifs que FOUILLET (1994b) sur le biotope le plus favorable à l’espèce. Les formations jeunes ne sont pas un optimum pour l’espèce mais permettent peut-être son maintien, sans doute en lien avec la conservation de souches dans ces formations. Les peuplements mûrs de plus de 80 ans apparaissent comme les plus favorables dans nos résultats mais leur position au sein du massif semble aussi déterminante. L’espèce n’a pas une répartition homogène dans la réserve mais semble s’agrèger dans certains secteurs ou autour de certains microhabitats de la parcelle (souche, bois mort...). La situation dans les aulnaies est différente de celle rencontrée dans la hêtraie. L’aulnaie de la parcelle 115 est très encaissée et toujours engorgée d’eau. Elle n’est pas très favorable à l’espèce. Celle de la parcelle 131 est plus large et plane. Nous avons très nettement constaté que la sous-espèce ne la fréquente pas lors de conditions d’engorgement trop prononcé. Dans des conditions hydriques normales, c’est cependant un milieu extrêmement utilisé par l’espèce.

Il est toutefois évident que nous ne pouvons, à ce stade, être affirmatifs quant au *preferendum* de l’espèce. Des études statistiques complémentaires devront s’attacher à confirmer (ou non) ces suppositions qui ne sont pas au cœur du questionnement abordé dans cet article.

État et dynamique des populations de *C. a. cupreonitens*. – L’activité de *C. a. cupreonitens* (fig. 2) varie dans le temps avec, certaines années, de véritables pics d’activité qui peuvent survenir

à n'importe quel moment de la période active des insectes. *A contrario*, il y a fréquemment des arrêts temporaires d'activité.

Il serait intéressant d'explorer le rôle des conditions météorologiques sur ces variations même si nos observations suggèrent que les conditions de sécheresse et la baisse concomitante de la disponibilité en proies sont des facteurs importants.

La moyenne des indices d'abondance de toutes les années (fig. 2), traduit l'aptitude d'activité de l'espèce sur la période allant du 15 avril au 15 juin, par ailleurs déjà décrit dans la bibliographie (FOUILLET, 1994b). On remarque bien une période d'activité étalée et oscillatoire.

Dans toute la variabilité des sites étudiés, et malgré des conditions abiotiques changeantes, il semble que le niveau d'effectif de *C. a. cupreonitens* s'améliore. Avec une pente de 0,055 individu par an de l'indice d'abondance par pot dans l'ensemble des milieux, l'augmentation est faible mais certaine et surtout perceptible sur les trois dernières années. Cette tendance est particulièrement marquée dans la strate des milieux favorables avec une pente positive de 0,063. Par contre, dans la strate défavorable, les effectifs ne semblent pas présenter de tendance à la hausse.

Comme le montre le tableau IV, les cinq autres espèces de *Carabus* ont une tendance évolutive à la baisse avec des pentes négatives et une significativité importante. Cette tendance est identique si l'on regarde au niveau des strates favorables / défavorables. Le massif de Cerisy et la gestion qui y est menée semble, avec toutes les précautions énumérées auparavant, favorable à *C. a. cupreonitens* et défavorable aux autres *Carabus*, pourtant communs et abondants dans les forêts de l'Ouest. Il y a peut-être un effet d'exclusion ou de niche écologique occupée majoritairement par *C. a. auronitens* et qui limite l'abondance des autres.

Critiques et perspectives de l'outil de mesure. – La méthode retenue présente des limites car elle ne permet pas de réaliser des dénombrements exhaustifs sur la réserve (éléments qui permettraient de mieux évaluer la viabilité de nos populations) et elle ne fournit pas non plus d'informations sur la structure génétique à long terme des populations (consanguinité, panmixie...) par exemple.

Une évaluation de la taille des populations par une approche de capture-marquage-recapture (CMR) est une perspective intéressante que le gestionnaire a testée (en 2008) mais qui s'est heurtée à des difficultés méthodologiques. En effet, un seul individu sur les 134 marqués a été recapturé lors de cet essai. L'effort de prospection qu'il faudrait déployer à l'échelle de la parcelle devrait être beaucoup plus important (VERGNES *et al.*, 2013) et serait alors incompatible avec le statut de protection de cet espace mais aussi avec le statut de l'espèce, les CMR étant potentiellement impactantes.

Au vu des fortes fluctuations inter-annuelles, le suivi à long terme est nécessaire pour que les tendances se distinguent dans le bruit de fond des variations inter-annuelles. Les huit années de l'étude ne permettent pas d'affirmer avec certitude que notre population n'est pas dans une dynamique sinusoïdale d'évolution et que nos données ne couvrent qu'une infime partie du cycle, partie si infime qu'elle nous apparaît linéaire à la hausse.

