

Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :
Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :
Ecologie, Biodiversité et Evolution

Présentée et soutenue par :
Anthony ROUME

le : jeudi 9 juin 2011

Titre :
Quelle est la contribution des milieux semi-naturels à la diversité et à la répartition des assemblages de Carabidae circulants et hivernants dans un paysage rural tempéré ?

Ecole doctorale :
Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :
INRA Toulouse UMR 1201 INPT/ENSAT DYNAFOR

Directeur(s) de Thèse :
Marc DECONCHAT, Directeur de recherche, INRA Toulouse

Rapporteurs :
Sandrine PETIT, Directrice de recherche, INRA Dijon
Marc DUFRÊNE, Professeur, Université Libre de Bruxelles

Membre(s) du jury :
Sandrine PETIT, Directrice de recherche, INRA Dijon, Présidente du jury, rapporteur
Marc DUFRÊNE, Professeur, Université Libre de Bruxelles, rapporteur
Yannick DELETTRE, Chercheur, CNRS de Rennes, Examineur
Christophe BOUGET, Ingénieur Chercheur, CEMAGREF Nogent, Examineur
Annie OUIIN, Maître de conférences, ENSAT Toulouse, Examineur

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier tous ceux qui m'ont rendu possible et agréable cette thèse.

Je remercie donc en premier lieu Marc Deconchat et Gérard Balent, pour m'avoir donné ma chance alors que je venais d'un autre univers, celui de la biologie cellulaire et de la recherche clinique. Ils m'ont accueilli très chaleureusement et m'ont permis de faire ma place dans l'unité Dynafor. Merci aussi à Ioan Negrutiu pour son soutien pendant cette phase de transition.

J'adresse encore mes remerciements à Marc ainsi qu'à Annie Ouin, pour m'avoir aidé tout au long de ce travail. Merci donc de m'avoir guidé sur les sentiers parfois incertains de l'écologie, en me laissant suffisamment de liberté pour que je m'y éprouve, et d'avoir fait cela avec bienveillance, sympathie et humour.

Je ne saurais passer sous silence la contribution majeure de Laurent Raison à ce travail, que ce soit sur le terrain où nous avons formé un binôme efficace et serein, ou au labo où Laurent a largement participé au tri des échantillons récoltés et à la détermination des Carabidae qu'il m'a par ailleurs enseignée. Merci Laurent pour ton intense implication, ta générosité, ta patience et ta sérénité efficace, ainsi que pour tous les bons moments passés ensemble sur le terrain et la simplicité et la valeur de nos échanges.

J'exprime toute ma gratitude à Emmanuelle Dauffy-Richard, Luc Barbaro, Jean-Louis Hemptinne et Roland Allemand pour avoir accepté de faire partie du comité de pilotage de cette thèse, pour leurs observations et leurs idées constructives.

Je remercie tout aussi sincèrement Sandrine Petit et Marc Dufrêne, qui ont accepté la lourde tâche de rapporteur de ce travail, ainsi que Yannick Delettre, président de mon jury de thèse pour un jour, et Christophe Bouget, pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse. Merci à eux tous pour leur disponibilité et leurs remarques enrichissantes. Merci aussi à Thierry Tatoni, qui n'a pas pu faire partie du jury pour des raisons conjoncturelles mais s'est néanmoins investi dans la lecture de mon manuscrit.

Merci aux propriétaires forestiers et aux agriculteurs, d'une part pour avoir accepté que nous échantillonnions la faune dans leurs parcelles, d'autre part pour leur intérêt sincère pour nos recherches et nos résultats.

Merci à Guillaume David pour sa participation à une partie des travaux présentés ici, durant son stage de Master 2, ainsi que pour sa curiosité entomologique, sa bonne humeur constitutive et la connaissance qu'il m'a apportée de toutes les séries télévisées que je n'aurai probablement jamais l'occasion de regarder.

Merci à tous ceux qui m'ont aidé ponctuellement dans ce travail, notamment pour la préparation de ma soutenance, ou pour les aspects plus logistiques: Laurent Burnel (Bubu), Jérôme Willm, Aude Vialatte, Jean-Pierre Sarthou, Bruno Dumora, Marc Fakorellis, Mathilde Redon, Michel, France Decerle et Valérie Calvo, et merci à tous ceux qui m'ont conseillé lors de la préparation de ma soutenance.

Enfin, merci à ceux qui ont rendu la vie toulousaine agréable, festive et sportive. Audrey, ma co-bureau à la curiosité insatiable, toujours partante pour sortir dans les endroits les plus improbables, merci de m'avoir extirpé de ma coquille. Séb, merci pour ta compagnie agréable lors de nos randos et sorties vélo, ta simplicité et ton authenticité, et bon courage pour la fin de ta thèse, j'espère que tes volatiles, pouillot féroce et canard des arbres entre autres, te porteront chance. Will, toulousain dans l'âme adapté à l'humidité et au froid locaux, tes sifflements perpétuels ne sont même pas arrivés à me décourager de te suivre à travers les cols jusqu'aux cimes enneigées des Pyrénées. Merci pour tout ce que tu m'y a fait découvrir. On s'y retrouvera encore. Julie, on se croise dans le bureau nos horaires semblables d'épicuriens. Je suis sûr que ça te réussiras, bon courage! Sylvie, merci pour ta bonne humeur et ton soutien indéfectible dans les moments les plus intenses du parcours de doctorant. Merci aussi à Camille, Emilie (bientôt fini de faire la baleine), Jean-Phi (abonnés au même banc de poissons) et Bubu du comité des fêtes, Florent, (DJ) Ari et Cécile.

Aux soirées mémorables que nous avons passées entre amis, au refuge Russel, chez André à Vaychis, au Gypaète, aux Espuguettes... !

Merci à mes amis lyonnais pour leur sympathie malgré la distance, Mumu, Benoît, Angèle, Hélo et Cat.

La cerise sur le cagateot: merci à Pistouzi, les jours de grisaille tes éclats de rire viennent encore réchauffer mes oreilles endolories. Les deux années de ta présence à Toulouse ont été un véritable délice. Merci pour les discussions que nous avons eu et cette débauche d'humour qui te caractérise.

Merci à tous ceux qui m'ont aidé.

Enfin, merci à ma famille, en particulier mes parents, mon frère, mon grand-père, Michel Joëlle, Françoise et Josiane. Merci de votre présence.

Sommaire

Introduction		7
Première partie.	Contexte Scientifique et cadre méthodologique de l'étude	11
Chapitre 1.	Des organismes mobiles dans une mosaïque de milieux non permanents	13
Chapitre 2.	Matériels et méthodes généraux	29
Deuxième partie.	Résultats	41
Chapitre 3.	Assemblages de carabidés actifs dans les différents milieux du paysage	43
Chapitre 4.	Effets de lisière sur les assemblages de carabidés circulants à l'interface bois-milieu agricole	59
Chapitre 5.	Hivernation des carabidés dans les cultures et différents types de milieux semi-naturels	77
Chapitre 6.	Répartition des Carabidae hivernants dans un bois hétérogène	101
Troisième partie.	Discussion	117
Chapitre 7.	Discussion générale	119
Conclusion		135
Bibliographie		137
Annexes		153
Index des figures		183
Index des tableaux		187

Les écosystèmes anthropisés des paysages ruraux accueillent une large part de la biodiversité mondiale (Pimentel *et al.*, 1992). Or cette biodiversité connaît à l'heure actuelle un déclin important, principalement du fait de l'intensification de l'agriculture dans ces territoires au cours de la deuxième moitié du XX^e siècle. Cette intensification a consisté en l'expansion des terres agricoles aux dépens de milieux non ou faiblement anthropisés, en un agrandissement des parcelles cultivées par élimination des haies ou des séparations entre les petites parcelles préexistantes, et enfin en une utilisation importante d'intrants chimiques, au premier rang desquels figurent les engrais et les biocides. C'est l'ensemble de ces facteurs qui a vraisemblablement ébranlé la diversité biologique dans les paysages ruraux (Robinson et Sutherland, 2002).

Cette perte de biodiversité pose problème pour plusieurs raisons. La première raison est essentielle (au sens étymologique du terme) et patrimoniale puisque les êtres vivants qui peuplent la Terre sont le patrimoine de l'Humanité mais aussi de la planète qu'ils habitent et contribuent à façonner. Ils sont les représentants et les dépositaires de l'évolution de la vie qui se déroule depuis près de 4 milliards d'années sur la Terre, qui est elle-même le fruit peut-être unique de l'évolution de la matière dans un Univers âgé de 15 milliards d'années. La deuxième raison, plus matérialiste mais pas futile pour autant, tient à ce que nous, êtres humains, dépendons entièrement de la bonne santé des écosystèmes dans lesquels nous vivons puisqu'ils nous fournissent nombre de services écosystémiques difficile voire impossibles à remplacer, qui vont de la production de denrées alimentaires à la régulation du climat en passant le bien-être serein que peut procurer la contemplation d'un paysage rendu harmonieux par l'ensemble de ses habitants végétaux, animaux et humains, pour ne citer que quelques exemples (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Au rang de ces services essentiels figure la régulation des populations d'organismes nuisibles aux cultures par les auxiliaires prédateurs. Ce service est intéressant car l'agriculture intensive et notamment l'utilisation d'insecticides de synthèse, sensée pallier les carences du contrôle biologique des ravageurs, l'altère toujours plus en détruisant ou en affaiblissant nombre d'auxiliaires, ce qui rend la lutte chimique toujours plus nécessaire. Le recours à ces méthodes de production n'est donc pas durable, d'autant que ces produits engendrent des résistances chez leurs cibles, sont hautement toxiques pour les milieux naturels et, comme beaucoup d'intrants chimiques, sont dérivés de ressources non renouvelables. L'agriculture devra donc reposer davantage sur les services écosystémiques de

régulation des populations de ravageurs des cultures, qui dépendent au moins en partie de la diversité des auxiliaires prédateurs.

Il apparaît donc essentiel de déterminer les facteurs expliquant cette diversité, c'est-à-dire encore la répartition des espèces dans le paysage, d'en quantifier les effets et de relier ces facteurs à l'aménagement du territoire rural et aux pratiques humaines. Cela permettrait en effet de modifier l'organisation du paysage rural dans une optique d'ingénierie écologique, et d'adapter les pratiques humaines dans les milieux.

Les milieux semi-naturels comme les forêts, les haies ou les prairies, qui sont l'objet d'une gestion anthropique peu intensive sont fréquemment désignés comme des réservoirs importants de biodiversité et de services écosystémiques potentiels, notamment de protection des cultures. L'hypothèse sous-jacente est que ces milieux sont autant de refuges pour un grand nombre d'organismes, notamment animaux, vivant dans les cultures pendant la croissance des plantes cultivées mais nécessitant des milieux plus abrités lorsque ces mêmes cultures sont perturbées par les interventions humaines comme le travail du sol et la récolte (Bianchi *et al.*, 2006).

Nous rapportons ici les patrons de répartition spatiale des Carabidae, une famille d'insectes appartenant à l'ordre des coléoptères, aux échelles spatiales de la parcelle et du paysage et aux deux moments clés de la vie des arthropodes que sont la phase d'activité et la phase d'hivernation. Grâce à l'interprétation et à la confrontation de ces patrons, nous apportons un éclairage plus nuancé à la dynamique spatio-temporelle des arthropodes peuplant les cultures et les milieux semi-naturels, dynamique dans laquelle les marges cultivées des parcelles agricoles, en contact direct avec les milieux semi-naturels, semblent jouer un rôle majeur.

Première partie

*

Contexte scientifique et cadre méthodologique
de l'étude

Chapitre 1. Des organismes mobiles dans une mosaïque de milieux non permanents

1.1. Les paysages ruraux sont une mosaïque de milieux qui évoluent différemment au fil des saisons

Les paysages ruraux d'Europe sont composés de différents types de milieux que l'on peut notamment caractériser par leur couvert végétal et le régime de perturbations qui les affecte. Ces milieux diffèrent aussi de par les conditions abiotiques (comme le microclimat, la structure et la composition du sol) et biotiques (les assemblages d'espèces végétales et animales ainsi que leurs interactions) qui y règnent. Les milieux dits semi-naturels regroupent les bois, les linéaires boisés que sont les haies et les cordons de ripisylve bordant les cours d'eau, les friches ainsi que les prairies permanentes. Ils s'opposent aux milieux temporaires représentés par les cultures, qui durent moins d'une année, et les prairies temporaires, qui peuvent durer une ou quelques années mais sont l'objet d'une gestion plus fréquente et intensive que les prairies permanentes.

On peut considérer que les bois et les forêts sont les milieux les moins fréquemment perturbés dans le paysage et les plus fermés en termes de végétation. A l'opposé, les cultures sont perturbées plusieurs fois par an par le travail du sol, l'ensemencement, les éventuels traitements phytosanitaires et la récolte, et sont caractérisées, pour la plupart des parcelles, par une couverture végétale de faible diversité spécifique (Altieri, 1999) et discontinue dans le temps, le sol restant nu ou presque nu pendant plusieurs mois de l'année. A l'échelle temporelle d'une année seulement, les conditions de vie dans les cultures changent donc radicalement et en un temps très bref. Ces perturbations affectent potentiellement la structure du sol, sa chimie, la structure de la végétation, le microclimat et l'abondance des ressources alimentaires, qui sont des déterminants cruciaux pour les organismes susceptibles d'y vivre. Entre ces deux extrêmes en termes de perturbations que sont les bois et les cultures se trouvent d'autres milieux soumis à une régime de perturbations intermédiaire et possédant un couvert végétal pérenne mais moins développé, comme les prairies permanentes, les friches et les linéaires boisés.

1.2. Influence du milieu et du contexte paysager sur les arthropodes épigés

1.2.1. Les arthropodes épigés sont surtout influencés par des facteurs caractérisant le milieu et son contexte proche

Les arthropodes épigés comme les araignées, les fourmis et bon nombre de coléoptères, sont abondants et remplissent des fonctions écosystémiques essentielles, notamment dans les cultures où beaucoup sont des prédateurs de ravageurs.

Par définition, ils vivent et se déplacent majoritairement à la surface du sol. Leurs populations sont donc pour la plupart caractérisées par une vitesse de déplacement relativement faible si on la compare à celle d'animaux plus gros ou se déplaçant préférentiellement par le vol, bien que les différents groupes d'espèces d'arthropodes épigés diffèrent grandement à ce sujet. Les processus écologiques comme la quête de ressources alimentaires, la reproduction et l'hivernation, déterminants pour la présence de ces populations d'arthropodes dans un lieu donné, doivent donc se dérouler à l'échelle de la parcelle et de son voisinage. De nombreuses études ont montré que les assemblages d'arthropodes épigés sont en effet fortement affectés par la nature et les caractéristiques de leur environnement proche, jusqu'à quelques centaines de mètres autour du lieu où ils sont observés (voir par exemple Weibull *et al.*, 2003; Jeanneret *et al.*, 2003a; Dauber *et al.*, 2005; Diekoetter *et al.*, 2010). Il faut cependant noter que des mouvements de dispersion existent à des échelles plus larges, surtout par la voie des airs pour les espèces ailées ou pouvant se laisser emporter par le vent, mais leur fréquence et leur ampleur en termes d'effectifs concernés doivent être plus limitées (voir par exemple Drapela *et al.*, 2008).

1.2.2. L'influence du type de milieu et des conditions locales

Le type de milieu et les conditions abiotiques et biotiques influencent fortement les assemblages d'arthropodes épigés (Jeanneret *et al.*, 2003a; Dauber *et al.*, 2005; Gobbi et Fontaneto, 2008). En effet, les conditions qui règnent dans les différents milieux du paysage sélectionnent, parmi le pool d'espèces régional, celles qui sont capables d'y survivre, c'est-à-dire celles présentant une combinaison de caractères (traits) favorables à leur survie dans le milieu (Keddy, 1992). On retrouve alors des assemblages d'arthropodes très différents dans les milieux boisés et les milieux agricoles, les espèces trouvées dans les milieux boisés étant moins mobiles et plus grosses (Bohac, 1999; Cole *et al.*, 2002; Gobbi et Fontaneto, 2008).

Cependant, le type de milieu et les caractéristiques des milieux ne sont pas suffisantes pour expliquer les assemblages d'espèces existant en un lieu donné. Ces assemblages sont également influencés par le contexte paysager dans lequel ils sont situés (Duelli *et al.*, 1999; Mazerolle et Villard, 1999).

1.2.3. L'influence du contexte paysager

L'influence du contexte paysager sur les arthropodes peut s'envisager sous deux angles différents selon que l'on considère la faune forestière ou la faune des milieux temporaires.

La fragmentation du milieu forestier menace la biodiversité forestière

Dans la forêt fragmentée des paysages ruraux, l'effet du paysage traduit les effets négatifs de l'état fragmenté des forêts sur la faune forestière. Cet état fragmenté est lié à

l'existence d'une quantité importante de petits fragments forestiers isolés les uns des autres et soumis à des effets de lisières qui en perturbent les conditions forestières (Fahrig, 2003). Le résultat généralement trouvé est que les fragments les plus petits et les plus isolés d'autres fragments forestiers ont le plus faible niveau de biodiversité forestière (Debinski et Holt, 2000; Magura *et al.*, 2001a; Ouin *et al.*, 2006). Ce résultat peut s'expliquer en appliquant la théorie biogéographique des îles (MacArthur et Wilson, 1963) au cas des îlots boisés. La théorie prévoit alors que le taux d'extinction dans les fragments forestiers est d'autant plus élevé que la taille de ces fragments est petite, et que le taux de recolonisation est d'autant plus faible que le fragment est isolé d'autres fragments pouvant jouer le rôle de sources, ce qui conduit à un nombre d'espèces forestières plus faible dans les fragments les plus petits et les plus isolés. Les espèces généralistes, contrairement aux espèces forestières, peuvent montrer une richesse spécifique plus grande dans les plus petits fragments forestiers, probablement du fait d'une proportion de lisières plus importante et donc d'une possibilité d'invasion plus importante depuis les milieux ouverts adjacents (voir par exemple Magura *et al.*, 2001a).

Les milieux semi-naturels favorisent la biodiversité dans les milieux temporaires

Dans les milieux agricoles et en particuliers les cultures, l'effet du paysage constaté dans la plupart des études est une augmentation du nombre d'espèces et/ou de leur abondance dans des paysages plus complexes, c'est-à-dire comportant des parcelles plus petites et une proportion de milieux semi-naturels supérieure (Holland et Fahrig, 2000; Weibull *et al.*, 2003; Hendrickx *et al.*, 2007; Drapela *et al.*, 2008). Les milieux semi-naturels contiennent en effet des ressources complémentaires ou alternatives pour une partie au moins des espèces vivant dans les milieux temporaires, sous forme de ressources alimentaires ou de refuges temporaires, ce qui pourrait expliquer cette influence positive (Dunning *et al.*, 1992; Bianchi *et al.*, 2006).

1.3. Dynamique spatiale des espèces vivant dans les cultures

Les perturbations qui surviennent dans les cultures en modifient les conditions de vie et ont donc des conséquences fortes, et la plupart du temps négatives, sur les arthropodes qui y sont présents (Holland et Reynolds, 2003; Thorbek et Bilde, 2004).

Deux modèles, compatibles, peuvent être envisagés pour décrire la stratégie des espèces qui peuplent les cultures lorsque des plantes y sont cultivées (Kromp, 1999): ces espèces y font la totalité de leur cycle de vie ou au contraire dépendent d'autres milieux pour une partie de leur cycle de vie (notamment en hiver).

1.3.1. Les espèces présentes dans les cultures y font la totalité de leur cycle de vie

Dans le premier modèle, on considère simplement que les espèces qui vivent dans les cultures y accomplissent la totalité de leur développement. De telles espèces doivent d'une part être relativement résistantes aux perturbations et d'autre part être capables de s'accommoder des conditions de vie très différentes entre la période où la culture est en place et la période où le sol est nu (par exemple, passage de cette période défavorable sous forme de larves enterrées dans le sol à une profondeur les mettant à l'abri des travaux agraires). Cette adaptabilité pourrait relever d'un caractère euryèce ou d'une stratégie de développement faisant coïncider une forme résistante avec le moment où les conditions sont les plus difficiles, l'hiver notamment. La présence de telles espèces dans les cultures a été confirmée par plusieurs études (Sotherton, 1984; Noordhuis *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2007; Holland *et al.*, 2009).

1.3.2. Les espèces présentes dans les cultures opèrent une colonisation cyclique entre les cultures et les milieux semi-naturels

Dans le deuxième modèle, les perturbations et les conditions hivernales dans les cultures sont considérées comme impropres à la survie des arthropodes. Les cultures sont donc un habitat éphémère, favorable aux espèces considérées seulement pendant la période de croissance des plantes cultivées (Wissinger, 1997).

L'hypothèse envisagée est donc que les populations d'arthropodes présentes dans les milieux cultivés pendant la période de culture suivent des mouvements cycliques de colonisation entre les cultures, leur habitat lorsque des plantes y sont cultivées, et les milieux semi-naturels adjacents, dans lesquels elles trouvent un refuge ou un habitat alternatif pendant la période hivernale où les cultures sont perturbées et où leur sol est à nu (Wissinger, 1997; Bianchi *et al.*, 2006). Ce modèle de colonisation cyclique dans lequel les milieux cultivés et les milieux semi-naturels ont des rôles complémentaires est soutenu par diverses observations montrant une colonisation des cultures à partir des milieux semi-naturels adjacents pour une vaste gamme d'arthropodes (Price, 1976; Coombes et Sotherton, 1986; Good et Giller, 1991; Alvarez *et al.*, 2000; Oberg et Ekbohm, 2006) et un retour des arthropodes des cultures dans les milieux adjacents après la sénescence des plantes cultivées ou la récolte (Duelli *et al.*, 1990; French *et al.*, 2001; Rand *et al.*, 2006). Rand *et al.* (2006) proposent que ce retour est causé à la fois par la forte productivité des cultures en termes de biomasse d'arthropodes pendant la période de croissance de la culture et par la perte subite des qualités de ce milieu et des ressources qu'il fournit lorsque les plantes cultivées entrent en sénescence ou sont récoltées. Une partie des individus colonise ainsi les milieux semi-naturels adjacents aux cultures et y survit pendant cette période hostile puis recolonisent la parcelle cultivée au printemps suivant lorsque les conditions y sont meilleures et que l'abondance des ressources alimentaires augmente avec le développement de la culture (Figure 1).

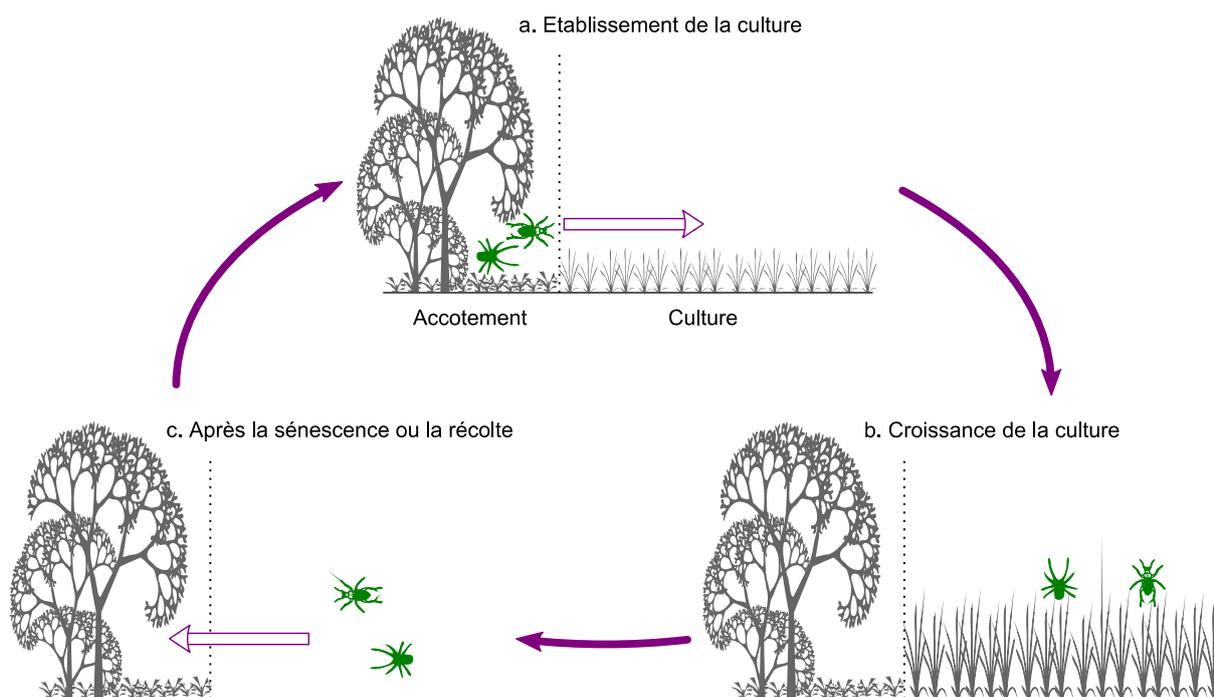


Figure 1. Modèle de colonisation cyclique des arthropodes entre les cultures et les milieux semi-naturels adjacents (adapté de Rand et al., 2006).

Au printemps, les arthropodes ayant hiverné dans les milieux semi-naturels adjacents aux cultures (accotements) colonisent les parcelles cultivées (a), y circulent pour s'alimenter et se reproduire (b). Après la récolte ou la sénescence des plantes cultivées, ils reviennent dans les accotements des cultures pour hiverner ou pondre des œufs (c) où les formes hivernantes survivent jusqu'à la mise en place de la prochaine culture.

Cette deuxième hypothèse permet par ailleurs d'expliquer l'influence positive de la présence des milieux semi-naturels sur les assemblages d'arthropodes des milieux perturbés (*cf.* paragraphe 1.2).

1.3.3. Confrontation de ces deux modèles

Les parts respectives des mécanismes sous-tendus par ces deux hypothèses pour expliquer le maintien des assemblages d'arthropodes épigés dans les cultures sont cependant méconnues. Ceci est notamment dû au fait que l'observation directe des mouvements des arthropodes n'est pas aisée. Cependant les deux stratégies discutées ici peuvent être discriminées indirectement car elles s'illustrent par des patrons spatiaux ou spatio-temporels différents. En effet, les espèces à colonisation cyclique doivent avoir une répartition spatiale contrastée entre l'hiver et l'été, et leur répartition doit présenter un patron particulier autour des interfaces séparant les milieux complémentaires utilisés.

