

# LA STRUCTURE SPATIALE ET TEMPORELLE DE L'ENTOMOFAUNE CIRCULANTE COMME INDICATEUR BIOLOGIQUE DANS LA GESTION DES FORÊTS ET DES PRAIRIES

F. MORA<sup>1</sup>, R. ALBIGNAC<sup>1</sup>, J.-CL. ROBERT<sup>1</sup>, J.-Y. CRÉTIN<sup>1</sup>, CL. PROUTEAU<sup>1</sup>  
& J.-Y. ROBERT<sup>2</sup>

## SUMMARY

Arthropod community structure and general processes of faunistic compartmentation were studied in two French terrestrial ecosystems, both submitted to a human management. Using an original flight interception trap, the composite entomological trap, we try to show the advantages of global and standardized sampling methods which allow to analyse an overall picture of epifaunal arthropods communities with some relative moderate resources. In this way, trapped insects are also recognized at family level, a reliable and easy method able to carry out ecological diagnosis with a strong functional signification. The main interest of these researches consists in laying the foundations for a detailed and reproducible approach, which led us to follow structural and functional characteristics of terrestrial ecosystems, giving an acute spatiotemporal accuracy. Our results let appear a significant functional response of insect communities to habitat characteristics, but also to availability and distribution of different trophic resources.

## RÉSUMÉ

Les auteurs se proposent ici d'illustrer l'intérêt des approches globales en considérant le compartiment entomologique circulant dans son ensemble. A ce titre, les résultats de deux études menées dans le cadre du suivi dynamique de deux séries végétales soumises à une gestion humaine sont présentés. La méthodologie repose sur l'utilisation d'un piège d'interception composite, le P.E.C. (Piège Entomologique Composite), ainsi que sur une approche taxinomique englobante pour laquelle le niveau systématique de la famille s'avère valide pour la réalisation de diagnostics écologiques à forte signification fonctionnelle. L'intérêt de ces recherches, outre l'originalité des résultats obtenus, permet de jeter les bases d'une approche détaillée et reproductible des caractéristiques tant fonctionnelles que structurelles des écosystèmes terrestres, ceci avec une précision spatiotemporelle très fine et des moyens relativement modestes.

## INTRODUCTION

Depuis quelques années la gestion durable des écosystèmes terrestres, naturels ou modifiés, est devenue un objectif quasi général. Leur gestion repose le plus souvent sur la mise en œuvre d'indicateurs biologiques considérés à différentes échelles. En ce sens, les espèces « phares » ou originales (lorsqu'elles sont définies) sont souvent utilisées, mais ne donnent cependant pas toujours la précision souhaitée.

---

<sup>1</sup> Université de Franche-Comté - UFR Sciences et Techniques, route de Gray, F-25000 Besançon.

<sup>2</sup> Muséum d'Histoire naturelle, La Citadelle, F-25000 Besançon.

Une approche plus globale basée sur un ensemble d'organismes est alors susceptible d'apporter des informations plus complètes. L'analyse des peuplements, de leur mode de structuration et de leur évolution spatiale et temporelle, est alors envisagée.

Parmi les groupes d'organismes à forte valeur informative, celui des insectes a une place privilégiée. Cependant, si la richesse entomologique représente un atout primordial à son utilisation, elle est en même temps un obstacle majeur pour la détermination à l'échelle spécifique. Ces différentes raisons nous ont conduits à retenir dans nos études des niveaux taxinomiques supraspécifiques, celui de la famille étant surtout recherché. En effet, notre démarche pour l'étude des écosystèmes terrestres procède de la même stratégie que celle des approches trophiques et structurelles en hydrobiologie. C'est dans cette direction qu'une méthodologie d'approche globale des peuplements entomologiques terrestres a été mise au point, testée et utilisée dans divers faciès et strates.

Quelques aspects de cette approche sont présentés dans ce travail portant sur l'étude des écosystèmes ouverts ou forestiers en milieu tempéré.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### DESCRIPTIF GÉNÉRAL DU PIÈGE ENTOMOLOGIQUE COMPOSITE OU P.E.C.

Mis au point et testé progressivement depuis 1987 au Laboratoire de Biologie Animale et d'Ecologie de la Faculté des Sciences de Besançon (J.-Cl. Robert, 1992 ; J.-Y. Robert, 1996), le Piège Entomologique Composite ou P.E.C. se classe dans la catégorie des pièges d'interception qui permettent un échantillonnage global des invertébrés en déplacement dans le milieu (Basset *et al.*, 1997). Sur un plan conceptuel, il s'apparente à l'assemblage intime d'un piège « MALAISE » (Malaise, 1937) et de bacs à eau colorés (Moericke, 1951), alliant ainsi les principes fonctionnels du piège fosse (lorsqu'il est posé au sol) (Barber, 1931) et du piège vitre (Chapman & Kinghorn, 1955) (Fig. 1). En dehors de son efficacité de capture, cette technique fait preuve d'une adaptabilité à une multitude de faciès, des plus ouverts aux plus denses.

Moyennant le respect d'un certain nombre de consignes d'utilisation visant à standardiser la méthode (J.-Cl. Robert, 1992 ; J.-Y. Robert, 1996), il est dès lors possible d'obtenir des échantillons parfaitement comparables dans des sites ou à des dates différentes. Chaque échantillon est alors considéré comme une image à déformation constante de l'ensemble du peuplement entomologique circulant.