Il existe d'autres facteurs potentiellement explicatifs de la dynamique des populations des *Carabus* (BOUGET *et al.*, 2014) tels que la surface terrière du peuplement abritant le site d'étude, l'humus développé au niveau des pièges, la couverture herbacée, la disponibilité alimentaire en proies, l'éventuel parasitisme... Ces éléments étaient donnés comme non déterminants pour la dynamique de la population de *C. a. cupreonitens* par FOUILLET (1994b), ce qui ne semble pas exact (BOUGET *et al.*, 2014). L'appui d'un programme de recherche permettrait sans aucun doute d'apporter des éléments explicatifs supplémentaires. La base de données constituée avec rigueur pourra peut-être, dans un futur proche, fournir suffisamment d'éléments aux équipes de recherche qui s'empareront de ce sujet.

PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS

Ces huit années de collecte de données permettent maintenant d’avoir des éléments d’information sur la tendance des effectifs de la population de *Carabus auronitens cupreonitens*. Cet insecte endémique, qui justifie la création de la réserve, semble être dans une dynamique positive, au moins dans les peuplements adultes. La gestion productive et conservatoire qui est menée sur le site, depuis une dizaine d’années, avec ses actions phares (conservation de six sur-réserves à l’hectare, près de 100 ha d’îlots de vieux bois, maintien de souches hautes...) semble porter ses fruits.

Il reste à comprendre pourquoi il n’y a pas de tendance significative des indices d’abondance dans la strate défavorable. En effet, ne pas avoir détecté de tendance peut s’expliquer de deux manières : soit il n’y en a pas, soit le nombre d’unités statistiques échantillonnées est trop faible pour détecter ces tendances au milieu du bruit de fond. Pour mieux séparer ces deux explications, il sera nécessaire d’ajouter au moins deux sites de piégeage dans ce type de peuplement. En 2015, les deux parcelles seront tirées au sort et intégreront le protocole de suivi.

L’accumulation de telles données permet également de compléter les connaissances encore fragmentaires sur la sous-espèce. Elle est en effet peu abondante sur le massif et sa répartition n’est pas uniforme mais de type “agrégat”. Sa situation semble plus “confortable” dans les peuplements d’âge moyen à ancien, sans pour autant que l’on puisse dire que les jeunes peuplements lui soient très défavorables. Ils permettent peut-être dans notre contexte le maintien de quelques individus capables par la suite de recoloniser la parcelle. Les aulnaies, à partir du moment où l’engorgement n’est pas permanent, sont leur biotope de prédilection.

Les éléments que nous apportons dans le cadre de la mise en œuvre de ce protocole nous informent sur son écologie et nous rassurent sur l’évolution des populations de *C. a. cupreonitens*. Mais c’est bien le concours du monde de la recherche qui pourra éclairer le gestionnaire et les structures associées sur l’écologie précise de ce Carabe et son statut. Des études génétiques sont à entreprendre pour déterminer sa panmixie, sa consanguinité... Des études statistiques plus poussées avec des données plus nombreuses sont à prévoir concernant le rôle des humus, du recouvrement herbacé, de la disponibilité en proies pour enfin comprendre ce qui est à l’origine de sa répartition en agrégat sur le massif.

REMERCIEMENTS. – Nous remercions tout particulièrement Jean-François Elder pour sa disponibilité et ses précieux conseils. Sa qualité d’entomologiste de référence sur la Réserve naturelle concourt à l’atteinte des objectifs assignés à cette réserve. Nous remercions également Thierry Noblecourt pour son appui et son engagement. Enfin un grand merci à Fabien Soldati pour sa relecture attentive et ses précieux conseils.

AUTEURS CITÉS

- ALTHOFF G. H., HOCKMANN P., KLENNER M., NIEHEUS F. J. & WEBER F. 1994. – Dependence of running activity and net reproduction in *Carabus auronitens* on temperature. In : Dessenger K., Dufrene M., Loreau M., Luff M. L. & Maelfait J. P. (éds), *Carabid Beetles: ecology and evolution*. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 95-100.
- BOUGET C., PARMAIN G., GILG O., NOBLECOURT Th., NUSILLARD B., PAILLET Y., PERNOT C., LARRIEU L. & GOSSELIN F., 2014. – Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation*, **17** (4) : 342-353.
- BURNHAM K. P. & ANDERSON D. R., 2002. – *Model Selection and Multi-Model Inference*, 2nd edition. New York : Springer, 351 p.
- COLLECTIF, 1996. – *Compte rendu du séminaire “Chrysocarabus auronitens cupreonitens”*. 9 et 10 mai 1996, Balleroy. DIREN de Basse-Normandie/ONF, 79 p.
- DAJOZ R., 1998. – *Les insectes et la forêt*. Édition Lavoisier, Tech et Doc, 594 p.
- ELDER J.-F., 1995. – *Synthèse bibliographique sur les Carabus, Cychrus et Calosoma pour servir à leur conservation et à la gestion de leurs milieux*. Rapport d’étude pour le compte du Parc naturel régional Normandie-Maine. Saint-Lô : Centre d’Initiation à l’Environnement Le Fayard, 32 p.