Une étude récente a conclu que plus de la moitié des espèces d'arthropodes échantillonnées dans les milieux cultivés dispersaient à partir de grands îlots de milieux semi-naturels ou vivaient autour de la zone de transition entre milieux cultivés et

milieux semi-naturels, bien que cette proportion variait selon les taxons considérés. Ces espèces pourraient ainsi relever d'une stratégie de colonisation cyclique entre ces deux types de milieux (Duelli et Obrist, 2003). D'autre part, les études qui ont déterminé les densités relatives d'arthropodes hivernant dans les cultures et les milieux semi-naturels ou qui ont décrit leur dynamique spatio-temporelle dans les cultures et leurs accotements sont partiellement contradictoires. Certaines concluent au rôle prépondérant des milieux semi-naturels et des accotements des cultures (Sotherton, 1984; Coombes et Sotherton, 1986; Andersen, 1997; Pfiffner et Luka, 2000) tandis que d'autres montrent une contribution majeure des cultures elles-mêmes comme milieu d'hivernation pour les arthropodes qui y circulent (Wallin, 1985; Noordhuis *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2007; Holland *et al.*, 2009).

1.4. Les interfaces entre des milieux complémentaires ont des propriétés et des assemblages d'espèces particuliers

Les interfaces entre les milieux semi-naturels et les milieux cultivés, qui sont les lieux d'échanges de matière, d'énergie et d'organismes entre ces deux types de milieux (Cadenasso *et al.*, 2003), sont intéressantes de trois points de vue.

Tout d'abord, comme précisé ci-dessus dans le cas où les deux milieux adjacents offrent des ressources complémentaires ou alternatives pour certaines espèces, la répartition de ces espèces au niveau de l'interface entre ces milieux doit refléter leur dépendance vis-à-vis des deux milieux.

Ensuite, elles mettent en regard des milieux très différents en termes de conditions de vie, ainsi que des assemblages d'espèces tout aussi différents, et permettent ainsi de visualiser la transition entre ces assemblages d'espèces.

Enfin, elles possèdent elles-mêmes des conditions de vie uniques, qui peuvent en faire un habitat à part entière. Dans cette optique de recherche, les interfaces entre les milieux agricoles et les bois, milieux les moins fréquemment perturbés et les plus étendus spatialement parmi les milieux semi-naturels, ont souvent été étudiées car le contraste en termes de conditions de vie y est très élevé et qu'il est possible d'observer la nature, l'intensité et l'étendue spatiale de l'influence de chacun des milieux sur l'autre. L'exemple qui suit est celui de l'interface entre bois et milieu agricole, cependant les considérations que nous allons développer peuvent s'appliquer à toute interface entre deux milieux différents.

1.4.1. Caractérisation des lisières forestières

Nous appellerons ici *bordure forestière* la ligne de démarcation entre un bois et un milieu ouvert, qui peut se définir de manière pratique comme la ligne joignant la base des arbres qui appartiennent au bois mais sont les plus proches du milieu ouvert.

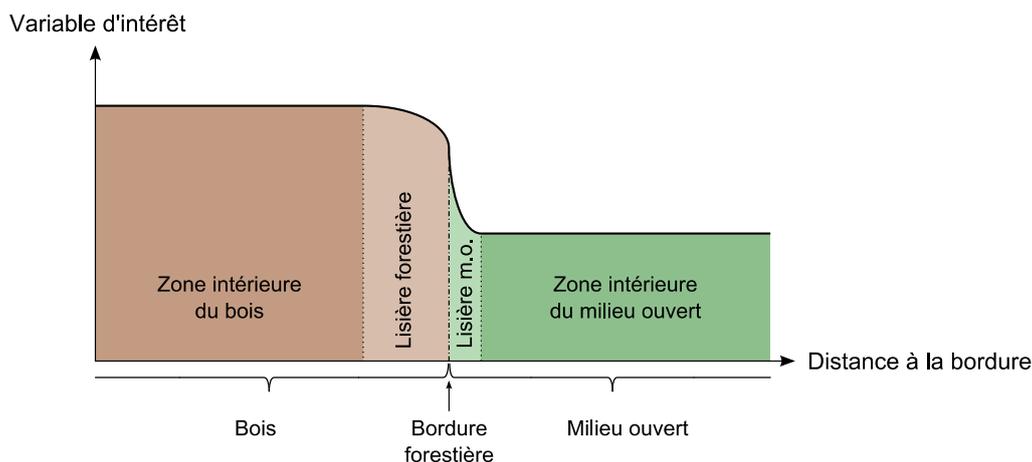


Figure 2. Représentation schématique des valeurs prises par une variable d'intérêt (température, luminosité, hauteur de végétation ou nombre d'espèces par exemple) le long d'un transect perpendiculaire à une bordure forestière.

Lisière m.o., lisière du milieu ouvert.

Au niveau de la *bordure forestière*, les conditions abiotiques et biotiques sont intermédiaires entre celles régnant au cœur de chacun de ces milieux, sous l'effet de l'influence réciproque de ces milieux l'un sur l'autre (Figure 2). Pour chaque milieu, la zone dans laquelle les conditions ne sont pas significativement affectées par la présence du milieu adjacent est appelée *zone intérieure* et la zone dans laquelle les conditions sont significativement différentes de celles régnant dans la zone intérieure, car sous l'influence du milieu adjacent, est la (zone de) *lisière*.

Dans cette représentation, il y a donc une lisière forestière et une lisière agricole, et la lisière de chaque milieu peut éventuellement être vue comme un habitat à part entière, dont l'étendue spatiale dépend de la progressivité de la transition entre les conditions régnant au niveau de la bordure et celles régnant dans la zone intérieure du milieu.

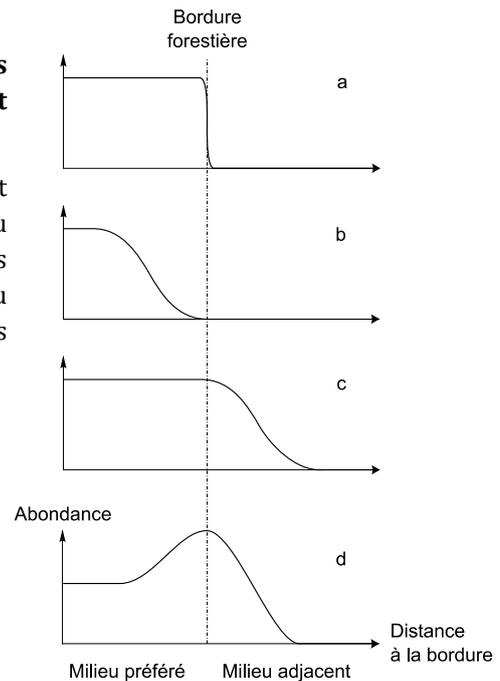
Notons de plus que la délimitation spatiale des lisières pourra être différente selon les variables considérées puisque l'influence de la présence du milieu adjacent n'est pas la même selon que l'on considère par exemple la température, le type de sol, la hauteur de la végétation ou la composition d'un assemblage d'arthropodes.

1.4.2. Patrons de distribution spatiale des espèces d'arthropodes au niveau des bordures entre cultures et milieux semi-naturels

Les espèces vivant dans un milieu peuvent arborer différents patrons de distribution à proximité d'une bordure le séparant d'un autre milieu qui n'est pas leur habitat. Ces patrons de distribution dépendent des caractères intrinsèques des espèces et en particulier de leur tolérance aux conditions régnant dans le milieu adjacent. Plusieurs cas de figures sont documentés dans différentes études et reliés à des processus écologiques (Duelli *et al.*, 1990; Magura, 2002; Ries *et al.*, 2004; Ewers et Didham, 2008).

Figure 3. Principaux patrons de répartition spatiale des espèces au niveau d'une lisière entre un milieu cultivé et un milieu semi-naturel (adapté de Duelli et al., 1990).

a. Espèces évitant strictement le milieu adjacent mais utilisant la lisière de leur milieu de vie. b. Espèces évitant le milieu adjacent ainsi que la lisière de leur milieu de vie. c. Espèces utilisant la totalité de leur milieu ainsi que la lisière du milieu adjacent. d. Espèces ayant une préférence pour les lisières des deux milieux considérés.



Certaines espèces préférant un des deux milieux peuvent vivre dans la totalité de ce milieu, y compris dans sa lisière mais éviter strictement le milieu adjacent (Figure 3a). D'autres peuvent être défavorisées par les conditions abiotiques et/ou biotiques régnant dans la lisière de leur propre habitat et montrer un évitement de cette zone, ou en être éliminées dans le cas d'une pression de prédation supérieure dans cette zone (Figure 3b). C'est le cas notamment de certaines espèces strictement forestières qui représentent de ce fait un enjeu de conservation dans les paysages où les forêts sont réduites à l'état de petits fragments ayant une proportion élevée de surface de lisière par rapport à la surface de leur zone intérieure (Magura, 2002; Ewers et Didham, 2007; Ewers et Didham, 2008). D'autres espèces peuvent au contraire diffuser dans le milieu adjacent, notamment dans sa lisière du fait de la proximité de leur milieu préféré et des conditions intermédiaires régnant dans la lisière du milieu non préféré (Figure 3c). Enfin, certaines espèces préférant les conditions existant en lisière ou utilisant des ressources complémentaires dans les deux milieux adjacents peuvent montrer une abondance supérieure autour de la bordure par rapport aux zones intérieures des milieux adjacents (Figure 3d). On peut penser que les espèces multi-habitat opérant une colonisation cyclique entre les milieux cultivés et les milieux semi-naturels ont une répartition ressemblant à l'un de ces deux derniers types, du moins si l'on en considère les effectifs cumulés sur une année entière.

1.5. Des patrons de distributions aux processus écologiques: prendre en compte les traits de vie

Les patrons de distribution spatiale des espèces sont des éléments pertinents pour les gestionnaires qui veulent améliorer la conservation des espèces ou les services écosystémiques qu'elles délivrent, et ce sont ces patrons qui sont observés par les écologues. Cependant, pour agir sur la distribution spatiale des espèces, il est nécessaire de comprendre les processus écologiques qui en sont responsables afin de réunir les conditions pour que ces processus puissent se dérouler sans obstacle (Bilde et Topping, 2004).

Pour interpréter les patrons de distribution spatiale des espèces en termes de processus, il est utile de connaître ces espèces et de prendre en compte leurs caractéristiques (leurs traits de vie, traits biologiques et écologiques) car cela permet de déduire quels traits et donc quels processus expliquent la sensibilité de ces espèces aux facteurs considérés (aux perturbations agricoles par exemple).

Cette prise en compte des traits des espèces permet en outre de considérer l'ensemble de l'assemblage d'espèces et pas uniquement des variables synthétiques comme l'abondance totale, la richesse ou la diversité spécifique d'un taxon, qui n'ont qu'un sens écologique limité surtout quand il s'agit de taxons très hétérogènes (Huston, 1994).

De plus, la prise en compte de certains traits peut également permettre de prédire le rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes et les services écosystémiques qu'elles délivrent (Moonen et Barberi, 2008).

1.6. Les Carabidae, des arthropodes épigés abondants, bien connus et présentant un intérêt agroécologique

1.6.1. Une famille d'arthropodes épigés abondamment représentée dans les paysages ruraux

Les coléoptères, qui regroupent environ 25% des espèces connues du monde vivant, constituent un ordre numériquement très important dans la faune du sol de nombreux écosystèmes. Les Carabidae en sont une des familles les plus abondantes et les plus diverses avec environ 40 000 espèces décrites dans le monde (15% des espèces de coléoptères connues), dont environ 1 000 pour la France (Dajoz, 2002). Ils comptent parmi les arthropodes épigés les plus abondants dans les divers milieux des paysages ruraux, qu'il s'agisse des cultures ou des milieux semi-naturels. Leur abondance dans ces milieux doit par ailleurs leur conférer un rôle quantitativement important dans les écosystèmes auxquels ils appartiennent.

La plupart des espèces de Carabidae sont épigées, et ce sont celles-là qui sont les plus fréquemment considérées. En effet, leur facilité de piégeage par la méthode du piège à fosse (*cf.* 2.2.1) et leur abondance dans ces pièges lorsqu'ils sont utilisés en fait un modèle pratique à étudier. De plus, de nombreuses espèces au lustre flamboyant ont suscité un intérêt majeur de la part des entomologistes. Tout cela a permis d'acquérir une certaine connaissance de leur taxonomie, avec de nombreux ouvrages dédiés à leur détermination, ainsi que de leur mode de vie. Cette connaissance est certes perfectible mais elle est bien moins lacunaire à propos des Carabidae que sur d'autres taxons plus rares, plus difficiles à piéger ou à l'esthétique plus discrète. L'existence de ces informations concernant les traits de vie et des traits écologiques des espèces de Carabidae a été un élément clé dans le choix de ce groupe taxonomique car l'utilisation des traits doit permettre de relier les assemblages de Carabidae présents dans les

différents milieux du paysage et sous l'influence de différents facteurs environnementaux à des processus expliquant leur présence.

Les espèces de Carabidae possèdent une grande variété de traits, ce qui explique en partie leur adaptation à des milieux variés (Lövei et Sunderland, 1996; Dajoz, 2002) mais aussi leur sensibilité aux perturbations agricoles (Ribera *et al.*, 2001; Cole *et al.*, 2002), ce qui est tout à fait indiqué pour observer l'effet des contraintes du milieu et du paysage sur les assemblages d'espèces et les processus écologiques qui en sont à l'origine.

1.6.2. Principaux éléments de la biologie et de l'écologie des Carabidae

Les éléments présentés ici concernent des points clés de la biologie et de l'écologie des Carabidae qui permettent de comprendre le lien existant entre le milieu de vie (ses caractéristiques, les perturbations qu'il subit et le contexte dans lequel il se situe) et les assemblages d'espèces qui y sont présents. Ces éléments concernent plus particulièrement le rythme saisonnier des Carabidae, leur taille et leur mobilité, ainsi que leur mode trophique.

Cycle de développement et espérance de vie

Les Carabidae possèdent deux ou trois stades larvaires successifs puis un stade nymphal avant le stade adulte. Ces stades larvaires sont caractérisés pour la plupart des espèces par une mobilité assez réduite comparativement à celle des adultes, et par une faible chitinisation. Cela explique que les larves et les nymphes sont plus sensibles que les adultes aux conditions abiotiques, au manque de nourriture ou à la présence de prédateurs. La phase larvaire est donc souvent considérée comme critique dans la survie des populations de Carabidae à un endroit donné et elle doit l'être d'autant plus pour les plus grosses espèces puisque cette phase dure alors plus longtemps (Lövei et Sunderland, 1996).

La durée de vie des individus est en général d'une année, la mort suivant de près la reproduction chez la plupart des espèces. Cependant, chez d'autres espèces, notamment les plus grosses comme les carabes (genre *Carabus*), le cycle de développement peut s'étendre sur plusieurs années et les adultes peuvent également vivre plusieurs années.

Rythmes saisonniers

Dans les milieux tempérés, les Carabidae peuvent être subdivisés en deux groupes fonctionnels principaux, selon leur période de reproduction. Ces périodes peuvent correspondre avec celles des travaux agricoles perturbant le milieu de vie de certains Carabidae, et c'est pour cette raison que la prise en compte de ce trait de vie est nécessaire afin de mieux déterminer les processus écologiques à l'origine de la répartition des espèces dans un paysage rural. Les espèces à reproduction printanière, dont les individus hivernent sous forme adulte, reprennent leur activité et se

reproduisent au printemps et le développement larvaire de la nouvelle génération a lieu avant l'hiver. Les espèces à reproduction automnale sont en revanche caractérisées par une activité et une reproduction à l'automne et ont une hibernation sous forme larvaire, le développement des individus se terminant l'année suivante. Cette dichotomie est quelque peu critiquée et il existe vraisemblablement une certaine souplesse individuelle (den Boer et den Boer-Daanje, 1990; Lövei et Sunderland, 1996), mais elle reste très utilisée actuellement, notamment pour ce qui est de la distinction entre espèces hivernant sous forme larvaire et espèces hivernant sous forme adulte (voir par exemple French et Elliott, 1999; Purvis *et al.*, 2001; Cole *et al.*, 2002; Purtauf *et al.*, 2005a; Hatten *et al.*, 2007).

Taille et mobilité des espèces

La taille et la mobilité des espèces, partiellement liées, sont des facteurs importants de sensibilité aux perturbations endurées par les milieux mais aussi à leurs caractéristiques intrinsèques et au contexte paysager (Blake *et al.*, 1994; Cole *et al.*, 2002; Bilde et Topping, 2004; Gobbi et Fontaneto, 2008).

Ces traits sont fortement diversifiés chez les Carabidae et notamment la taille puisque les espèces présentes en Europe ont une longueur allant d'environ 2 mm à 60 mm. Les déplacements au sol (par la marche) de ces espèces ne sont donc pas du même ordre de grandeur, les plus grandes espèces pouvant marcher beaucoup plus rapidement que les plus petites.

Cependant, la mobilité des espèces est également très dépendante de la possibilité qu'ont les individus de voler. De nombreuses espèces, notamment parmi les plus grosses, sont aptères (ou brachyptères) c'est-à-dire que les ailes des individus ne sont pas développées. Ces espèces dont le seul moyen de déplacement est la marche vivent principalement dans des milieux peu perturbés. Au contraire, les individus appartenant aux espèces macroptères possèdent des ailes fonctionnelles et peuvent donc voler. Ces espèces, en particulier les plus petites vivent souvent dans les milieux perturbés. Enfin, chez les espèces dimorphiques, une partie seulement des individus possèdent des ailes fonctionnelles, les autres ne pouvant pas voler.

Mode trophique

Le mode trophique d'une espèce est un élément important permettant de présumer de l'impact d'une espèce sur son environnement mais il est aussi, notamment dans le cas des Carabidae, corrélé à la sensibilité des espèces à la qualité des milieux et à l'organisation du paysage (Purtauf *et al.*, 2005b; Gobbi et Fontaneto, 2008).

Peu d'espèces de Carabidae ont une alimentation très spécialisée, toutes les espèces ont au contraire une flexibilité plus ou moins large de leur régime alimentaire en fonction des ressources disponibles (Toft et Bilde, 2002). On peut tout de même distinguer trois grands modes trophiques. Les espèces prédatrices se nourrissent principalement de

proies animales et sont les plus sensibles à l'intensification agricole, les espèces phytophages se nourrissent principalement de matière végétale (et notamment de graines) tandis que les espèces polyphages ont un régime mixte animal/végétal.

1.6.3. Intérêt agroécologique des Carabidae

De plus, et cela n'est pas négligeable lorsqu'il s'agit d'étudier des assemblages d'espèces et des processus écologiques dans des paysages dont la vocation est la production agricole, les Carabidae ont été décrits à de nombreuses reprises comme des auxiliaires des cultures (Kromp, 1999). Ils le sont principalement en tant que prédateurs d'organismes nuisibles aux cultures (Sunderland, 2002), mais aussi comme consommateurs de graines d'adventices (Tooley et Brust, 2002). Toutes les espèces prédatrices ou polyphages sont susceptibles de contribuer au contrôle biologique des organismes nuisibles aux cultures, en tant que prédateurs généralistes. Cette qualité de prédateurs généralistes les rends complémentaires des prédateurs plus spécialistes des ravageurs de cultures car les généralistes pouvant se nourrir de proies alternatives avant le développement des ravageurs, ils sont présents dès l'arrivée de ces derniers et peuvent donc précocement en limiter l'essor, assurant le relai avant que des prédateurs plus spécialistes (dont les populations s'accroissent plus vite) n'arrivent (Symondson *et al.*, 2002b).

Notons tout de même que certaines espèces polyphages ou phytophages de la tribu des Harpalini ou de celle des Zabrinini causent des dégâts dans les cultures. C'est le cas par exemple du zabre des céréales (*Zabrus tenebrioides*) qui peut causer des dommages importants dans les cultures de céréales à pailles ou les prairies temporaires de graminées dans plusieurs régions de France, notamment le sud-ouest.

1.7. Démarche générale et organisation du manuscrit

L'objectif général de ce travail est de déterminer des patrons de répartition spatiale des Carabidae et d'utiliser les traits des espèces afin de mieux comprendre les processus écologiques et dynamiques qui régissent l'organisation de leurs assemblages dans les paysages ruraux sous l'effet des régimes de perturbations différentiels affectant les milieux cultivés et semi-naturels. Pour cela nous travaillerons à deux échelles spatiales différentes, celle du paysage et celle de la parcelle ou de la limite entre parcelles adjacentes, et sur les deux phases essentielles de la vie des Carabidae à savoir la phase d'activité (ou de circulation) et la phase d'hivernation (Figure 4).

Dans un premier temps, nous caractériserons la distribution des Carabidae actifs (ou circulants) dans les différents milieux du paysage en termes d'abondance, de richesse spécifique et de traits biologiques et écologiques des espèces, et nous dégagerons l'influence relative du type de milieu, de ses caractéristiques, et de la composition du paysage alentour.

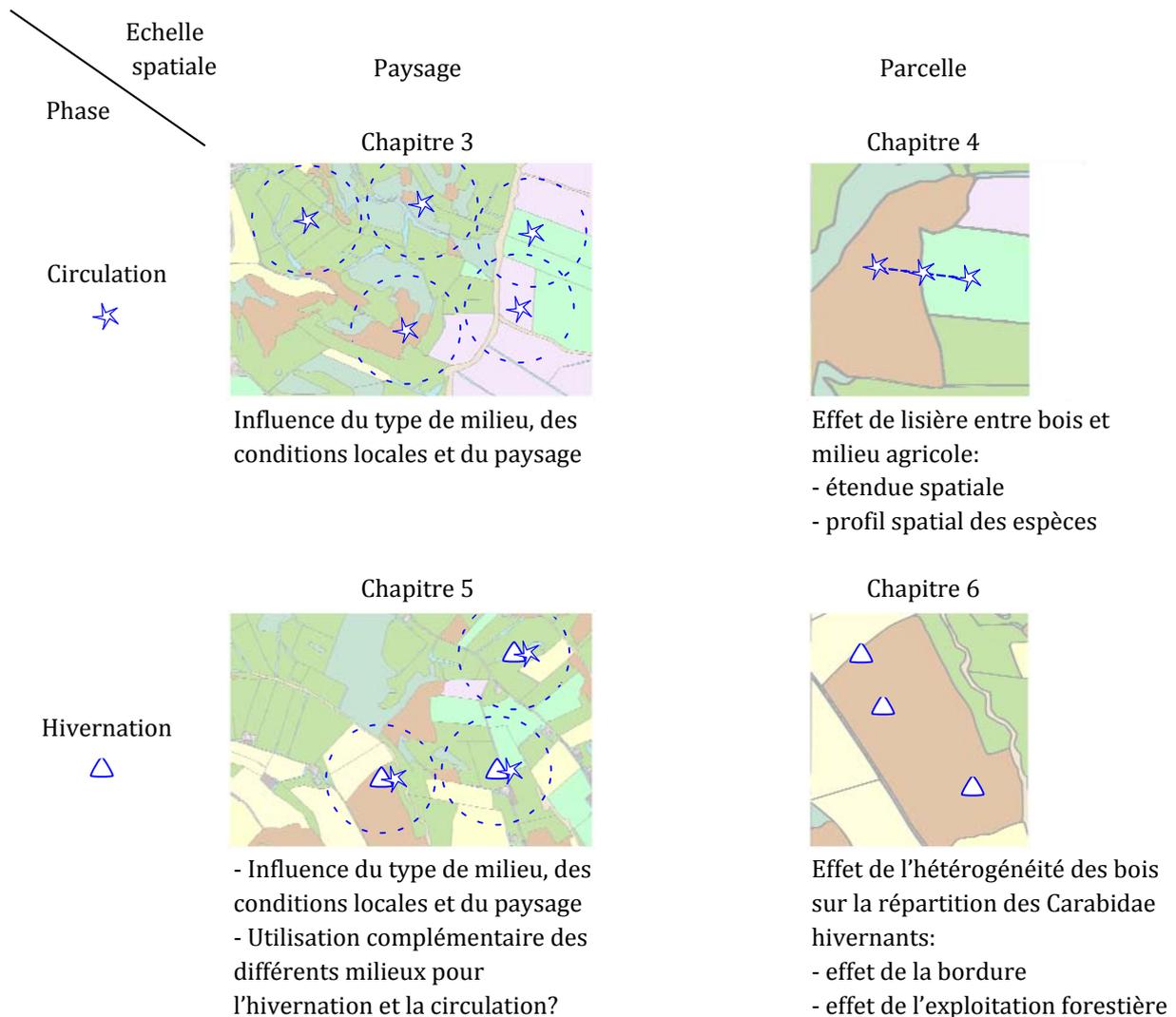


Figure 4. Schéma général de l'organisation du manuscrit.

Les couleurs figurent des occupations du sol différentes, les bois apparaissent notamment en marron et la plupart des milieux agricoles en vert ou en jaune. Les étoiles figurent les points de piégeage des Carabidae circulants (chapitre 3 à 5), les triangles, les points de piégeage des Carabidae hivernants (chapters 5 et 6). Les cercles en pointillés (chapters 3 et 5) figurent les rayons d'influence du contexte paysager.

Dans un second temps et dans le but de caractériser l'utilisation de milieux potentiellement complémentaires, nous déterminerons la nature des assemblages de Carabidae circulants au niveau des bordures entre les bois et les milieux agricoles ainsi que la réponse des espèces à la bordure forestière. Nous évaluerons également l'étendue spatiale des effets de lisières expérimentés par les assemblages de Carabidae circulants de part et d'autre de la bordure.

Dans un troisième temps, nous quantifierons les rôles respectifs du type de milieu, des conditions locales et du contexte paysager sur les assemblages de Carabidae hivernants. Nous nous intéresserons également au contraste entre la densité d'hivernation et la densité d'activité des Carabidae dans les cultures et les milieux semi-naturels. Nous

déterminerons de la sorte quelles espèces ou quels groupes fonctionnels ou écologiques d'espèces – s'il y en a – font une utilisation complémentaire des différents milieux du paysage et corroborent le modèle de colonisation cyclique entre les cultures et les milieux semi-naturels.

Dans un quatrième et dernier temps, nous nous focaliserons sur l'hivernation des Carabidae dans les bois, qui sont des milieux semi-naturels très hétérogènes à l'échelle de la parcelle du fait des effets de lisière et d'une gestion elle-même hétérogène à l'intérieur des bois. Nous tenterons donc de déterminer si cette hétérogénéité spatiale des bois structure les assemblages de Carabidae hivernants.

