LES CARABES DU BOCAGE ET DES BOIS ENVIRONNANT LA FORÊT DE TOUFFOU (LOIRE-ATLANTIQUE)

par
Éric TEXIER

Résumé : Cette étude vise à démontrer la pérennité des colonies de Carabes rencontrées dans le bocage qui encadre la forêt de Touffou (Loire-Atlantique). Après une présentation de l'aire étudiée, incluant un bref historique de la forêt et son peuplement en Carabes passé et actuel, mais aussi l'origine et l'intensité de l'arasement des haies en 38 ans, l'auteur, consécutivement à ses prospections et collectes dans le bocage et bois au cours de l'hiver 2002-2003, entreprend la dissection des femelles et, par l'examen du contenu de leur spermathèque, prouve l'existence de colonies fécondes dans ces biotopes. Ensuite sont analysés la dispersion des Carabes sur le biotope, la diversité et le volume des espèces collectées, ainsi que le *sex-ratio* de l'ensemble des captures, mais aussi la nature des haies sélectionnées par les carabidés, le choix du support d'hivernation et son partage entre espèces. Enfin, l'auteur conclut sur la valeur du bocage pour les Carabes.

Summary : *This study aims to demonstrate the perpetuation of ground beetle colonies met in hedgerow surrounding the forest of Touffou (Loire-Atlantique). After presentation of studied area including brief forest history and its present and past population of ground beetle, and also origin and intensity of hedges pulling up for 38 years, the author during the winter 2002-2003 prospects and collects in the hedgerow and woodlots and consecutively undertakes dissection of females and, after examination of content of their spermatheca proves there are fertile colonies in these biotopes. Then, are analysed dispersion of carabid on the biotope, diversity and volume of collected species, sex-ratio for all captures and also kind of hedges selected by carabid, choise of winter support and how it's divided between species. Finally, the author concludes in favour of hedgerow value for ground beetle.*

Mots-clés : éco-éthologie, carabidés, bocage, collectes hivernales, fécondation, dissection, spermathèque.
Key-words : *eco-ethology*, *ground beetles*, *hedgerow*, *wintry collecting*, *fecundation*, *dissection*, *spermatheca.*

Les travaux publiés sur les relations qui existent entre les coléoptères carabidés (*Carabidae*) et leur biotope sont le plus souvent des études faites sur les carabiques, plus rarement sur les seuls Carabes (*Carabinae*) au sens strict. De plus, ils concernent le plus souvent des structures agricoles (CACHAN et al. 1975) ou forestières (BOUGET 2001), plus rarement bocagères (POLLARD 1968 ; BUREL 1989).

L'objet de ce travail est de mieux comprendre la présence de ces insectes de milieux plutôt faiblement anthropisés dans un réseau de haies vives, en prenant comme aire d'étude le territoire bocager qui environne un ancien massif forestier.

Après la présentation du territoire d'étude et des méthodes d'investigation de terrain, les résultats sont discutés au plan éco-éthologique sur la base d'une cartographie des espèces. En laboratoire, l'examen de la spermathèque des femelles permet de documenter la reproduction des espèces collectées dans les haies pour tenter de répondre à la question de la pérennité des colonies de Carabes en milieu bocager.

I - Présentation de l'aire d'étude

Généralités

Le massif forestier de Touffou est situé dans le département de la Loire-Atlantique (*fig. 1*) à onze kilomètres au sud-est de Nantes. Le territoire d'étude est inégalement réparti sur trois communes. La plus grande part orientale, correspondant aussi à la majeure partie du massif forestier, dépend de la commune de Vertou. Une autre large section localisée au sud-ouest se rattache à celle du Bignon. Enfin, au nord, une modeste amorce est raccordée aux Sorinières.

Le territoire d'étude est sur un plateau dont l'altitude maximale de 57 mètres – au sud de la forêt – décline progressivement vers le nord, pour atteindre 33 mètres au point de confluence de ruisseaux localisés dans l'espace bocager étudié. Appartenant au Massif armoricain, le sous-sol est majoritairement constitué de roches intrusives, un leucogranite ou granite alcalin à deux micas. Au sud, cette bande granitique est cisaillée par une importante faille, dans le prolongement de celles du Sillon de Bretagne, occupée par un filon de quartz subvertical dont l'épaisseur maximale est d'environ 10 mètres. Suite aux mouvements tectoniques du socle, le granite a subi sur une large étendue un broyage intense (métamorphisme cataclasique), à l'origine des mylonites et ultramylonites, roches qui ont pris une structure feuilletée, noduleuse ou bréchique.

Outre les récentes alluvions des fonds de vallées, des formations du Quaternaire sont

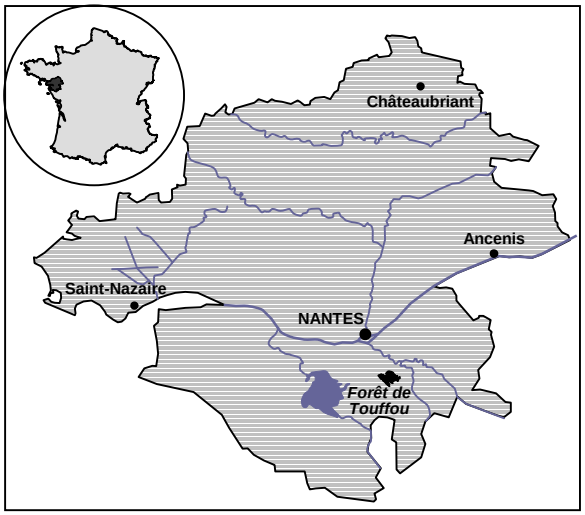


Figure 1 – ***Localisation de l'aire d'étude***.

sous-jacentes d'une grande partie de la forêt et du bocage au sud-est du territoire d'étude. Ce sont des sables et des limons éoliens qui ont échappé à l'érosion sur les parties les plus élevées du plateau. Ces dépôts dont l'épaisseur est faible – moins d'un mètre – fournissent des sols podzoliques peu fertiles, avec un pH acide (5 à 6). La décomposition du leucogranite sous l'influence du climat atlantique donne naissance à des terres à dominantes argileuses qui sont souvent saturées d'eau lors des précipitations d'automne et d'hiver (*fig. 2*).

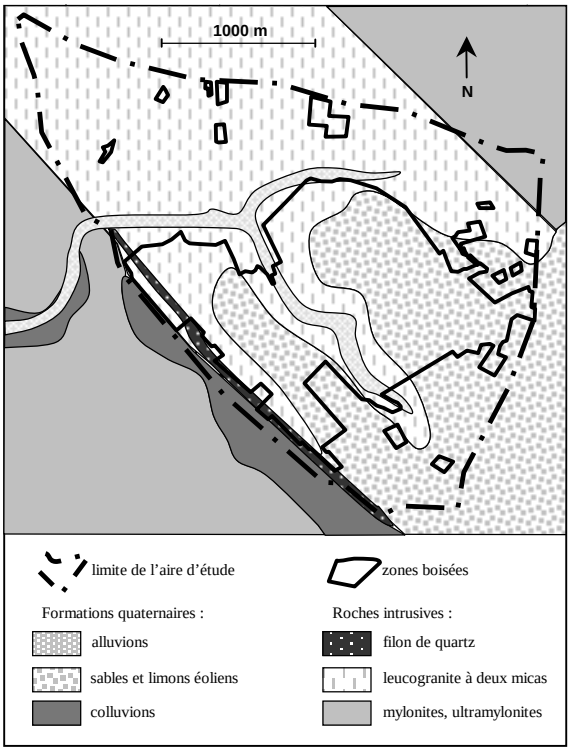


Figure 2 – ***Aperçu géologique de la Forêt de Touffou et de ses environs***.

Le bocage et les bois associés

Délimité par trois routes – la route nationale 137 au sud-ouest, les départementales 105 au sud-est et 76 au nord (*fig. 3*) – le bocage de la zone d'étude est constitué par un réseau de haies discontinues formées exclusivement d'essences feuillues. Le chêne (*Quercus* sp.) est l'essence la plus répandue devant le châtaignier (*Castanea sativa*). Les autres essences sont marginales : bouleau verruqueux (*Betula verrucosa*), hêtre (*Fagus silvatica*) ou saule (*Salix* sp.). Les arbres sont au stade du perchis ou de la futaie. Le bas-perchis est presque aussi fréquent que le haut-perchis mais ce sont les arbres de futaie qui dominent nettement. Les haies sont presque partout dégradées par manque d'entretien. Sur certains tronçons, la taille en « têtard » étant abandonnée, les chênes sont morts sur pied, devenant support d'épais ronciers. En plusieurs endroits existent des haies basses constituées uniquement de prunelliers (*Prunus spinosa*), de ronces (*Rubus fruticosus*) ou d'églantiers (*Rosa canina*).

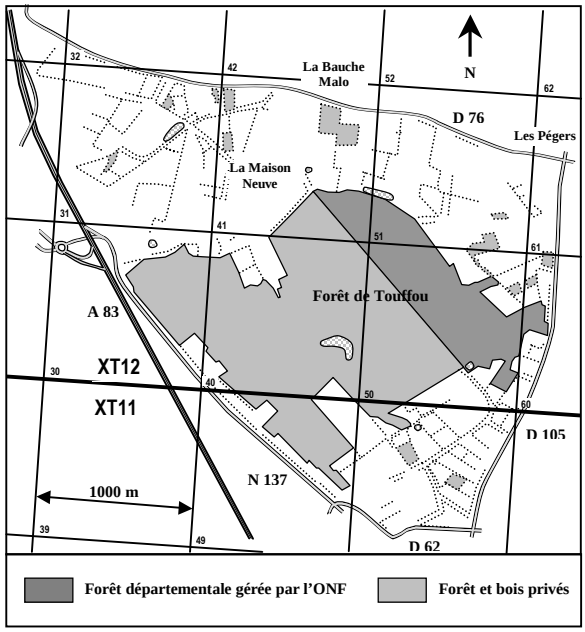


Figure 3 – ***Présentation de l'aire d'étude et du maillage UTM***.