## RÉSULTATS

Nous nous proposons au travers de deux exemples distincts d'illustrer les possibilités d'utilisation du compartiment entomologique épigé dans la caractérisation structurelle et fonctionnelle des écosystèmes terrestres. Ces deux études sont basées sur une vision globale du peuplement entomologique, le niveau de détermination spécifique ayant été délaissé au profit d'une approche familiale bien plus aisée à mener (Martin, 1966 ; Oliver & Beattie, 1996). Par la convergence biologique observée au sein d'une même famille (Leclercq, 1964 ; Martin, 1966), ces approches supraspécifiques sont tout à fait envisageables et valides (Blandin, 1986).

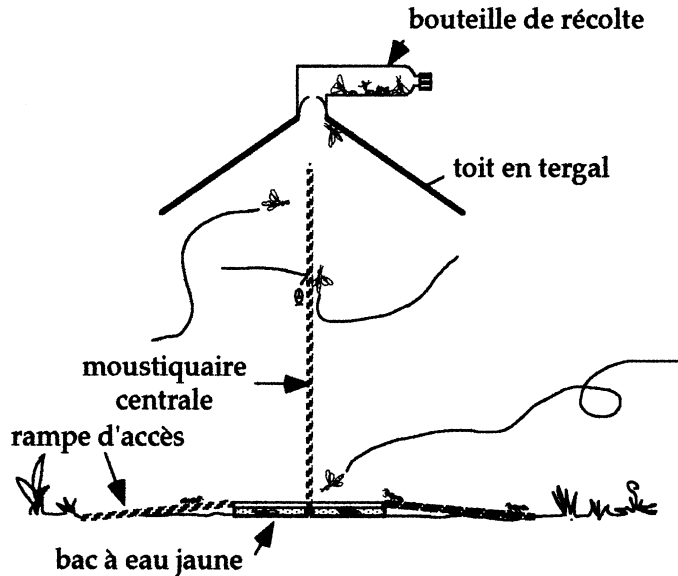


Figure 1. — Coupe transversale schématique reprenant le fonctionnement général du Piège Entomologique Composite.

PREMIER EXEMPLE : ÉTUDE DE L'EFFET D'UNE DIMINUTION DE PRESSION D'EXPLOITATION PASTORALE DANS LE JURA FRANÇAIS

*Cadre et méthodologie générale*

Les insectes étant connus pour leur capacité à réagir pratiquement de façon instantanée aux variations de leur environnement, nous avons utilisé cette qualité de bioindicateurs (Blandin, 1986) pour analyser finement la biodiversité entomologique de pelouses pâturées du Jura français (plateau de Maisod-Meussia, vallée de l'Ain) soumises à la déprise agricole. L'utilisation du P.E.C. a été retenue durant les 5 campagnes de prélèvement opérées entre juillet 1991 et juillet 1992 sur une durée de piégeage de 24 heures.

Le choix des stations est dicté par leur degré de fermeture. La végétation soumise à un pâturage équin extensif présente une structure en mosaïque à mailles souvent réduites (quelques  $m^2$  à quelques dizaines de  $m^2$ ) avec des faciès allant de surfaces caillouteuses à faible recouvrement de plantes xérophiiles à une végétation préforestière.

*Résultats et discussions*

La détermination au niveau familial a conduit à l'identification d'environ 30 500 invertébrés, en majorité insectes, pour 50 échantillons. Le traitement des données par analyses multivariées ainsi que l'examen des variations de la valeur de

la richesse et de l'abondance ont permis de tirer quelques conclusions dans l'optique d'une gestion écologique du milieu.