Chapitre 2. Matériels et méthodes généraux

2.1. Site d'étude des Vallées et Coteaux de Gascogne

Le travail de terrain s'est déroulé dans le site des vallées et coteaux de Gascogne dans lequel l'UMR Dynafor effectue une grande partie de ses études, tant en agronomie qu'en écologie, depuis environ 30 ans, et qui a récemment été labellisé site d'étude à long terme (LTER). Il se situe au sud-ouest de Toulouse, dans le Comminges (Figure 5). Les



Figure 5. Localisation du site d'étude.

campagnes de piégeage ont été conduites principalement sur quatre communes du canton d'Aurignac: Esparron, Saint-André, Eoux, Peyrissas, et concernent une surface totale d'environ 35 km².

Le relief du site se caractérise par des coteaux parallèles entre eux, séparés par des vallons au fond desquels coulent des ruisseaux non permanents et orientés NNO-SSE, se terminant au sud sur une vallée plus large orientée ouest-est, la vallée de la Nère. L'altitude varie de 400 m au sommet des coteaux à 250 m en fond de vallée (Figure 6).

Les coteaux sont des formations molassiques et marneuses intercalées de minces bancs de calcaire. Le sol est de type argileux et peu profond, mais il est plus limoneux et profond en fond de vallon ainsi qu'au niveau des terrasses alluviales de la vallée de la Nère.

Le climat du site est de type océanique dégradé avec des influences montagnardes et méditerranéennes (température et précipitations annuelles moyennes: 12,5°C et 750 mm).

Le paysage des coteaux de Gascogne est de type agri-forestier avec une couverture boisée (bois et linéaires boisés) d'environ 25% de la surface totale au niveau des quatre communes étudiées (Figure 7). Le milieu forestier y est très fragmenté, avec la présence de nombreux bois d'une surface comprise entre 0,5 et 20 ha et possédant des contours irréguliers. La longueur totale des bordures entre milieux boisés et milieux agricoles dans ce paysage est donc élevée (en moyenne 25 m de telles bordures par hectare de paysage dans la portion de paysage étudiée en 2008, chapitre 3).

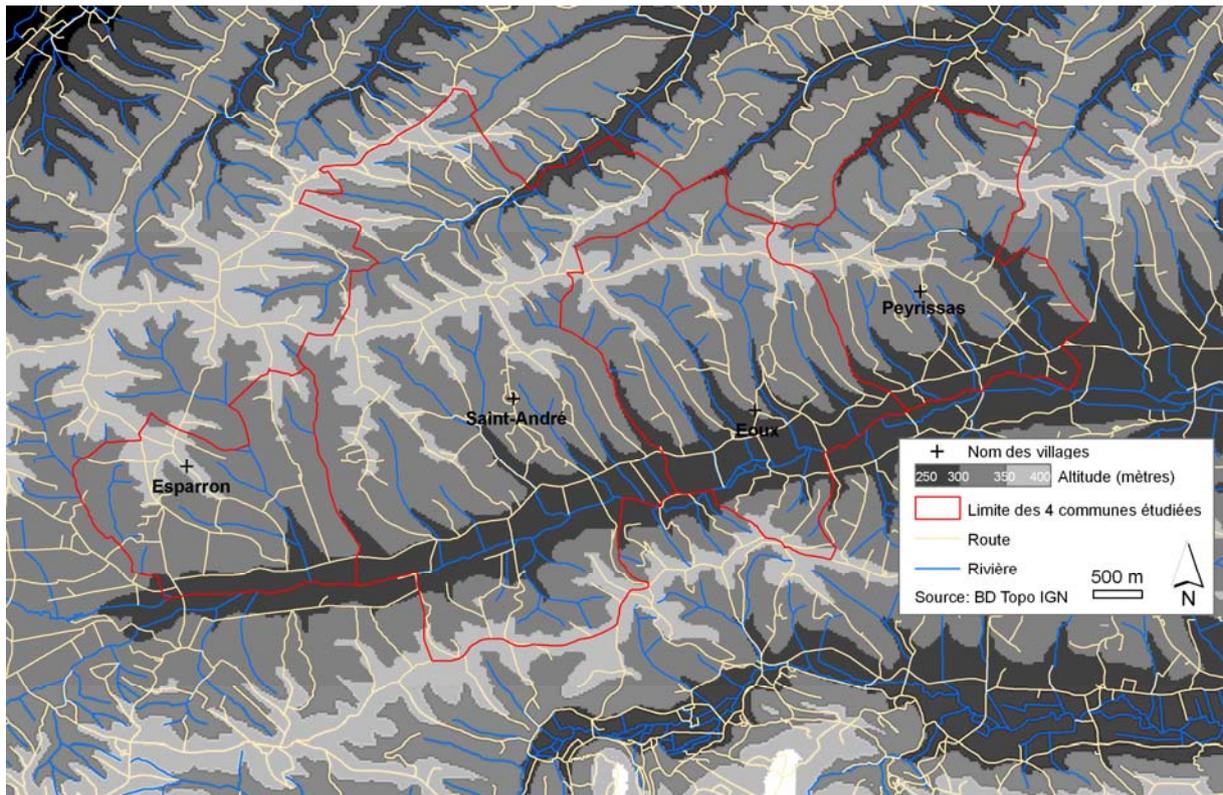


Figure 6. Relief des quatre communes étudiées du site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne.

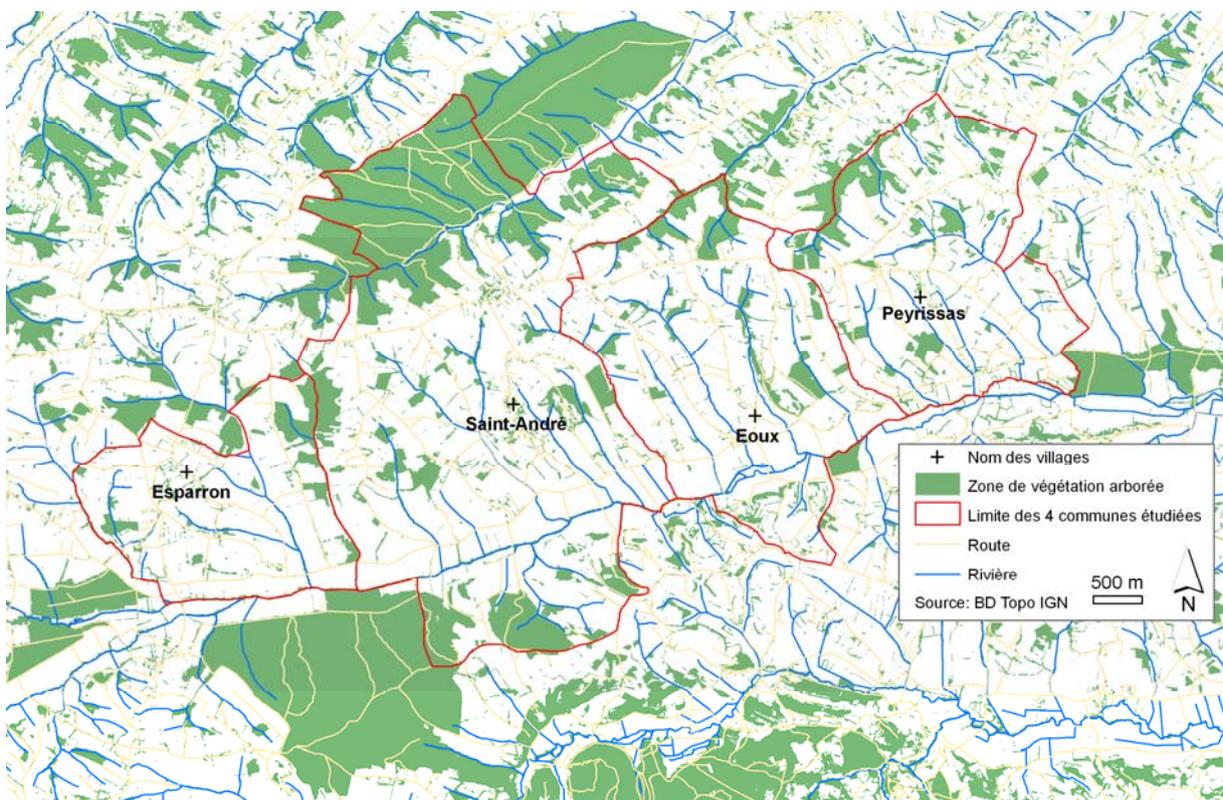


Figure 7. Représentation des surfaces boisées (bois et linéaires boisés) des quatre communes étudiées.

Le système d'exploitation le plus répandu dans le site d'étude est le système de polyculture élevage, et il résulte ici en un partage équitable des surfaces agricoles entre les cultures et les prairies permanentes ou semées (40% de la surface occupée par des cultures, 11% par des prairies temporaires et 30% par des prairies permanentes dans la portion de paysage étudiée en 2008, Chapitre 3). Les parcelles agricoles ont une taille moyenne de 2,9 ha si l'on considère l'ensemble des prairies et des cultures des quatre communes étudiées.

2.2. Piégeage et détermination des Carabidae

2.2.1. Méthodes de piégeage utilisées

Le piège à fosse

Le piège à fosse est un moyen très simple à mettre en œuvre pour piéger tous les arthropodes se déplaçant au sol. Il est constitué d'un pot enterré dont l'orifice affleure au niveau du sol. Il contient la plupart du temps, comme cela a été le cas dans nos travaux, une solution non attractive pour les insectes permettant leur conservation. C'est donc un piège passif qui ne collecte que les insectes qui, au gré de leurs déplacements naturels, ont pu tomber dans le pot. L'abondance des insectes piégés en un temps donné dépend donc à la fois de leur densité réelle et de l'ampleur de leurs déplacements (ou activité) aux alentours du piège pendant cette période. Le paramètre mesuré est donc l'activité-densité des espèces aux abords du piège (Thomas *et al.*, 1998). Ces pièges sont donc utiles lorsque l'on s'intéresse à l'assemblage des Carabidae actifs et que l'on souhaite localiser leur activité. En revanche, si les pièges à fosse permettent de déceler les espèces présentes et de déterminer leur activité-densité dans différents milieux, ils ne permettent pas d'établir les densités relatives des différentes espèces au sein d'un même piège, puisque, à densités égales, les espèces sont d'autant plus facilement piégées et donc abondantes dans les pièges qu'elles sont mobiles au sol.

L'installation du piège remue le sol et la couche de litière autour du pot, ce qui peut engendrer une perturbation de l'efficacité du piège en attirant ou en repoussant certaines espèces de Carabidae (Digweed *et al.*, 1995). Afin de limiter cet effet perturbateur, les pièges à fosses ont donc été installés environ 15 jours avant leur première ouverture. De plus, les pièges à fosse que nous avons utilisés étaient constitués de deux pots emboîtés l'un dans l'autre, le pot inférieur servant de forme et accueillant le pot supérieur (diamètre d'ouverture de 8 cm) contenant le liquide de conservation. Un tel système permet de changer les pots de récoltes en induisant une perturbation minimale du substrat autour du piège. D'autre part, afin de limiter l'entrée des eaux de pluie et des débris végétaux dans les pots, un toit de 10 x 12 cm a été placé 5 cm au-dessus des pots. Dans les prairies pâturées, des grilles de maille 5 cm ont été rajoutées au toit afin de protéger les pièges contre le piétinement et la soif du bétail.

Sauf mention contraire, les pièges à fosse que nous avons utilisés durant nos campagnes de piégeage contenaient une solution aqueuse de propylène glycol (propan-1,2-diol) à 30%, saturée en sel (NaCl) et additionnée d'une goutte de détergent afin de favoriser l'immersion des insectes piégés et de diminuer ainsi le risque qu'ils ne s'échappent du piège. Le propylène glycol a été choisi comme principe conservateur car c'est une substance peu toxique, non attractive pour les mammifères et peu attractive pour les insectes (Weeks et McIntyre, 1997; Bouget, 2004).

Les données issues des pièges à fosse utilisées dans les analyses présentées sont toujours les abondances des espèces cumulées sur la totalité de la période de piégeage (sauf pour les analyses prenant en compte la variation temporelle des abondances). Ces données se trouvent donc à chaque fois sous la forme d'un tableau espèces-relevés où un relevé correspond à un piège.

La tente à émergence

Le piège à fosse ne permet pas d'obtenir d'informations sur les individus inactifs, comme les individus hivernants. Nous avons donc eu recours à une méthode différente pour caractériser les assemblages de Carabidae hivernants.

La méthode choisie est celle des pièges à émergence, qui permet de déterminer la densité des individus ayant hiverné sur et sous la surface échantillonnée (Idinger et Kromp, 1997; Moore, 2001). Les pièges à émergence utilisés ici ressemblaient à des tentes d'une surface de 1,8 m², dont les parois verticales étaient enterrées dans le sol à une profondeur d'environ 10 cm afin d'empêcher le passage des Carabidae de l'intérieur vers l'extérieur de la tente et réciproquement (*cf.* Figure 8). Le tissu utilisé pour la fabrication des tentes, qui possède des mailles d'environ 1 mm de côté, permet la pénétration de la pluie et de la lumière à l'intérieur de la tente et donc la survie de toute la portion de l'écosystème ainsi isolée. Deux pots étaient installés dans chaque tente afin de récolter les individus ayant hiverné sous sa surface: un pot au niveau du sol, comparable à un piège à fosse classique, afin de piéger les insectes se déplaçant au sol, ainsi qu'un pot au sommet de la toile, afin de récolter les individus volants ou grimpants.

Les tentes ont été installées à la fin de l'hiver avant la reprise d'activité des Carabidae afin de piéger tous les individus ayant hiverné sous leur surface. Pour la plupart des espèces, les adultes sont plus mobiles que les larves et les individus collectés dans les tentes à émergence sont donc essentiellement des adultes. Ceux-ci étant plus facilement identifiables que les larves, c'est un des avantages de la méthode par rapport aux méthodes de prélèvement de sol et de litière (méthode des quadrats), qui permettent également de calculer des densités mais qui demandent d'identifier des larves. De plus, les données recueillies grâce aux tentes à émergence étant issue du comptage des adultes, elles intègrent de fait les pertes dues à la mortalité larvaire, qui est d'après Lövei et Sunderland (1996) le point critique contrôlant l'abondance et la survie des espèces dans les différents milieux du paysage.

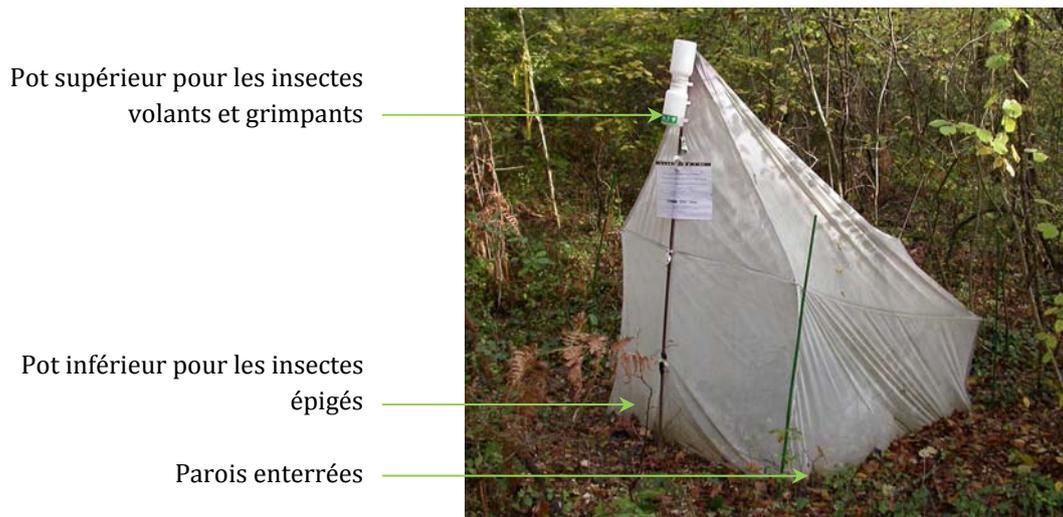


Figure 8. Photographie d'une tente à émergence.

De plus, l'utilisation de pièges à émergence avec un relevé périodique des collecteurs à insectes (toutes les deux à quatre semaines) permet d'observer la phénologie d'émergence des espèces et donc de la comparer entre différentes conditions.

Notons par ailleurs que le terme *émergence* est employé ici pour désigner la reprise d'activité post-hivernale des individus isolés par la tente, qui ont pu passer l'hiver sous forme d'adulte ou de larve. Ici, le terme *émergence* ne désigne donc pas uniquement l'apparition des nouveaux adultes suivant la mue imaginale.

2.2.2. Identification, traits de vie et traits écologiques des Carabidae

Identification

Les Carabidae piégés ont été identifiés jusqu'au niveau de l'espèce, principalement grâce aux clés morphologiques de Jeannel (1942), de Hurka (1996) et de Trautner et Geigenmuller (1987) puis nommés conformément à la nomenclature de Fauna Europea (Vigna Taglianti, 2010).

Traits biologiques et écologiques

Les Carabidae sont une famille très étudiée, en Europe notamment, et les espèces qui y sont fréquentes sont en général bien caractérisées en termes de traits écologiques et biologiques. Les traits auxquels nous nous sommes intéressés sont (i) la taille des espèces, fortement corrélée à leur sensibilité aux pratiques agricoles (Ribera *et al.*, 2001), (ii) leur type alaire, qui reflète en partie la mobilité des espèces et donc leur capacité potentielle à utiliser des milieux différents et distants (voir par exemple Kinnunen *et al.*, 1996), (iii) la forme sous laquelle ils hivernent, qui est liée à la période de reproduction et peut expliquer leur sensibilité à des pratiques agricoles saisonnières (Purvis et Fadl, 2002), ainsi que (iv) leur régime alimentaire, qui est à la fois un facteur

de sensibilité à l'intensification de l'agriculture (Purtauf *et al.*, 2005b) et indique potentiellement les services écosystémiques qu'ils peuvent rendre. La période de reproduction n'a pas été prise en considération car elle est fortement corrélée avec le stade hivernant (les espèces hivernant exclusivement sous forme larvaire se reproduisent à l'automne et celles hivernant sous forme adulte et/ou larvaire se reproduisent en général au printemps) et n'apportait donc pas un surcroît d'intérêt dans les analyses. Le tableau 1 résume les différents traits étudiés ainsi que les modalités considérées, et l'annexe 1 recense les caractéristiques des espèces rencontrées. Lorsque les références utilisées pour déterminer les traits des espèces étaient en contradiction, ce sont les informations émanant des lieux les plus proches du site d'étude qui ont été prises en compte, ou bien celles avancées par le plus grand nombre d'auteurs (listes des sources consultées: Jeannel, 1942; Lindroth, 1945; Greenslade, 1964; Thiele, 1977; Jones, 1979; Hurka, 1996; Fournier et Loreau, 2001; Ribera *et al.*, 2001; Holland, 2002; Pizzoloto *et al.*, 2003; Bouget, 2004; Luff, 2007). Concernant le type alaire, des vérifications ponctuelles sur les individus collectés ont été faites lorsqu'un doute ou une contradiction entre plusieurs sources existait. De nombreuses données sont manquantes dans le tableau de traits de vie final mais elles correspondent à des espèces minoritaires en termes d'abondance. L'absence de ces espèces dans les analyses sur les traits de vie n'a donc vraisemblablement pas une influence majeure sur les conclusions présentées.

Concernant l'habitat des Carabidae circulants, les informations issues de la littérature ont été recoupées avec nos propres observations sur le site d'étude pour les espèces les plus abondantes et uniquement avec les données issues des pièges à fosse. Cela nous a

Tableau 1. Liste des traits biologiques et écologiques pris en compte.

Trait	Modalités	Critères
Taille	petite	< 8 mm
	moyenne	> 8 mm et < 12 mm
	grande	> 12 mm
Type alaire	aptère	Ailes absentes ou atrophiées
	dimorphique	Seuls certains individus sont ailés
	macroptère	Tous les individus sont ailés
Stade hivernant	Adulte	Les adultes, et éventuellement les larves, hivernent
	Larve	Seules les larves hivernent
Régime alimentaire	Prédateur	Espèces principalement prédatrices
	Polyphage	Espèces au régime mixte (animal et végétal)
	Phytophage	Espèces principalement phytophages
Habitat	Forestier	Espèces circulant surtout dans les bois et les haies
	Généraliste	Espèces circulant dans les milieux boisés et ouverts
	Milieux ouverts	Espèces circulant surtout dans les milieux ouverts

conduit, pour évoquer l'exemple le plus remarquable, à classer le carabe doré (*Carabus auratus*) parmi les espèces forestières, car il n'est présent dans le site d'étude qu'à l'intérieur et à proximité immédiate des bois et des linéaires boisés, bien qu'il soit par ailleurs décrit comme une espèce de milieu ouvert dans les sources consultées.

2.3. Mesure de variables environnementales

Afin d'expliquer les assemblages de Carabidae trouvés au sein de chacune des différentes campagnes de piégeage, plusieurs variables caractérisant l'environnement des pièges ont été mesurées.

2.3.1. Variables locales

Les conditions locales ont été caractérisées par des relevés de variables physiques et de variables de végétation et de couvert du sol, sur une surface de un à douze mètres carrés autour des pièges à fosse, comme indiqué dans les chapitres correspondants. Un tel rayon permet la description fine du milieu dans lequel les Carabidae circulent à l'endroit où est situé un piège (voir par exemple Antvogel et Bonn, 2001; Magura, 2002). Dans le cas des tentes à émergence, ces relevés ont été faits sous la surface isolée par la tente pour les variables mesurées jusqu'à un mètre au-dessus du sol et dans un rayon de deux mètres au-dessus de cette limite.

Les variables physiques mesurées sont la température et l'humidité du sol ainsi que la luminosité, ces variables ayant un effet important sur les Carabidae (voir par exemple Nève, 1994; Holopainen *et al.*, 1995; Antvogel et Bonn, 2001; Magura, 2002). La température du sol a été mesurée à une profondeur de 10 cm. Cette profondeur relativement importante, combinée à des mesures effectuées lors de journées avec un ciel couvert, permet d'obtenir des températures peu influencées par le moment de la journée auquel elles sont relevées, tout en révélant des différences entre les points échantillonnés, selon le type de milieu et l'exposition notamment. L'humidité du sol, sous la forme du pourcentage volumique d'eau contenue dans les cinq premiers centimètres du sol, a été mesurée à l'aide d'un hygromètre mesurant la conductivité du sol. La luminosité a été mesurée au niveau de chaque piège et relativisée par rapport à une mesure effectuée en terrain dégagé au-dessus de tout couvert végétal dans un faible intervalle de temps, afin de s'affranchir des variations de luminosité dues au ciel lui-même (passage de nuages, changement de la nébulosité de l'air, course du soleil).

D'autres variables importantes pour les Carabidae sont celles caractérisant la couverture du sol par la litière, la mousse et le bois mort ainsi que la proportion de sol nu (Dennis *et al.*, 1994; Antvogel et Bonn, 2001; Magura, 2002). Elles ont été déterminées autour de chaque piège en se basant sur une estimation visuelle du pourcentage de recouvrement, grâce à l'utilisation d'une mire (Prodon et Lebreton, 1981).

Enfin, la structure de la végétation apparaît comme un élément déterminant pour les Carabidae, probablement en partie pour son influence sur le microclimat (Gardner, 1991; Dennis *et al.*, 1994; Honek et Jarosik, 2000; Antvogel et Bonn, 2001). Elle a été mesurée par des pourcentages de recouvrement dans différentes strates jusqu'à 3 m au-dessus du sol, avec quelques variations selon les chapitres, comme indiqué dans les sections *Matériels et méthodes* correspondantes.

2.3.2. Variables paysagères

Les variables paysagères n'ont été mesurées que dans les chapitres 3 et 5, qui traitent de l'effet du paysage sur les Carabidae. L'acquisition de ces données a été faite par des relevés d'occupation du sol sur le terrain au mois de juin 2008. Les différents éléments du paysage ont ensuite été digitalisés grâce au logiciel Quantum GIS (version 1.3.0) à partir de photographies aériennes de la zone d'étude datant de 2006, et ce travail de digitalisation a été fait à l'échelle 1:2000. Les catégories d'occupation du sol prises en compte sont les bois, les haies, les cordons de ripisylves, les friches, les prairies permanentes, les prairies temporaires; les cultures d'hiver et les cultures de printemps. Les linéaires boisés ont été digitalisés sous forme de polygones car leur largeur était très

Tableau 2. Correspondance entre les milieux et les catégories d'occupation du sol prises en compte dans les analyses.

Milieu	Catégorie d'occupation du sol (type de milieu)
Bois	Bois
Ripisylves	Linéaires boisés
Haies	Linéaires boisés
Friches	Milieux herbacés permanents
Prairies permanentes	Milieux herbacés permanents
Prairies temporaires	Milieux temporaires
Cultures d'hiver	Milieux temporaires
Cultures de printemps	Milieux temporaires

variable et les considérer comme des lignes aurait donc été trompeur. Afin de réduire le nombre de variables environnementales prises en compte dans les modèles, certaines catégories ont été fusionnées et les groupes finalement retenus sont illustrés dans le tableau 2. Les pourcentages d'occupation du sol par ces différents types de milieu ont ensuite été calculés dans des rayons de 50, 100, 200 et 500 m. Ces rayons semblent être les plus pertinents pour expliquer les assemblages de Carabidae car la plupart de leur

déplacements se font vraisemblablement dans cette gamme de distance aux échelles de temps considérées (Magura *et al.*, 2001a; Weibull *et al.*, 2003; Aviron *et al.*, 2005). Un indice de diversité du paysage a également été calculé autour de chaque piège dans ces différents rayons grâce à la formule de Shannon:

$$H = \sum_{i=1}^k p_i \log(p_i)$$

où H est l'indice calculé, p_i est le pourcentage d'occupation du sol par le type de milieu i autour du point d'intérêt dans le rayon considéré et k est le nombre d'occupations du sol différentes autour du point.

2.4. Analyses statistiques

La stratégie générale d'analyse a consisté en une première caractérisation des assemblages de Carabidae par leur abondance et leur richesse spécifique afin d'avoir une idée de l'importance relative des différents milieux ou modalités testées pour les Carabidae. Nous avons ensuite étudié la composition de l'assemblage de Carabidae dans son ensemble grâce à des ordinations des tableaux espèces-relevés, analyses qui ont également permis de prendre en compte l'effet des variables environnementales. Enfin, les traits des Carabidae ont permis de constituer des groupes écologiques dont nous avons ensuite comparé l'abondance dans les différents milieux ou modalités échantillonnés, au sein des assemblages de Carabidae circulants comme hivernants.