Sur l'ensemble de l'aire d'étude, les prairies sont nombreuses et plus ou moins entretenues. Elles sont parfois pâturées par des bovins, surtout en période estivale, puisqu'à la mauvaise saison plusieurs parcelles sont détrempées pendant de longues semaines, malgré l'existence d'un réseau de drainage. Les parcelles inondables sont situées pour la plupart à la lisière sud de la forêt ou très en retrait de celle-ci au nord-ouest. En général, et quelle que soit l'utilisation des

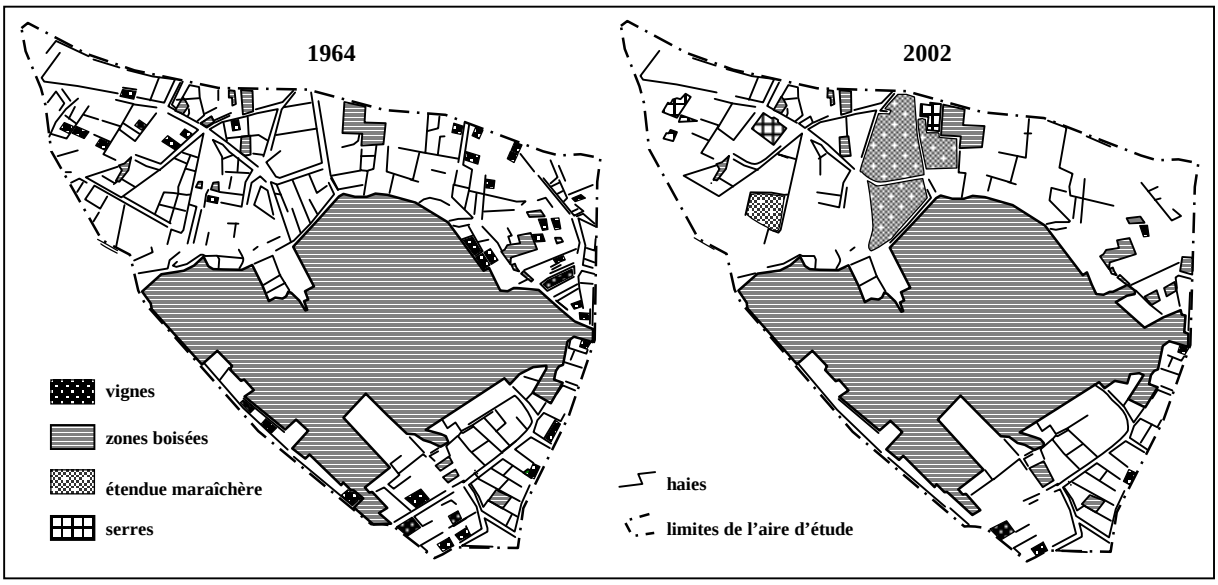


Figure 4 – ***Évolution de l'occupation du sol entre 1964*** **(à gauche)** ***et 2002*** **(à droite).**

prairies, le réseau bocager est maintenu, mais il disparaît partiellement avec l'installation de la vigne – sur des parcelles situées surtout au sud – et totalement sur de vastes étendues réservées au maraîchage au nord de la forêt (*fig. 4*).

Les bois et bosquets satellites de la forêt de Touffou représentent sur le secteur étudié une surface peu étendue et sont plus fréquents sur la partie nord. Ils sont le plus souvent des vestiges de la forêt, après son défrichement passé, comme l'atteste la présence du fragon (*Ruscus aculeatus),* espèce thermophile à nuance subatlantique, témoin de l'ancienneté du boisement, évaluée à au moins 150-200 ans par Christian Perrrein lors de ses recherches phytohistoriques sur le bocage vendéen (PERREIN 1991). S'il existe dans certains bois de rares conifères, les feuillus sont dominants, avec le chêne pour principale essence, puis le châtaignier et parfois du hêtre. La majorité des peuplements sont au stade du perchis, la futaie étant représentée ponctuellement, surtout par quelques arbres localisés en lisière. L'abattage des arbres est souvent conséquent et lorsque le bois n'est pas totalement rasé, c'est la moitié de sa surface qui est exploitée. Le bois présente ensuite un peuplement très aéré auquel lui succèdent des taillis de chêne colonisés par de la ronce, avec des îlots denses de prunellier ou de saule. L'état dégradé de ces boisements ne témoigne pas d'une gestion raisonnée au long terme. Dans les années 1950, les bois et bosquets de châtaignier étaient valorisés par une exploitation en taillis et perchis, en coupes réglées de 10 ou 15 ans. Si du chêne était présent sur la parcelle, l'essence pouvait être conservée, offrant encore un refuge à la faune locale.

La forêt de Touffou

Le massif forestier de Touffou s'étendait au haut Moyen Âge sur plusieurs milliers d'hectares, atteignant la Sèvre Nantaise à l'est et le lac de Grand-Lieu à l'ouest, soit sur au moins une vingtaine de kilomètres à vol d'oiseau. Au Moyen Âge, la forêt est sous la dépendance des ducs de Bretagne qui en font un lieu de chasse privilégié lors de leurs séjours à Nantes, avant qu'elle ne devienne propriété du domaine royal en 1532, lors du rattachement de la Bretagne à la France. Les défrichements médiévaux et modernes ont rongé de toutes parts le vaste espace forestier, au profit surtout de landes et de prairies (TONNERRE 1994 ; KERVAREC 1999). À partir de la fin du XVII^{e} siècle et surtout au XVIII^{e} siècle, le massif devient une réserve utile à la construction navale nantaise (Itinéraires-Découvertes 1997).

Aujourd'hui, cette forêt de 220 hectares, de 2 750 mètres de long sur 1 750 mètres de large, est surtout gérée par plusieurs propriétaires privés. En effet, seuls 47 hectares sont gérés par l'Office national des forêts (ONF), consécutivement à l'achat par le Département de la Loire-Atlantique de la partie orientale du massif en 1977 (*fig. 3*).

Le peuplement forestier est mixte : feuillus et conifères. Le détail du boisement de la partie privée est difficile à établir sans les informations de leurs propriétaires, non communiquées par

l'organisme gestionnaire. En revanche, la partie publique est statistiquement bien connue, en pourcentage : chêne (50%), pin sylvestre (20%), châtaignier (15%), autres feuillus (hêtre, charme, bouleau) (15%). Mes prospections à la périphérie du massif m'ont montré qu'il y a beaucoup de similitudes dans les peuplements et la gestion entre les parties privées et publiques. Ajoutons qu'en dehors de la zone gérée par l'ONF où le public est toléré, les parties privées sont interdites d'accès, voire dangereuses, du fait des chasses fréquentes au gros gibier. La forêt est cependant classée en Zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) de type 2, ce qui correspond à un grand ensemble naturel à fortes potentialités biologiques.

L'évolution du maillage bocager

Le bocage de l'Ouest de la France a été particulièrement affecté par les restructurations foncières et les regroupements des parcelles d'exploitation, opérés individuellement par des agriculteurs soucieux d'améliorer leurs productivités, ou collectivement à l'échelle des communes, dans le cadre d'un remembrement général.

L'importance de l'arasement du bocage du territoire d'étude a pu être quantifié par la comparaison de deux cartes au 1/25.000 produites par l'Institut géographique national (IGN), l'une éditée en 1964, l'autre en 2002. C'est donc sur une période d'environ 38 ans qu'un bilan peut être dressé. Après agrandissement de l'aire d'étude des deux éditions à la même échelle à l'aide d'un photocopieur, le maillage bocager est mesuré linéairement avec un décimètre, en traçant au feutre rouge le réseau des haies prospectées en 2002, et d'une couleur différente celui disparu actuellement mais distinct sur la carte de 1964. L'évolution de l'arasement est différente entre le nord et le sud de la forêt. Aussi, ces deux parties seront singularisées, malgré leur différence de superficie, – en utilisant comme repère la voie forestière nommée « La Grande Allée » qui partage la forêt dans sa longueur –en appliquant le terme « bocage nord » pour la partie située au nord de l'allée, et « bocage sud » pour celle localisée au sud.

Si la comparaison des cartes (*fig. 4*) donne une idée de l'évolution du paysage bocager en 38 ans, seul le *tableau I* la synthétise avec des chiffres. Ainsi, le bocage nord présente une longueur de haies presque trois fois supérieure (33,4 km) à celui situé au sud (11,6 km). L'arasement a d'avantage concerné le réseau situé au nord avec plus de la moitié des haies supprimées, contre un quart du linéaire pour le réseau bocager situé au sud. Pour l'ensemble du biotope étudié, c'est presque la moitié des haies qui a disparu en moins de quatre décennies.

Tableau I
État du bocage sur l'espace étudié.

état/localisation des haies	bocage nord	bocage sud	total
haies maintenues (en km)	14,7	8,79	23,5
%	*44*	*75,5*	*52,1*
haies arasées (en km)	18,7	2,85	21,5
%	*56*	*24,5*	*47,9*
total (en km)	33,4	11,64	45
%	*74,1*	*25,9*	*100*

L'étude des cartes (*fig. 4*) montre également que le périmètre de la forêt est resté presque identique, seuls quelques bois ont disparu dans l'intervalle de dates. Toutefois, deux bois (D et E) sont apparus lors de l'abandon d'une parcelle de vigne en 1964 (*fig. 5*). Pendant plusieurs années, des bouleaux colonisèrent cette parcelle avant d'être progressivement remplacés par l'actuelle chênaie (Paule DESCLOS LE PELEY, *lettre du 16 mai 2004*).

Précisons que la carte de 1964 a occulté la présence de quelques espaces boisés. Une enquête auprès des résidents locaux a permis de confirmer leur existence à cette époque. Enfin, l'étude diachronique de cet espace met aussi en évidence la forte régression des surfaces en vignoble et l'augmentation des tenues maraîchères.

Pour comprendre comment ces changements se sont imposés, j'ai bénéficié de l'expérience paysagère de certains agriculteurs dont l'exploitation est dans l'aire étudiée. L'un d'entre eux, Daniel GUILLON (*comm. pers*. 2003), m'a fourni d'intéressants renseignements. Ainsi, bien que les sols permettent la culture céréalière en périphérie de forêt, avec d'honnêtes rendements, ils sont souvent inondés pendant des mois et leur long ressuyage permet difficilement une valorisation agricole. Ce fut toujours le cas, ce qui explique la rareté des cultures et l'abondance des prairies. Ceci a grandement contribué à ralentir l'arasement des haies bénéfiques à la

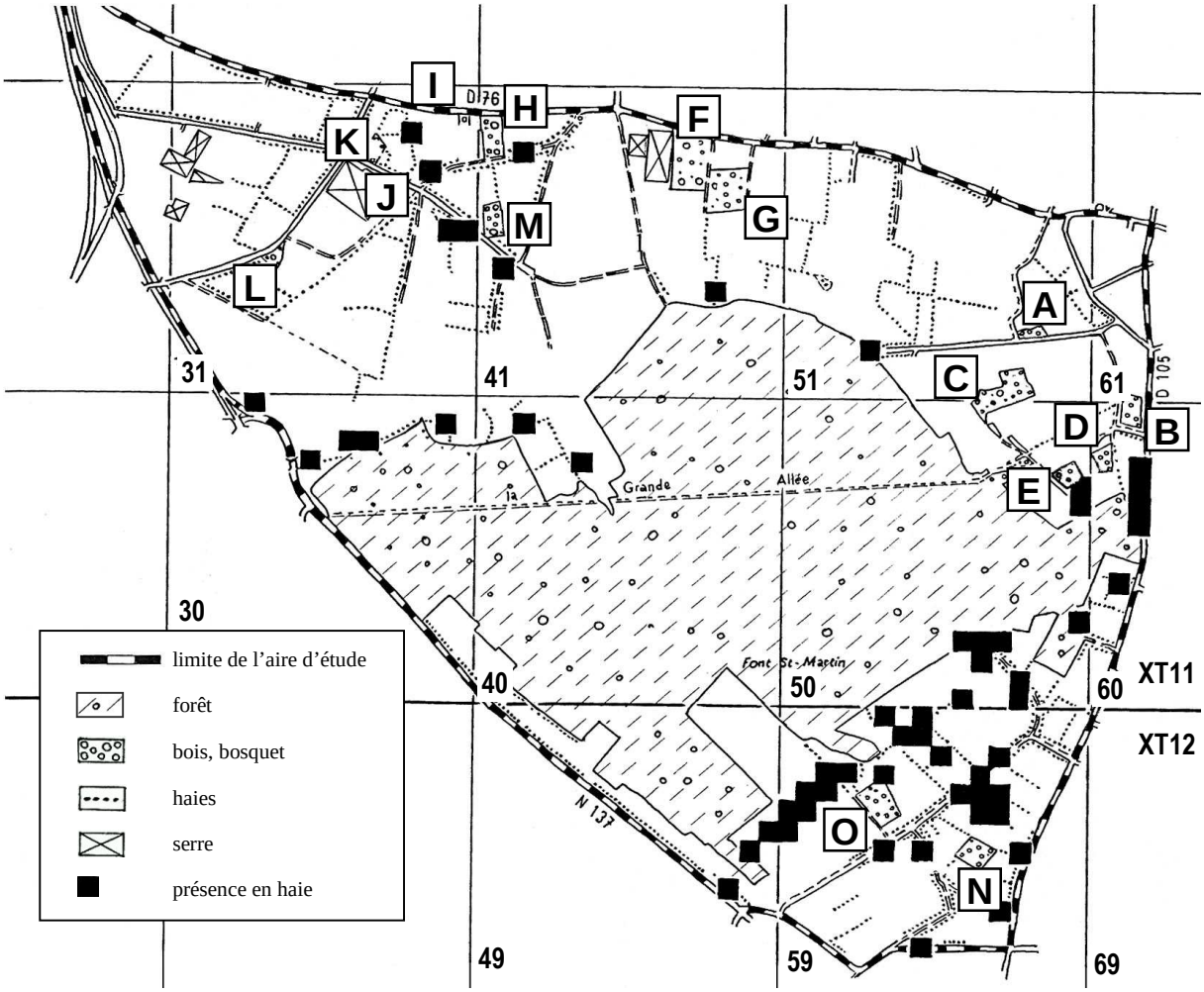


Figure 5 – ***Localisation des Carabes dans les haies et dénomination des bois et bosquets.***

protection des sols et des troupeaux contre les aléas climatiques.