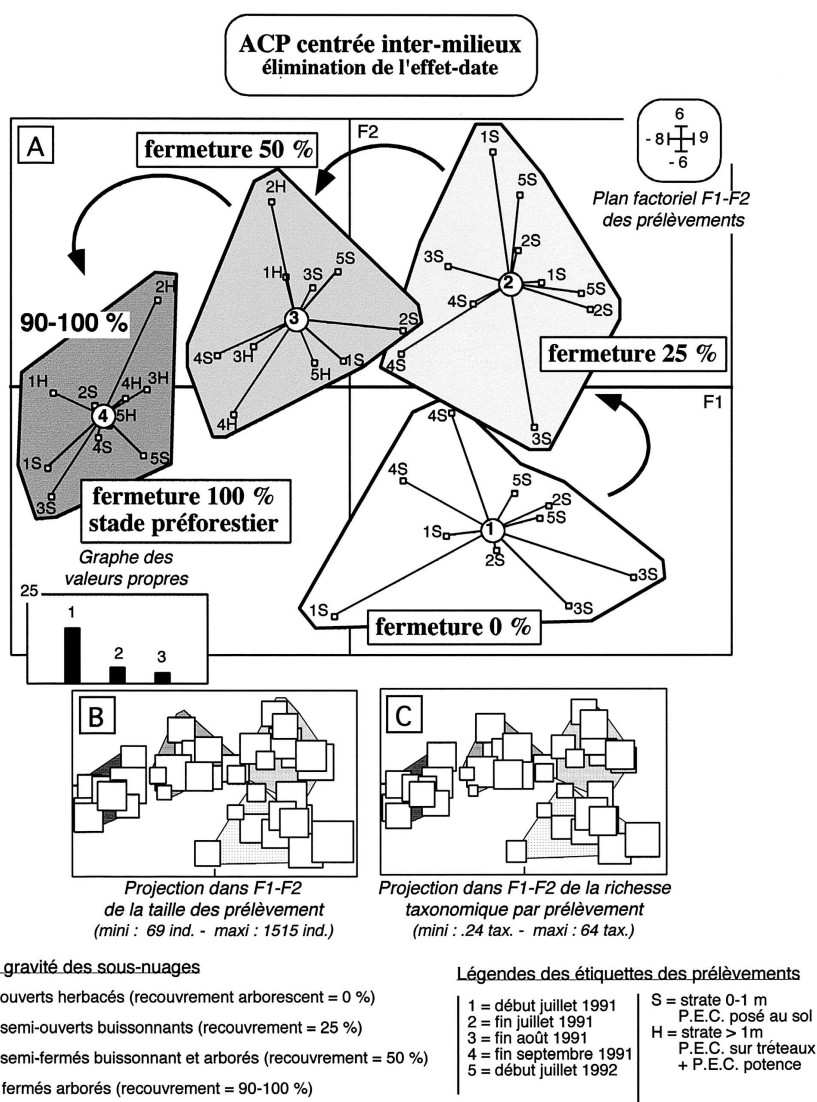


Figure 2. — Illustrations graphiques relatives à l'analyse en composantes principales des données entomologiques recueillies sur un système prairial soumis à la déprise agricole dans le Jura français. A : carte F1-2 des stations résultant de l'analyse du tableau faunistique ; B, C : projection des effectifs et des richesses (la surface des carrés est proportionnelle aux valeurs) sur le plan des stations.

La carte factorielle des stations (figure 2A) traduit une nette séquence en « fer à cheval » dans l'organisation du peuplement entomologique qui retrace remarquablement la fermeture progressive du milieu en relation avec les variations de la pression de pâturage. L'examen des projections de la richesse taxinomique et de l'abondance (figure 2B et C) laisse apparaître, tant sur le plan quantitatif que qualitatif, une plus grande variabilité dans les milieux totalement ouverts. Comme l'atteste la taille respective des enveloppes des différents sous-nuages factoriels, on remarque en outre que plus le milieu se ferme plus les échantillons tendent à se ressembler et s'homogénéiser.

Les effectifs sont supérieurs dans le milieu ouvert avec 1000 à 1500 captures journalières contre 500 en milieu préforestier. La lenteur de l'évolution permet l'établissement de biocénoses complètes qui apparaissent stables d'une année à l'autre : malgré des différences climatiques importantes, les échantillons de juillet 1991 et 1992 affichent de profondes similitudes.

Pour la période d'étude considérée, l'analyse montre globalement que le stade évolutif le plus favorable en ce qui concerne la richesse et la diversité correspond à 25 % de recouvrement par la fruticée. Les groupes apportant la plus forte information sont ceux représentés par des effectifs moyens et localisés dans des faciès précis. C'est parmi eux que se rencontrent les groupes les plus efficaces sur un plan écologique, c'est à dire qui caractérisent le mieux l'organisation taxinomique et biologique de chaque stade. Par ailleurs, l'examen des représentations par taxa nous a permis de recenser environ 70 groupes à forte valeur informative sur les 270 échantillonnés.

Les stades juvéniles et post-juvéniles de la recolonisation sont les plus remarquables, mais il est capital de considérer que cette capacité demeure fortement dépendante des caractéristiques écologiques et biocénotiques des milieux environnants, lesquels déterminent pour une part prépondérante les paramètres floristiques et faunistiques de la recolonisation.

Les résultats obtenus abordent divers niveaux de compréhension du fonctionnement global de l'écosystème prairial. Les stades les plus ouverts présentent de toute évidence une biodiversité importante en corrélation avec la richesse en micro-faciès et microclimats. La complexification de la stratification verticale due au développement progressif des ligneux est paradoxalement accompagnée d'une baisse de la diversité, même en cumulant les richesses des diverses strates. La fermeture du milieu s'accompagne cependant de la progression de certains groupes comme les xylophages ou les détritophages. En fonction des critères retenus pour la gestion des milieux ouverts, il est ainsi possible de sélectionner de façon très précise les divers facteurs favorables au maintien ou à la restauration d'une biodiversité entomologique élevée.

#### SECOND EXEMPLE : SUIVI DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS ENTOMOLOGIQUES CIRCULANT À HAUTEUR DE LA STRATE 0-1 M AU COURS DU CYCLE D'EXPLOITATION D'UNE HÊTRAIE DE LA PLAINE DU JURA

##### *Cadre et méthodologie générale*

Cette seconde étude repose sur un suivi des phénomènes de structuration entomocénotique au cours d'une série dynamique végétale progressive, celle d'une hêtraie planitiaire tempérée située au sein du massif forestier de Chauv (Doubs et

Jura, France). Les principaux stades évolutifs de cette série végétale exploitée ont été abordés depuis les formations les plus jeunes (fourrés) jusqu'aux plus âgées (futaie adulte, futaie mature), le tout sur un cycle de révolution couvrant environ 120 ans.

Quatorze sères relevant de cette cinétique écologique ont fait l'objet d'un échantillonnage au P.E.C. ciblé sur la fraction entomofaunistique circulant au niveau du compartiment vertical 0-1 m. Ce suivi pluriannuel (1994 à 1997) a été centré sur la période estivale de fin juin à fin juillet, préalablement reconnue comme la plus stable sur le plan des variations phénologiques interannuelles (J.-Y. Robert, 1996).

En parallèle, nous avons cherché à dégager l'influence des principaux paramètres biotiques et abiotiques régissant l'utilisation de l'habitat par les assemblages d'invertébrés.