2.4.1. Abondance et richesse spécifiques des assemblages de Carabidae dans les différents milieux ou modalités testés

Afin de caractériser les assemblages de Carabidae trouvés dans les différents milieux ou les différentes parties des milieux échantillonnés, les premières analyses présentées dans chacun des chapitres de la partie *Résultats* font apparaître des comparaisons d'abondance et de richesse spécifique. Les résidus de ces variables ne suivant pas une distribution normale dans les cas présentés, les tests effectués sont non paramétriques (Scherrer, 1984). Le test utilisé a donc été celui de la somme des rangs de Wilcoxon, qui permet de tester l'hypothèse nulle selon laquelle les valeurs prises par une variable donnée (l'abondance ou la richesse spécifique par exemple) dans deux groupes testés (par exemple deux milieux différents) ne sont pas différentes. Ce test, basé sur les rangs des individus statistiques (les relevés écologiques) ordonnés selon la variable considérée, s'illustre le plus naturellement par des graphes montrant des boîtes à moustaches (*boxplot*) puisque cette représentation est elle aussi basée sur les rangs des relevés (représentation des quantiles). Lorsque plus de deux groupes étaient comparés et que, par conséquent, plusieurs tests étaient effectués, une correction limitant l'augmentation du nombre de fausses découvertes (rejets de l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie) due à la multiplicité des tests a été appliquée. La méthode initiale de correction de Bonferroni consiste à multiplier les p-valeurs obtenues grâce aux tests pratiqués par le nombre de comparaisons effectuées et fait perdre beaucoup de puissance statistique (capacité à rejeter l'hypothèse nulle quand elle est fausse). La méthode utilisée ici est celle décrite par Benjamini et Hochberg (1995), qui contrôle le taux de fausses découvertes parmi l'ensemble des comparaisons effectuées, ce qui permet de conserver une puissance statistique plus importante qu'avec les autres méthodes.

2.4.2. Analyse des relations entre assemblages de Carabidae et variables environnementales

Des approches différentes ont été utilisées pour analyser la relation entre les assemblages de Carabidae et les variables environnementales selon le niveau de

dimensionnement de l'échantillonnage. Pour les chapitres 4 et 6, dont l'échelle est celle de la parcelle, les approches sont particulières à chacun d'entre eux et seront décrites dans ces chapitres. Pour les chapitres 3 et 5, s'intéressant à l'échelle du paysage, nous avons choisi de faire des ordinations du tableau espèces-relevés sous contrainte des variables environnementales, qui permettent de quantifier le rôle respectif de plusieurs groupes de variables (type de milieu, conditions locales et contexte paysager) sur les assemblages d'espèces.

2.4.3. Répartition des groupes écologiques de Carabidae dans les différents milieux ou modalités testés

La répartition des traits dans les différents types de milieu ou dans les différentes parties de ces milieux (selon les chapitres) a été étudiée afin de répondre à des questions bien précises sur la sélection de certains traits par les conditions du milieu. Pour ce faire, l'abondance totale ou la proportion des individus présentant certains traits d'intérêt a été calculée dans les groupes de relevés à comparer afin d'observer d'éventuels biais de répartition de ces traits, indiquant leur sélection possible par le milieu. Les tests effectués pour évaluer ces différences de représentation des traits entre types de milieu sont des tests non paramétriques de Wilcoxon pour des raisons de non-normalité des résidus.

L'analyse des groupes écologiques de Carabidae n'a pas été faite par une approche de type RLQ (ordination mettant en rapport le tableau espèces-relevés, le tableau de variables environnementales et le tableau de traits) du fait du manque d'informations sur certains traits pour un nombre important d'espèces, et car les essais effectués avec ce genre d'analyses n'ont pas livré de résultats interprétables de manière claire et sûre concernant l'association entre les traits et les variables environnementales, sinon quelques liens indéniables mais évidents. Les relations entre les variables environnementales et les traits de vie n'ont donc pas été rapportées ici et seules les relations entre les traits et les types de milieu le sont.

Deuxième partie

**

Résultats

Chapitre 3. Influence du milieu, des conditions locales et du paysage sur les Carabidae circulants

La campagne de piégeage relatée dans ce chapitre, outre les objectifs décrits dans l'introduction ci-après, a notamment permis d'établir une liste des espèces de Carabidae présents dans le site d'étude puisque peu de données étaient jusqu'alors disponibles.

3.1. Introduction

Les assemblages de Carabidae, leur composition, leur richesse spécifique et leur abondance, sont influencés par le type de milieu dans lequel ils se trouvent et les conditions abiotiques et biotiques qui y règnent (Eyre *et al.*, 2005; Gobbi et Fontaneto, 2008), mais également par le type de gestion appliqué à ces milieux (Menalled *et al.*, 2007) ainsi que par leur contexte paysager (Burel, 1989). Plusieurs études ont quantifié les rôles respectifs de certains de ces ensembles de facteurs pour expliquer les assemblages de Carabidae ou leur richesse spécifique mais elles restent peu nombreuses et leurs résultats sont contrastés quant au rôle relatif des différents facteurs (Jeanneret *et al.*, 2003b; Aviron *et al.*, 2005; Dauber *et al.*, 2005).

La part de variabilité due au type de milieu peut être analysée en considérant les différents milieux et leurs conditions de vie comme des filtres pour les espèces, sélectionnant donc des assemblages d'espèces différents sur la base de leurs traits. En particulier, les espèces de grande taille et/ou aptères sont les plus sensibles à l'intensification des pratiques et sont absentes des milieux les plus perturbés (Blake *et al.*, 1996; Ribera *et al.*, 2001; Cole *et al.*, 2002; Millan de la Peña *et al.*, 2003). Il a également été montré que la forme sous laquelle les espèces de Carabidae hivernent peut expliquer leur sensibilité à certaines pratiques et donc leur absence de certains milieux, les espèces hivernant sous forme larvaire étant par exemple défavorisées dans les cultures de printemps (Purvis et Fadl, 1996). Le régime alimentaire des Carabidae peut également expliquer en partie leur répartition dans différents milieux et il a été montré que les espèces prédatrices étaient les plus sensibles à la simplification du paysage liée à l'intensification de l'agriculture (Woodcock *et al.*, 2010). Cependant, là encore, toutes ces conclusions reposent sur un petit nombre d'études.

Nos objectifs sont ici (i) de déterminer l'abondance et la richesse spécifique des Carabidae dans l'ensemble des milieux les plus fréquents dans un paysage rural, des milieux les plus fermés et les moins fréquemment perturbés que sont les bois aux milieux les plus ouverts et fréquemment perturbés que sont les cultures, (ii) de quantifier et de relativiser les influences du type de milieu, des conditions environnementales locales et du contexte paysager sur les assemblages de Carabidae et (iii) de caractériser la réponse des espèces au type de milieu en fonction de leurs

principaux traits biologiques et écologiques en termes de taille, de développement alaire, de forme hivernante et de régime alimentaire.

3.2. Matériels et méthodes

Echantillonnage des Carabidae

Nous avons installé 63 pièges à fosse dans le site d'étude en échantillonnant les milieux les plus représentatifs du paysage (voir Tableau 3). Des pièges ont donc été placés dans des bois, dans des haies (haies ou cordons de ripisylve le long de petits cours d'eau), dans des friches (prairies sèches avec présence d'églantiers, de cornouillers et/ou de genévriers), dans des prairies permanentes (prairies installées depuis plusieurs décennies pour la plupart) et temporaires ainsi que dans des cultures d'hiver (céréale à paille ou colza) et de printemps (maïs ou sorgho). Pour chaque milieu, nous avons essayé de diversifier au maximum la situation topographique des points à échantillonner, en coteau ou en fond de vallon, lorsque cela était possible, car ce paramètre est lié aux conditions pédoclimatiques et peut donc influencer fortement les assemblages d'espèces de Carabidae. Enfin, dans chaque type de milieu, les points ont été choisis de manière à diversifier les contextes paysagers concernant les pourcentages d'occupation du sol par les cultures, les prairies permanentes et les bois.

Tableau 3. Nombre de pièges à fosse par milieu et selon la position par rapport au relief.

	Bois	Haies	Mil. herbacés permanents		Milieux temporaires		
Milieu	Bois	Haies	Friches	Prairies permanentes	Prairies temporaires	Cultures d'hiver	Cultures de printemps
Nombre de pièges	10	10	9	15	5	8	6

Les pièges ont été ouverts une semaine par mois d'avril à octobre 2008 inclus. De fortes intempéries au mois de juin ayant fait déborder un nombre important de pièges, dans les milieux ouverts notamment, ce mois a été enlevé des analyses afin de ne pas engendrer de biais entre les différents milieux échantillonnés.

Variables environnementales

En plus des variables ayant servi à la stratification de l'échantillonnage, nous avons relevé certaines variables environnementales importantes pour expliquer la répartition des Carabidae. Ces variables se répartissent en deux groupes, les variables locales, qui caractérisent les conditions de vie locales, et les variables paysagères, qui caractérisent l'occupation du sol des différents types de milieux autour des pièges (Tableau 4). Les variables locales ont été mesurées dans un rayon de deux mètres autour de chaque piège tandis que les occupations du sol ainsi que leur diversité (indice de Shannon) ont été déterminées dans des rayons de 100, 200 et 500 m. Un rayon inférieur à 100 m n'a pas été retenu ici car la variabilité de l'occupation du sol dans un tel rayon était réduite

Tableau 4. Liste des variables environnementales mesurées.

Observations, modalités si variable qualitative	
Milieu	
Type de milieu	bois, linéaire boisé, milieu herbacé permanent, milieu temporaire
Situation topographique	coteau, vallon
Conditions de l'habitat	
Température du sol	
Humidité du sol	
Pourcentage de sol nu	
Recouvrement par la litière	
Recouvrement par le bois mort	
Recouvrement par la mousse	
Végétation entre 0 et 30 cm	
Végétation entre 30 cm et 1 m	
Végétation au-dessus de 1 m	
Paysage	Occupations du sol dans un rayon de 100, 200 et 500 m
par les bois	
par les linéaires boisés	
par les milieux herbacés permanents	
par les milieux temporaires	
Diversité des occupations du sol dans les rayons de 100, 200 et 500 m	

et les variables en résultant étaient très fortement corrélées au type de milieu (pour plus de détails sur les variables environnementales, voir le paragraphe 2.3).

Partition de variance

Afin de déterminer les parts de variance respectives du tableau espèces-relevés expliquées par le type de milieu, les conditions locales, le paysage et leurs effets conjoints, nous avons réalisé une partition de variance entre ces trois groupes de variables par le biais d'ordinations du tableau espèces-relevés sous contraintes environnementales. Ce type d'ordination peut se faire grâce à une analyse canonique des correspondances (ACC) ou à une analyse canonique de redondance (RDA pour *Redundancy Analysis*). L'ACC, de par la métrique de chi-deux qu'elle utilise pour le calcul des distances entre les relevés, donne beaucoup d'importance aux espèces rares. Ceci est un problème lorsque les deux conditions suivantes sont réunies: (i) lorsque l'échantillonnage de ces espèces n'est pas suffisamment exhaustif et que leur présence dans un milieu est donc aléatoire et n'indique pas forcément l'exclusivité de la présence de cette espèce dans ce milieu (ii) et lorsque l'on s'intéresse à la significativité des relations espèces-milieu (Legendre et Gallagher, 2001). Puisque nous nous trouvons dans cette situation, la partition de variance a donc été faite sur la base d'une RDA, avec transformation préalable du tableau espèces-relevés par la formule de Hellinger, qui

permet de donner plus de poids aux espèces les plus abondantes dans la RDA (Legendre et Gallagher, 2001). En pratique, si nous appelons y_{ij} l'abondance de l'espèce j dans le site i dans le tableau espèces-relevés et N_j l'abondance totale dans le site j , alors la transformation de Hellinger résulte en une matrice dans laquelle la valeur de l'espèce i au site j est $\sqrt{(y_{ij}/N_j)}$.

La partition de variance a été effectuée en plusieurs étapes:

- Pour le groupe de variables correspondant au milieu, nous n'avons conservé que la variable qualitative *type de milieu* afin de ne pas inclure trop de variables explicatives dans le modèle, la variable *situation topographique* étant moins influente que le type de milieu sur les assemblages de Carabidae. D'autre part, une variable qualitative à k modalités comptant comme $k-1$ variables binaires, il semblait plus raisonnable de grouper les milieux entre eux selon leurs caractéristiques afin de réduire le nombre de modalités de cette variable. Les différents types de milieu ont donc été groupés comme indiqué à la première ligne du tableau 3 résultant dans les quatre groupes suivants: *bois*, *linéaires boisés*, *milieux herbacés permanents* et *milieux temporaires*.
- Toujours dans le but de réduire le nombre de variables explicatives, les variables environnementales locales les plus pertinentes ont été choisies grâce à une méthode de sélection pas-à-pas par ajout progressif de variables (*stepwise selection*). De plus, ces variables étant partiellement corrélées au type de milieu, nous avons sélectionné celles dont la part de variance orthogonale au type de milieu expliquait la plus grande part de variance du tableau espèces-relevés. En pratique, l'algorithme utilisé part d'un modèle orthogonal au type de milieu (RDA partielle ou conditionnelle) sans autre variable explicative, et ajoute dans cette RDA, à chaque étape, la variable qui augmente le plus la part de variance du tableau espèces-relevés expliquée, tout en tenant compte du nombre total de variables incluses dans le modèle grâce à l'utilisation du critère d'information d'Akaike ou AIC (Akaike, 1974).
- Une sélection de variables paysagères a été effectuée pour les mêmes raisons et selon la même méthode que pour les variables locales.
- Plusieurs RDA et RDA conditionnelles ont été effectuées sur la base des variables sélectionnées dans les différents groupes, afin de déterminer la part de variance expliquée par chacun des groupes de variables de manière séparée ou conjointe (pour une description plus détaillée du raisonnement, voir Anderson et Gribble, 1998):
 - RDA séparées sur chacun des groupes de variables afin de déterminer les parts de variance respectives A , B et C qu'ils expliquent (voir la figure 9 pour la signification des lettres).
 - RDA conditionnelles afin de déterminer l'effet de chaque groupe de variables sans l'effet des deux autres groupes (ou effets propres des groupes de variables): détermination de a , b et c .

- RDA conditionnelles afin de déterminer l'effet de chaque couple de groupe de variables sans l'effet du groupe restant: détermination de $a+d+b$, $a+f+c$ et $b+e+f$. Les fractions d , f et e sont ensuite calculées par soustraction, de même que la fraction g qui peut s'écrire $g=A-(a+d+f)$.
- Enfin, la significativité des fractions testables – A , B , C , a , b et c – a été évaluée par un test de permutation de Monte-Carlo portant sur les RDA correspondantes (10 000 permutations) qui permet de dire si les fractions sont, ou non, significativement différentes de zéro.

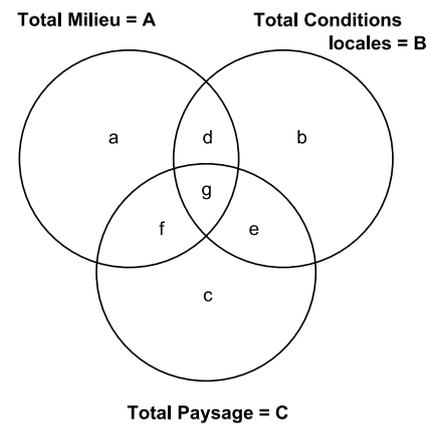


Figure 9. Fractions de variance expliquées par les groupes de variables et leurs effets conjoints.

3.3. Résultats

Abondance et richesse spécifique des Carabidae dans les différents milieux

Sur l'ensemble des pièges et durant la totalité de la période prise en compte, 1336 Carabidae appartenant à 61 espèces ont été capturés. Les effectifs les plus importants ont été trouvés dans les cultures d'hiver avec une médiane supérieure à 40 individus par piège, les prairies temporaires (médiane de 27, cf. Figure 10 et Tableau 5), les cultures de printemps (médiane de 20) et les bois (médiane de 20). Peu de Carabidae ont été

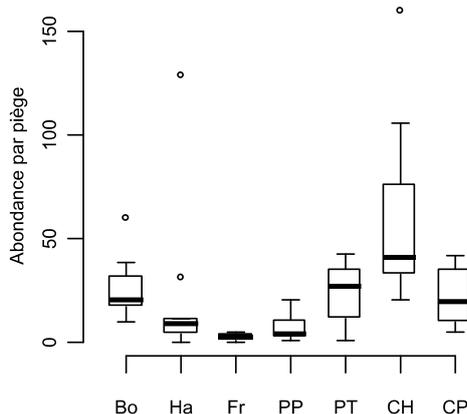


Tableau 5. Valeur de la statistique des tests de Wilcoxon (W) associés aux comparaisons de l'abondance entre les différents milieux.

	Bo	Ha	Fr	PP	PT	CH
Ha	80,5 *					
Fr	90 ***	73,5 *				
PP	138 ***	91	36,5			
PT	25,5	15	6,5 *	18 '		
CH	13,5 *	9 **	0 ***	0,5 ***	8 '	
CP	34,5	17	0,5 **	13 *	16,5	40,5 *

Les symboles en exposant indiquent le degré de significativité. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ' $p < 0,1$

Figure 10. Abondance des Carabidae dans les pièges des différents milieux échantillonnés.

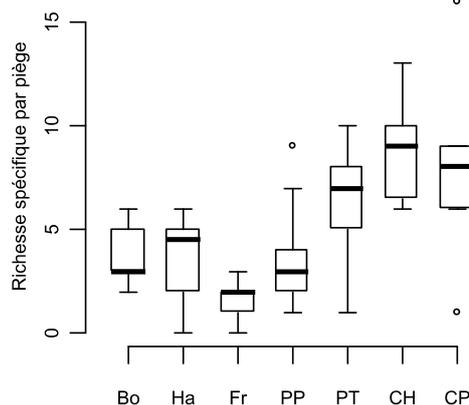
Pour chaque boîte à moustaches, le trait épais représente la médiane de l'échantillon, les limites inférieure et supérieure de la boîte sont le premier et le troisième quartile, les traits horizontaux inférieur et supérieur reliés à la boîte par une ligne verticale sont le premier et le neuvième décile et les points sont les éventuels outliers.

Bo, bois; Ha, haie; Fr, friche; PP, prairie permanente; PT, prairie temporaire; CH, culture d'hiver; CP, culture de printemps.

Figure 11. Nombre d'espèces de Carabidae par piège dans chaque milieu.

Pour chaque boîte à moustaches, le trait épais représente la médiane de l'échantillon, les limites inférieure et supérieure de la boîte sont le premier et le troisième quartile, les traits horizontaux inférieur et supérieur reliés à la boîte par des pointillés sont le premier et le neuvième décile et les points sont les éventuels outliers.

Bo, bois; Ha, haie; Fr, friche; PP, prairie permanente; PT, prairie temporaire; CH, culture d'hiver; CP, culture de printemps.



capturés dans les haies, les prairies permanentes et les friches, avec des médianes inférieures à 10 individus par piège.

Les cultures d'hiver, les cultures de printemps et les prairies temporaires montrent également les plus fortes richesses spécifiques, avec des médianes respectives de 9, de 8 et de 7

espèces par piège, alors que les médianes dans les autres milieux sont inférieures à 5 espèces par piège, les friches ayant la plus faible valeur (médiane de 2, cf. Figure 11 et Tableau 6). Ce résultat se traduit également par une forte richesse cumulée dans les milieux temporaires (cultures et prairies temporaires) avec 43 espèces dont 24 trouvées seulement dans ces milieux, pour 19 pièges alors que les milieux herbacés permanents (prairies temporaires et friches) ne comptent que 26 espèces pour 24 pièges et les milieux boisés (bois et haies) seulement 18 espèces pour 20 pièges. Dans les bois, quatre espèces ont systématiquement dominé les assemblages de Carabidae. Il s'agit, par ordre décroissant d'abondance, de *Carabus auratus*, *Abax parallelepipedus*, *Carabus nemoralis* et *Pterostichus madidus*.

Tableau 6. Valeur de la statistique des tests de Wilcoxon (W) associés aux comparaisons de la richesse spécifique entre les différents milieux.

	Bo	Ha	Fr	PP	PT	CH
Ha	48,5					
Fr	78 **	67,5 '				
PP	85	84,5	32 *			
PT	12	12	6,5 *	18 '		
CH	1 ***	2 ***	0 ***	6,5 ***	11,5	
CP	10,5 *	9,5 *	6,5 *	17,5 *	12	28,5

Les symboles en exposant indiquent le degré de significativité. *** p<0,001; ** p<0,01; * p<0,05; ' p<0,1

Rôles respectifs du type de milieu, des conditions locales et du paysage

Les assemblages de Carabidae sont donc bien différenciés entre les milieux étudiés, comme en attestent leur richesse spécifique et leur abondance dans ces milieux, mais il reste cependant une forte variabilité intra-milieu de ces paramètres. Afin de voir si les variables environnementales locales et paysagères expliquent une partie de cette variabilité, nous avons réalisé une partition de variance du tableau espèces-relevés permettant de déterminer les parts de variance expliquées par le type de milieu, les variables locales et les variables paysagères. Tout d'abord, le type de milieu explique 22,5% de la variance du tableau espèces-relevés lorsque l'on prend également en

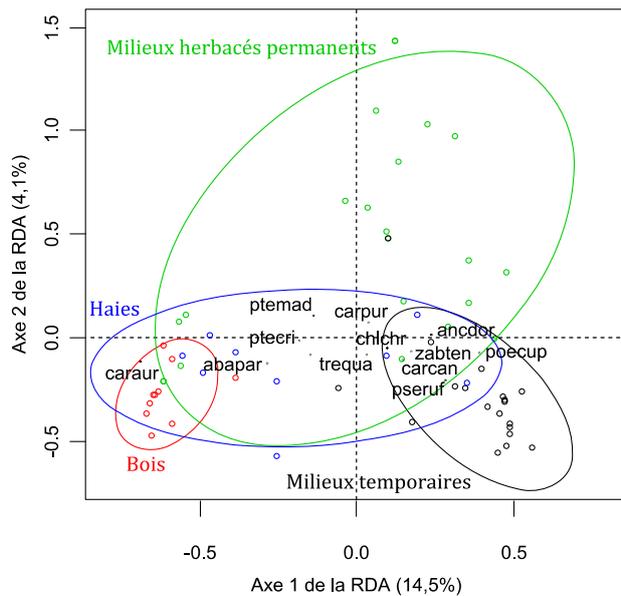


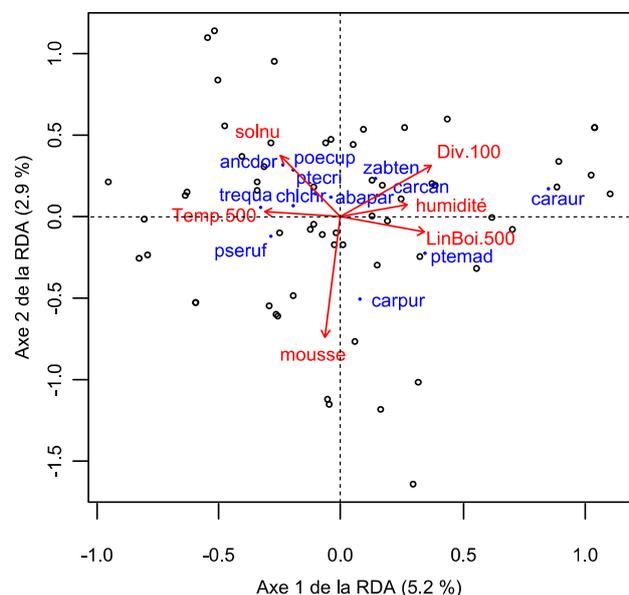
Figure 12. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés sous contrainte de la variable *type de milieu*.

Les pièges des différents milieux sont représentés avec des couleurs différentes et regroupés par des ellipses de la même couleur. Les espèces les plus abondantes sont indiquées: abapar, *Abax parallelepipedus*; ancдор, *Anchomenus dorsalis*; caraur, *Carabus auratus*; carcan, *Carabus cancellatus*; carpur, *Carabus violaceus purpurascens*; chlchr, *Chlaenius chrysocephalus*; poecup, *Poecilus cupreus*; pseruf, *Pseudoophonus rufipes*; ptecri, *Pterostichus cristatus*; ptemad, *Pterostichus madidus*; trequa, *Trechus quadristriatus*; zabten, *Zabrus tenebrioides*.

compte ses effets conjoints avec les autres variables (Figures 12 et 14). Le premier axe de cette analyse, qui résume 14,5% de la variance du jeu de données, oppose les bois aux milieux temporaires, les haies et les milieux herbacés permanents ayant des scores intermédiaires et étendus sur cet axe (Figure 12). Le second axe, avec à peine plus de 4% de variance expliquée, exprime la variabilité des milieux herbacés permanents. Par ailleurs, les bois occupent un faible espace dans ce premier plan de la RDA, ce qui révèle une faible hétérogénéité des assemblages de Carabidae dans ce milieu. Nous pouvons également noter que l'espèce *A. parallelepipedus*, présente uniquement dans les bois, est pourtant représentée à l'extérieur de l'ellipse qui en regroupe les relevés. Cela est dû à la RDA qui ne fait pas apparaître les espèces au centroïde de leurs relevés (comme le ferait une ACC) car la distance entre le centre du plan et le point où sont représentées les espèces est corrélée positivement au poids des espèces dans l'analyse (c'est-à-dire leur abondance dans le tableau espèces-relevés). Cette représentation traduit donc le fait que l'espèce *A. parallelepipedus* est ici peu abondante par rapport aux autres espèces.

Figure 13. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés, orthogonale à la variable *type de milieu* et sous contrainte des variables environnementales locales et paysagères.

Les flèches et les inscriptions en rouges représentent les variables environnementales locales et paysagères: *humidité*, humidité du sol; *mousse*, pourcentage de recouvrement du sol par la mousse; *solnu*, proportion de sol nu; *Div.100*, diversité des occupations du sol dans un rayon de 100 m; *Temp.500*, pourcentage d'occupation du sol par les milieux temporaires dans un rayon de 500 m. Les espèces les plus abondantes sont indiquées (voir Figure 12 pour la signification des codes des espèces).