Cependant le bocage disparaît lors de la plantation de la vigne. En effet, la viticulture n'est pas compatible avec la haie qui conserve l'humidité, accentue l'effet du gel et empêche son aération. Les cartes de 1964 et 2002 mettent en évidence la suppression totale des haies dans les espaces riches en vigne, mais l'édition de 2002 montre une diminution des parcelles de vigne pour l'ensemble de l'aire d'étude, conséquence des nouveaux choix de politique agricole. Les haies rescapées supportent cependant l'emploi des pesticides liés aux traitements du vignoble dont l'exploitation est mécanisée. Antérieurement, tous les travaux étaient effectués avec une charrue tractée par un cheval.

Depuis la mise en place du remembrement, certaines obligations du bail agricole ne sont plus respectées, comme l'entretien des haies tous les 7 à 9 ans ou le curage des fossés. Le bocage n'est plus entretenu régulièrement sur la zone d'étude depuis 25 ans. Enfin, le rachat des terrains par les maraîchers, dont les modes de productions exigent l'arasement complet des haies, débouche sur le stade ultime de la destruction du paysage bocager.

II - Techniques appliquées aux recherches sur le terrain

La prospection

La prospection a eu lieu pendant dix jours répartis sur une période d'environ deux mois, entre le 26 décembre 2002 et le 20 février 2003, généralement par journée complète, toujours en utilisant des bottes, une paire de gants et un piochon.

Sur le terrain, tout support pouvant receler un Carabe est inspecté : souche, tronc au sol, chevelu d'un chablis, rocher couvert par des végétaux, collet des arbres, bouteille en plastique ou en verre, etc. Les talus sont exploités judicieusement en évitant une inutile détérioration. La prospection est rendue difficile par les nombreux barbelés souvent rouillés, par les épais ronciers des haies dégradées, les églantiers et autres essences épineuses, qui peuvent abriter pourtant une souche attractive. Il faut parfois ouvrir un passage avec les bottes dans certaines haies, avant de s'y déplacer « à quatre pattes » tout en se méfiant de certaines d'entre-elles abritant des encombrants variés, pièces de carrosserie automobile ou de tracteur…

Malgré ces aléas, la prospection se réalise sans fatigue excessive, car la collecte s'effectue soigneusement, donc lentement. Au terme de la prospection, c'est un linéaire de 23,5 kilomètres qui a été inspecté, auquel s'ajoutent les bois.

Collecte et inventaire des données

Chaque découverte de Carabe vivant, mort, ou à l'état de débris identifiables sur une station, est suivie du dépôt du coléoptère dans un flacon plastique de 250 ml, qui sert au marquage des captures et qui contient un peu de mousse végétale. Dès lors, le pointage précis de la découverte est effectué sur une copie de l'aire d'étude, issue de la carte IGN édition 2002, agrandie au photocopieur. Ensuite, à côté de ce pointage, est assigné un numéro précis qui sera aussi celui du futur marquage élytral du Carabe ; puis ce numéro est reporté sur une feuille de collecte et sur la même ligne est indiquée la largeur du tronc de l'arbre, mesure prise avec un mètre à ruban, à 1,50 mètre de haut, depuis le collet du végétal au pied duquel a eu lieu la capture. Si c'est une souche, son diamètre est mesuré. Enfin, l'aspect exact du support qui contenait la loge du Carabe est indiqué, ainsi que d'autres éléments concernant la nature de la haie, son épaisseur mesurée par appréciation visuelle, les essences végétales dominantes, sans être exhaustif.

Le marquage élytral

Le marquage élytral est la méthode de terrain choisie pour référencer et identifier les individus prélevés. Le numéro de marquage assigné est issu d'une table des perforations élytrales, constituée de 54 possibilités différentes (*fig. 6*), la perforation concernant soit un, deux, ou les

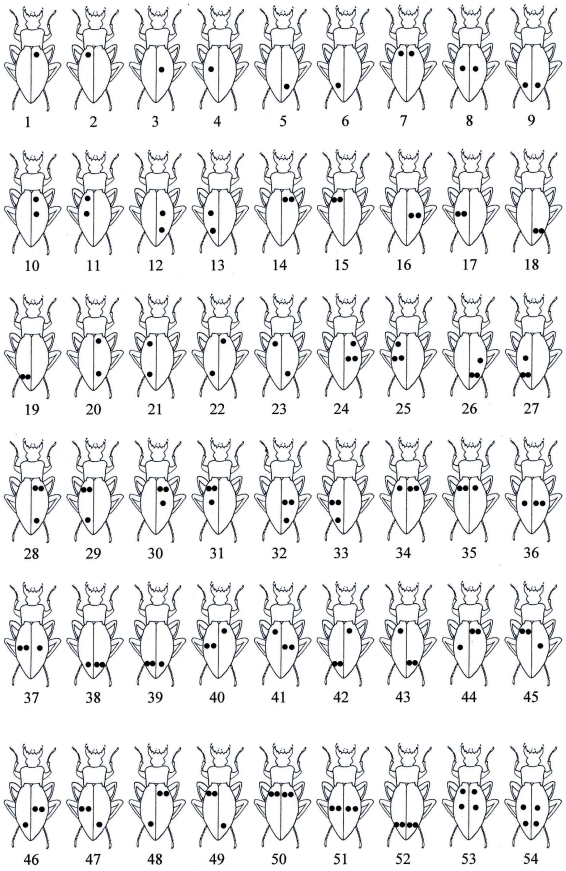


Figure 6 – ***Tableau des marquages élytraux***.

deux élytres à la fois, avec trois niveaux de marquage sur l'élytre : au plus près du pronotum, au milieu de l'élytre, à son apex. Sur un élytre aucun niveau ne reçoit plus de deux perforations, technique qui évite les marquages ambivalents, sources d'erreurs lors des dissections. Par exemple, lorsque quatre *Carabus problematicus* et deux *C. cancellatus* sont collectés au sommet d'une souche, tous recevront le même marquage, car ils sont tous capturés sur le même support d'hivernation.

À ce stade de la procédure, chaque Carabe du flacon correspondant au même marquage est repris et seules les femelles reçoivent la perforation élytrale adéquate. Il convient d'utiliser une aiguille entomologique n° 1 pour, – sans écarter les élytres, mais en la maintenant fermement entre le pouce et l'index au niveau des gouttières élytrales, face dorsale dirigée vers le ciel – perforer son tégument sans la blesser. Elle est ensuite déposée dans un second flacon, dit de détention, qui contient davantage de mousse. L'espèce correspondante est alors indiquée sur la feuille de collecte, à la suite du numéro de marquage commun au lieu de collecte et à cette femelle, et

le Carabe suivant est traité à son tour. Si c'est un mâle ou des débris sexables ou non, le sexe et l'espèce concernée sont notés sur la même feuille, et le spécimen vivant est relâché sur le lieu de la découverte pour qu'il poursuive sa diapause hivernale. De même, les débris seront abandonnés sur le site après leur détermination. Lorsque la totalité du flacon de marquage est étudiée, le motif ayant servi pour le lot de Carabes qui vient d'être traité est entouré sur la table des perforations afin d'éviter sa réutilisation ultérieure, et la prospection se poursuit.

Ce schéma est reproduit à l'identique pour chaque nouvelle découverte, ce qui est assez long, mais offre pour le traitement futur des informations une précision remarquable. Enfin, lorsqu'un lot représentant une journée de collecte a été disséqué, les motifs utilisés pour son marquage sont effacés sur la table des perforations, et ils sont dès lors de nouveau disponibles pour la prochaine prospection. De ce fait, 54 possibilités restent largement suffisantes pour l'identification individuelle des collectes.

Le maillage U.T.M

La zone étudiée (*fig. 5*) est comprise dans les deux carrés contigus XT11 et XT12 du quadrillage *Universal Transverse Mercator* (U.T.M.) de 100 km^2 chacun. Cette aire est divisée en 100 carrés de 1 kilomètre de côté ; dans l'aire d'étude, 10 carreaux (22, 32, 21, 31, 41, 51, 61, 30, 40 et 50) sont contenus dans la maille XT12, et 2 carreaux (49 et 59) dans la maille XT11. Chaque carreau de 1 kilomètre de côté est divisé en 16 x 16 carrés numérotés de 000, 001, …, à 255.