### *Résultats et discussions*

Le traitement des données a surtout fait appel à une analyse en co-inertie (Chessel & Dolédec, 1996) opérée conjointement sur les matrices entomologique et mésologique, ceci afin de dégager les liaisons existant entre la dynamique des assemblages entomofaunistiques et l'évolution des facteurs environnementaux étudiés.

L'histogramme des valeurs propres et de la carte factorielle des stations résultant de l'analyse des données faunistiques (Fig. 3A, B) met en évidence la nette dominance des deux premiers facteurs avec des taux d'inertie respectifs de 46 % et 22,85 %. La comparaison par superposition des cartes factorielles faunistiques et mésologiques de poids optimaux (Fig. 3D), qui s'appuient sur la projection des coordonnées respectives des relevés sur les deux premiers axes de co-inertie, permet de plus de constater la bonne connexion graphique des deux structures numériques internes. Les cartes des stations relatives à l'analyse de la matrice faunistique (figure 3A) et du tableau mésologique (figure 3B) montrent en effet une bonne concordance générale marquée par la proximité factorielle des relevés environnementaux (étiquettes circulaires) et des relevés entomologiques (extrémités en flèche). L'intensité de la liaison entre les structures faunistiques et mésologiques a par ailleurs été vérifiée par le biais de la procédure de validation statistique du logiciel A.D.E. qui fournit un résultat très significatif pour les deux premiers axes, avec un taux de corrélation supérieur à 85 %.

Concernant l'interprétation écologique des résultats obtenus, il apparaît qu'un agencement fonctionnel se dégage de manière explicite sur le plan F1-2, mettant en évidence l'existence d'une intense dynamique entomocœnotique pour l'étage 0-1 m (Fig. 4), en relation avec un processus d'évolution spatio-temporelle des variables du milieu (Fig. 3H). La lecture des cartes des modalités des paramètres mésologiques (Fig. 3H) expose ainsi l'influence majoritaire et plus ou moins combinée de plusieurs composantes habitationnelles parmi lesquelles dominent la structure générale du compartiment végétal, ainsi que les caractéristiques structurelles relatives à la litière, la luminosité ou encore la température, ceci en accord avec les résultats acquis sur d'autres systèmes forestiers (Southwood *et al.*, 1979 ; Dennis *et al.*, 1995 ; Didham, 1997a., 1997b.).

De profondes asynchronies temporelles se dégagent et ces hétérogénéités stationnelles se présentent globalement sous la forme soit de gradients chronologiquement orientés, soit de variations temporelles non progressives mais corrélées avec les