Les variables environnementales locales qui ont été sélectionnées sont l'humidité du sol, le pourcentage de recouvrement du sol par la mousse ainsi que la proportion de sol nu. Pour les variables paysagères, ce sont le pourcentage d'occupation du sol par les linéaires boisés dans un rayon de 500 m, celui des milieux temporaires dans le même rayon et la diversité des occupations du sol dans un rayon de 100 m qui ont été sélectionnés. Une RDA du tableau espèces-relevés orthogonale au milieu et sous la contrainte des six variables sélectionnées (c'est-à-dire correspondant sur la Figure 14 aux 13,5% de variance de la combinaison $b+e+c$ de la Figure 9), regroupe les sites présentant une forte couverture du sol par la mousse dans la partie du plan correspondant à des valeurs négatives sur le deuxième axe de l'analyse, associés à l'espèce *Carabus violaceus purpurascens* (Figure 13). Les sites présentant une proportion importante de sol nu, dans un contexte de fort couvert par les milieux temporaires (quadrant supérieur gauche) sont associés à des espèces de Carabidae caractéristiques des cultures comme *Anchomenus dorsalis* et *Poecilus cupreus* tandis que les sites plutôt humides dont le contexte est diversifié et comporte beaucoup de linéaires boisés (quadrant supérieur droit) sont associés à des espèces plutôt forestières dans le site d'étude comme *P. madidus* et *C. auratus*.

Le résultat final de la partition de variance montre que le type de milieu est la variable qui contribue le plus à expliquer le tableau espèces-relevés, puisqu'il explique 14,4% de la variance totale, si l'on ne prend pas en compte ses effets conjoints avec les autres groupes de variables (effet propre de la variable), ce chiffre étant très significativement différent de zéro (Figure 14). Les variables environnementales locales et les variables paysagères expliquent des parts de variance comparables entre elles, également très significatives, l'effet propre des variables locales rendant compte de 6,6% de variance et celui du paysage, de 6,9% de variance.

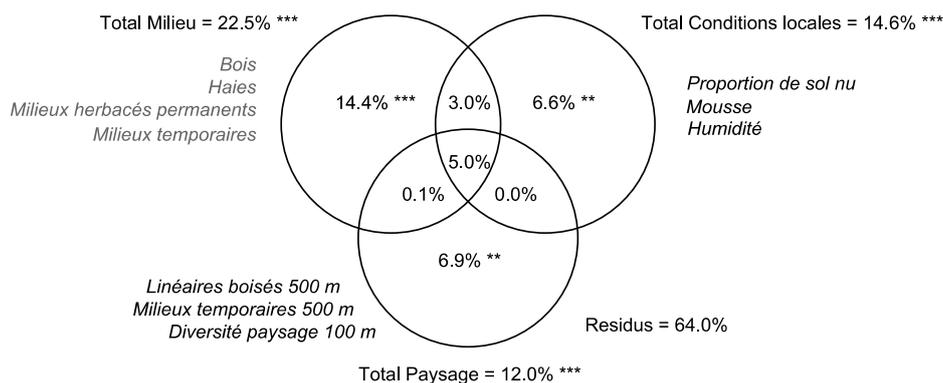


Figure 14. Résultat de la partition de variance du tableau espèces-relevés entre la variable *type de milieu*, les variables environnementales locales et les variables paysagères.

Les variables environnementales locales prises en compte sont la proportion de sol nu, le pourcentage de recouvrement du sol par la mousse et l'humidité du sol. Les variables paysagères prises en compte sont le pourcentage d'occupation du sol par les linéaires boisés dans un rayon de 500 m, celui des milieux temporaires dans le même rayon et la diversité des occupations du sol dans un rayon de 100 m. Les chiffres indiquent les parts de la variance totale expliquées par les différents groupes de variables et leurs effets conjoints ($p < 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

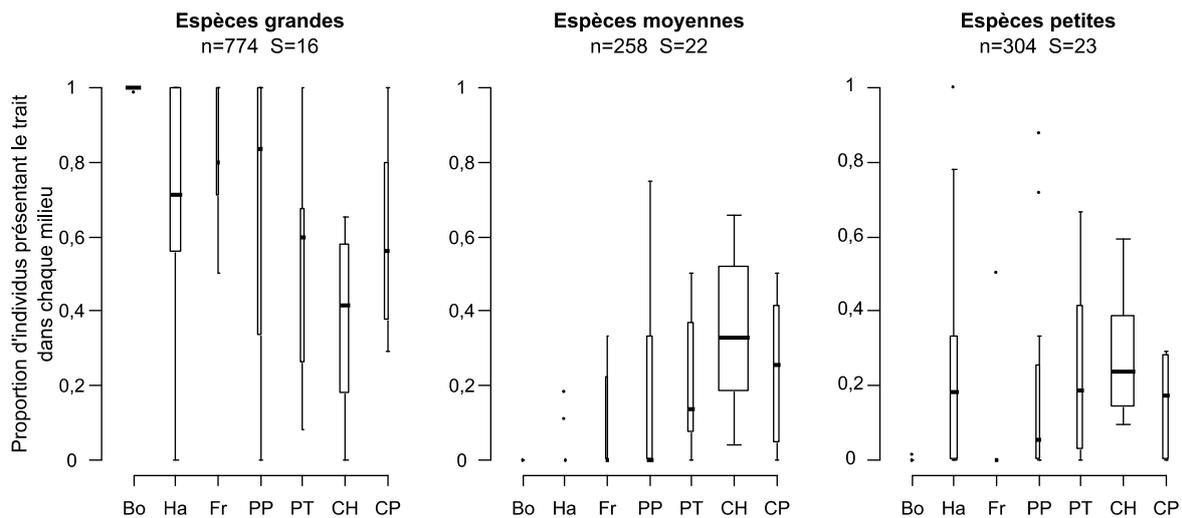


Figure 15. Proportion d'individus appartenant à des espèces de grande (> 12 mm), de moyenne (≤ 12 mm) et de petite taille (≤ 8 mm) dans les différents milieux.

Bo, bois; *Ha*, Haies; *Fr*, friches, *PP*, prairies permanentes; *PT*, prairies temporaires; *CH*, cultures d'hiver; *CP*, cultures de printemps. *S*: nombre d'espèces dans la classe de taille considérée; *n*, nombre d'individus correspondant. La largeur des boîtes à moustaches est proportionnelle au pourcentage d'individus présentant le trait indiqué piégés dans le milieu indiqué par rapport au nombre total d'individus présentant ce trait piégés dans l'ensemble des milieux. Pour la signification des différentes lignes des boîtes à moustache, voir Figure 10.

Traits biologiques et écologiques des Carabidae dans les différents milieux du paysage

Afin de mieux caractériser les relations entre les espèces et les milieux, la proportion d'individus appartenant à des espèces présentant des traits de vie particuliers a été calculée, au sein de chaque milieu.

Concernant la taille, la majorité des Carabidae piégés appartiennent à des espèces de grande taille selon les critères utilisés ici. On remarque que dans les bois, la totalité des individus piégés appartiennent à de grandes espèces (Figure 15). Dans les milieux temporaires, la proportion médiane d'individus de grande taille n'est que d'environ 60% et même de 40% pour les cultures d'hiver. Dans les milieux herbacés permanents et les haies, la proportion d'individus de grande taille est intermédiaire entre celle trouvée dans les bois et celles dans les milieux temporaires, avec des valeurs médianes allant de 70% à 80% environ. Les espèces de taille moyenne ont été piégées principalement dans les cultures d'hiver, de même que les espèces de petite taille (largeur importante des boîtes à moustaches correspondantes). C'est dans les cultures d'hiver également que leur abondance relative par rapport aux grandes espèces est la plus grande, avec une médiane d'environ 35% d'individus appartenant à des espèces de taille moyenne et d'environ 25% d'individus appartenant à des espèces de petite taille.

La répartition des espèces dans les différents milieux selon leur type alaire montre des profils qui rappellent ceux précédemment évoqués. Les espèces aptères ont été piégées

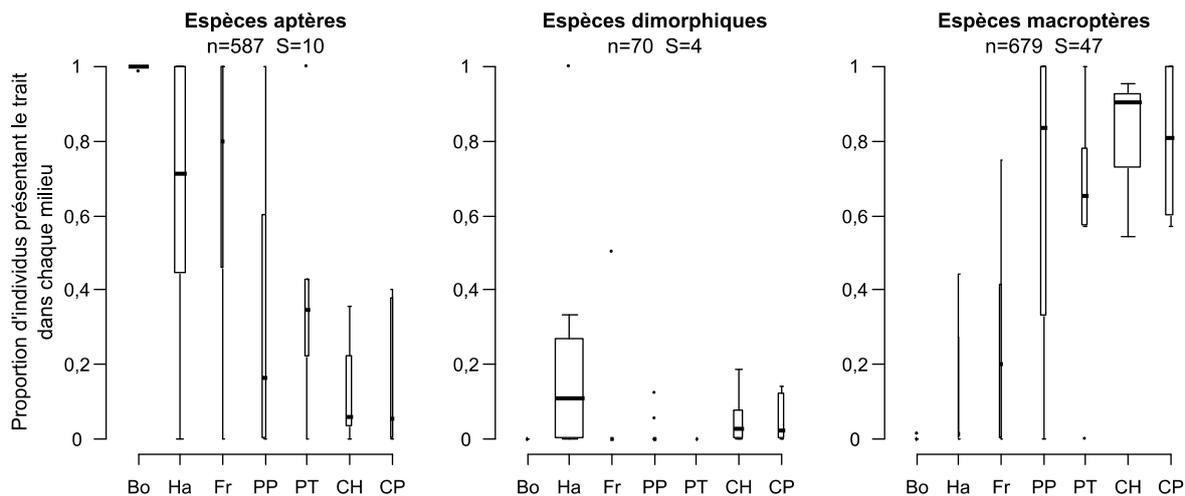


Figure 16. Proportion d'individus appartenant à des espèces aptères, dimorphiques et macroptères dans les différents milieux échantonnés.

Bo, bois; *Ha*, Haies; *Fr*, friches, *PP*, prairies permanentes; *PT*, prairies temporaires; *CH*, cultures d'hiver; *CP*, cultures de printemps. *n*, *S*: nombre d'espèces présentant le type alaire indiqué; *n*, nombre d'individus correspondant. La largeur des boîtes à moustaches est proportionnelle au pourcentage d'individus présentant le trait indiqué dans le milieu indiqué par rapport à l'ensemble des milieux. Pour la signification des différentes lignes des boîtes à moustache, voir Figure 10.

en majorité dans les bois, ainsi que dans les haies (Figure 16). Il est notable, comme précédemment pour les espèces de grande taille, que les espèces aptères ont constitué l'intégralité des prises dans les bois alors qu'elles n'ont compté que pour environ 5% des individus collectés dans les cultures et 20 à 35% dans les prairies. Les haies et les friches ont des valeurs intermédiaires puisque ces espèces y ont représenté environ

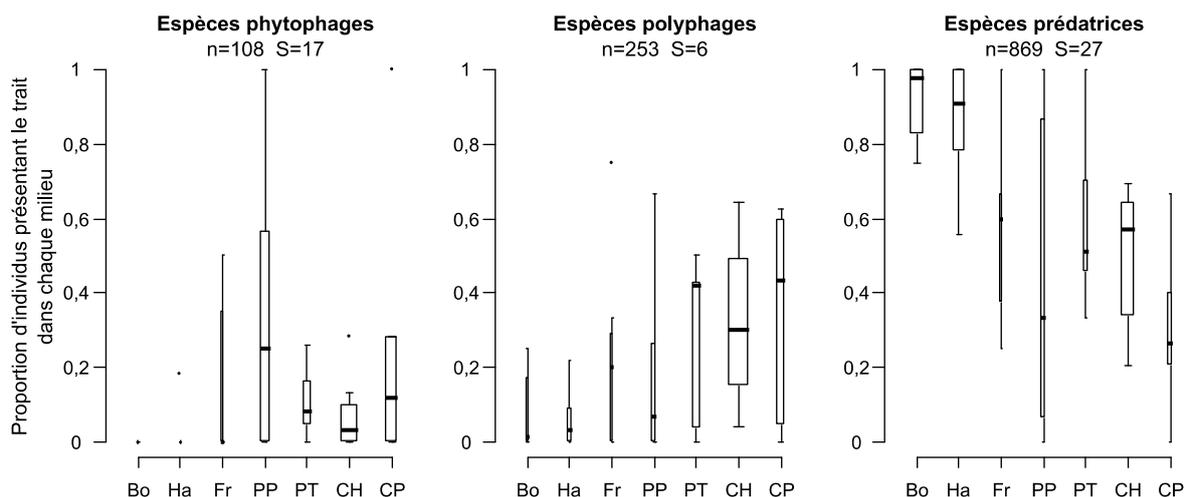


Figure 17. Proportion d'individus appartenant à des espèces phytophages, polyphages et prédatrices dans les différents milieux.

Bo, bois; *Ha*, Haies; *Fr*, friches, *PP*, prairies permanentes; *PT*, prairies temporaires; *CH*, cultures d'hiver; *CP*, cultures de printemps. *n*, *S*: nombre d'espèces possédant le régime alimentaire indiqué; *n*, nombre d'individus correspondant. La largeur des boîtes à moustaches est proportionnelle au pourcentage d'individus présentant le trait indiqué dans le milieu indiqué par rapport à l'ensemble des milieux. Pour la signification des différentes lignes des boîtes à moustache, voir Figure 10.

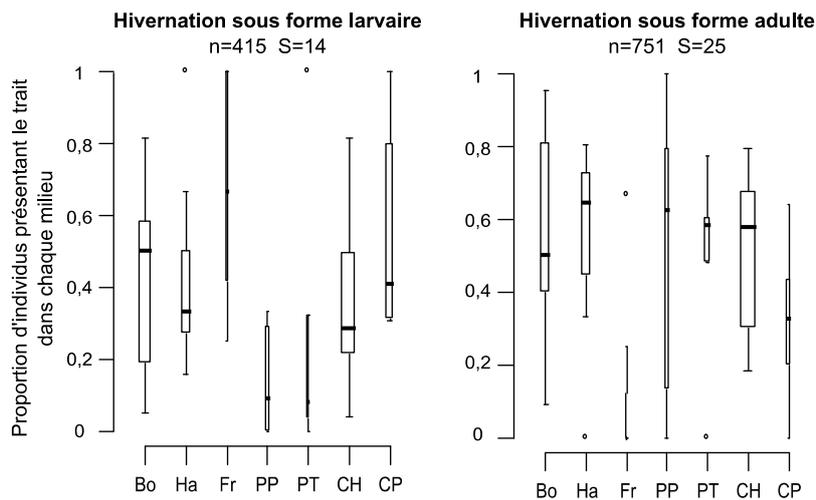


Figure 18. Proportion d'individus appartenant à des espèces hivernant sous forme larvaire et des espèces hivernant sous forme adulte dans les différents milieux.

Bo, bois; *Ha*, Haies; *Fr*, friches, *PP*, prairies permanentes; *PT*, prairies temporaires; *CH*, cultures d'hiver; *CP*, cultures de printemps. *n*, *S*: nombre d'espèces présentant le trait indiqué; *n*, nombre d'individus correspondant. La largeur des

boîtes à moustaches est proportionnelle au pourcentage d'individus présentant le trait indiqué dans le milieu indiqué par rapport à l'ensemble des milieux. Pour la signification des différentes lignes des boîtes à moustache, voir Figure 10.

70% et 80% des individus collectés (médianes). Peu d'espèces dimorphiques ont été observées, correspondant à un faible nombre d'individus collectés principalement dans les haies. On retrouve donc pour les espèces macroptères un profil exactement opposé à celui des espèces aptères: les espèces macroptères sont absentes des milieux boisés tandis qu'elles représentent plus des deux tiers des effectifs dans la plupart des sites en milieu ouvert (dans les prairies et les cultures).

La majeure partie des Carabidae piégés appartient à des espèces décrites comme principalement prédatrices (Figure 17). Ces espèces sont présentes dans tous les milieux et le pourcentage médian d'individus appartenant à de telles espèces est d'au moins 30% dans tous les milieux. On remarque une nouvelle fois que ce pourcentage est très élevé dans les milieux boisés (plus de 90%) et qu'il est bien plus faible dans les cultures (moins de 60%) et surtout dans les cultures de printemps. Les prairies temporaires et les milieux herbacés permanents présentent également de faibles médianes mais avec une hétérogénéité assez forte, positionnant ces milieux dans une situation intermédiaire. Les espèces principalement phytophages, bien qu'assez nombreuses, ont été piégées en faible quantité et l'ont surtout été dans les prairies et les cultures, dans lesquelles elles représentent entre 5 et 10% des effectifs de Carabidae et jusqu'à près de 25% dans les prairies permanentes. Enfin, pour les espèces polyphages, on remarque un profil opposé à celui des espèces prédatrices. Elles représentent une part minime des individus collectés dans les milieux boisés, une part toujours faible dans les milieux herbacés permanents (médianes de 10 à 20%) et une part plus élevée dans les milieux temporaires (médianes de 30 à 40% environ).

Les espèces hivernant sous forme adulte ont dominé les assemblages de Carabidae dans tous les milieux à l'exception des friches et des cultures de printemps (Figure 18). Les espèces hivernant sous forme larvaire représentent dans la plupart des milieux et des pièges entre 20 et 60% des individus collectés, sauf dans les friches, où leur proportion

médiane est de près de 70% et dans les prairies (permanentes et temporaires) où cette même médiane est de 10%.

3.4. Discussion

Une forte abondance et richesse spécifique des Carabidae dans les cultures

Le piégeage des Carabidae dans l'ensemble des milieux les plus représentés dans les paysages ruraux a révélé des assemblages d'espèces très différents dans ces milieux. Les milieux cultivés, et en particulier les cultures d'hiver, apparaissent comme les milieux les plus riches en Carabidae, tant du point de vue de l'abondance que de la richesse spécifique, conclusion identique à celle de plusieurs études antérieures dans des contextes différents (Weibull *et al.*, 2003; Vanbergen *et al.*, 2005; Dauber *et al.*, 2005; Gobbi et Fontaneto, 2008; Martins da Silva *et al.*, 2008). Il est par ailleurs notable que l'abondance dans les cultures de printemps était environ deux fois inférieure à celle trouvée dans les cultures d'hiver. Cela pourrait être dû à un travail du sol plus tardif et donc plus destructif pour les individus qui ont déjà regagné les cultures à ce moment-là, dans l'hypothèse d'une colonisation cyclique, ou ceux qui se trouvent au dernier stade larvaire ou au stade de puppe, stades les plus sensibles aux perturbations mécaniques (Fadl *et al.*, 1996; Purvis et Fadl, 1996). Cependant, nous n'avons pas observé de sous-représentation des espèces hivernant sous forme larvaire dans les cultures de printemps par rapport aux cultures d'hiver donc cette dernière hypothèse ne suffit pas à expliquer la faible abondance des Carabidae dans les cultures de printemps. L'abondance inférieure dans les cultures de printemps par rapport aux cultures d'hiver pourrait également être due à une utilisation différente des produits phytosanitaires, ou encore à un couvert végétal plus ténu durant l'hiver dans les cultures de printemps par rapport aux cultures d'hiver, affectant le choix du site d'hivernation tout autant que la survie des Carabidae durant l'hiver, et donc les effectifs de Carabidae l'année suivante (Thomas *et al.*, 1992a; Dennis *et al.*, 1994). Notre résultat est globalement en accord avec une étude récente montrant, pour la plupart des ordres d'arthropodes testés, une abondance supérieure au printemps dans les cultures d'hiver par rapport aux cultures de printemps, même si dans cette étude les coléoptères montraient également une abondance supérieure dans les cultures de printemps en fin de saison (Douglas *et al.*, 2010).

Les espèces de Carabidae trouvées dans les bois sont distinctes de celles trouvées dans les milieux ouverts tandis que les haies présentant un assemblage mixte avec des espèces forestières et des espèces de milieu ouvert, en accord avec des résultats précédents montrant que les haies peuvent être utilisées par certaines espèces forestières et par les espèces des milieux perturbés adjacents (Burel, 1989; Millan de la Peña *et al.*, 2003).

Un effet majeur du type de milieu sur les Carabidae et un effet secondaire mais significatif du type d'agriculture

En accord avec les fortes disparités des assemblages de Carabidae dans les différents milieux, la partition de variance réalisée a montré que le principal facteur influençant les assemblages de Carabidae était le type de milieu, facteur bien plus prégnant que les conditions locales ou le contexte paysager pris séparément. Cette forte influence du type de milieu sur les Carabidae, par rapport au contexte paysager notamment, a déjà plusieurs fois été observée dans des paysages ruraux variés (Weibull et Ostman, 2003; Jeanneret *et al.*, 2003b; Dauber *et al.*, 2005).

Les variables environnementales sélectionnées pour expliquer les assemblages de Carabidae montrent une opposition, sur l'axe principal de la RDA conditionnelle orthogonale au milieu, entre des sites caractérisés par un contexte d'agriculture plus intensive (fort couvert par les éléments temporaires et forte proportion de sol nu) et des sites caractérisés par un contexte plus extensif (occupations du sol diverses et fort couvert par les haies). Ce résultat indique qu'après l'effet majoritaire du milieu, le type d'agriculture, qui conditionne à la fois le paysage proche et les conditions locales, est le facteur influençant le plus les assemblages de Carabidae. D'après la partition de variance effectuée ici, il apparaît d'ailleurs que l'effet propre de la combinaison des deux groupes de variables explique presque autant de variance que l'effet propre du type de milieu (13,5% contre 14,4%). Cette forte influence de l'intensité des activités agricoles, même si elle est ici observée indirectement via des indicateurs paysagers et micro-environnementaux, conforte les conclusions présentées par des études antérieures (Millan de la Peña *et al.*, 2003; Aviron *et al.*, 2005).

Une transition graduelle des caractéristiques fonctionnelles des Carabidae depuis les milieux les moins perturbés vers les milieux les plus fréquemment perturbés

Il apparaît également dans nos résultats que les assemblages de Carabidae sont fonctionnellement différents dans les divers milieux échantillonnés et que cette différence est graduelle lorsque l'on passe des milieux les plus fermés et les moins fréquemment perturbés que sont les bois aux milieux les plus ouverts et les plus fréquemment perturbés que sont les cultures. Dans les premiers milieux, ce sont les espèces de grande taille, aptères et prédatrices qui dominent alors que dans les milieux les plus ouverts et fréquemment perturbés dominent les espèces macroptères de petite taille, prédatrices ou polyphages. Ces résultats rejoignent ceux d'études antérieures qui ont révélé une plus grande proportion d'espèces prédatrices et de grandes espèces aptères dans les bois par rapport aux prairies et aux cultures (Gobbi et Fontaneto, 2008), la présence des grosses espèces aptères du genre *Carabus* uniquement dans les sites avec une faible intensité de gestion de type landes (Cole *et al.*, 2002) et une taille plus petite des individus dans les sites les plus intensément perturbés, avec une fréquence plus élevée des espèces macroptères (Ribera *et al.*, 2001). Comme dans cette dernière étude, nous avons également trouvé une plus forte représentation des espèces

phytophages dans les sites les plus fréquemment perturbés, même si ce sont ici les prairies permanentes qui en ont la plus forte proportion et que les cultures en ont une proportion légèrement moindre. Une différence est notable cependant avec cette dernière étude, puisqu'elle rapporte également une forte sous-représentation des espèces hivernant sous forme larvaire dans les cultures, alors que nous n'avons pas fait de telle observation. Les espèces hivernant sous forme larvaire ont au contraire tendance à être plus fréquentes dans les cultures que dans les prairies, et même dans les cultures de printemps par rapport aux cultures d'hiver alors que le travail du sol au printemps a été décrit comme une perturbation majeure limitant drastiquement leur population dans les cultures de printemps au début de leur période d'activité (Fadl *et al.*, 1996).

Chapitre 4. Effets de lisière sur les assemblages de Carabidae circulants à l'interface bois-milieu agricole

Une partie du contenu de cette partie a fait l'objet d'un article scientifique intitulé *Edge effects on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) at the woodlot-field interface are short-range and asymmetrical*, publié dans la revue *Agricultural and Forest Entomology* (Annexe 2).

4.1. Introduction

Au niveau de la bordure entre des milieux différents, des échanges de matière, d'énergie et d'organismes vivants ont lieu et affectent les conditions régnant dans ces milieux (Cadenasso *et al.*, 2003). Afin de mieux cerner l'influence de ces échanges sur les milieux et leur écosystème, il est nécessaire d'en mesurer la portée, c'est-à-dire la distance sur laquelle ils s'opèrent. Cette distance est appelée portée d'effet de lisière ou DEI pour *Depth of Edge Influence* (Chen *et al.*, 1992). De plus, il est également nécessaire de caractériser la nature de ces échanges, notamment des échanges d'espèces. En effet, les espèces caractéristiques d'un milieu faisant face à un autre milieu au travers d'une bordure peuvent montrer différents patrons de répartition au niveau de cette bordure, patrons qui traduisent des processus écologiques se déroulant à l'interface entre les deux milieux (Figure 3).

Concernant les Carabidae, de nombreux travaux se sont intéressés à la nature de leurs assemblages au niveau des bordures forestières et beaucoup ont caractérisé ces assemblages comme étant une transition entre les assemblages trouvés dans le milieu forestier et le milieu ouvert adjacent (par exemple Kotze et Samways, 2001; Baker *et al.*, 2007). Cependant, d'autres études ont trouvé dans les lisières des assemblages d'espèces différents d'une transition entre les assemblages caractéristiques des zones intérieures des milieux adjacents du fait de l'existence d'espèces associées aux lisières appelées *espèces de lisières*, plus abondantes dans les lisières que dans les zones intérieures (par exemple Bedford et Usher, 1994; Molnar *et al.*, 2001; Magura *et al.*, 2001b).

Des travaux ont également permis de quantifier la DEI sur les assemblages forestiers de Carabidae, c'est-à-dire la distance sur laquelle ces assemblages forestiers subissent l'influence du milieu adjacent à la forêt (par exemple Magura, 2002; Baker *et al.*, 2007). Ces études sont cependant peu nombreuses et aucune n'a tenté de mesurer la DEI sur les assemblages de Carabidae dans le milieu ouvert adjacent au milieu forestier, ce qui est pourtant nécessaire pour comprendre l'influence de la présence du milieu forestier sur le milieu agricole.