III - Peuplement carabologique des espaces périforestiers

Les haies

- **XT12**.31.205 : 3 ♀♀ de *C. cancellatus* dans du terreau recouvert de lierre, contenu dans une cépée de chêne localisée dans une haie de chênes et épineux épaisse de 4 m.
- **XT12**.31.219 : débris d'un ♂ de *C. cancellatus* dans une dépression de terreau située dans l'écorce d'une souche de 30 cm de diamètre, adossée à un chêne large de 22 cm, localisé dans une haie de chênes et épineux épaisse de 80 cm.
- **XT12**.31.232 : 1 ♂ de *C. nemoralis* sous la mousse recouvrant le terreau qui se forme au niveau des rejets situés au-dessus du collet d'un chêne large de 34 cm, localisé dans une haie de chênes et épineux, épaisse de 1,50 m.
- **XT12**.31.248 : 1 ♂ de *C. cancellatus* dans une poche de terreau contenue dans une petite cépée de chênes.
- **XT.12**.41.22 : 1 ♀ de *C. nemoralis* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées poussant au collet d'une souche de chêne de 46 cm de diamètre, localisée au sommet d'un talus, support d'une haie de chênes épars, un peu épineuse, épaisse de 1 m.
- **XT12**.41.44 : 1 ♂ de *C. cancellatus* dans une dépression remplie de terreau, située sur le bord d'une souche de 25 cm de diamètre, couverte de lierre, accolée à un chêne large de 20 cm, localisée dans une haie de chênes et épineux épaisse de 90 cm.
- **XT12**.41.197 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées, poussant au collet d'un chêne large de 42 cm, qui s'intègre à un linéaire de quatre vieux chênes distants les uns des autres.
- **XT12**.51.66 : 1 ♂ de *C. problematicus ;* 1 ♂-2 ♀♀ de C. *cancellatus* dans le terreau recouvert de lierre, d'une souche de 56 cm, localisée dans une haie de chênes têtards et de ronces, épaisse de 1 m.
- **XT.12**.30.79 : 1 ♂ de *C. cancellatus* dans le bois à consistance de balsa d'un tronc écorcé de 80 cm de haut et 34 cm de diamètre, situé en bordure d'un fossé de drainage rempli d'eau.
- **XT.12**.30.124 : 1 ♂ de *C. cancellatus* sous la mousse d'une poche de terreau contenue dans une souche de 36 cm de diamètre, localisée dans un réseau linéaire de chênes dispersés les uns par rapport aux autres.
- **XT.12**.30.157 : 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées, poussant au collet d'un chêne isolé large de 29 cm.
- **XT.12**.30.173 : 4 ♂♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées, poussant au collet d'un chêne large de 12 cm.
- **XT.12**.30.238 : 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées poussant au collet d'un chêne large de 53 cm, situé à 30 m de la lisière de la forêt.
- **XT.12.**40.46 : 1 ♂ et 2 ♀♀ de *C. problematicus* au sommet d'un tronc dressé, de 80 cm de haut et 32 cm de diamètre, son bois ayant la consistance du balsa ; gîte localisé dans une haie de chênes et épineux épaisse de 1 m. 1 ♀ de *C. problematicus* dans le terreau, localisée sous l'écorce d'une souche de 32 cm de diamètre, couverte de lierre. 1 ♀ de *C. cancellatus* dans le terreau couvert de lierre d'une souche de 30 cm de diamètre.
- **XT.12.**40.92 : 1 ♂ de *C. cancellatus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées poussant au collet d'un chêne large de 32 cm, arbre intégrant un réseau linéaire de chênes dispersés poussant en bordure de ruisseau.
- **XT12**.50.144 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées poussant au collet d'un chêne large de 87 cm, situé à l'extrémité d'une haie épaisse de 10 m, où domine le chêne.
- **XT12**.50.147 : 3 ♂♂ de *C. cancellatus* dans un tronc de chêne large de 15 cm, reposant sur le sol détrempé d'une haie épaisse de 9 m où le chêne domine. 10 m après ce tronc, 2 ♂♂-1 ♀ de *C. cancellatus* dans un dôme de terre recouvrant une souche de 20 cm de diamètre.
- **XT12**.50.163 : 3 ♂♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau placé au collet d'un chêne large de 19 cm, le sol s'asséchant sur le gîte.
- **XT12**.50.162 : 1 ♂ de *C. problematicus ;* 1 ♂ de *C. cancellatus,* sous la mousse de la fourche d'un siamois de chênes, arbres larges de 33 et 23 cm, poussant sur sol asséché.

• **XT12**.50.179 : 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous la mousse située au collet d'un chêne large de 11 cm poussant sur un talus de 1 m de largeur.
• **XT12**.50.192 : débris d'un *C. cancellatus* dans une poche de terreau placée dans la tête d'un têtard de chêne écorcé, large de 43 cm, posé au sol dans une haie épaisse de 3,50 m, où le feuillu domine.
• **XT12**.50.193 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse, recouvrant le terreau d'une souche de 29 cm de diamètre placée sur le bord d'une allée, d'une parcelle de chênes ronceuse à sol asséché.
• **XT12**.50.244 : 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées située au collet d'un chêne large de 41 cm, arbre appartenant à un bosquet de 22 chênes distants les uns des autres, mais tous localisés sur une prairie.
• **XT12**.50.250 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant du terreau, située au sommet d'une souche de 20 cm de diamètre, placée au sommet d'un talus de 1,50 m de largeur, sur lequel existe un alignement de chênes âgés, distants les uns des autres. 1 ♀ de *C. problematicus* sous la terre moussue, recouvrant la fourche située au ras du sol d'un siamois de chênes, arbres larges de 18 et 11 cm. 1 ♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* sous le terreau moussu recouvrant la fourche d'un siamois de chênes, arbres larges de 23 et 25 cm.
• **XT12**.50.251 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre nue située au collet d'un chêne large de 70 cm.
• **XT12**.60.22 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre nue située au collet d'un chêne de 51 cm de large, localisé dans une haie de chênes ronceuse, épaisse de 2 m, où les arbres distants les uns des autres croissent sur un talus de 50 cm de hauteur.
• **XT12**.60.41 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans le terreau et la litière, localisés au collet d'un chêne large de 13 cm, situé dans une haie de chênes et ronces épaisse de 2 m.
• **XT12**.60.42 : 1 ♀ de *C. problematicus* dans le terreau couvert de mousse, situé à la fourche d'un siamois de chênes, arbres larges de 28,5 et 16 cm.
• **XT12**.60.43 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre couverte de mousse, accolée à une grosse cépée de frênes ; 2 ♀♀ de *C. problematicus* dans du terreau recouvert de lierre, accolé à la cépée.
• **XT12**.60.44 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre d'une cépée de chênes, localisée dans une haie de chênes et épineux épaisse de 2,50 m.
• **XT11**.49.214 : 3♂♂ et 1♀ de *C. problematicus (*1er bloc), 1♀ de *C. problematicus (*2e bloc), spécimens réfugiés dans le terreau couvert de lierre et ronce qui s'accumule sur deux blocs de quartz de presque 1 m de largeur chacun, roches situées en bordure d'un alignement de jeunes chênes distants les uns des autres, partiellement colonisés par des ronces.
• **XT11**.49.232 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau, localisé dans une cépée de chênes, située dans une haie de chênes et ronces épaisse de 1 m.
• **XT11**.49.249 : 2 ♂♂ et 1 ♀ de C. *problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau du collet d'un chêne large de 18 cm.
• **XT11**.59.08 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous le terreau moussu d'une grosse cépée de chênes.
• **XT11**.59.09 : 1 ♂ de *C. cancellatus ;* 1 ♂ de *C. problematicus* dans le terreau nu de deux grosses cépées de chênes éloignées l'une de l'autre. 1 ♀ de *C. problematicus* sous la terre nue située au collet d'un chêne, distant des cépées précédentes. 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre nue d'une cépée de jeunes chênes.
• **XT11**.59.10 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau d'une cépée de chênes.
• **XT11**.59.26 : 1 ♂ de *C. cancellatus* dans une poche de terreau humide à sa base, localisée dans une cépée de chênes.
• **XT11**.59.27 : 1 ♂ de *C. cancellatus* dans le terreau couvert de lierre d'une cépée de chênes.
• **XT11**.59.43 : 3 ♂♂ et 5 ♀♀ de *C. problematicus* dans du terreau couvert de lierre, d'une souche de 34 cm de diamètre. 1 ♂ de *C. purpurascens* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées accolée à une cépée de chênes.
• **XT11**.59.44 : 1 ♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées située dans une cépée de chênes.
• **XT11**.59.60 : 1 ♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre nue située dans une large cépée de chênes.
1 ♂ de *C. problematicus* au collet terreux, sec et nu, d'un chêne de 54 cm de largeur, situé dans une haie de feuillus épaisse de 8 m.
• **XT11**.59.88 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans une poche de terreau localisée au sommet d'un têtard de 70 cm de haut, large de 42 cm, situé dans une haie de chênes et ronces épaisse de 1,50 m.
• **XT11**.59.92 : 2 ♂♂ de *C. problematicus* dans la terre nue située au collet d'un chêne large de 54 cm, poussant dans une haie de chênes et épineux épaisse de 4 m.
• **XT11**.59.95 : 1 ♀ de *C. cancellatus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées située au collet d'un chêne large de 51 cm, poussant dans une haie de chênes et épineux épaisse de 2 m.
• **XT11**.59.110 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre nue située au collet d'un chêne large de 1,03 m, poussant dans une haie de chênes et épineux épaisse de 4 m. 1 ♂ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées située au collet d'un chêne large de 66 cm, poussant dans une haie de chênes et épineux épaisse de 1 m.
• **XT11**.59.115 : 1 ♂ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau d'une souche de 22 cm de diamètre, située dans une haie de chênes épars et ronces épaisse de 1 m.
• **XT11**.59.120 : 2 ♂♂ de *C. problematicus,* chaque ex. dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées différente, située au collet d'un chêne têtard large de 84 cm, poussant dans une haie de chênes et épineux épaisse de 1 m.
• **XT11**.59.126 : 1 ♂ de *C. cancellatus* sous la terre nue d'une cépée de chênes.
• **XT11**.59.127 : 1 ♂ de C. *problematicus* sous le terreau et l'accumulation des feuilles mortes tassées, situés au collet d'un chêne large de 26 cm, poussant dans une haie de chênes et épineux épaisse de 2 m.
• **XT11**.59.141 : 1 ♂ et 2 ♀♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées située au collet d'un chêne large de 52 cm, poussant dans une haie de chênes âgés et épineux épaisse de 1 m.
• **XT11**.59.155 : 1 ♂ et 1 ♀ de *C. cancellatus* sous la terre nue d'une cépée.
• **XT11**.59.170 : 3 ♂♂ et 1 ♀ de *C. problematicus ;* 1 ♀ de *C. nemoralis* dans le terreau recouvert de lierre, d'une cépée de chênes située en lisière de bosquet.
• **XT11**.59.171 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant une poche de terreau, située dans un têtard posé sur le sol, d'une haie épaisse de 1 m où domine le chêne.
• **XT11**.59.172 : 2 ♂♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées, poussant au collet d'un chêne large de 43 cm de large, situé dans une haie épaisse de 2,50 m, où domine le chêne.
• **XT11**.59.181 : 1 ♀ de *C. cancellatus* et les débris d'un *problematicus,* dans deux loges séparées, d'une poche de terreau localisée dans un têtard de chêne large de 45 cm, reposant sur le sol d'une haie de chênes épaisse de 1 m, qui pousse en partie sur un talus de 80 cm de largeur.

• **XT11**.59.186 : 2 ♀♀ et 1 ♂ de *C. problematicus* dans du terreau situé à la fourche d'un siamois de chênes, arbres larges de 22 et 23 cm, poussant en lisière d'un bosquet d'environ 50 m de long sur 12 m de large, où le chêne domine le châtaignier.
• **XT11**.59.187 : 1 ♀ de *C. problematicus* sous le lierre et la mousse recouvrant un peu de terreau d'une cépée de châtaignier, poussant dans une haie ronceuse, épaisse de 2 m et constituée de chênes et châtaigniers.
• **XT11**.59.189 : 3 ♂♂ et 2 ♀♀ de *C. problematicus ;* 1 ♀ de C. *cancellatus* dans la terre, sous le racinaire d'une touffe de graminées, poussant au collet d'un chêne large de 43 cm, adossé à un talus médiocre, situé dans une haie épaisse de 1 m où le chêne domine, un bosquet de feuillus lui succédant. 2 ♀♀ de *C. problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau d'une cépée de châtaignier qui existe dans la haie épaisse de 1 m où domine le chêne, un bosquet de feuillus lui succédant.
• **XT11**.59.200 : 1 ♂ de *C. problematicus* dans le terreau d'une large cépée, située dans une haie de chênes et épineux épaisse de 1 m.