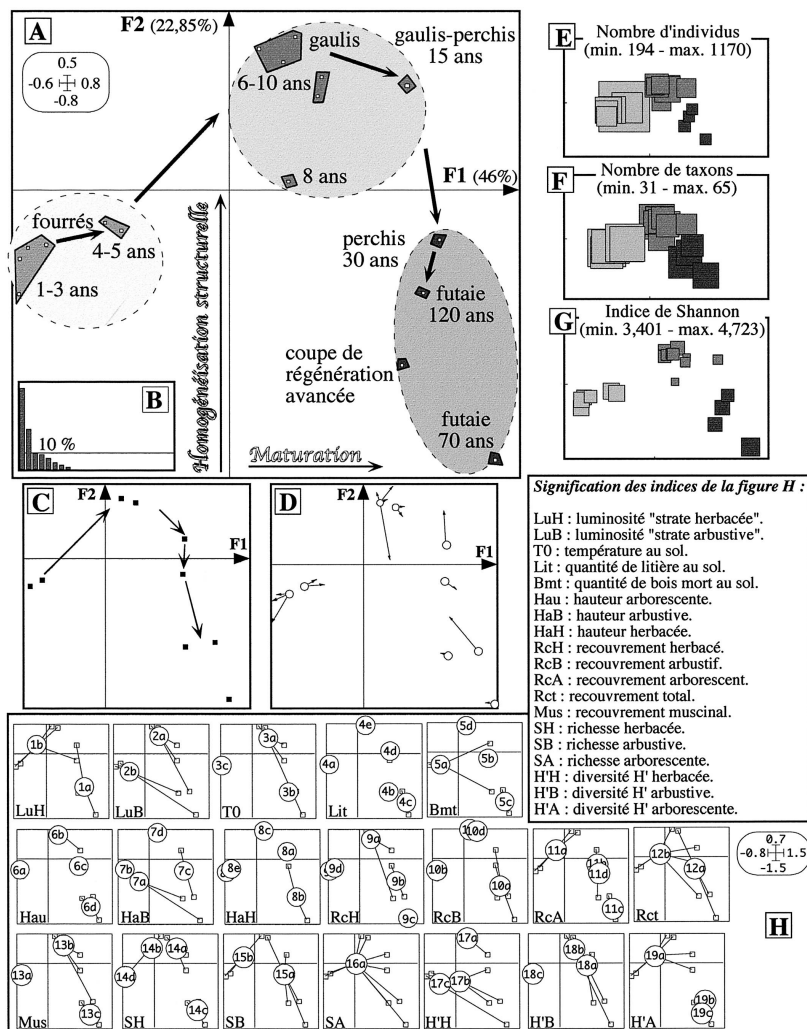


Figure 3. — Illustrations graphiques relatives à l'analyse de co-inertie des données entomologiques et mésologiques relevées au cours du cycle d'exploitation d'une hêtraie de l'est de la France. A : carte F1-2 des stations résultant de l'analyse du tableau faunistique ; B : histogramme des valeurs propres ; C : carte F1-2 des stations résultant de l'analyse du tableau environnemental ; D : confrontation des coordonnées des relevés sur les plans F1-F2 de l'analyse de co-inertie. Le début de chaque vecteur (cercles) est positionné par les coordonnées associées au tableau mésologique et l'extrémité par les coordonnées associées au tableau faunistique ; E, F, G : projection des effectifs, des richesses et des indices H' par prélèvement (la surface des carrés est proportionnelle aux valeurs) sur le plan des stations (selon les coordonnées faunistiques) ; H : cartes F1-2 des modalités de quelques variables du milieu. Pour chaque fenêtre, les relevés (carrés) sont positionnés selon les coordonnées définies par le tableau faunistique et les modalités de chacune des variables sont exprimées par une étoile reliant tous les relevés porteurs d'une même modalité au centre de gravité correspondant (cercles). La nature ou l'intensité de la modalité sont exprimées par la seconde lettre des indices selon un gradient croissant (a = la plus faible classe définie ; e = la plus forte classe définie).

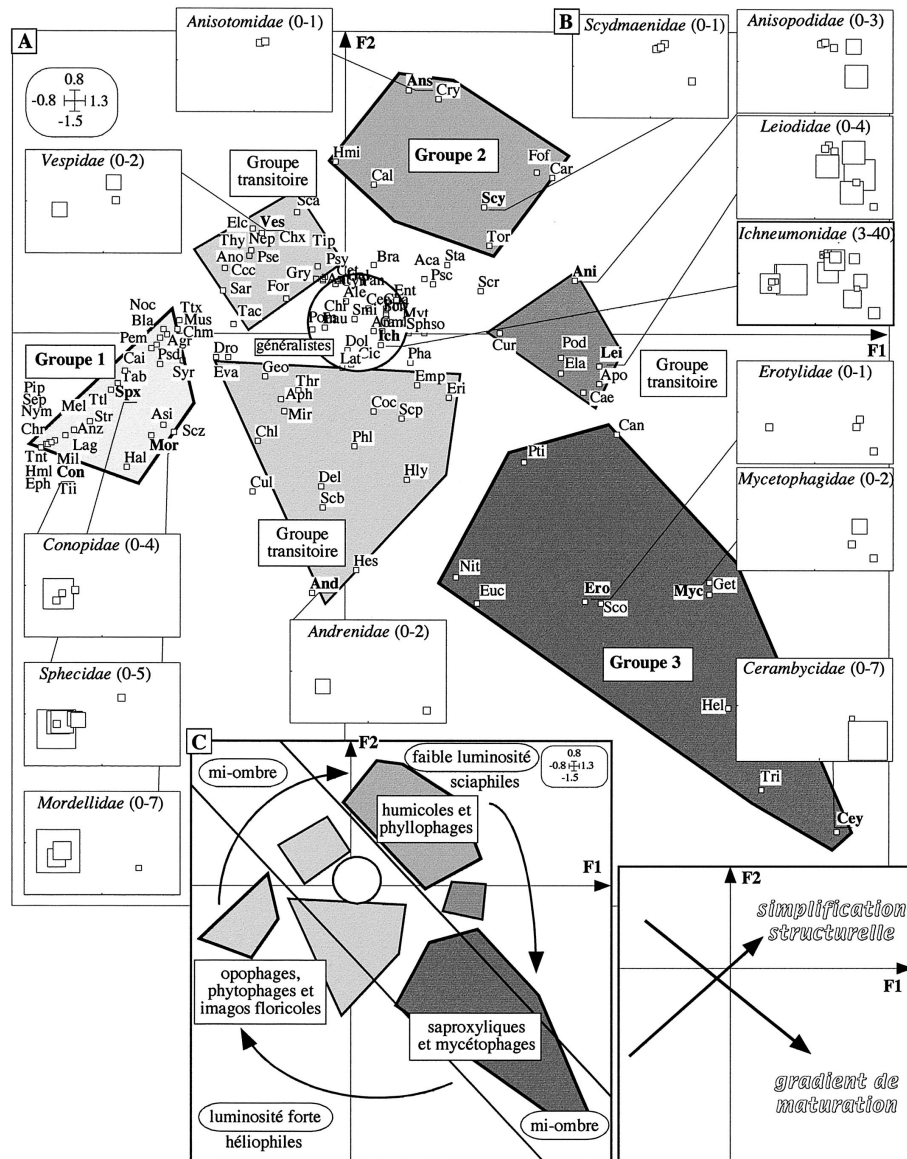


Figure 4. — Illustrations graphiques relatives à l'analyse de co-inertie des données entomologiques et mésologiques relevées au cours du cycle d'exploitation d'une hêtraie de l'est de la France. A : carte des taxons positionnés à la moyenne des coordonnées des relevés qui les contiennent ; B : cartes de distribution de quelques taxons discriminants sur le plan des relevés (les carrés sont de dimension proportionnelle à l'abondance du taxon dans le relevé, les minima et maxima sont donnés entre parenthèses) ; C : carte retravaillée reprenant les exigences phototropiques et les régimes trophiques dominants pour chaque groupe discriminant (le noyau central des « généralistes » est à exclure).



phénomènes d'ouverture-fermeture qui s'établissent au niveau de la strate arbustive. Ainsi, alors que la hauteur générale, le recouvrement arborescent ou encore le recouvrement muscinal s'accroissent de façon régulière au cours du vieillissement, le recouvrement et la hauteur des strates herbacée et arbustive, ainsi que la quantité de litière déposée au sol, font à l'inverse preuve d'une distribution compartimentée, ce qui permet de distinguer trois grands ensembles stationnels :