- ELDER J.-F., 1999. – *Plan de gestion 1999-2004 de la Réserve Naturelle de la Forêt Domaniale de Cerisy (Calvados-Manche)*. Rapport d'étude pour le compte de la DIREN de Basse-Normandie et de l'Office National des Forêts, 64 p.
- ELDER J.-F. & CONSTANTIN R., 1996. – *Contribution à la connaissance et à la préservation du patrimoine entomologique de la Réserve Naturelle de la Forêt Domaniale de Cerisy*. Rapport d'étude pour le compte du Ministère de l'Environnement et de l'Office National des Forêts. Saint-Lô : Centre d'Initiation à l'Environnement Le Fayard, 7 p.
- ÉTIENNE S., 2009. – *Plan de gestion 2009-2014 de la Réserve Naturelle Nationale de la forêt domaniale de Cerisy*. Rapport ONF pour la DREAL de Basse Normandie, 149 p + annexes.
- FOUILLET P., 1994a. – *Étude des populations de Chrysocarabus auronitens cupreonitens Chevrolat de la forêt de Cerisy*. Rapport d'étude pour le compte de la DIREN de Basse-Normandie. Office Pour l'Information Éco-entomologique, 31 p.
- 1994b. – *Étude des populations de Chrysocarabus auronitens cupreonitens Chevrolat de la forêt de Cerisy (Calvados) : synthèse des expérimentations du printemps 1992 et de l'automne 1993*. Rapport d'étude pour le compte de l'Office National des Forêts, 25 p.
- INPN, 2015. – *Inventaire national du Patrimoine naturel*, <http://inpn.mnhn.fr>. Muséum national d'Histoire naturelle (éd), 2003-2015.
- JABIOL B., BRÊTHES A., PONGE J.-F., TOUTAIN F. & BRUN J.-J., 1995. – *L'humus sous toutes ses formes*. Édition École Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, 63 p.
- MALAUSSA J.-C. & HONORÉ M., 1997. – *Méthodologie de suivi des populations de carabes*. Rapport d'étude pour la Direction de la Nature et des Paysages, 13 p. + annexes.
- NAGELEISEN L. M. & BOUGET C. (coord.), 2009. – L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail "inventaires entomologiques en forêt" (Inv. Ent. For.). *Office National des Forêts, Les dossiers Forestiers*, 19 : 144 p..
- PORET-BOUCHARD G., 2006. – Étude des modalités de piégeages et suivi des populations de *Chrysocarabus auronitens cupreonitens* de la forêt de Cerisy, 16 p.
- R CORE TEAM, 2015. – *R : a language and environment for statistical computing*. Version 3.0.2, 25 September 2013: Vienna, Austria, ed. R Foundation for Statistical Computing. <http://cran.r-project.org>.
- TIBERGHEN G., 1990. – *Les Carabidae de la forêt d'Écouves (Orne) ; inventaire faunistique et biogéographique, analyse des populations et peuplements, commentaires pour la préservation d'espèces, formes, groupements, et de leur biotope*. Rapport d'étude pour le compte du Parc Naturel Régional Normandie-Maine. Office pour l'Information Éco-Entomologique, 95 p.
- VERGNES A., CHANTEPIE S., ROBERT A. & CLERGEAU Ph., 2013. – Are urban green spaces suitable for woodland carabids? First insights from a short-term experiment. *Journal of Insect Conservation*, 17 (4) : 671-679.
- WEBER F. & KLENNER M., 1987. – Life history phenomena and risk of extinction in a subpopulation of *Carabus auronitens*. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 (1-4) : 321-328.
- ZUUR A. F., IENO E. N., WALKER N., SAVELIEV A. A. & SMITH G. M., 2009. – *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York : Springer, 574 p.

ANALYSE D'OUVRAGE

BÖCHER J., KRISTENSEN N. P., PAPE Th. & VILHELMSSEN L. (éds), 2015. – *The Greenland Entomofauna, an identification manual of Insects, Spiders and their Allies*. Fauna Entomologica Scandinavica, 44. Leiden & Boston : Brill, xvi + 881 p. ISBN : 978 90 0 425640 8. Prix : 75 €.

L'excellente série *Fauna entomologica scandinavica*, un peu en sommeil ces derniers temps, nous avait habitués à des ouvrages de format commode, pouvant être facilement emportés avec soi, dans une petite station de terrain par exemple. Ici, on change carrément les habitudes avec un manuel de 22 × 29 cm, 4,5 cm d'épaisseur et un poids que l'on peut estimer à 2 kg. Et on change aussi de domaine géographique, car, jusqu'ici, la série ne comprenait que des livres sur la faune du Danemark et de la Fennoscandie, soit la péninsule Scandinave, la Finlande et une étroite zone adjacente