Les bois

• **XT.12**.31.**I** : Bois de chênes hauts de 15 à 20 m, en mélange avec du prunellier. Présence de fragon et abondance de roncier, suite à l'abattage d'une large surface du peuplement, poussant sur un sol asséché, rares gîtes exploitables. 1 ♀ de *C. cancellatus* sous la mousse recouvrant du terreau, situé à la fourche d'un siamois de chênes.
• **XT.12**.31.**J** : Bois anciennement rasé, devenu un taillis de chênes qui croît sur sol asséché, présence de prunellier et roncier, pas de fragon ; sur sa lisière existent des trouées constituées par des chasseurs, dans l'une d'elle, 2 ♂♂ de *C. cancellatus* dans un dôme de terre nue.
• **XT.12**.31.**K** : Bois de chênes hauts de 15 m, qui croissent sur sol frais, la ronce abonde suite au prélèvement soutenu des arbres, absence de fragon, rares gîtes favorables à l'hibernation. 1 ♀ de *C. cancellatus* dans une poche de terreau localisée dans une souche de taille médiocre, située sur un talus.
• **XT.12**.31.**L** : La Lande Chatterie, bosquet très dégradé, suite à l'abattage d'un bas perchis de chênes hauts de 10 m. Présence ponctuelle d'aubépine, hêtre, charme et fragon. La zone abattue est colonisée par les ronces et genêts à balais. Sur quelques gîtes accessibles, aucun Carabe.
• **XT.12**.41.**F** : Bois en cours d'abattage, constitué d'un mélange de chêne et châtaignier de 12 à 15 m de hauteur, qui poussent sur un sol asséché, formant un peuplement aéré, présence de 4 pins et de fragon. Collecte de 2 ♂♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* et 1 ♀ de *C. purpurascens* parmi les nombreux gîtes d'hibernation. A la lisière de l'exploitation maraîchère, dans une bouteille de bière en verre de 25 cl de teinte verte, 1 cadavre de *C. auratus.*
• **XT.12**.41.**G** : Bois de châtaigniers et chênes, le chêne domine, âge du peuplement et humidité du sol identique au précédent bois, absence de résineux, présence de fragon. Dans divers gîtes, capture de 6 ♂♂ et 6 ♀♀ de *C. problematicus* et 1 ♀ de *C. purpurascens.* A la lisière de l'exploitation maraîchère, parmi les bouteilles de bières de 25 cl, dans une de teinte brune, un cadavre de *C. auratus*, dans une autre de teinte verte, 21 *C. auratus* morts, 1 *C. problematicus* et 1 *C. purpurascens.*
• **XT.12**.41.**H** : Bois rasé ou subsistent quelques peupliers et chênes hauts de 6 à 8 m, et surtout du taillis de chênes ronceux, les graminées dominent le biotope au sol nettement détrempé, pas de gîtes favorables à la collecte, aucun Carabe observé.
• **XT.12**.41.**M** : Bois de cépée de châtaigniers dominée par des chênes hauts de 12 m, peuplement aéré sur sol asséché, présence de fragon. Faiblesse des gîtes de collecte sur l'ensemble du bois, découverte d'un cadavre et 1 ♀ de *C. problematicus*, 1 ♂ et 1 ♀ et un cadavre de *C. nemoralis .*
• **XT.12**.51.**A** : Bosquet de chênes hauts de 15 m, quelques hêtres et sapins, fragon présent, le peuplement formé d'arbres très espacés, sur les rares gîtes exploitables, aucun Carabe.
• **XT.12**.51.**C** : Bois composé uniquement de feuillus, à l'ouest le sol est détrempé et le saule domine, en mélange avec les prunelliers et la ronce. Peu de gîtes d'hibernation existent. La partie Est contient des chênes hauts de 20 m qui croissent sur un sol asséché, à la lisière de ce secteur, 1 ♀ de *C. problematicus* sous la mousse qui recouvre le terreau formé sur un tronc au sol, large de 24 cm.
• **XT.12**.50.**E** : Bois de chênes hauts de 15 m, croissant sur sol asséché, la ronce domine les trois quarts de sa surface. Sur la partie du bois dégagé où le sol est détrempé, 1 ♀ de C. *problematicus* sous la mousse recouvrant le terreau abondant situé dans une souche creuse de 29 cm de diamètre, dans une autre souche offrant le même aspect, de 19 cm de diamètre, 1 ♀ de *C. problematicus*. Sur un autre secteur du bois, 5 ♂♂ de *C. problematicus* dans un tas de terreau compacté en contact avec le collet d'un chêne abattu. Proche de l'allée, sur un chêne situé en lisière de bois, 1 ♀ de *C. problematicus* dans la terre nue en contact avec le collet de l'arbre.
• **XT.12**.60.**B** : Bois de chênes hauts de 10 m, qui poussent sur sol humide pour une partie du peuplement, l'autre sur sol plus asséché est envahie de ronciers, quelques aubépines et charmes complètent le peuplement d'aspect dégradé suite à son abattage passé, les arbres sont espacés, présence de fragon, aucun Carabe.
• **XT.12**.60.**D** : Bosquet de chênes, où les arbres hauts de 15 m sont distants les uns des autres, permettant au sol asséché de se couvrir de graminées. Sur une cépée de chênes abattus dont le bois non collecté est carié, capture de 7 ♂♂ et 5 ♀♀ de C. *problematicus* et 1 ♀ de C. *nemoralis.* En délitant toutes les bûches, en lisière de bois, sous la mousse recouvrant le terreau formé sur un tronc débité large de 25 cm, collecte dans la même loge de 2 ♂♂ de *C. problematicus* et 1 ♂ de *C. auratus*, à l'opposé de cette lisière, 1 ♀ de *C. problematicus* dans le terreau nu constitué au niveau des racines d'une souche de 25 cm de diamètre, extraite du sol.
• **XT.11**.59.**N** : Bois rasé pour la moitié de sa surface, sur celle-ci poussent des taillis de chênes envahis de ronces, sur les souches moussues visibles dans les allées entretenues à la débroussailleuse, aucun Carabe. Sur la partie épargnée, mélange d'une cépée de châtaigniers hauts de 12 à 15 m, et de chênes de 20 m, présence de fragon. Parmi les nombreux gîtes d'hibernation, collecte de 1 ♂ et 2 ♀♀ de *C. cancellatus* ; 1 ♂ et 1 ♀ de *C. purpurascens* ; 3 ♂♂ et 1 ♀ de *C. problematicus* ; 1 ♂ et 1 ♀ de *C. nemoralis.*
• **XT.11**.59.**O** : Chênaie au peuplement éclairci, poussant sur sol asséché couvert de ronce, les arbres sont hauts de 20 m, présence de fragon. Prospection possible uniquement sur les lisières, collecte de 14 ♂♂ et 12 ♀♀ de *C. problematicus* sur divers gîtes, 1 ♀ de *C. cancellatus* dans le terreau remplissant la cavité d'une souche.

Additif : Pour les bois **D** & **E**, l'historique des lieux est connu grâce au témoignage de Mlle Paule DESCLOS LE PELEY (*lettre du 16 mai 2004*). Avec l'abandon de la vigne qui occupait cet espace en 1962-1963, des bouleaux colonisèrent cette parcelle pendant plusieurs années, avant d'être progressivement remplacés par l'actuelle chênaie.

IV - Peuplement carabologique de la forêt de Touffou

Témoignages historiques

Malgré les diverses recherches bibliographiques menées, seul le *Catalogue des coléoptères de la Loire-Inférieure* de Joseph PENEAU (1906) atteste de la présence de quatre espèces dans cette forêt : *Calosoma sycophanta* et *C. inquisitor*, *Carabus cancellatus* et *C. monilis*. Pour compléter ce premier inventaire, j'ai pu consulter plusieurs collections entomologiques, notamment celles conservées par le Muséum d'histoire naturelle de Nantes. Cette recherche a permis d'ajouter une nouvelle espèce, *Carabus problematicus*, présent en quatre exemplaires dans la collection Édouard de L'ISLE, capturés en forêt de Touffou au cours de trois années différentes : 1903, 1904 et 1910.

Témoignages contemporains

Depuis cette publication de J. PENEAU (1906), mes prospections ont révélé la présence de cinq espèces : *Carabus cancellatus, C. auratus, C. problematicus, C. purpurascens et C. nemoralis*. Il convient d'ajouter deux autres espèces récoltées par des collègues : *Calosoma inquisitor*, une femelle capturée le 15 mai 2000 par Olivier JAFFREZIC (*comm. pers*.) et *Carabus monilis* par Claude Hermouet, en trois exemplaires à proximité d'une allée forestière, un le 21 mai 1989 et deux le 25 juin 1989 (HERMOUET, *lettre du 17 août 2004*). Pour ces deux espèces, c'est la technique du piégeage avec du vinaigre de vin qui a été utilisée.

En définitive, 98 ans plus tard, seule *Calosoma sycophanta*, espèce ailée peu fréquente en Loire-Atlantique, n'a pas été retrouvée (*tableau II*). Cela ne traduit pas nécessairement une régression de la carabofaune de cette forêt, mais plutôt l'absence d'une recherche organisée en période estivale pour cette espèce qu'il est peu probable de capturer en hiver.

Tableau II
Les Carabes de la forêt de Touffou : bilan diachronique par rapport à la richesse spécifique régionale

Loire-Atlantique et Vendée (FAVRETTO & TEXIER 2002)	début du XX^{e} siècle	charnière des XX^{e} et XXI^{e} siècles
Calosoma sycophanta	X	
Calosoma inquisitor	X	X
Campalita auropunctatum		
Carabus monilis	X	X
Carabus cancellatus	X	X
Carabus auratus		X
Carabus problematicus	X	X
Carabus purpurascens		X
Carabus nemoralis		X
Carabus granulatus		
Carabus arvensis		
Carabus auronitens		
Carabus coriaceus		
Carabus intricatus		
Carabus convexus		
Cychrus caraboides		
Cychrus attenuatus		
Total	**5**	**7**

Avec ses huit espèces, la forêt possède la moitié de la richesse spécifique connue pour les départements de la Loire-Atlantique et la Vendée (FAVRETTO & TEXIER 2002) (*tableau II*). Aussi, il pourrait être judicieux d'estimer que la richesse spécifique en Carabes de cette forêt, atteignait au début du XX^{e} siècle, et probablement encore de nos jours, neuf espèces, en incluant la présence de *C. coriaceus* jamais abondant mais largement répandu régionalement.

V – Résultats et discussion

Au terme de la prospection, la collecte réalisée est constituée de 243 spécimens, dont 213 exemplaires vivants, répartis en cinq espèces. Les résultats précisent le nombre des exemplaires pour chaque espèce en tenant compte si possible du sexe, pour l'ensemble des Carabes collectés en milieu périforestier (*tableau III*) et suivant les deux types de biotopes : haies bocagères (*tableau IV*) et bois satellites (*tableau V*).

Ces résultats sont d'abord discutés en considérant la géographie des collectes et des espèces. Puis, avec les autres informations recueillies sur le terrain, il est possible de faire quelques remarques sur l'éco-éthologie des Carabes hivernant en milieu périforestier.