(1) les formations juvéniles (fourrés de 1 à 5 ans) dominées par une végétation herbacée et arbustive basse très recouvrante, et caractérisées d'autre part par l'absence de ligneux hauts qui leur confère un caractère héliophile prononcé. Sur le plan sylvicole, ces habitats ouverts à semi-ouverts succèdent à la coupe d'abri qui prépare cette phase de régénération,

(2) les faciès pré-forestiers intermédiaires (gaulis de 6 à 15 ans) à végétation herbacée peu fournie, mais à litière épaisse du fait du développement rapide et de la densification de la strate arbustive haute. Cette séquence évolutive souligne une phase transitoire caractérisée par une fermeture brutale du milieu et une homogénéisation horizontale induite par la différenciation des jeunes hêtres en un étage arborescent. On enregistre durant cette séquence de profondes mutations microclimatiques (par exemple une baisse des températures sous la couverture foliaire),

(3) les stades arborescents (de 30 à 120 ans), structurellement plus diversifiés suite à la complexification horizontale et verticale du système. Durant cette phase, les opérations sylvicoles de dégagement du sous-bois et la maturation naturelle du système engendrent une réouverture au niveau des strates basses, ce qui se traduit par l'expansion de la strate herbacée. Le traitement en futaie régulière tend par contre à freiner, voire interdire, l'extension du sous-étage arbustif. Les opérations de gestion phytosanitaire engendrent en outre une chute non négligeable des quantités de bois mort au sol.

La distribution de ces paramètres environnementaux permet finalement de distinguer le long de l'axe F1 un gradient de maturation du système, alors que l'axe F2 relève plutôt d'un phénomène général de simplification structurelle horizontale et/ou verticale. Ces hétérogénéités habitationnelles impriment en parallèle une réponse fonctionnelle globale, aisément perceptible à l'échelle des taxocœnoses d'arthropodes, comme le démontre la carte factorielle faunistique (Fig. 4).

En fonction des *preferenda* respectifs des taxons qui les composent, sept assemblages faunistiques ont ainsi pu être isolés, nous permettant au passage de vérifier que la distribution temporelle des taxons au sol reprend remarquablement l'évolution des ressources disponibles.

① – Le premier groupe, fortement discriminant le long de l'axe F1, rassemble des taxons appartenant essentiellement aux guildes trophiques des opophages et phytophages, ainsi que de nombreux imagos floricoles héliophiles. Les Diptères y sont très bien représentés avec les *Conopidae*, les *Sepsidae*, les *Pipunculidae*, les *Carnidae*, les *Milesiinae*, les *Syrphinae*, les *Asilidae*, les *Stratiomyidae* ou encore les *Agromyzidae*. On y note également la présence des Hyménoptères *Halictidae*, *Tiphidae*, *Tenthredinidae* et *Crysididae*, ainsi que des Lépidoptères *Nymphalidae*, des Orthoptères *Tetrigidae*, ou encore des Coléoptères *Lagriidae*, *Mordellidae* et *Chrysomelidae*. Cet ensemble faunistique se rattache aux stades juvéniles âgés de 1 à 5 ans (fourrés).

② – Le second assemblage, fortement discriminant sur l'axe F2, regroupe quant à lui des unités faunistiques dont la distribution fait preuve d'une corrélation positive avec les données mésologiques caractérisant la série des gaulis âgés de 6 à 15 ans. On y relève surtout la présence d'éléments lectophiles humicoles comme les

Coléoptères *Anisotomidae*, *Cryptophagidae* et *Scydmaenidae* ou encore d'insectes marcheurs comme les Coléoptères *Carabidae* et les Dermaptères *Forficulidae*. La bonne représentation des Lépidoptères phyllophages *Tortricidae* est à mettre en concordance avec le développement d'une ambiance pré-forestière et l'abondance des ressources foliaires.

③ – Le troisième groupe affiche pour sa part une forte contribution générale à la constitution des deux premiers axes, et signe une relation étroite avec les caractéristiques structurelles des stades les plus âgés (30 à 120 ans et coupe d'abri avancée). La dominance des taxons saproxyliques et mycétophages (Coléoptères *Mycetophagidae*, *Cerambycidae*, *Trixagidae*, *Erotylidae*, *Scolytidae*, *Ptiliidae* et *Eucnemidae*) au sein de ce cortège, indique ici une importante disponibilité en ressources saprotrophiques ligneuses et foliaires, alors que les Coléoptères *Cantharidae* (genres *Malthinus* et *Maltodes*), qui affectionnent les zones de feuillage peu denses, affirment le redéploiement d'un compartiment végétal assez lâche et bas à proximité du sol.

④-⑤-⑥ – La distribution des éléments des quatrième, cinquième et sixième groupes, qualifiés de groupes transitoires, met par contre en évidence l'existence d'écarts significatifs dans l'intensité des phénomènes de ségrégation faunistique enregistrés. En effet, en dehors des taxons à distribution « étroite » énoncés pour les trois premiers groupes, il apparaît que certains taxons présentent une phase d'apparition plus ample. Ainsi, les Hyménoptères *Vespidae* montrent une occupation temporelle qui s'étale globalement entre 1 et 10 ans, les Coléoptères *Leiodidae* se retrouvent entre 6 et 120 ans, et les Hyménoptères *Andrenidae* sont présents à la fois sur les stades matures après coupe d'éclaircie et sur les stades juvéniles. L'architecture spatio-temporelle des peuplements d'invertébrés est donc bâtie sur ces divergences de représentation où chaque taxon possède un caractère intégrateur propre et plus ou moins prononcé.