Nos objectifs sont donc ici (i) de déterminer la nature des assemblages de Carabidae à l'interface entre les milieux forestiers et agricoles et (ii) de caractériser la portée de

l'effet des bordures milieu forestier-milieu agricole sur les assemblages de Carabidae dans les bois et dans les cultures.

4.2. Matériels et méthodes

4.2.1. Echantillonnage des Carabidae

Tout au long de ce chapitre, la dénomination *ensemble* désignera l'ensemble formé par un bois et le milieu ouvert adjacent échantillonné.

Quatre ensembles ont été sélectionnés dans le but d'avoir les bois les plus représentatifs du site d'étude et les plus homogènes que possible en termes de surface, de végétation et de gestion. Nous avons choisi d'étudier la bordure sud de ces bois (ou sud-est, vu l'orientation des bois et de leurs bordures dans le site d'étude, cf. Figure 19), puisque ce sont celles à plus fort contraste du fait de leur ensoleillement maximal (Ries *et al.*, 2004). Les bois choisis sont en contact direct avec un milieu agricole (culture ou prairie) au sud, sans route ni chemin entre les deux. Ils sont de plus localisés dans une zone que nous avons voulue la plus circonscrite possible (quelques kilomètres carrés) afin de limiter la variabilité entre les ensembles due à leur éloignement spatial. La multitude de ces critères n'a pas permis de contrôler la nature des milieux ouverts adjacents aux bois mais la diversité de ces milieux ouverts illustre celle rencontrée dans le site d'étude, augmentant la représentativité de cette étude (Tableau 7). L'objectif du travail est donc de dégager des tendances observables dans les différents ensembles échantillonnés mais pas de comparer ces ensembles entre eux.



Figure 19. Localisation des bois des quatre ensembles bois-milieu ouvert ainsi que des bordures forestières étudiées.

Le bois B4 est situé à environ 8 km à l'ouest des autres bois.

Tableau 7. Principales caractéristiques des quatre ensembles étudiés.

Ensemble	B1-Prairie	B2-Colza	B3-Soja	B4-Blé
Surface du bois (ha)	0,8	1,9	10,1	14
Distance maximale entre centre du bois et bordure (m)	40	60	80	130
Nature du milieu ouvert	Prairie permanente	Colza	Soja	Blé d'hiver
Surface du milieu ouvert (ha)	1,8	9,4	6,5	5,4

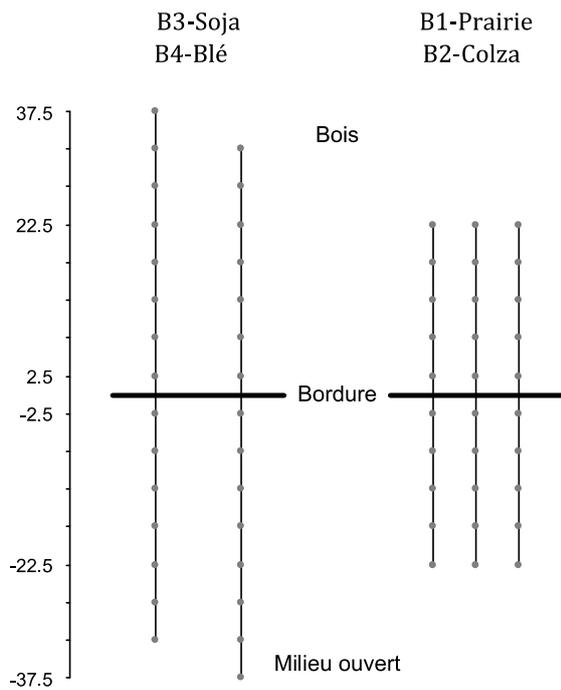


Figure 20. Schéma du dispositif de piègeage au niveau des bordures des ensembles avec grand bois (à gauche) et avec petit bois (à droite).

La végétation des quatre bois est comparable et consiste en un taillis sous futaie de chênes pédonculés (*Quercus robur*) et pubescents (*Q. pubescens*). Les bois n'ont pas subi de coupes récentes dans les zones échantillonnées et les bordures étudiées sont âgées de plusieurs décennies.

Les Carabidae ont été échantillonnés grâce à des pièges à fosse disposés en transects perpendiculaires à la bordure sud ou sud-est des bois centrés sur la bordure forestière, selon un protocole inspiré de l'étude de Barbosa et Marquet (2002). L'espacement entre les pièges sur les transects était de 5 m, les pièges les plus proches de la bordure étant situés à 2,5 m de part et d'autre de cette bordure (Figure 20). Dans les unités ayant les deux plus grands bois, deux transects de 70 m

de long (15 pièges chacun) ont été échantillonnés alors que dans les unités ayant les plus petits bois, il s'agissait de trois transects de 45 m (10 pièges chacun). Les transects dans ces deux derniers bois étaient plus courts en raison de contraintes liées à la surface et à la forme de ces bois. Enfin, dans un ensemble donné, les transects étaient espacés d'au moins 25 m les uns des autres.

De plus, 5 pièges à fosse ont été placés au centre de chacun des bois, disposés au centre et aux coins d'un carré de 10 m de diagonale, afin d'avoir un aperçu de l'assemblage de Carabidae dans les conditions les moins affectées par les effets de lisière (voir le tableau 7 pour la distance maximale du centre des bois à la bordure).

Au total, 140 pièges ont donc été utilisés dans cette étude. Ils ont été ouverts une semaine par mois, d'avril à octobre inclus, en 2006 pour les trois premiers ensembles et en 2007 pour l'ensemble B4-Blé.

4.2.2. Variables environnementales

Seules des variables environnementales locales ont été échantillonnées et utilisées ici. Les différentes variables locales retenues ont été mesurées dans un carré d'un mètre de côté centré sur chaque piège (Tableau 8). Pour rendre compte le mieux possible des différences de structure de la végétation le long des transects, l'occupation de l'espace par la végétation a été mesurée par son pourcentage de recouvrement dans les strates inférieures, où cette détermination était aisée et permettait une caractérisation précise

Tableau 8. Liste des variables environnementales mesurées.

Méthode de mesure	
Variables physiques	
Humidité du sol	
Luminosité	
Recouvrement du sol	
Proportion de sol nu	
par la litière	Pourcentage de recouvrement
par le bois mort	Pourcentage de recouvrement
par la mousse	Pourcentage de recouvrement
Recouvrement par la végétation	
entre 0 et 25 cm	Pourcentage de recouvrement
entre 25 et 50 cm	Pourcentage de recouvrement
entre 50 cm et 1 m	Pourcentage de recouvrement
entre 1 et 2 m	Nombre d'interceptions d'une perche par la végétation
entre 2 et 4 m	Nombre d'interceptions d'une perche par la végétation
entre 4 et 6 m	Nombre d'interceptions d'une perche par la végétation

de la végétation dans ces strates assez minces. Pour des hauteurs supérieures, notamment dans les strates 2 à 4 m et 4 à 6 m, l'estimation des pourcentages de recouvrement s'avère plus délicate et la densité de la végétation à ces hauteurs a été estimée par le nombre d'interceptions d'une perche verticale par la végétation (3 points par piège).

4.2.3. Analyses

Analyses initiales

Une première caractérisation des assemblages de Carabidae vivant dans le bois et le milieu agricole de chaque ensemble a été réalisée en calculant l'abondance moyenne des Carabidae par piège dans chaque milieu de chaque unité, ainsi que la richesse spécifique et l'indice d'équitabilité dérivé de la formule de Shannon:

$$E = - \frac{\sum_{i=1}^S (n_i/n) \log(n_i/n)}{\log(S)}$$

où n_i est l'abondance de l'espèce i , n est l'abondance totale et S est le nombre total d'espèces dans le relevé considéré. Un test de t de Student a notamment été réalisé pour savoir si ces variables différaient entre les différents bois, entre les différents milieux ouverts, ainsi qu'entre le bois et le milieu ouvert de chaque ensemble.

Dans le but de mieux caractériser les assemblages de Carabidae vivant dans les bois et les milieux ouverts et d'observer la manière dont se fait la transition entre eux aux abords de la bordure forestière, nous avons représenté le long des transects les profils de répartition des différents groupes d'espèces formés selon l'habitat connu des individus circulants (pour la détermination des habitats, voir le paragraphe 2.2.2). Pour ce faire, les abondances totales des espèces de milieu ouvert, des espèces généralistes et des espèces forestières ont été calculées pour chaque piège et ces valeurs ont été représentées en fonction de la distance à la bordure.

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) portant sur le tableau espèces-relevés complet a ensuite permis de déterminer les principales sources de variabilité dans le jeu de données grâce à la prise en compte simultanée des coordonnées des relevés sur les deux premiers axes de l'analyse d'une part, et des caractéristiques de ces mêmes relevés en termes de position par rapport à la bordure forestière et d'ensemble d'origine d'autre part.

Analyse canonique non linéaire des coordonnées principales (NCAP)

Afin de rendre compte de la portée de l'effet de lisière, nous avons mesuré la DEI dans chacun des milieux adjacents à la bordure forestière, en utilisant comme variable conditionnée par la distance à la bordure le caractère forestier de l'assemblage de Carabidae (variable qui va ici de 0 pour un assemblage de cœur de milieu ouvert à 1 pour un assemblage de cœur forestier). Une telle variable peut être obtenue par une ordination qui sépare le long d'un ou de plusieurs axes principaux les assemblages d'espèces caractéristiques de ces deux milieux. Il suffit alors de prendre l'axe principal ou une combinaison des axes principaux résumant cette opposition entre assemblages forestiers et assemblages de milieu ouvert (opposition qui prend ici l'allure d'un gradient). Si on appelle y cette variable, alors il s'agit ensuite de positionner les différents assemblages observés (c'est-à-dire les relevés) sur le gradient de y . Il faut ensuite modéliser la relation entre y et la distance à la bordure, (nous appellerons x cette distance). On peut raisonnablement supposer que la relation entre x et y n'est pas linéaire mais plutôt de type logistique, c'est-à-dire en termes écologiques que l'influence de la bordure (la pente de la courbe de y en fonction de x) est la plus forte au niveau de la bordure elle-même, et décroît ensuite de part et d'autre de la bordure pour se stabiliser aux valeurs extrêmes de y de part et d'autre de la bordure, à une valeur de x où la bordure n'a plus aucune influence significative sur les assemblages d'espèces, cette valeur de x étant donc la DEI recherchée.

L'analyse choisie pour réaliser ces différentes étapes est une analyse canonique non linéaire des coordonnées principales (NCAP, pour *Nonlinear Canonical Analysis of the Principal coordinates*, pour des détails sur la méthode voir Encadré 1) réalisée selon la méthode décrite par Millar *et al.* (2005). Notons cependant que la relation logistique a la contrainte d'être symétrique par rapport à la bordure, ce qui, dans notre cas, revient à dire que l'influence de la bordure forestière a la même portée dans le bois et dans le

milieu ouvert adjacent, c'est-à-dire encore que les DEI sont égales dans les deux milieux de part et d'autre de la bordure. Ceci n'étant pas évident d'un point de vue écologique (pour des effets de lisière asymétriques sur des variables abiotiques, voir par exemple Matlack, 1993; Cadenasso *et al.*, 1997), nous avons donc choisi d'appliquer l'analyse séparément sur les bois et les milieux ouverts, ce qui a conduit à la réalisation de huit NCAP (4 ensembles x 2 milieux).

La méthode de la NCAP vise à ajuster des données écologiques caractérisant des assemblages d'espèces à un gradient environnemental dont l'effet sur ces assemblages d'espèces est non linéaire. Elle suit pour cela une progression en deux étapes.

La première étape consiste à calculer une matrice de dissimilarité à partir du tableau espèces-relevés M, en utilisant (ici) une distance de Bray-Curtis. Cette matrice de dissimilarité sert ensuite de base à une ordination (une analyse en coordonnées principales, plus précisément), qui aboutit à une matrice Q donnant les coordonnées des r relevés du départ sur les s axes de l'ordination. La deuxième étape est la recherche de:

m , le nombre d'axes de Q à prendre en compte

y , leur combinaison linéaire

b , un nombre réel

tels que la corrélation entre y et $g(x) = \frac{e^{bx}}{1 + e^{bx}}$ soit maximale.

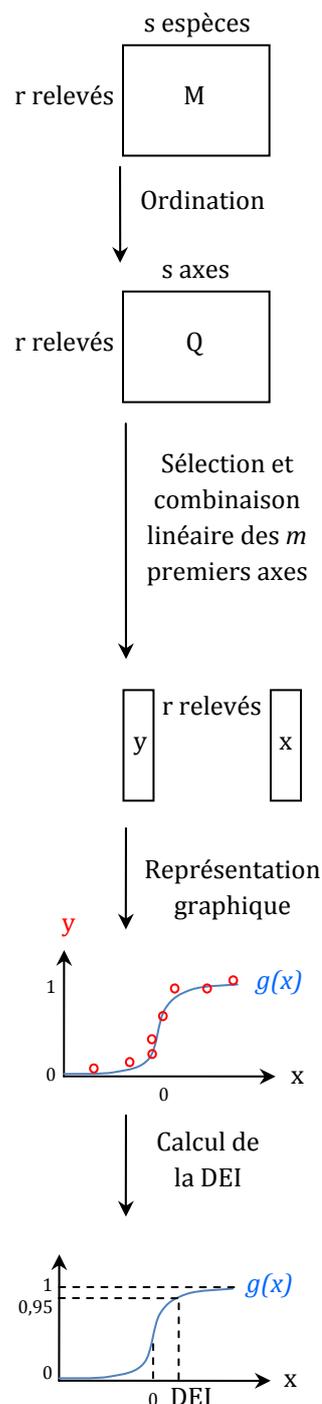
En termes écologiques et dans le cas présent, y donne la position des assemblages présents dans les différents relevés sur le gradient écologique formé par l'ensemble des assemblages d'espèces rencontrés, gradient qui va de l'assemblage le plus typé "milieu ouvert" (on a alors $y \sim 0$, ici) à celui le plus typé "forestier" ($y \sim 1$, ici).

La variable x représente le gradient environnemental influençant les assemblages, ici il s'agit de la distance à la bordure. Le terme

$$g(x) = \frac{e^{bx}}{1 + e^{bx}}$$

représente donc la distance à la bordure transformée par la fonction logistique, dans lequel le paramètre b donne la pente à l'origine; cette transformation permet de rendre compte de l'effet non linéaire de la distance à la bordure sur les assemblages d'espèces.

La fonction $g(x)$ dont le paramètre b a été optimisé peut alors être utilisée pour prédire la distance de la bordure à laquelle l'influence de la bordure sur les assemblages de Carabidae devient négligeable. En prenant un seuil de similarité de 95%, cela signifie que la DEI dans le bois est la distance x à laquelle $g(x)=0,95$ (dans le milieu ouvert, il faut prendre $g(x)=0,05$).



Encadré 1. Détails de la méthode NCAP et calcul de la DEI.

IndVal

Les huit NCAP précédentes ont ensuite permis d'établir, pour chaque bois ainsi que pour chaque milieu ouvert, l'étendue de leur lisière pour les Carabidae (donnée par la DEI sur leurs assemblages d'espèces), permettant au final de classer les 140 pièges dans un des groupes suivants: *zone intérieure de milieu ouvert*, *lisière de milieu ouvert*, *lisière de bois*, et *zone intérieure de bois*. Ces groupes ont ensuite servi à tester la préférence d'habitat des espèces pour l'un ou un ensemble d'entre eux grâce à une analyse IndVal (Dufrêne et Legendre, 1997). Nous avons ensuite retenu les seules espèces pour lesquelles la valeur indicatrice *IV* dans le groupe ou dans l'ensemble de groupes où elle était maximale était supérieure à 25 et était significative (pour plus de détails sur la méthode, voir Encadré 2). Le seuil de 25 a été choisi, comme proposé par Dufrêne et Legendre (1997), car une valeur supérieure à ce seuil correspond à une situation où une espèce est présente dans au moins la moitié des pièges d'un groupe et où au moins la moitié des individus de l'espèce ont été piégés dans ce groupe.

Utilisation des variables environnementales

Les variables environnementales ont été utilisées afin de tenter d'expliquer la position des assemblages de Carabidae sur le gradient *assemblage de milieu ouvert-assemblage forestier*, c'est-à-dire leur score NCAP. Pour cela, et pour chaque ensemble bois-milieu ouvert, les scores NCAP des assemblages ont été extraits des NCAP précédentes et une méthode de sélection pas à pas des variables prédictives (*stepwise*) a été appliquée pour sélectionner les variables environnementales les plus pertinentes pour expliquer ces scores. Ensuite, un Modèle Linéaire Généralisé (GLM, basé sur une distribution normale du score NCAP) a été réalisé sur chaque site sur la base des variables sélectionnées.

La méthode IndVal permet de calculer la valeur indicatrice *IV* des espèces pour des groupes de relevés écologiques c'est-à-dire leurs préférences pour ces groupes, en se basant sur le tableau espèces-relevés et une classification des relevés en différents groupes (par exemple des milieux différents). Le calcul de la valeur indicatrice de l'espèce *i* pour le groupe de relevés *j* suit la formule suivante:

$$IV_{i,j} = 100 (n_{i,j}/N_i) (r_{i,j}/R_j)$$

où $n_{i,j}$ est l'abondance moyenne de l'espèce *i* dans les relevés du groupe *j*
 N_i est la somme des abondances moyennes de l'espèce *i* obtenues dans les différents groupes de relevés
 $r_{i,j}$ est le nombre de relevés du groupe *j* où l'espèce *i* est présente
 R_j est le nombre total de relevés dans le groupe *j*

Les termes $n_{i,j}/N_i$ et $r_{i,j}/R_j$ sont donc respectivement des mesures de la spécificité et de la fidélité de l'espèce *i* pour le groupe *j*.

La méthode utilise ensuite des réallocations aléatoires des relevés dans les différents groupes afin d'évaluer si $IV_{i,j}$ est significativement supérieur aux valeurs obtenues par chance.

Encadré 2. Détails de la méthode IndVal.

4.3. Résultats

Assemblages de Carabidae dans les bois et les milieux agricoles adjacents

Nous avons piégé un total de 7145 Carabidae appartenant à 46 espèces durant la totalité de la période. Afin de caractériser les assemblages de Carabidae présents dans les différents bois et milieux ouverts échantillonnés, nous en avons dans un premier temps déterminé l'abondance, la richesse spécifique et l'équitabilité. L'abondance moyenne des Carabidae par piège est approximativement la même dans les quatre bois, excepté pour le plus grand d'entre eux, B4, dans lequel environ deux fois moins d'individus ont été piégés par rapport aux autres bois (Tableau 9). La richesse spécifique des bois B1 et B3 est supérieure à celle des bois B2 et B4, ce qui est dû à la présence d'espèces de milieu ouvert en lisière. Dans les milieux ouverts adjacents aux bois B1 et B2, l'abondance et la richesse spécifique des Carabidae sont supérieures à celles trouvées dans les milieux adjacents aux bois B3 et B4. Dans tous les cas, les abondances trouvées dans le bois et son milieu ouvert adjacent sont très proches, sauf pour B3-Soja pour lequel l'abondance dans le bois est deux fois plus élevée que celle dans la culture adjacente. Au contraire, la richesse spécifique et l'équitabilité sont systématiquement supérieures dans les milieux ouverts par rapport aux bois, excepté pour l'équitabilité dans l'ensemble B3-Colza, non significativement différente entre le bois et le milieu ouvert.

Malgré cette relative similitude des abondances, les assemblages d'espèces sont radicalement différents entre les bois et les milieux ouverts adjacents, avec une superposition de ces deux types d'assemblages à proximité des bordures forestières (Figure 21). En effet, les espèces forestières sortent des bois jusqu'à quelques dizaines de mètres de la bordure dans le milieu ouvert adjacent. Cette propagation des espèces forestières en milieu ouvert est particulièrement marquée pour les ensembles B1-Prairie et surtout B4-Blé, où les espèces forestières ont une abondance assez élevée jusqu'à plus de 20 m de la bordure forestière dans le milieu ouvert. Dans les milieux

Tableau 9. Abondance, richesse spécifique et indice d'équitabilité de Shannon moyens des pièges selon leur localisation dans les quatre bois et leurs milieux ouverts adjacents.

Ensemble	Abondance		Richesse spécifique		Equitabilité	
	Mil. ouvert	Bois	Mil. ouvert	Bois	Mil. ouvert	Bois
B1-Prairie	68 +/- 30 ^a	59 +/- 14 ^a	11,8 +/- 2,0 ^a	5,1 +/- 1,2 ^a	0,79 +/- 0,08 ^a	0,64 +/- 0,18 ^{a,c}
B2-Colza	72 +/- 51 ^a	53 +/- 26 ^a	12,3 +/- 2,5 ^a	3,5 +/- 0,8 ^b	0,73 +/- 0,14 ^a	0,54 +/- 0,19 ^{a,b}
B3-Soja	30 +/- 12 ^b	67 +/- 26 ^a	7,2 +/- 2,0 ^b	5,4 +/- 0,9 ^a	0,74 +/- 0,12 ^a	0,67 +/- 0,18 ^{a,c}
B4-Blé	26 +/- 9,0 ^b	32 +/- 11 ^b	7,3 +/- 2,2 ^b	4,0 +/- 1,5 ^b	0,77 +/- 0,14 ^a	0,52 +/- 0,18 ^{b,c}

Pour chacune des trois variables présentées, des caractères différents en exposant indiquent une différence significative (test de Student, $p < 0,05$) entre les moyennes des différents bois ou des différents milieux ouverts en question. Lorsqu'une différence significative (test de Student, $p < 0,05$) existe entre un bois et son milieu ouvert adjacent, les valeurs correspondantes sont indiquées en gras et italique. Seuls des pièges des transects ont été pris en compte ($n=15$ pour chaque cellule du tableau).

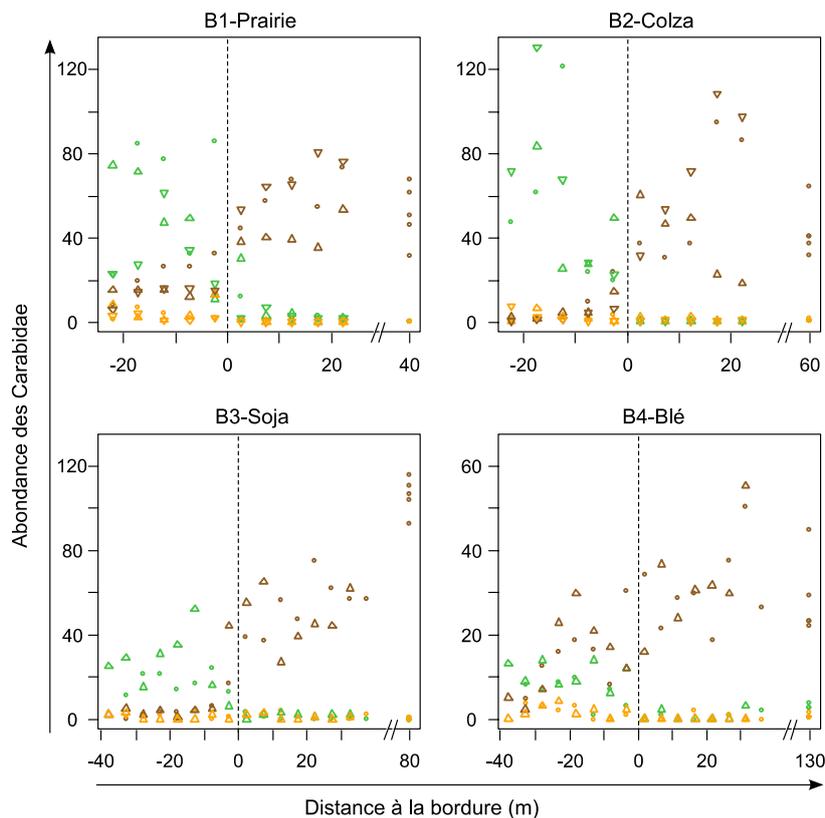


Figure 21. Abondance moyenne des espèces forestières et de milieu ouvert dans chacun des quatre bois, perpendiculairement à la lisière.

Pour chaque graphe, la ligne pointillée figure la position de la bordure forestière, les distances négatives correspondent au milieu ouvert et les distances positives, au bois. A chaque distance de la bordure, l'abondance moyenne des trois types d'espèces (marron: espèces forestières, $n=4710$, $S=4$; orange: espèces généralistes, $n=158$, $S=5$; vert: espèces de milieu ouvert, $n=2261$, $S=33$) pour chacun des quatre sites est représentée. Les différents figurés représentent les différents transects.

ouverts des ensembles B2-Soja et B3-Colza en revanche, l'abondance des espèces forestières est proche de zéro dans les milieux ouverts à des distances supérieures à 10 m de la bordure. La situation est quelque peu différente pour les espèces de milieu ouvert, qui ne pénètrent dans les bois que dans des proportions marginales comparativement à leur abondance dans les milieux ouverts, sauf dans B1 où leur abondance à 2,5 m, voire même à 7,5 m de la bordure, est assez élevée. Il semble également y avoir une baisse de l'abondance de ces deux types d'espèces dans la lisière de leur habitat, mais la forte variabilité entre les transects ne permet pas de l'assurer.

Les espèces généralistes ont une abondance totale beaucoup plus faible que celle des autres types d'espèces précédemment décrits. Elles montrent la plus grande abondance dans le milieu ouvert et ont une abondance décroissante du milieu ouvert vers l'intérieur des bois où elle est proche de zéro.