Tableau III
Analyse de l'ensemble des Carabes collectés.

espèce	***Carabus problematicus***			***Carabus cancellatus***			***Carabus auratus***			***Carabus nemoralis***			***Carabus purpurascens***			total		
sexe	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris
nombre d'exemplaires	90	73	3	20	16	2	1	0	23	3	5	1	2	3	1	116	97	30
total	166			38			24			9			6			243		
en %	*68,3*			*15,6*			*9,9*			*3,7*			*2,5*			*47,8*	*39,9*	*12,3*

Tableau IV
Analyse des collectes dans les haies bocagères.

espèce	***Carabus problematicus***			***Carabus cancellatus***			***Carabus auratus***			***Carabus nemoralis***			***Carabus purpurascens***			**total**		
sexe	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris
nombre d'exemplaires	51	42	1	17	11	2	0	0	0	1	2	0	1	0	0	70	55	3
total	94			30			0			3			1			128		
en %	*73,4*			*23,4*			*0*			*2,35*			*0,78*			*54,7*	*43*	*2,3*

Tableau V
Analyse des collectes dans les bois satellites.

espèce	***Carabus problematicus***			***Carabus cancellatus***			***Carabus auratus***			***Carabus nemoralis***			***Carabus purpurascens***			**total**		
sexe	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris	♂	♀	débris
nombre d'exemplaires	39	31	2	3	5	0	1	0	23	2	3	1	1	3	1	46	42	27
total	72			8			24			6			5			115		
en %	*62,6*			*6,96*			*20,9*			*5,22*			*4,35*			*40*	*36,5*	*23,5*

Répartition des collectes

La carte de la répartition des collectes, toutes espèces confondues, montre cependant des captures nombreuses au sud de la forêt où la connectivité des haies est encore maintenue. En revanche, les captures sont moins nombreuses et plus éparses au nord du massif où le réseau bocager est plus déstructuré. On remarquera surtout que la grande majorité des captures ont été effectuées à moins de 100 mètres de la lisière de la forêt ou d'un bois (*cf. fig. 5, p.15*).

La présence de bois et bosquets aux environs du massif forestier peut favoriser le maintien et la dispersion des Carabes le long des haies, surtout si le réseau bocager est préservé. Ces bois satellites contiennent pour plusieurs d'entre

eux une diversité carabologique similaire à celle de la forêt proche. Cependant leur rôle pour l'enrichissement en espèces comme *Carabus nemoralis* et *C. purpurascens* est difficile à apprécier dans le bocage proche, étant donnée la faiblesse générale des captures de ces deux espèces.

Cinq espèces sur les huit recensées dans le massif forestier ont été capturées dans le bocage environnant au cours de cette étude hivernale : ce sont, par ordre décroissant des collectes, *Carabus problematicus*, *C. cancellatus*, *C. auratus*, *C. nemoralis* et *C. purpurascens* (*tableau III*). Le très proche environnement forestier restitue convenablement sa richesse carabologique. Les trois espèces manquantes se capturent habituellement par piégeage.

Répartition des espèces

Carabus problematicus domine nettement, avec 166 exemplaires recensés dans le bocage et les bois (*fig. 7*). Cependant sur une section de la lisière sud de la forêt, des collectes hivernales réparties sur plusieurs années (1997-2000), ont montré que *C. cancellatus* pouvait dominer localement *C. problematicus*. Ce dernier trouverait donc dans le bocage un environnement propice à son expansion numérique. Notons que *C. problematicus,* très fréquent dans le réseau bocager, se disperse volontiers d'une lisière de forêt vers une prairie. Ainsi, pour la station XT12.50.244, une femelle fut capturée à 60 mètres de la bordure forestière, dans une prairie pâturée contenant un bosquet de 22 chênes, distants les uns des autres. Pour la station XT12.30.238, c'est de nouveau une femelle qui fut collectée à 30 mètres de la forêt, dans une prairie pâturée sur laquelle croissent des chênes très espacés les uns des autres. Dans les deux cas, les spécimens étaient dissimulés au collet herbeux de l'arbre, gîte très apprécié de ce Carabe. Ainsi, cette espèce apparaît comme pérenne aussi bien en bocage qu'en forêt.



Figure 7 – ***Répartition des captures de* Carabus problematicus *(bocage et bois)***.

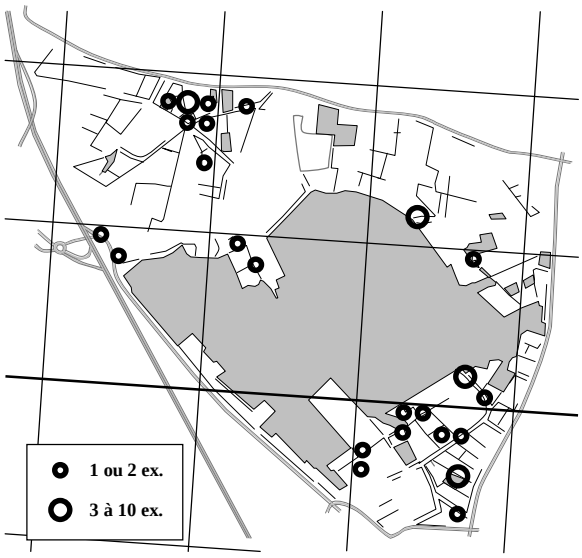


Figure 8 – ***Répartition des captures de* Carabus cancellatus *(bocage et bois)***.

En seconde position, *Carabus cancellatus,* très présent en lisière sud de la forêt, est le Carabe dominant des haies localisées en zone inondable, au nord-ouest, en retrait du massif de Touffou (*fig. 8*). Sans être pour autant abondant dans ses gîtes d'hivernation, ceux-ci sont ordinairement situés sur le talus au-dessus de la ligne de submersion.

Les effectifs de *Carabus auratus*, dont localement les colonies sont très populeuses, sont difficiles à évaluer suivant le protocole de cette étude, car ce sont essentiellement des débris qui ont été collectés. La meilleure méthode pour l'étudier est le piégeage. Ainsi, avec 15 gobelets déposés du 10 au 15 mai 2000 dans la lisière sud de la forêt, proche d'une prairie non pâturée, Olivier JAFFREZIC (comm. pers.) m'indique la collecte de 675 spécimens. Cependant, il convient de remarquer que la totalité des débris et l'unique exemplaire vivant ont été trouvés dans les bosquets satellites du massif forestier et qu'aucun n'a pu être collecté dans le bocage avoisinant.

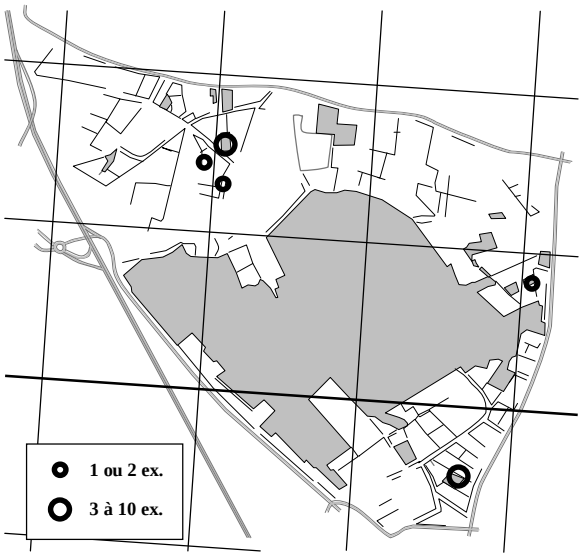


Figure 9 – ***Répartition des captures de* Carabus nemoralis *(bocage et bois).***

Les autres espèces, capturées en faible nombre en de rares stations du bocage périphérique, n'abondent pas non plus dans le massif proche, interdisant toute analyse spécifique. Il s'agit de *Carabus nemoralis* qui se capture souvent en lisière d'espaces boisés. En tout cas, le réseau bocager ne paraît pas du tout favorable ici à son expansion (*fig. 9*). Enfin, *C. purpurascens* n'apprécie guère plus ici le réseau bocager (*fig. 10*) ; c'est d'autant moins surprenant que dans la région cette espèce prospère dans des espaces boisés de grande étendue.

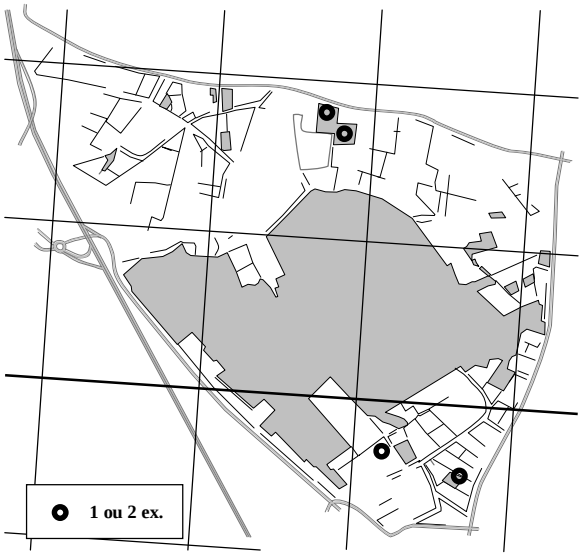


Figure 10 – ***Répartition des captures de* Carabus purpurascens *(bocage et bois).***

Éco-éthologie en milieu périforestier

D'après les autres informations recueillies sur le terrain, quelques remarques sur l'éco-éthologie des Carabes hivernant sont possibles.

Sex-ratio en milieu périforestier

Concernant le *sex-ratio* des populations, un léger déséquilibre existe en faveur des mâles, pour les espèces capturées le plus fréquemment (*tableau III*). L'étude de *Carabus problematicus* (*tableau VI*), par l'abondance des spécimens collectés – 163 exemplaires vivants – démontre en effet que l'écart entre les deux sexes, que ce soit dans le bocage ou les bois satellites, reste proche des 10 %. Par conséquent, il n'existe pas de dérive du *sex-ratio* significative en faveur de l'un des biotopes.

Tableau VI
Le* sex-ratio *de* Carabus problematicus *dans les deux biotopes périforestiers.

type de biotope	**haies bocagères**		**bois satellites**	
sexe	♂	♀	♂	♀
quantité *en %*	51 *54,8*	42 *45,2*	39 *55,7*	31 *44,3*
écart de % entre ♂ et ♀	*9,6*		*11,4*	

Largeur de la haie d'hivernation

La grande majorité (78 %) des Carabes ont été collectés dans des haies d'une largeur estimée d'environ 1 à 2,5 mètres. S'il convient de remarquer le très faible nombre de Carabes découverts dans des haies de largeur inférieure à un mètre (4 %), l'absence de prises de mesure et d'études approfondies du linéaire bocager ne nous autorise pas à conclure plus précisément sur un choix préférentiel de largeur de haie pour leur hivernation.

Physionomie de la haie d'hivernation

La haie attractive sera surtout une haie d'arbres et d'arbustes, la haie seulement arborescente, semble moins convoitée, comme la haie où dominent les ronces, indicatrices de perturbations. Les captures sont beaucoup plus nombreuses quand la haie est bordée de prairies de chaque côté. Le contexte est nettement moins favorable pour une haie mixte, présentant d'un côté une terre labourée, de l'autre une prairie. Enfin, une haie séparant des labours est plutôt plus pauvre en Carabes (*tableau VII*).