⑦ – Le dernier groupe correspond d'ailleurs à l'ensemble des « généralistes » qui constituent le fond faunistique « commun » des échantillons. Ces taxons, projetés à proximité de l'origine sur ce premier plan de co-inertie, possèdent des exigences écologiques larges au niveau familial, ce qui assure globalement une distribution régulière, mais susceptible de présenter des variations d'abondances non négligeables. Les Hyménoptères *Ichneumonidae* illustrent par exemple cette catégorie.

Au final, la forte variabilité mise en évidence dans la réactivité de chacune des unités faunistiques engendre par le biais des différences de ségrégation spatio-temporelle des vagues faunistiques successives rythmées par des phases d'apparition et de disparition. Cette dynamique d'ensemble, qui conduit à la mise en place d'associations taxinomiques, est toutefois marquée par des phases de transition plus nettes (séquences seuil) pour certains stades.

En premier lieu, l'ouverture du système au terme de l'exploitation se traduit par une modification sensible de la structure entomocœnotique au sol, et la composition des échantillons récoltés sur les formations juvéniles qui en découlent (1 à 5 ans) permet d'ailleurs de déceler un effet « lisière » combinant l'apparition de taxons nouveaux et la persévérance d'unités plus forestières (Helle & Muona, 1985 ; Fowler *et al.* 1993 ; Dennis *et al.*, 1995 ; Didham, 1997b. ; Kitching *et al.*, 1997 ; Malcom, 1997 ; Ozanne *et al.*, 1997). Le passage vers la sixième année à la série des gaulis, ainsi que la transition vers les formations arborescentes entre 15 et 30 ans, constituent ensuite deux étapes de réorganisation faunistique notables.

En parallèle, les paramètres biologiques mesurés au cours du vieillissement indiquent, tout au moins pour la chronoséquence étudiée car la maturité réelle du système est loin d'être atteinte à 120 ans (Lattin, 1993 ; Schowalter, 1995), une

baisse régulière d'effectifs (Fig. 3E), avec une atténuation progressive des fluctuations d'effectifs qui traduit de toute évidence une stabilisation des communautés d'arthropodes épigés en relation avec la dominance des spécialistes dans les stades matures (Schowalter, 1995 ; Spence *et al.*, 1997).

La distribution des richesses et des indices de diversité faunistiques (Fig. 3F, 3G) montre par contre une tendance moyenne à la chute pendant la phase pré-forestière en liaison avec la fermeture progressive du milieu (1 à 15 ans), mais les valeurs subissent ensuite une hausse lors de la différenciation en un système typiquement forestier (30 à 120 ans). Les corrélations positives et négatives qui s'instaurent respectivement entre la complexité du compartiment végétal, la fermeture excessive du milieu et la richesse entomologique sont ici parfaitement illustrées (Southwood *et al.*, 1979 ; Lawton, 1983 ; Strong *et al.*, 1984 ; Lattin, 1993). Nous avons d'ailleurs pu relever à cette occasion une liaison avec la richesse floristique (Southwood *et al.*, 1979).

Notre approche synthétique des variations relevées dans l'architecture entomocœnotique au cours de la série évolutive forestière retenue permet donc clairement de décrire un schéma évolutif liant intimement l'organisation faunistique spatio-temporelle aux modifications du milieu. Une dynamique générale des peuplements d'invertébrés circulants se dessine ainsi au cours de la maturation du système et se traduit sous la forme de phénomènes de zonations faunistiques induites par des asynchronies spatiales et temporelles des conditions biotiques. Certaines composantes taxinomiques affichent une attraction évidente pour des pôles écologiques définis et l'agencement fonctionnel qui en découle illustre de manière évidente que la série végétale examinée sert de support à la succession de communautés d'arthropodes sylvatiques (Southwood *et al.*, 1979).

## CONCLUSION

Les résultats obtenus dans l'étude de la structure spatiale et temporelle de l'entomofaune circulante comme indicateur biologique montrent que la méthode d'échantillonnage adoptée, le piégeage de l'entomofaune circulante pendant 24h à l'aide du Piège Entomologique Composite, convient bien à l'approche comparative de systèmes terrestres des plus divers. Les exemples cités dans ce travail mettent en effet en évidence que le suivi des variations de la structure trophique et/ou taxinomique des entomocœnoses étudiées permet de retracer de façon fidèle et synthétique le fonctionnement biocœnotique général des écosystèmes terrestres au gré de leur évolution dynamique naturelle ou provoquée. Le suivi parallèle des processus de distribution saisonnière et des phénomènes de stratification verticale de l'entomofaune circulante en biome tempéré (Mora *et al.*, 1999) et tropical (Razafitsialonina, 1991) nous a par ailleurs permis de confirmer l'efficacité et les multiples possibilités d'utilisation de ces approches fondées sur une méthodologie normalisée, rapide, fiable et peu coûteuse.

En dehors de ces apports considérés sous un angle fondamental, il apparaît de plus que ces informations s'avèrent essentielles pour la gestion à long terme des milieux terrestres. Ces travaux permettent en effet d'identifier assez rapidement les caractéristiques fonctionnelles majeures de différents écosystèmes terrestres et autorisent notamment la mise en évidence d'éventuels dysfonctionnements induits par une activité humaine. Les méthodes proposées sont en outre facilement utilisables par les gestionnaires d'espaces naturels protégés ou non, et peuvent de fait contribuer à l'établissement de programmes de gestion raisonnée basés sur une diagnose biologique préalable. La caractérisation, la hiérarchisation et l'optimisation

des interventions qu'ils pratiquent sur les milieux gérés peuvent ainsi être orientées en fonction des enjeux conservatoires recherchés.