Afin d'identifier les sources majeures de variabilité des assemblages d'espèces dans les différents pièges, nous avons réalisé une AFC sur le tableau espèces-relevés. Le premier axe dégagé par l'analyse, qui explique 22,7% de la variance totale, est fortement lié à la distance à la bordure (Figure 22a). En effet, les pièges se trouvant à l'intérieur des bois obtiennent des scores positifs – et très proches les uns des autres – sur cet axe alors que les pièges se trouvant en milieu ouvert sont représentés à l'autre extrémité de cet axe, avec des scores négatifs et plus variables que ceux des pièges forestiers. De plus, les pièges se trouvant à 2,5 m de part et d'autre de la bordure, ont en moyenne sur l'axe 1 comme sur l'axe 2 des scores intermédiaires entre ceux des pièges forestiers et ceux des

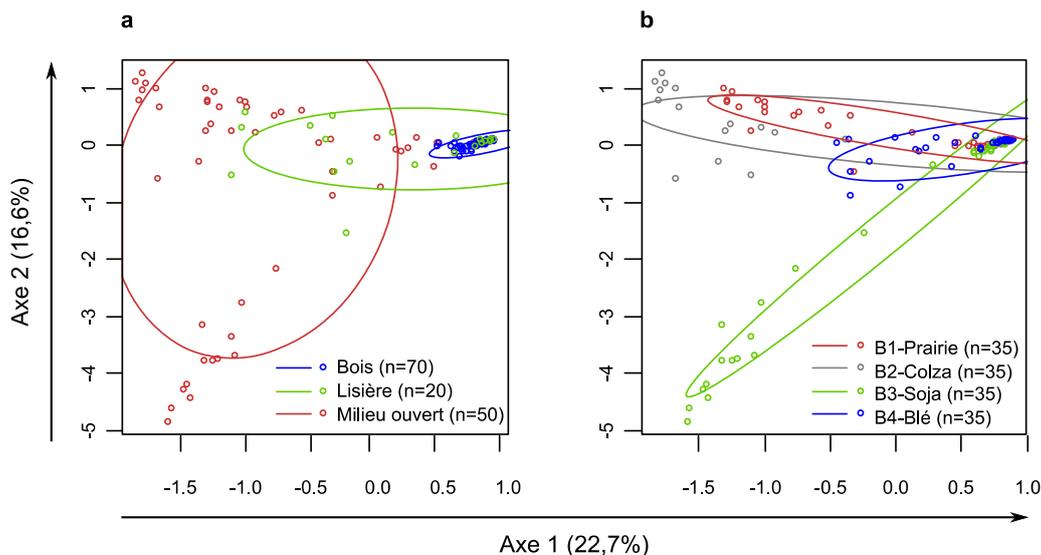


Figure 22. Position des relevés sur le premier plan de l'AFC portant sur l'ensemble du tableau espèces-relevés.

a. Pièges figurés selon leur position par rapport à la bordure forestière. *Bois*, pièges situés dans les bois à une distance supérieure ou égale à 7,5 m de la bordure. *Lisière*, pièges situés à 2,5 m de la bordure, dans les bois ou dans les milieux ouverts. *Milieu ouvert*, pièges situés à plus de 7,5 m de la bordure dans le milieu ouvert. **b.** Pièges groupés selon l'ensemble bois-milieu ouvert. *n*, nombre de relevés dans les différents groupes. Les ellipses rassemblent les relevés appartenant à un même groupe de distance à la bordure (a) ou à un même ensemble bois-milieu ouvert (b).

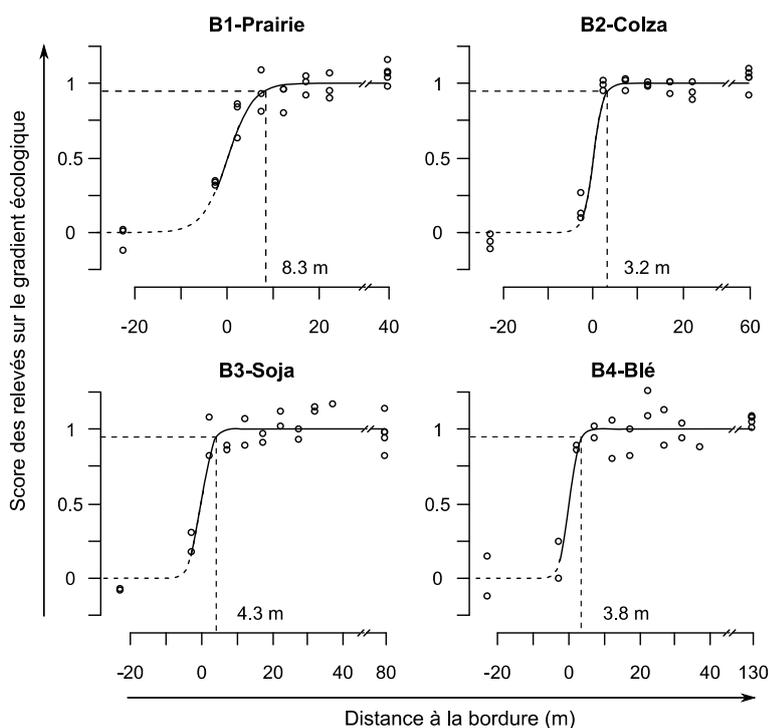


Figure 23. Résultats de la NCAP sur les quatre bois.

Les points représentent le score des relevés obtenus à l'issue de la NCAP en fonction de leur distance par rapport à la bordure bois-milieu ouvert (0 pour la bordure elle-même, distance négative pour le milieu ouvert, distance positive pour le bois). La courbe représente la fonction logistique ajustée aux points. Les lignes droites pointillées repèrent la distance à laquelle la régression logistique atteint 95% de son extremum (ici 0,95), distance qui est indiquée au-dessus de l'axe des abscisses et est considérée comme la DEI. Les corrélations des régressions logistiques (R^2) pour B1-Prairie, B2-Colza, B3-Soja et B4-Blé sont: 0,941; 0,973; 0,909 et 0,911.

pièges situés en milieu ouvert, permettant de penser que l'assemblage de Carabidae au niveau de la bordure est une transition entre les assemblages des deux milieux adjacents. Sur le deuxième axe de l'analyse, expliquant 16,7% de la variance totale, la répartition des pièges est fortement liée à l'ensemble d'origine, avec en particulier le site B3-Soja qui se distingue des trois autres (Figure 22b).

Profondeur des effets de lisière sur les assemblages de Carabidae

L'AFC a permis de mettre en évidence l'effet majeur de la distance à la bordure sur les assemblages de Carabidae. Afin de déterminer à quelle distance cet effet de la bordure devient négligeable, c'est-à-dire la DEI sur les assemblages de Carabidae dans les bois et les milieux adjacents, nous avons réalisé une NCAP sur chaque bois et sur chaque milieu ouvert. Dans les bois (Figure 23), les résultats montrent une DEI comprise entre 3,2 m et 8,3 m, et B2, B3 et B4 ont des DEI très proches (entre 3,2 m et 4,3 m). Dans les milieux ouverts (Figure 24), les résultats vont de moins de 3 m pour la culture de colza adjacente à B2, à plus de 30 m pour la culture de blé adjacente à B4. Dans cet échantillon, les DEI sont donc beaucoup plus variables dans les milieux ouverts (facteur 10 entre les DEI extrêmes) que dans les bois (facteur 2,5 entre les DEI extrêmes). D'autre part, nous pouvons noter que, globalement, les DEI dans les milieux ouverts sont plus grandes que celles dans les bois.

Réponse des espèces à la bordure forestière

Une analyse IndVal (Tableau 10) a ensuite permis de mieux caractériser les différents types d'espèces rencontrées en fonction de leur abondance relative dans les différents

Figure 24. Résultats de la NCAP sur les quatre milieux ouverts.

Les points représentent le score des relevés obtenus à l'issue de la NCAP en fonction de leur distance par rapport à la bordure bois-milieu ouvert (0 pour la bordure elle-même, distance négative pour le milieu ouvert, distance positive pour le bois). La courbe représente la fonction logistique ajustée aux points. Les lignes droites pointillées repèrent la distance théorique à laquelle la régression logistique atteint 95% de son extremum (ici 0,05), distance qui est indiquée au-dessus de l'axe des abscisses et est considérée comme la DEI. Les corrélations des régressions logistiques (R^2) pour B1-Prairie, B2-Colza, B3-Soja et B4-Blé sont: 0,912; 0,970; 0,908 et 0,701.

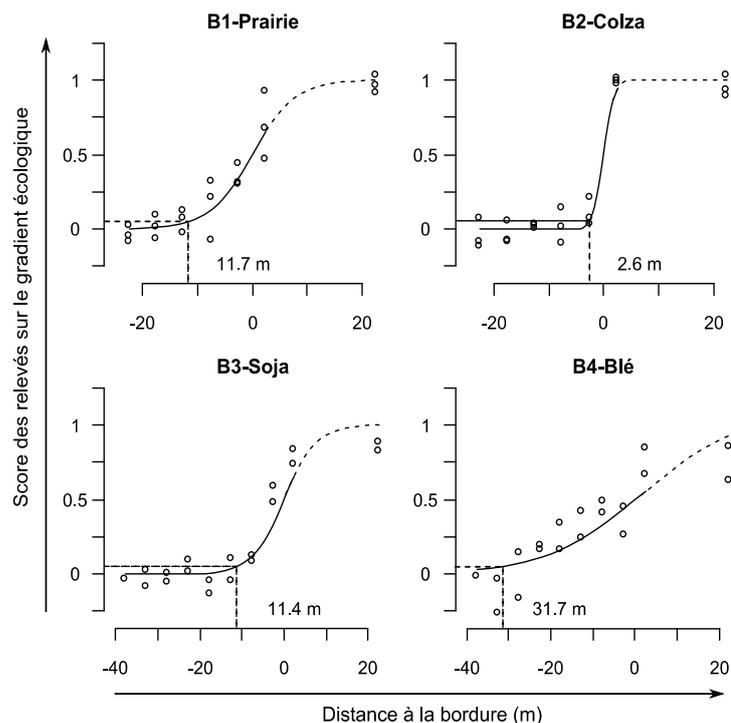


Tableau 10. Résultats significatifs de l'analyse IndVal ($p < 0,01$ et $IV > 25$).

Espèces	IV	Mil. ouvert	Lisière.O	Lisière.B	Bois	Abondance totale
		(n=35)	(n=25)	(n=13)	(n=67)	
		n r	n r	n r	n r	
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	62,7	234 26	31 8	0 0	0 0	265
<i>Poecilus cupreus</i>	57,4	176 26	37 8	0 0	0 0	213
<i>Brachinus sclopeta</i>	48,2	680 21	116 8	9 2	1 1	806
<i>Amara ovata</i>	36,4	47 15	6 4	0 0	0 0	53
<i>Chlaenius chrysocephalus</i>	30,6	54 11	1 1	0 0	0 0	55
<i>Anchomenus dorsalis</i>	64,8	245 22	117 20	38 3	1 1	401
<i>Harpalus dimidiatus</i>	55,4	56 23	30 14	2 2	11 9	99
<i>Carabus cancellatus</i>	42,3	34 17	49 18	8 4	34 19	125
<i>Zabrus tenebrioides</i>	33,3	25 12	13 8	0 0	0 0	38
<i>Brachinus expodens</i>	31,7	19 11	16 8	0 0	0 0	35
<i>Calathus fuscipes</i>	31,7	25 13	26 6	0 0	0 0	51
<i>Carabus purpurascens</i>	27,9	30 16	10 7	3 2	17 13	60
<i>Trechus quadristriatus</i>	27,0	21 9	14 10	0 0	8 7	43
<i>Carabus nemoralis</i>	51,2	24 11	38 14	95 9	183 43	340
<i>Pterostichus madidus</i>	67,0	97 31	138 23	109 12	519 62	863
<i>Carabus auratus</i>	91,5	83 17	264 24	327 13	2445 67	3119
<i>Abax parallelepipedus</i>	87,2	2 2	3 3	38 7	345 64	388

Lisière.Bois et *Lisière.M.o.* désignent respectivement la portion des bois et la portion des milieux ouverts identifiées comme lisière à l'issue de la NCAP. Les nombres totaux de pièges dans les différents compartiments sont indiqués entre parenthèses (R). *n* et *r* indiquent respectivement le nombre d'individus de l'espèce présents dans chaque compartiment et le nombre de pièges dans ce compartiment où l'espèce a été trouvée. *IV*, valeur indicatrice de l'espèce pour le compartiment ou le groupe de compartiment préféré. Seules les espèces significativement associées à un ou plusieurs compartiments sont listées ($p < 0,01$; seuil de 25 pour l'indice). Les couleurs et les valeurs colorées et en gras indiquent le ou les compartiment(s) préféré(s).

milieux échantillonnés, en distinguant la zone intérieure et la lisière des bois et des milieux ouverts. Tout d'abord, il est notable qu'aucune espèce n'est indicatrice de la seule zone intérieure des bois. Seul *Abax parallelepipedus* apparaît dans cette analyse comme strictement limité au bois, mais avec une présence aussi bien en lisière qu'en zone intérieure. Les trois autres espèces abondamment présentes dans les bois, *Carabus auratus*, *C. nemoralis* et *Pterostichus madidus*, ressortent de l'analyse comme typiques des bois et de la lisière du milieu ouvert adjacent. Huit espèces ont quant à elles été trouvées comme indicatrices des milieux ouverts échantillonnés dans leur ensemble, c'est-à-dire avec leur lisière, parmi lesquelles la très abondante espèce *Anchomenus dorsalis*. Cinq autres espèces ont été désignées par l'analyse comme indicatrices de la seule zone intérieure des milieux ouverts, dont les plus abondantes sont *Brachinus sclopeta*, *Pseudoophonus rufipes* et *Poecilus cupreus*. En revanche, aucune espèce n'a été trouvée comme significativement associée aux milieux ouverts et à la lisière des bois. Enfin, il n'y a pas d'espèces plus fréquentes dans les lisières des bois, dans celles des milieux ouverts ou dans les deux réunies.

Tableau 11. Caractéristiques du GLM expliquant le score NCAP des assemblages de Carabidae en fonction des variables environnementales précisées, pour chaque ensemble bois-milieu ouvert.

	B1-prairie	B2-colza	B3-soja	B4-blé
Intensité lumineuse	- 1,5 ^{ns}	- 5,7 ^{***}	- 21,1 ^{***}	
Sol nu	+ 3,0 ^{**}			+ 6,0 ^{***}
Litière	+ 4,8 ^{***}	+ 5,4 ^{***}		+ 11,3 ^{***}
Mousse	+ 5,1 ^{***}			+ 5,6 ^{***}
V.25				+ 2,6 [*]
V.50	+ 2,6 [*]			
V2			+ 2,20 [*]	+ 1,5 ^{ns}
Degrés de liberté	29	32	32	29
Variance totale	6,75	8,32	7,94	6,49
Pourcentage de variance expliquée	93%	97%	95%	94%

La valeur indiquée est celle de la statistique *t* du test de Student testant si le coefficient de la variable correspondante dans le modèle est significativement différent de zéro. +, corrélation positive; -, corrélation négative; ^{ns} $p > 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; *Sol nu*, proportion de sol nu; *Litière*, *Mousse* pourcentages de recouvrement du sol par la litière et la mousse, respectivement; *V.25*, *V.50*, *V2*, pourcentages de recouvrement par la végétation entre 0 et 25 cm, entre 25 et 50 cm et entre 1 m et 2 m, respectivement.

Relations entre le caractère forestier des assemblages de Carabidae et les conditions environnementales

Afin de déterminer l'influence des conditions environnementales locales sur la transition des assemblages de Carabidae au niveau des bordures bois-milieu ouvert, nous avons réalisé un GLM sur chaque ensemble, permettant de prédire à partir d'une combinaison des variables les plus pertinentes, la position des assemblages de Carabidae sur le gradient *assemblage de Carabidae de milieu ouvert-assemblage de Carabidae forestier* (position qui, pour chaque assemblage, est donnée par le score du piège où il a été observé). Tous les modèles générés permettent d'expliquer plus de 90% de la variabilité des scores NCAP (Tableau 11). La proportion de sol couvert par la litière est la variable la plus récurrente, puisqu'elle apparaît avec un effet très significatif dans trois des quatre modèles, les assemblages les plus forestiers étant associés à de fortes proportions de litière, à l'opposé des assemblages les plus caractéristiques des milieux ouverts. L'intensité lumineuse est négativement corrélée au caractère forestier des assemblages de Carabidae dans trois modèles également mais seules deux de ces relations sont significatives. De même, deux modèles révèlent une corrélation positive entre le caractère forestier des assemblages de Carabidae d'une part, et la proportion de sol couvert par la mousse ainsi que la proportion de sol nu d'autre part. Enfin, une corrélation positive entre le caractère forestier des assemblages de Carabidae et le pourcentage de recouvrement par la végétation entre 0 et 25 cm, entre 25 et 50 cm ou entre 1 et 2 m a été trouvée dans un site pour chacune de ces variables prédictives, avec cependant une significativité moindre que celle des relations précédemment décrites.

4.4. Discussion

Des effets de lisière de faible portée

Les résultats que nous avons obtenus montrent tout d'abord que les effets de la bordure forestière sont limités dans l'espace à quelques mètres voire à quelques dizaines de mètres dans les milieux adjacents, qu'il s'agisse des bois ou des milieux ouverts. Nous avons cependant trouvé des DEI plus faibles (toujours inférieures à 10 m) et également plus homogènes dans les bois par rapport à celles obtenues dans les milieux ouverts adjacents, qui varient dans notre échantillon de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres. La quantification de la DEI dans les milieux ouverts sous influence d'une bordure forestière est une donnée nouvelle, aucune étude antérieure n'ayant à ma connaissance abordé cette question précise. L'étude de Koivula (2004) rapporte cependant, sans donner de chiffres précis, que les changements les plus importants dans la composition des assemblages de Carabidae se font dans les cinq premiers mètres de part et d'autre de la bordure. Les valeurs obtenues ici dans certains milieux ouverts sont donc largement supérieures. En revanche, la détermination de la DEI dans les bois a déjà fait l'objet de plusieurs études et les résultats présentés ici sont en accord avec la plupart d'entre elles. Malgré des contextes fort différents, les valeurs citées ou déduites des études précédentes vont de 5 m (Bedford et Usher, 1994; lisières entre bois et cultures en Angleterre) à 22 m (Baker *et al.*, 2007; lisières récentes entre forêt et coupes en forêt humide de Tasmanie) en passant par des valeurs d'environ 10 m (Magura, 2002; lisières anciennes entre forêt et prairie en Hongrie) et inférieure à 15 m (Heliölä *et al.*, 2001; lisières entre forêt boréale et coupes). Il faut cependant tempérer cette conclusion en rappelant que d'autres études ont évoqué des effets de lisière pénétrant beaucoup plus profondément dans les forêts (Laurance, 2000), notamment une étude s'intéressant aux coléoptères dans la forêt fragmentée des Alpes du Sud de Nouvelle-Zélande et ayant mis en évidence des effets de lisière influençant l'abondance de certaines espèces jusqu'à plus de 1 km (Ewers et Didham, 2008).

Des DEI liées à la propagation des espèces hors de leur milieu préféré

Il est par ailleurs notable que le bois présentant la plus grande DEI (B1) est celui dans lequel les espèces de milieu ouvert pénètrent le plus profondément. Symétriquement, les deux milieux ouverts présentant les plus grandes DEI sont ceux qui montrent la plus grande propagation des espèces forestières hors des bois (B1-Prairie et B4-Blé). Il est donc vraisemblable que dans notre étude, la DEI dans les bois soit liée à l'entrée des espèces de milieu ouvert dans ces bois alors que la DEI dans les milieux ouverts est liée à la grande propagation des espèces forestières dans ces milieux ouverts. Ce constat est par ailleurs renforcé par le fait que les DEI dans les bois sont globalement plus faibles que celles dans les milieux ouverts et que les espèces de milieu ouvert entrent peu profondément dans les bois alors que les espèces forestières se propagent plus loin dans les milieux ouverts, jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de la bordure. Un autre élément de confirmation est donné par l'analyse de la valeur

indicatrice des espèces. Les espèces de milieu ouvert sont pour la plupart indicatrices de la zone intérieure ou de la totalité du milieu ouvert mais jamais de l'ensemble formé par le milieu ouvert et la lisière forestière, alors que les espèces forestières – à une exception près – sont caractéristiques du milieu forestier dans sa totalité associé à la lisière du milieu ouvert adjacent. Le fait que les espèces forestières sont plus abondantes dans les milieux ouverts que ne le sont les espèces de milieu ouvert dans les bois est par ailleurs en accord avec une conclusion de Koivula (2004) qui précise que dans son étude les espèces de milieu ouvert étaient plus sensibles à la bordure forêt-milieu ouvert que les espèces forestières, mais est en désaccord avec un résultat de Duelli (1990) qui montre que les espèces forestières perçoivent les bordures de manière plus abruptes que les espèces de milieu ouvert. Le désaccord avec cette dernière étude pourrait être lié au fait qu'à part *Abax parallelepipedus*, nous n'avons pas observé d'espèces strictement spécialistes des forêts dans le site d'étude.

Des effets de lisière asymétriques au niveau des bordures forestières

Il est donc clair que dans le contexte du site d'étude, l'influence des bois sur les milieux ouverts porte plus loin et est plus variable dans sa portée que celle des milieux ouverts sur les bois, du moins si l'on considère les assemblages de Carabidae, ce qui indique un effet de lisière asymétrique au niveau des bordures bois-milieu ouvert. Cette grande variabilité de la DEI dans les milieux ouverts comparée à celle dans les bois pourrait être due à la diversité importante des milieux ouverts étudiés ici (prairie et différents types de cultures) et aux pratiques de gestion associées, alors que les bois étudiés étaient comparativement plus homogènes bien que présentant aussi des différences en termes de physionomie de lisière et de gestion sylvicole.

Les assemblages de Carabidae dans les lisières sont une transition entre les assemblages adjacents

L'autre résultat important obtenu ici concerne les caractéristiques des assemblages de Carabidae présents au niveau des lisières: ils sont une transition entre assemblages de milieu ouvert et assemblages forestiers puisque se mêlent dans les lisières les espèces de ces deux milieux. Ce résultat fait écho à de nombreuses études antérieures ayant abouti à la même conclusion (voir par exemple Kotze et Samways, 2001; Baker *et al.*, 2007). En particulier, il n'y a pas, dans le site d'étude, d'espèces de Carabidae plus abondantes dans les lisières que dans les cœurs des milieux adjacents. Cela apporte un élément de plus dans un contexte marqué par de fortes contradictions. En effet, des espèces de lisières ont été trouvées dans plusieurs études précédentes (Bedford et Usher, 1994; Molnar *et al.*, 2001; Magura *et al.*, 2001b; Magura, 2002) alors que d'autres n'en ont pas identifié (Spence *et al.*, 1996; Kotze et Samways, 2001; Heliölä *et al.*, 2001; Taboada *et al.*, 2004; Baker *et al.*, 2007). Une hypothèse souvent avancée pour expliquer la présence d'espèces de lisières dans un contexte donné est l'existence dans ce contexte biogéographique de processus naturels (feux, tempêtes) aboutissant à la création de lisières à la physionomie progressive (c'est-à-dire avec une structure de végétation

comprenant une zone herbeuse, une zone buissonnante, une zone avec des arbres jeunes et enfin la forêt mature), pouvant expliquer l'évolution et la conservation d'espèces spécifiques à ces zones de transition écologique (Baker *et al.*, 2007). Dans notre cas, l'absence d'espèces de lisière pourrait être due au fait que les bordures du site d'étude, et les quatre étudiées en particulier, sont régulièrement entretenues (éparage) et constituent donc une transition végétale assez abrupte entre les milieux ouverts et forestiers, comme cela s'observe par ailleurs sur les assemblages de Carabidae. De plus, l'absence d'espèces de lisière comme la très faible abondance des espèces de milieu ouvert dans les lisières forestières ne plaident pas en faveur de l'hypothèse selon laquelle ces espèces utilisent les lisières pour hiverner.

Le caractère forestier des assemblages de Carabidae semble, d'après les modèles construits, être le mieux expliqué par l'intensité lumineuse, le couvert du sol par la litière et la mousse et également par le pourcentage de sol nu. Cela confirme l'influence du micro-habitat sur les assemblages de Carabidae (Lövei et Sunderland, 1996; Magura, 2002).

En conclusion, notre étude ne révèle pas l'existence dans les coteaux de Gascogne d'espèces de Carabidae spécifiques des forêts et menacées par les effets de lisières. Au contraire, ces espèces semblent pouvoir franchir la bordure forestière et fréquenter les cultures et prairies adjacentes, probablement à la recherche de proies puisqu'il s'agit d'espèces prédatrices. Les effets de lisière dans les bois, principalement dus à la pénétration des espèces de milieu ouvert, sont par ailleurs très limités spatialement puisqu'ils ne s'étendent pas au-delà de quelques mètres, quels que soient les bois testés. Les effets de lisière dans les milieux ouverts ont une profondeur très variable qui doit être liée à la nature des milieux ouverts et au régime de perturbations qui y a lieu, permettant la propagation plus ou moins facile et sûre des espèces forestières dans le milieu ouvert adjacent au bois.

Chapitre 5. Influence du milieu, des conditions locales ainsi que du paysage sur les Carabidae hivernants

5.1. Introduction

De nombreuses études se sont intéressées à l'hivernation des Carabidae et d'autres arthropodes dans les milieux semi-naturels. La majorité d'entre elles se sont focalisées d'une part sur des taxa de prédateurs présents à l'état adulte dans les cultures et qui sont donc des auxiliaires de cultures potentiels ou avérés, d'autre part sur les accotements des cultures ou sur des milieux mis en place ou favorisés dans le cadre de mesures agro-environnementales. Ces études ont permis de montrer que les milieux bordant les cultures, notamment les bandes enherbées et les haies, sont des refuges majeurs pour les arthropodes prédateurs pendant l'hiver (par exemple Desender, 1982; Sotherton, 1984; Andersen, 1997; Pfiffner et Luka, 2000; Geiger *et al.*, 2009). Elles ont en particulier montré l'influence majeure du type de milieu sur l'hivernation des arthropodes dans les paysages ruraux.

Cependant, les conditions environnementales locales, comme les facteurs abiotiques et la structure de la végétation (Thomas *et al.*, 1992a; Dennis *et al.*, 1994; Maudsley *et al.*, 2002), ainsi que le contexte paysager (Geiger *et al.*, 2009) ont également un effet significatif, mais leurs effets sur l'hivernation des Carabidae, relativement à celui du type de milieu, n'ont jamais été déterminés.

Par ailleurs, certaines études ont montré que des espèces de Carabidae circulant habituellement dans les cultures y hivernent également alors que d'autres hivernent majoritairement ou entièrement dans les accotements des cultures ou dans les milieux semi-naturels (Sotherton, 1984). En revanche, pour ces espèces de milieu ouvert ou généralistes, la relation pouvant exister entre leurs traits biologiques ou écologiques et leur milieu d'hivernation n'a pas encore été largement étudiée. On peut cependant penser que les grosses espèces ou celles hivernant sous forme larvaire sont plus sensibles au travail du sol et ont plus de difficultés à trouver un abri dans les cultures en hiver. De même, le modèle de colonisation cyclique proposé par Wissinger (1997) suppose que les espèces les plus mobiles, notamment les espèces macroptères ou dimorphiques, sont les plus enclines à utiliser les accotements des cultures et les milieux semi-naturels pour hiverner.