Tableau VII

Caractéristiques des haies favorables à l'hivernation des Carabes.

aspect du gîte	physionomie			voisinage			localisation de la loge				
	arbres seuls	arbres et arbustes	arbres et ronce	prairie	mixte	labour	collet	cépée	souche	tronc	autres
nombre de cas	22	28	15	41	14	10	28	19	11	7	4
en %	*34,4*	*43,8*	*23,4*	*63,1*	*21,5*	*15,4*	*39,4*	*26,8*	*15,5*	*9,9*	*8,4*

Choix du support d'hivernation

La majorité des captures se font au collet des arbres (*tableau VII*). Les cépées d'essences feuillues, vivantes ou tronçonnées, restent cependant attractives comme support d'hivernation, ainsi que les souches. Malgré une place suffisante pour hiverner sous l'écorce, les troncs reposant sur le sol sont des gîtes peu convoités. Les fourches des arbres siamois – les troncs se séparant sur un réseau racinaire unique – sont moins recherchés ; le manque de terreau ou de mousse épaisse expliquant sans doute la faiblesse des découvertes. Les autres supports peu exploités ont été deux très gros blocs de quartz recouverts de terreau et végétalisés, ainsi qu'un talus supportant une haie d'arbres et d'arbustes.

Nature du substrat de la loge

Parmi les substrats recherchés (*tableau VIII*), c'est le terreau couvert de mousse qui domine de peu la terre végétalisée par des graminées. La terre et le terreau nu ou « lierreux » forment des supports peu attractifs. Les gîtes les moins représentés sont formés d'une terre colonisée par la mousse et de deux troncs à consistance de balsa déshydraté, sans présence de terreau ou de mousse.

Tableau VIII
Type de substrat recherché pour l'hivernation

substrat de la loge	terre		terreau			
	herbeuse	nue	moussu	nu	lierreux	autres
nombre de cas	16	12	18	11	10	4
en %	*22,5*	*16,5*	*25,4*	*15,5*	*14,1*	*5,6*

Il semble donc qu'une strate végétalisée au-dessus de la loge d'hivernation soit davantage recherchée lors d'une inactivité qui dure plusieurs mois. Cette végétation filtre peut-être plus efficacement le volume des précipitations hivernales qu'un substrat nu où les pluies diffusent plus abondamment. Cette préférence se retrouve classiquement lors des collectes forestières. Par conséquent, le bocage n'induit pas une modification des choix concernant la protection végétale du gîte d'hivernation.

Hivernation solitaire ou collective

Parmi les 73 cas recensés, formant un total de 128 Carabes recueillis dans le réseau bocager (*tableau IX*), l'hivernation est solitaire dans les deux tiers des cas. Pour le tiers restant, soit un total de 80 Carabes, le gîte d'hivernation est un espace de cohabitation où le nombre d'individus hivernant varie entre deux et huit sur l'aire étudiée (*fig. 11*).

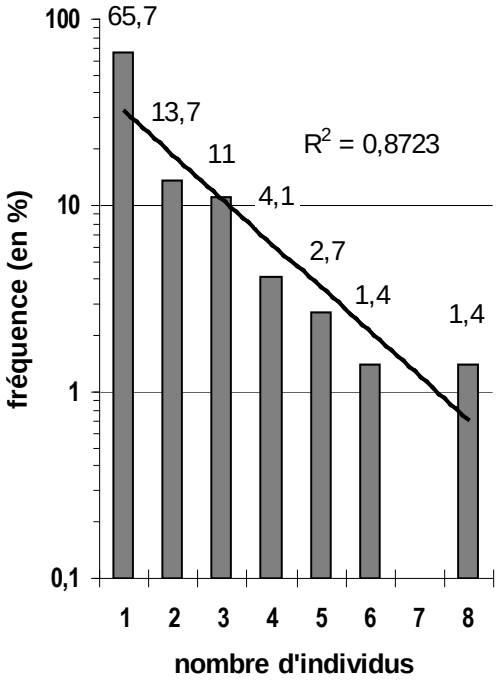


Figure 11 – ***Individualisme ou grégarisme des Carabes dans leur gîte d'hivernation en haies bocagères***
(échelle logarithmique pour la fréquence).

Tolérance interspécifique en hivernation

Si la loge de chaque spécimen est parfois accolée à celle de son voisin – quelque soit le type de support : collet, cépée, souche, tronc, etc. –, il est assez rare qu'un mélange d'espèces différentes existe sur le gîte commun.

Ainsi, parmi les 25 cas où les Carabes sont au minimum deux spécimens sur le même support, la mixité entre deux espèces différentes est observée en quatre occasions seulement :
- XT11.59.170 : 3 ♂♂, 1 ♀ de *C. problematicus* et 1♀ *nemoralis*, dans une cépée de chêne.
- XT12.50.162 : 1 ♂ de *C. problematicus* et 1 ♂ de *C. cancellatus*, sur la fourche d'un siamois de chêne.
- XT12.51.66 : 1 ♂, 2 ♀♀ de *C. cancellatus* et 1♂ de *C. problematicus* dans une souche.
- XT12.59.189 : 3 ♂♂, 2 ♀♀ de *C. problematicus* et 1 ♀ de *C. cancellatus*, au collet d'un chêne.

Carabus problematicus et *C. cancellatus* étant les Carabes les plus capturés dans le bocage, il est logique qu'ils représentent la majorité des cas recensés. Ajoutons le cas du bois D où 2 ♂♂ de *C. problematicus* et 1 ♂ de *C. auratus* établissent leur loge dans la bande de terreau présente sur un tronc débité large de 25 centimètres. En définitive, la ségrégation domine instinctivement chez ces coléoptères.

Tableau IX
Quantité d'exemplaires sur les gîtes d'hivernation, en milieu bocager

nombre d'exemplaires hivernant sur le même support	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**total**
nombre des cas recensés dans le bocage	48	10	8	3	2	1	0	1	**73**
quantité de Carabes recueillis	48	20	24	12	10	6	0	8	**128**

VI - Dissection et observations physiologiques

Matériel et méthode de dissection

Utiliser une paire de ciseaux effilés, un scalpel dont la lame est retaillée dans celle d'un rasoir à main, deux pinces brucelles, des aiguilles entomologiques n° 2, un morceau d'émalène de 3 cm de long pour 2 cm de large, épais d'un cm.

Les observations sont effectuées avec un stéréomicroscope binoculaire à éclairage incident, optiques 20x et 40x pour effectuer les prélèvements d'organes, et un microscope à contraste de phase, optiques 250x et 400x, pour ceux issus de la spermathèque. Un jeu de 3 lames porte-objet 76x26 mm et un lot de lamelles 22x22 mm complètent le matériel utile à l'observation. Enfin, un flacon de liquide physiologique de Ringer et le compte-gouttes terminent la liste utile à l'étude des tissus et contenus de la spermathèque.

La longueur de chaque femelle est mesurée, puis sont observés la rigidité de ses élytres, l'état de son jabot et de l'ampoule rectale, le nombre de gaines pour chacun de ses ovaires, la présence éventuelle et le nombre d'ovocytes dans ceux-ci, celle d'un spermatophore dans la bourse copulatrice ou ses restes. Ainsi, chaque spécimen sacrifié aura été davantage valorisé. Pour cette étude est précisée la virginité ou non de chaque femelle.

Toute femelle étant identifiée par son numéro de marquage élytral, celui-ci ainsi que le nom de l'espèce sont indiqués dans un tableau où sont notés également les éléments indiqués précédemment. Avant la dissection, le contenu du flacon de chaque prospection est maintenu au réfrigérateur, les Carabes restent donc vivants. Il est possible de les congeler, mais ce procédé est moins favorable à l'analyse du prélèvement à étudier. Autant que possible, on traite l'intégralité d'une collecte en une seule fois. Ensuite, chaque individu est tué, les élytres, la tête et les pattes sont éliminés; survient la découpe latérale des sternites abdominaux au niveau de la ligne des orifices respiratoires (stigmates), sur une fine largeur du tégument. Le Carabe est alors traversé au niveau de l'écusson d'une épingle n° 2, l'ensemble est piqué sur le morceau d'émalène, pour être disposé sous la loupe binoculaire. Avec le scalpel, sectionner au niveau de l'écusson la membrane dorsale qui protège les viscères, ramener celle-ci avec les brucelles vers l'extrémité abdominale et l'enlever en la découpant. Ensuite, retirer les deux glandes pygidiales sans les presser, en saisissant avec les brucelles leur conduit d'évacuation, ce qui évite à leur sécrétion acide de se répandre sur les tissus et les détériorer définitivement. Puis déposer quelques gouttes de soluté de Ringer sur les viscères avec le compte-gouttes, et procéder à leur extraction avec l'ensemble des organes génitaux, par ablation du dernier sternite. L'ensemble est déposé sur une première lame de verre dans quelques gouttes de soluté de Ringer, ce qui évite le dessèchement, les viscères sont étudiés puis enlevés, en évitant de percer l'ampoule rectale souvent volumineuse, située dans le dernier sternite. Les ovaires sont étalés chacun d'un côté, la membrane les entourant est supprimée, chaque gaine est séparée de sa voisine, toutes sont comptées pour chaque ovaire et leur contenu inspecté (présence d'ovocytes), les ovaires sont sectionnés et évacués.