## RÉFÉRENCES

- BARBER, H.S. (1931). — Traps for cave-inhabiting insects. *J. Mitch. Soc.*, 46: 259-266.
- BASSET, Y., SPRINGATE, N.D., ABERLENC, H.P. & DELVARE, G. (1997). — A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. Pp. 27-52, in: N.E. Stork, J. Adis & R.K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London (England).
- BLANDIN, P. (1986). — Bio-indicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 17: 215-306.
- CHAPMAN, J.A. & KINGHORN, J.M. (1955). — Window flight traps for insects. *Canad. Entom.*, 87: 46-47.
- CHESSEL, D. & DOLÉDEC, S. (1996). — *ADE version 3.6: Hypercard Stacks and QuickBasic Microsoft Programme library for the Analysis of Environmental Data*. Manuel d'utilisation. 8 fascicules. URA CNRS 1451, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex.
- DENNIS, P., USHER, G.B. & WATT, A.D. (1995). — Lowland woodland structure and pattern and the distribution of arboreal, phytophagous arthropods. *Biodiv. and Biocons.*, 4: 728-744.
- DIDHAM, R.K. (1997a.). — An overview of invertebrates responses to forest fragmentation. Pp. 303-320, in: A.D. Watt, N.E. Stork & M.D. Hunter (eds). *Forests and Insects*. Chapman & Hall, London (England).
- DIDHAM, R.K. (1997b.). — Dipteran tree-crown assemblages in a diverse southern temperate rainforest. Pp. 320-343, in: N.E. Stork, J. Adis & R.K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London (England).
- FOWLER, H.G., SILVA, C.A. & VENTICINQUE, E. (1993). — Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in Central Amazonia: forest edge vs. understory. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 755-760.
- HELLE, P. & MUONA, J. (1985). — Invertebrate numbers in edges between clearfellings and mature forest in northern Finland. *Silva Fennica*, 19: 281-294.
- KITCHING, R.L., MITCHELL, H., MORSE, G. & THEBAUD, C. (1997). — Determinants of species richness in assemblage of canopy arthropods in rainforests. Pp. 131-150, in: N.E. Stork, J. Adis & R.K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London (England).
- LAWTON, J.H. (1983). — Plant architecture and diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entom.*, 28: 23-29.
- LECLERCQ, J. (1964). — Sur la méthodologie de la faunistique entomologique. *Ann. Soc. Roy. Belge Entom.*, 100: 371-383.
- MALAISE, R. (1937). — A new insect trap. *Entomol. Tidskr.*, 58: 148-160.
- MALCOM, J.R. (1997). — Insect biomass in Amazonian forest fragments. Pp. 510-533, in: N.E. Stork, J. Adis & R.K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London (England).
- MARTIN, J.L. (1966). — The insect ecology of red pine plantations in Central Ontario. IV. The crown fauna. *Canad. Entom.*, 98: 10-27.
- MOERICKE, V. (1951). — Eine Farbfalle zur Kontrolle des Fluges von Blattläusen, insbesondere der Pfirsichblattlaus *Mysodes persicae* (Sulz.). *Nachrichtl. Dtsch. Pflanzenschutz. (Braunschweig)*, 3: 23-24.
- MORA, F., ROBERT, J.-Cl. & CRÉTIN, J.-Y. (1999). — Structuration spatio-temporelle du peuplement entomologique circulant dans un système forestier caducifolié de l'est de la France. *Ann. Soc. Entom. France*, 35: 482-488.
- OLIVER, I. & BEATTIE, A.J. (1996). — Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecol. Applic.*, 6: 594-607.
- OZANNE, C.M.P., HAMBLER, C., FOGGO, A. & SPEIGHT, M.R. (1997). — The significance of edge effects in the management of forests for the invertebrate biodiversity. Pp. 534-550, in: N.E. Stork, J. Adis & R.K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London (England).
- RAZAFITSIALONINA, B. (1991). — *Contribution à l'étude spatiale et temporelle de la structure du peuplement entomologique circulant en forêt tropicale humide de la côte est de Madagascar*. DEA, Université Antananarivo.
- ROBERT, J.-Cl. (1992). — Le piège entomologique composite (PEC) : une technique d'échantillonnage à large spectre de l'entomofaune terrestre circulante. *Bull. Soc. Entom. Suisse*, 65: 395-411.
- ROBERT, J.-Y. (1996). — Evaluation d'une technique d'échantillonnage à large spectre de l'entomofaune terrestre circulante : le piège entomologique composite (PEC). *Ann. Scient. Univ. Franche-Comté, Biol.-Ecol., Besançon*, 5: 13-28.
- SCHOWALTER, T.D. (1995). — Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecol. Manage.*, 78: 115-125.

- SOUTHWOOD, T.R.E., BROWN, V.K. & READER, P.M. (1979). — The relationship of plant and insect diversities in succession. *Biol. J. Linn. Soc.*, 12: 327-348.
- SPENCE, J.R., LANGOR, D.W., HAMMOND, J.H.E. & POHL, G.R. (1997). — Beetle abundance and diversity in boreal mixed-wood forest. Pp. 287-302, in: A.D. Watt, N.E. Stork & M.D. Hunter (eds). *Forests and insects*. Chapman & Hall, London (England).
- STRONG, D.R., LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, T.R.E. (1984). — *Insects on plants: Community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific, Oxford (England).