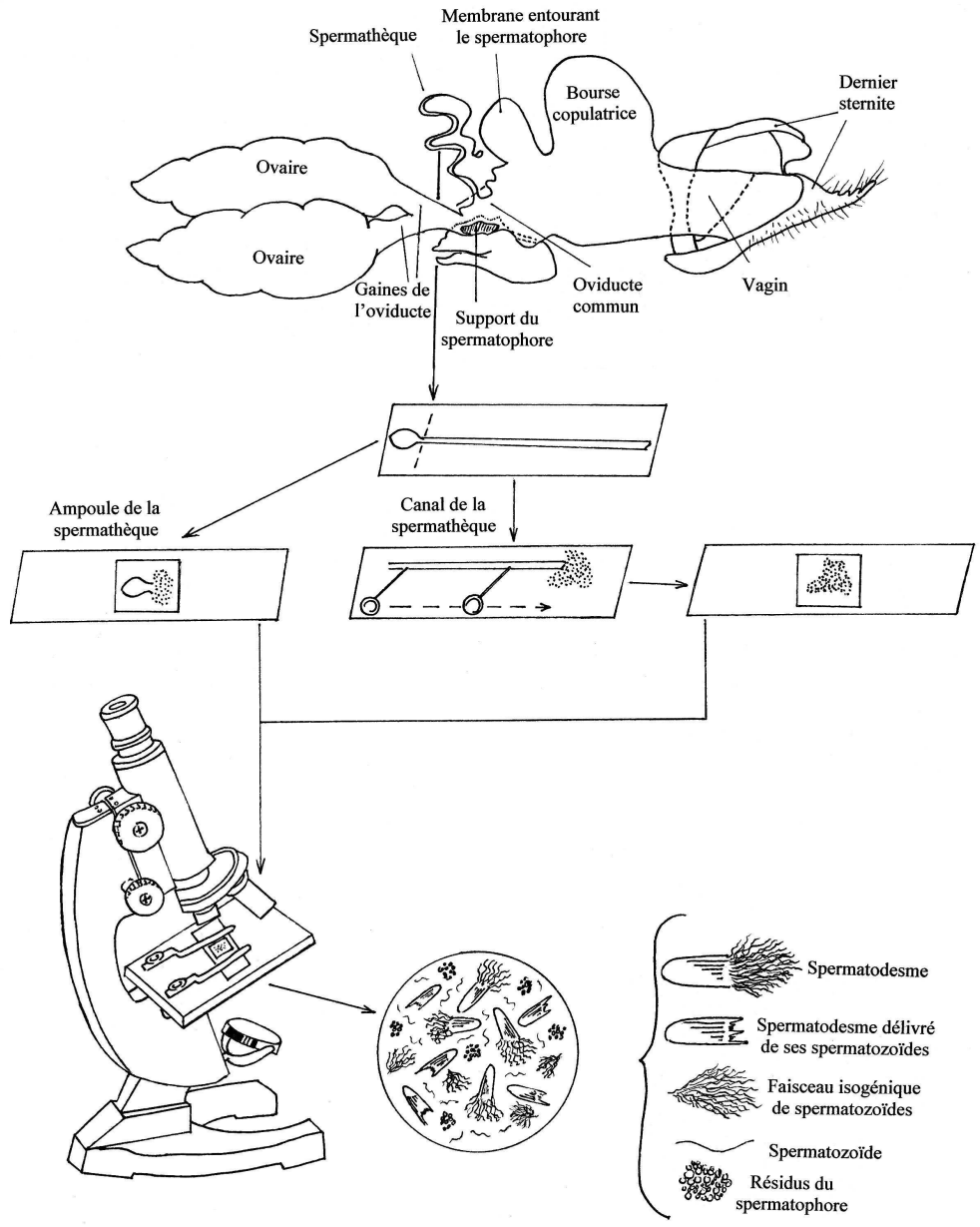


Figure 12 – ***Prélèvement de la spermathèque.***

Sectionner la spermathèque au plus près de l'oviducte, puis la déposer sur la seconde lame dans une goutte de soluté de Ringer. La bourse copulatrice est découpée avec les ciseaux, son contenu étudié avec les brucelles, toujours sous le stéréomicroscope. La spermathèque est dépliée, son ampoule prudemment sectionnée sous le grossissement 40x, avec une aiguille entomologique n° 2 aplatie à son extrémité. Puis l'ampoule est déposée avec cette même aiguille dans une petite goutte de soluté de Ringer disposée à l'avance sur la dernière lame, une lamelle recouvre l'ampoule, son poids suffisant pour évacuer son contenu.

La partie massive de la spermathèque restée sur la seconde lame, est pressée avec les deux aiguilles, celle de l'extrémité aplatie assure la prise, l'autre chasse son contenu sur la lame par le plus large diamètre du canal. L'ensemble des sécrétions obtenues reste dans la goutte de soluté de Ringer, une lamelle recouvre la préparation. Les deux lames (spermathèque et ampoule) sont ensuite observées au microscope. Ordinairement les sécrétions du conduit sont surtout constituées de spermatodesmes délivrés de leurs spermatozoïdes, de quelques spermatodesmes et spermatozoïdes, plus rarement de faisceaux isogéniques de spermatozoïdes ou résidus du spermatophore. Pour l'ampoule on n'observe que des spermatozoïdes et plus rarement quelques spermatodesmes délivrés de leurs spermatozoïdes. Le fait de doubler les emplacements de l'analyse sur deux extrémités du canal de la spermathèque, renforce l'interprétation finale.

L'objectif principal de la dissection est de rechercher dans chaque femelle disséquée, la présence d'éléments reproductifs (spermatozoïdes, spermatodesmes, résidus de spermatophore), dans le conduit et l'ampoule de la spermathèque, preuve indiscutable qu'elle est fécondée.

La spermathèque

Celle-ci, organe de rétention des cellules reproductives et des résidus du spermathophore dissous, est un conduit de longueur variable suivant les espèces, qui se termine par une ampoule. Totalement repliée sur elle-même, elle est située sur l'oviducte commun, partie localisée entre les gaines de l'oviducte et la membrane entourant le spermatophore. Le conduit de la spermathèque est à son plus important diamètre à son extrémité accolée à l'oviducte, avant de se rétrécir régulièrement en direction de l'ampoule. Ainsi, mes mesures sur *Carabus problematicus* montrent que sa spermathèque dépliée est longue de 14 millimètres, sa largeur d'ampoule de 46,5 microns.

Résultats et discussion

Parmi les 97 femelles récoltées sur l'aire d'étude (*tableau III*), 89 exemplaires ont été disséqués : dont *Carabus problematicus* (73), *C. cancellatus* (16), *C. nemoralis* (5) et *C. purpurascens* (3). Cinq *C. problematicus* et deux *C. cancellatus* capturés le 26 décembre 2003 furent relâchés sur leur biotope : c'était le début de l'étude, je n'avais pas prévu la dissection des spécimens à ce moment, étant incertain de la richesse carabologique du bocage. Le *C. nemoralis* manquant, capturé le 8 février 2003, s'est échappé du flacon de détention à mon insu. À part un cas unique de *C. cancellatus* (XT11.59.155), l'ensemble des femelles sont fécondées. Ainsi, preuve est apportée que la presque totalité des diverses espèces sont pérennes dans le réseau bocager, avec ses bois et bosquets.

Le fait que *Carabus problematicus* s'accouple en automne explique la fécondation de l'ensemble des femelles étudiées, le même constat chez 15 *C. cancellatus* est plus surprenant, l'accouplement se déroulant au printemps. Cela suggère que toutes ces femelles auraient assuré une descendance avant l'hivernation, ce qui est possible. Cependant, pour le département, une partie des pontes du printemps donne naissance en juillet à des imagos mobiles avec des élytres souples. Normalement ces spécimens ne se reproduisent pas. L'unique femelle vierge observée pourrait être l'un de ces spécimens, ses élytres durcis avant l'hivernation ne la singularisant plus de ses géniteurs. L'autre hypothèse est simplement que cette femelle n'a rencontré aucun mâle. En définitive, le faible nombre de *C. cancellatus* femelles collecté ne permet pas de statuer définitivement sur ce point

VII - Conclusion générale

Le travail de prospection hivernale et de cartographie des Carabes dans le paysage entourant le massif forestier de Touffou (Loire-Atlantique) montre que le bocage environnant restitue assez bien la richesse carabologique du massif forestier mais avec quelques nuances notables, en fonction de la qualité du maillage bocager, d'une part, et suivant les espèces, d'autre part.

À la différence de la forêt qui conserve souvent une diversité des espèces et favorise l'expansion numérique des colonies, le réseau bocager et les îlots boisés environnant la forêt sont peu favorables à la richesse des espèces et à d'importants effectifs. Que le seul proche environnement forestier concentre la majorité des captures semble confirmer le fait que l'éloignement au massif est un facteur-clé, limitant la pérennité des colonies périforestières de plusieurs espèces. Aussi, la présence de bois satellites dans le réseau bocager, éventuels réservoirs de populations relais, rend difficile l'appréhension des phénomènes.

Outre l'éloignement au massif forestier et la connectivité des haies dans le réseau, la physionomie de la haie, la densité des gîtes d'hivernation possibles qu'elle offre, l'occupation du sol au voisinage de la haie, ont aussi leur importance pour mieux comprendre la présence des Carabes en milieu périforestier et son potentiel d'accueil.

Enfin, les résultats de la dissection des femelles hivernantes montrent pourtant qu'elles sont fécondées et prouvent donc que les espèces se reproduisent dans le réseau bocager étudié.

Cette thématique de recherche, emblématique de l'écologie du paysage, a aussi le mérite de mettre en évidence le fait souvent négligé que sans entretien de l'espace artificialisé par l'homme – notion de technotope – et si ordinairement qualifié de « naturel », de nombreuses espèces vivantes ne peuvent y survivre durablement. Outre les questions d'actualité scientifique qu'ils posent, les réseaux bocagers à la périphérie des massifs forestiers, sont aussi des milieux de conservation de la biodiversité particulièrement dignes d'intérêt.

Références bibliographiques

. BOUGET Christophe, 2001. Échantillonnage des communautés de Coléoptères Carabiques en milieu forestier. Relation espèces-milieu et variation d'efficacité du piège à fosse. *Symbiose* **4** : 55-64.

. BUREL Françoise, 1989. Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in Western France. *Landscape Ecology* **2**(4) : 215-226.

. CACHAN P., NGUYEN T. & CLEMENT A., 1975. Rôle des Carabes dans les biocénoses cultivées de Lorraine. Nancy *Bulletin de l'ENSAIA* **17** (1) : 31-43.

. FAVRETTO Jean-Pierre & TEXIER Éric, 2002. Coleoptera Carabinae 44-85 : Présentation des espèces et premier rapport (2001). *La Lettre de l'Atlas entomologique régional (Nantes)*, avril 2002, **15** : 1-11.

. KERVAREC Michel, 1999. *Terroir et Moyen Âge au Pays Nantais. Rezé – Les Sorinières – Vertou* […]. Nantes, Éditions du Petit Véhicule, 428 p.

. Itinéraires-Découvertes, 1997. « *Les Sorinières et ses environs* », avec un extrait de la carte IGN série bleue n° 1224 ^{E} : Les Sorinières. *Ouest-France*, n°1267, 18 février 1997, 2 p.

. PENEAU Joseph, 1906. Catalogue des Coléoptères de la Loire-Inférieure, 2ème Famille : Carabiques. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France* **6** (3) : 113-176.

. PERREIN Christian 1991. Archéologie des bocages : phytohistoire de la haie vive. In *Pour une archéologie agraire*. *À la croisée des sciences de l'homme et de la nature*, sous la dir. de Jean Guilaine. Paris, Armand Colin, 576 p. (137-144).

. POLLARD Ernie 1968. Hedges, IV. A comparison between the carabidae of a hedge and field site and those of a woodland glade. *Journal of Applied Ecology* **5** : 649-657.

. TERS Mireille, 1982. *Carte et notice explicative de la feuille de St-Philbert-de-Grandlieu au 1/50 000*, n°508, Orléans, BRGM, 1 carte, 1 livret : 79 p.

. TONNERRE Noël-Yves, 1994. *Naissance de la Bretagne. Géographie historique et structures sociales de la Bretagne méridionale (Nantais et Vannetais) de la fin du VIII^{e} à la fin du XII^{e} siècle*. Angers, Presses universitaires d'Angers, 626 p.

Remerciements

- Monsieur Pierre Watelet, directeur du Muséum d'histoire naturelle de Nantes, ainsi que François Meurgey, responsable des collections entomologiques, pour m'avoir facilité la consultation des *Carabidae*.
- Monsieur Michel Simon, chef de projet à l'Office national des forêts à Nantes, pour ses indications sur la sylve de Touffou.
- Mademoiselle Paule Desclos le Peley pour ses constructives communications paysagères.
- Monsieur Daniel Guillon pour ses observations sur les transformations de l'espace agro-pastoral.
- Monsieur Olivier Jaffrézic pour ses amicales communications entomologiques réalisées sur le massif de Touffou
- Monsieur Claude Hermouet, pour la liste détaillée de ses collectes carabologiques réalisées sur l'aire d'étude.
- Monsieur Michel Freney pour nos échanges sur l'éco-éthologie des Carabes en milieu bocager.
- A l'équipe de rédaction de la *Lettre de l'Atlas entomologique régional (Nantes)*.

Éric TEXIER
5 rue de Bel-Air
44 450 La Chapelle-Basse-Mer
eric.texier44@orange.fr

Lettre de l'Atlas entomologique régional (Nantes) — 3 rue Bertrand-Geslin, 44 000 NANTES ☎ : 02 40 73 24 29

Directeur de la publication : Christian PERREIN — ISSN 1260-0520 ◆ Dépot légal : novembre 2007
Responsable de la rédaction : Bruno OGER — Tirages : 450 exemplaires ◆ Prix de vente : 6 €
Mise en page et créations graphiques : Jean-Pierre FAVRETTO — Imprimé par Copy Service System à Nantes.

Site internet : http://aer.nantes.free.fr/