Nos objectifs sont ici (i) de déterminer la contribution relative des cultures et de trois types de milieux semi-naturels fortement représentés dans le paysage, les prairies permanentes, les haies et les bois, en termes d'hivernation des Carabidae, (ii) de quantifier les influences relatives du type de milieu, des conditions environnementales locales et du contexte paysager sur les Carabidae hivernants et (iii) de déterminer si les

Carabidae hivernent dans des milieux différents de ceux dans lesquels ils circulent et si cela dépend de leurs traits.

5.2. Matériels et méthodes

Piégeage des Carabidae

Les Carabidae ont été échantillonnés dans quatre milieux: les cultures d'hiver, les prairies permanentes, les haies ainsi que les lisières de bois (Figure 25). Les différents points d'échantillonnage ont été placés en grappes afin de minimiser le plus possible la variabilité due à l'éloignement spatial, chaque grappe comportant, si possible, des points dans les quatre milieux échantillonnés. Ce regroupement a de plus permis de limiter le nombre d'agriculteurs accueillant le dispositif, réduisant encore les sources éventuelles de variabilité dues à la gestion des milieux, tout en facilitant la mise en place du dispositif. Les points d'échantillonnage situés dans les cultures étaient positionnés dans la culture entre 3 et 5 m d'une bordure ou d'un obstacle situé dans la culture elle-même (pylône ou arbre isolé) donc dans ce que nous pouvons appeler la marge (cultivée) des cultures (la marge longitudinale plus exactement, *i.e.* celle non tassée par les passages de tracteur). Ce placement était destiné à minimiser la gêne pour les agriculteurs lors des traitements éventuels et de la récolte, les tentes à émergence étant particulièrement encombrantes, mais a tout de même permis de placer des tentes sur un sol perturbé par les activités agricoles (même travail du sol et ensemencement que dans le reste de la culture). Il en était de même dans les prairies permanentes. Les points d'échantillonnage situés dans les lisières forestières étaient placés à une distance comprise entre 0 et 3 m de la bordure dans les bois. Enfin, les points situés dans les haies étaient placés sous la

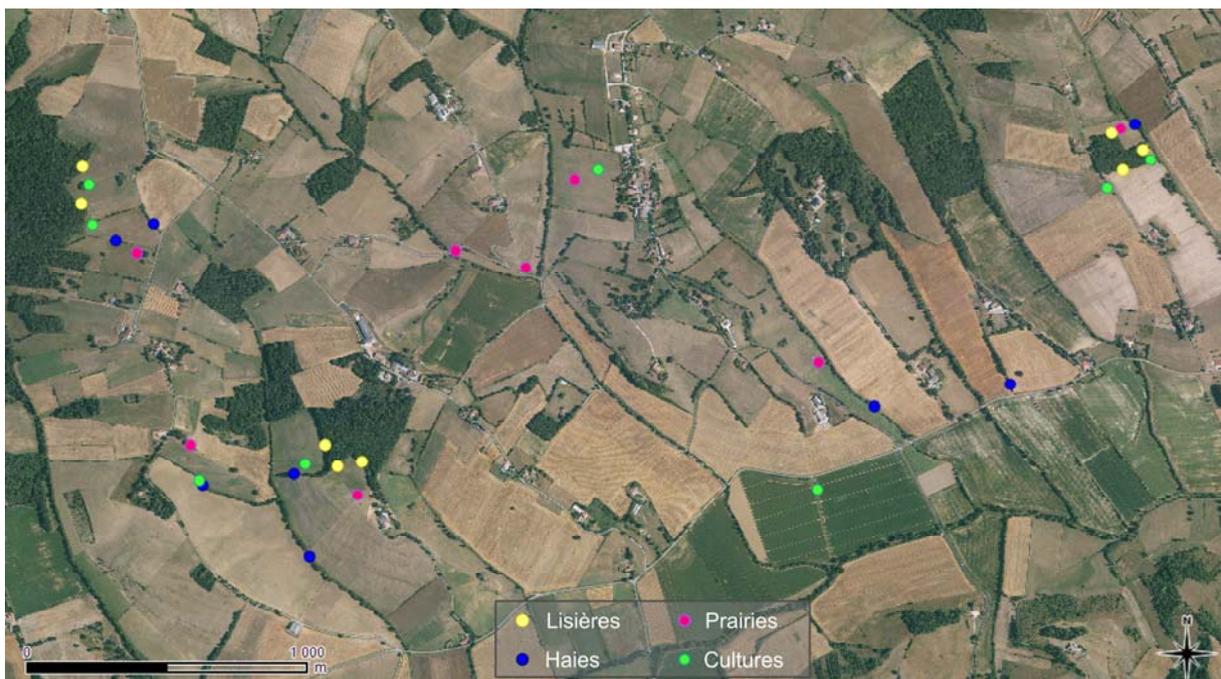


Figure 25. Photographie aérienne avec localisation des 32 points d'échantillonnage.

végétation arbustive des haies (après une taille éventuelle en cas de gêne physique) et distants de 2 à 5 m de la parcelle adjacente (culture d'hiver, prairie temporaire ou prairie permanente). L'orientation des haies et des lisières échantillonnées n'a pas été contrôlée.

Chaque point d'échantillonnage a été étudié grâce à deux types de pièges différents: une tente à émergence afin d'échantillonner les Carabidae hivernants et un piège à fosse externe afin d'échantillonner les Carabidae circulants (ce piège à fosse était situé à une distance de 2 à 3 mètres de la tente à émergence, mais à la même distance d'une éventuelle bordure que la tente elle-même). Les tentes à émergence ont été installées et mises en service mi-février 2009 et ont piégé en continu jusqu'à la fin du mois de septembre 2009, à raison d'un relevé toutes les deux semaines. Les pièges à fosse externes ont été ouverts pendant un temps plus court afin de limiter le travail de tri et de détermination. Afin de piéger à la fois les espèces printanières et les espèces plus tardives, les pièges à fosse externes ont donc été ouverts en continu de la fin du mois de mars au début du mois de juillet puis de la mi-août à la fin du mois de septembre 2009, avec ici aussi un relevé toutes les deux semaines.

Echantillonnage des variables environnementales

Les variables locales abiotiques qui ont été mesurées sont la température du sol, l'humidité du sol, la structure granulométrique et le pH du sol ainsi que la luminosité

Tableau 12. Liste des variables environnementales prises en compte.

Observations, modalités si variable qualitative	
Milieu	
Type de milieu	bois, haie, prairie permanente, culture
Conditions de l'habitat	
Température du sol	
Humidité du sol	
pH du sol	
Proportion d'argiles dans le sol	< 2 µm
Proportion de limons fins dans le sol	2 - 20 µm
Proportion de limons grossiers dans le sol	20 - 50 µm
Proportion de sables fins dans le sol	50 - 200 µm
Proportion de sables grossiers dans le sol	200 - 2000 µm
Hauteur de la végétation non arborée	
Pourcentage de recouvrement par la végétation	
Paysage	
Occupations du sol dans un rayon de 50, 100 et 200 m	
par les bois	
par les linéaires boisés	
par les milieux herbacés permanents	
par les milieux temporaires	
Diversité des occupations du sol dans les rayons de 50, 100 et 200 m	

(Tableau 12). Ces variables ont toutes un impact avéré sur les Carabidae, notamment circulants (Baker et Dunning, 1975; Sanderson *et al.*, 1995; Holopainen *et al.*, 1995) et l'on peut penser que leur influence est encore plus grande sur le choix du site d'hivernation et/ou la survie des hivernants (Lövei et Sunderland, 1996; Holland et Luff, 2000; Holland *et al.*, 2007). L'étude de la composition granulométrique du sol a consisté en la détermination de la proportion massique des particules dont les limites de taille sont indiquées dans le tableau 12. Les variables locales biotiques qui ont été relevées sont le pourcentage de sol couvert par la végétation et la classe de hauteur (< 40 cm, 40 – 90 cm ou > 90 cm) de la végétation dominante en termes de recouvrement (hors strate arborée). La variable ainsi obtenue pour la hauteur de la végétation est une variable plus synthétique que les pourcentages de recouvrement par la végétation dans ces différentes strates puisque l'on a ici seulement une variable (quantitative discrète) et non trois variables (continues). Ceci semblait donc plus adapté dans le cadre de cette étude afin de réduire le nombre de variables environnementales, le nombre de points d'échantillonnage étant ici plus faible que dans les autres campagnes de piégeage.

Les variables paysagères retenues sont les mêmes que celles étudiées dans le chapitre 3 (pourcentages et diversité d'occupation des sols) mais concernent des rayons de 50, 100 et 200 m autour des points d'échantillonnage. Le rayon de 500 m n'a pas été retenu ici car les emprises spatiales des 32 disques ainsi constitués étaient fortement superposées du fait de la proximité de certains points entre eux.

Analyses

Les données ont tout d'abord permis de comparer la densité des Carabidae hivernants dans les différents milieux, ainsi que la richesse spécifique de leurs assemblages, grâce à des tests de Wilcoxon avec correction pour comparaisons multiples.

La suite de l'analyse a consisté en la détermination des parts de variance du tableau espèces-relevé expliquées par les différents groupes de variables environnementales (type de milieu, conditions locales, contexte paysager). Cette partition de variance a été menée séparément sur les individus hivernants et sur les individus circulants afin de déterminer si le choix du lieu d'hivernation et celui du milieu de vie répondent aux mêmes conditions. Dans la pratique, la méthode suivie est la même que celle présentée dans le paragraphe 3.2, depuis la sélection des variables jusqu'à la réalisation des RDA et RDA partielles. La seule différence concerne le nombre de variables sélectionnées, limité ici à deux par groupe pour les conditions locales et le contexte paysager, afin de garder un rapport *nombre de variables explicatives/nombre de relevés* le plus faible possible. A cette fin et pour chacun de ces groupes de variables, seules ont été conservées les deux variables sélectionnées en premier par la méthode *stepwise*, c'est-à-dire celles expliquant le plus de variance.

Les analyses suivantes ont été consacrées à l'investigation d'éventuels contrastes entre milieu d'hivernation et milieu de circulation. Les espèces récoltées étant variées en termes de traits biologiques et écologiques, ces analyses ont été menées séparément sur

des groupes écologiques d'espèces présentant un trait donné, afin d'étudier les choix de chacun de ces groupes d'espèces. En pratique, les effectifs de Carabidae récoltés dans les pièges à fosse externes ont été comparés avec ceux récoltés dans les pièges à fosse internes des tentes à émergence. Les individus récoltés dans les pots supérieurs des tentes à émergence ont été exclus car ils correspondent à d'autres espèces que celles récoltées dans les pièges à fosse. L'inclusion de ces individus aurait donc engendré un biais de représentation des traits de ces espèces dans les assemblages de Carabidae hivernants par rapport aux assemblages de Carabidae circulants. D'autre part, il existe une différence de piégeabilité des espèces dans les deux types de pièges à fosse (internes et externes), liées à la présence ou à l'absence d'un enclos ainsi qu'à la durée de piégeage différente. Par exemple, les plus grosses espèces, qui se déplacent beaucoup au sol, montrent des effectifs très supérieurs dans les pièges à fosse externes par rapport aux pièges à fosse internes du fait de cette forte activité (Spence et Niemelä, 1994). Afin de pallier cet inconvénient, qui peut gêner la comparaison des effectifs des individus hivernants vs. circulants de telles espèces dans les différents milieux, nous avons procédé à une relativisation des effectifs observés: si nous appelons $H_{i,j}$ le nombre d'individus hivernants de l'espèce (ou du groupe d'espèces) i au point d'échantillonnage j (en ne prenant en compte que les pièges à fosse internes) et $C_{i,j}$ le nombre d'individus circulants de cette même espèce (ou de ce même groupe d'espèces) à ce même point d'échantillonnage, la comparaison a porté sur les proportions $H'_{i,j}$ et $C'_{i,j}$ définies de la manière suivante:

$$H'_{i,j} = \frac{H_{i,j}}{\sum_{j=1}^{32} H_{i,j}} \quad \text{et} \quad C'_{i,j} = \frac{C_{i,j}}{\sum_{j=1}^{32} C_{i,j}}$$

Nous avons ensuite comparé les proportions $H'_{i,j}$ et $C'_{i,j}$ grâce à un test de Wilcoxon apparié effectué pour chaque type de milieu afin de savoir si l'espèce ou le groupe d'espèces i circule ou hiverne davantage dans un type de milieu donné. Cette comparaison a été faite de manière appariée car les pièges à fosse internes et externes étaient eux-mêmes appariés au niveau des points d'échantillonnage. De telles analyses ont été effectuées tout d'abord sur les groupes d'espèces constitués d'après leur préférences d'habitat (celui dans lequel elles circulent), puis, pour les espèces non forestières, sur les groupes constitués d'après leur taille, leur type alaire, leur forme hivernante et leur régime alimentaire, et enfin, sur chacune des espèces les plus abondantes dans les deux types de pièges. Ces résultats sont présentés sous la forme de graphes montrant, pour chaque espèce ou groupe d'espèces, les proportions d'individus hivernants ($H'_{i,j}$) et celles d'individus circulants ($C'_{i,j}$) trouvées dans chacun de 32 points d'échantillonnage selon leur appartenance aux quatre types de milieu échantillonnés.

Une dernière analyse a été conduite sur les espèces hivernant dans plusieurs milieux afin de déterminer si leur phénologie d'émergence était différente dans ces milieux (l'analyse a donc porté sur les seuls effectifs récoltés dans les tentes à émergence, les deux types de collecteurs à insectes, inférieur et supérieur, étant inclus).

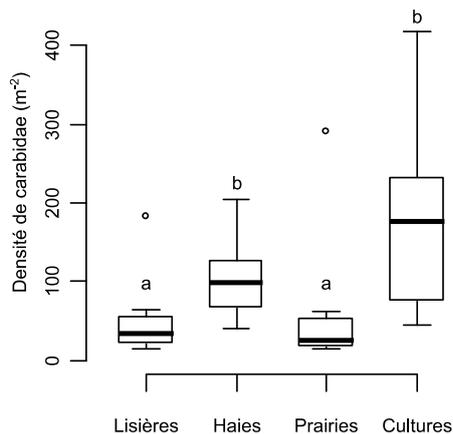


Figure 26. Densité de Carabidae dans les différents milieux.

Pour chaque boîte à moustaches, le trait épais représente la médiane de l'échantillon, les limites inférieure et supérieure de la boîte sont le premier et le troisième quartile, les traits horizontaux inférieur et supérieur reliés à la boîte par une ligne verticale sont le premier et le neuvième décile et les points sont les éventuels outliers. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

5.3. Résultats

Répartition des Carabidae hivernants

Durant l'intégralité de la période, 5723 Carabidae ont été piégés dans les tentes à émergence, appartenant à 86 espèces. Les densités relevées dans les cultures et dans les haies sont significativement supérieures à celles observées dans les prairies et les lisières avec des médianes respectives de l'ordre de 180 et 100 individus par mètre carré vs. environ 30 individus par mètre carré pour les prairies et les lisières (Figure 26).

Concernant la richesse spécifique dans les différents milieux, ce sont également les cultures qui montrent la valeur la plus élevée avec une médiane de 22 espèces par piège et un cumul de 60 espèces (Figure 27). Malgré une médiane de seulement 13,5 espèces par piège, les prairies montrent une richesse cumulée voisine de celle des cultures, 54 espèces. Les haies et les lisières sont en retrait par rapport à ces valeurs de richesse cumulée avec respectivement 45 et 40 espèces, leur richesse spécifique par piège médiane étant de 14 et 10 espèces par piège.

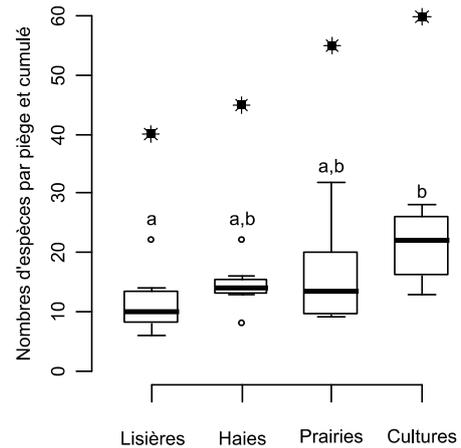


Figure 27. Richesse spécifique par piège (boîtes à moustaches) et richesse spécifique cumulée (étoiles) dans chaque milieu.

Pour la signification des différentes lignes des boîtes à moustache, voir Figure 26. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

Facteurs influençant la répartition des Carabidae hivernants

D'après les résultats précédents, le type de milieu est donc très influent sur les assemblages de Carabidae hivernants. Afin de comparer les parts de variance expliquées par le type de milieu, les conditions environnementales locales et le contexte paysager, nous avons réalisé une partition de variance entre ces trois éléments explicatifs. Tout d'abord, une RDA du tableau espèces-relevés sous contrainte du milieu montre une ségrégation sur le premier axe entre la plupart des lisières et l'ensemble des autres sites, les cultures étant en moyenne sur cet axe les plus distantes des lisières (Figure 28). Sur

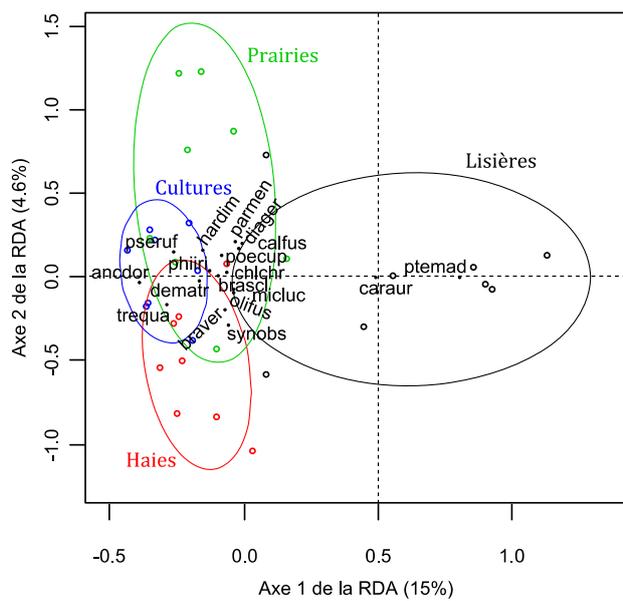


Figure 28. Premier plan de la RDA du tableau espèces-relevés des Carabidae hivernants sous la contrainte de la variable *type de milieu*.

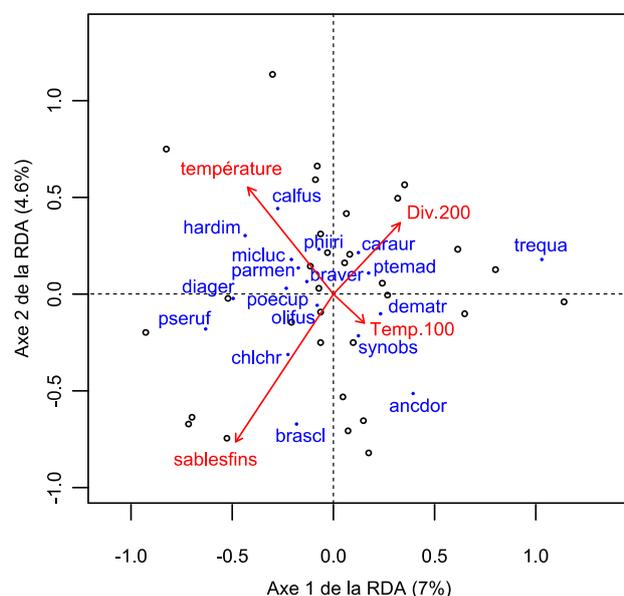
Les pièges des différents milieux sont représentés avec des couleurs différentes et regroupés par des ellipses de la même couleur. Les espèces les plus abondantes sont indiquées: *ancdor*, *Anchomenus dorsalis*; *brascl*, *Brachinus sclopeta*; *braver*, *Bradycellus verbasci*; *calfus*, *Calathus fuscipes*; *caraur*, *Carabus auratus*; *chlchr*, *Chlaenius chrysocephalus*; *dematr*, *Demetrius atricapillus*; *diager*, *Diachromus germanus*; *hardim*, *Harpalus dimidiatus*; *micluc*, *Microlestes luctuosus*; *olifus*, *Olisthopus fuscatus*; *parmen*, *Parophonus mendax*; *phiiri*, *Philochthus iricolor*; *poecup*, *Poecilus cupreus*; *pseruf*, *Pseudoophonus rufipes*; *ptemad*, *Pterostichus madidus*; *synobs*, *Syntomus obscuroguttatus*; *trequa*, *Trechus quadristriatus*.

le deuxième axe, les prairies s'opposent aux haies, avec cependant une forte variabilité dans chacun de ces groupes, surtout pour les prairies.

Les variables environnementales expliquant le plus les assemblages de Carabidae une fois retiré l'effet du type de milieu sont la proportion de sables fins dans le sol et la température du sol pour les variables locales, ainsi que la diversité du paysage dans un rayon de 200 m et la proportion d'éléments temporaires dans un rayon de 100 m pour les variables paysagères. La RDA partielle sous contrainte de ces variables sans l'effet du type de milieu oppose les sites dont le sol comporte une grande proportion de sables fins dans un contexte paysager plutôt homogène, associés à des espèces telles que *Chlaenius Chrysocephalus* et *Brachinus sclopeta*, aux sites situés dans un contexte paysager hétérogène, associés à des espèces rencontrées dans les milieux boisés du site

Figure 29. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés des Carabidae hivernants sous contrainte des variables environnementales locales et paysagères sans l'effet de la variable *type du milieu*.

Les flèches et les inscriptions en rouges représentent les variables environnementales locales et paysagères: *sablesfins*, proportion de sables fins dans le sol; *température*, température du sol; *Div.200*, diversité de l'occupation du sol dans un rayon de 200 m; *Temp.100*, pourcentage d'occupation du sol par les milieux temporaires dans un rayon de 100 m. Les espèces les plus abondantes sont indiquées (pour la signification des codes, voir Figure 28).



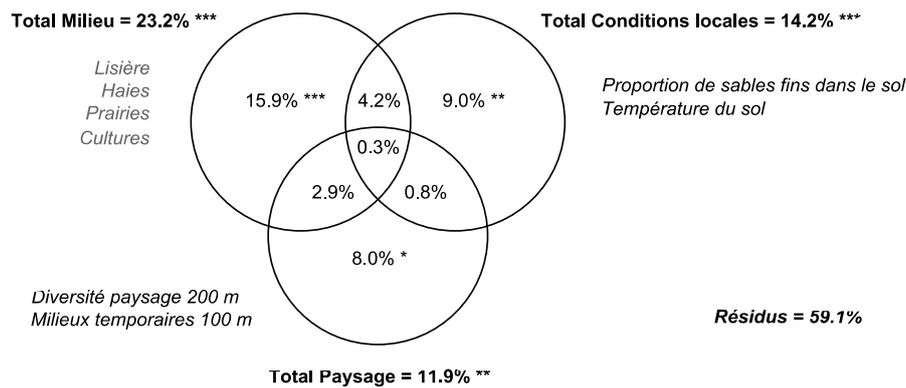


Figure 30. Résultat de la partition de variance du tableau espèces-relevés des Carabidae hivernants par la variable *type de milieu*, les variables environnementales locales et les variables paysagères.

Les variables environnementales locales prises en compte sont la proportion de sables fins dans le sol et la température du sol. Les variables paysagères prises en compte sont l'indice de Shannon de diversité des occupations du sol dans un rayon de 200 m et le pourcentage d'occupation du sol par les milieux temporaires dans un rayon de 100 m. Les chiffres indiquent les parts de la variance totale expliquées par les différents groupes de variables et leurs effets conjoints ($p < 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

d'étude comme *Carabus auratus* et *Pterostichus madidus* (Figure 29). Orthogonalement à la dimension précédemment décrite se trouvent des sites caractérisés par une température du sol élevée, associés à des espèces comme *Harpalus dimidiatus*, *Calathus fuscipes* ou bien encore *Microlestes luctuosus*. Les sites entourés d'une forte proportion de milieux temporaires s'y opposent mais l'effet de cette variable est nettement plus faible (faible contribution aux deux premiers axes de cette analyse).

La prise en compte des trois groupes de variables (milieu, conditions locales et contexte paysager) permet d'expliquer 40,9% de la variance totale du tableau espèces-relevés (Figure 30). L'effet total du milieu explique 23,2% de la variance totale, celui des conditions locales, 14,2% et l'effet total du paysage explique 11,9%, ces valeurs étant très significativement différentes de zéro. Les effets partiels de ces groupes de variables sont également significatifs, celui du type de milieu étant plus important que ceux, très proches, des conditions locales et du paysage.

Facteurs influençant la répartition des Carabidae circulants

Dans les pièges à fosse externes, 3708 individus circulants ont été collectés, appartenant à 63 espèces de Carabidae.

La même démarche que pour les Carabidae hivernants a été suivie avec les Carabidae circulants. La RDA portant sur les assemblages de Carabidae circulants sous contrainte du milieu a également révélé une opposition des cultures et des lisières sur le premier axe alors que le deuxième oppose plutôt les prairies aux haies, malgré une large variabilité intra-groupe sur cet axe (Figure 31).

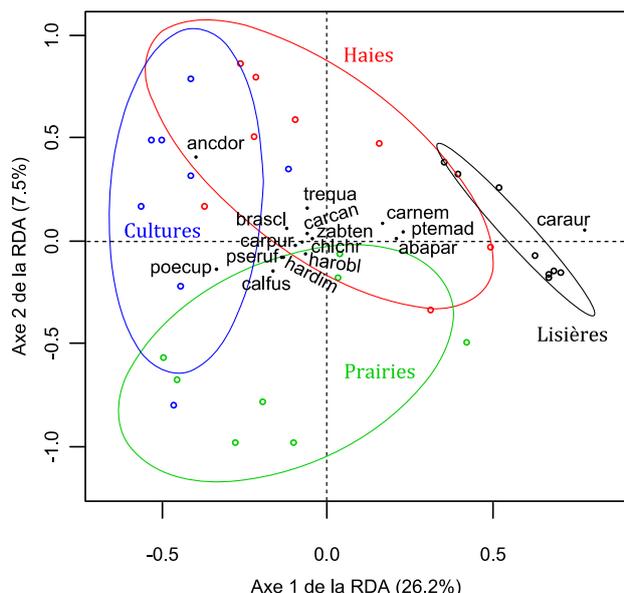


Figure 31. Premier plan de la RDA du tableau espèces-relevés des Carabidae circulants sous la contrainte de la variable *type de milieu*.

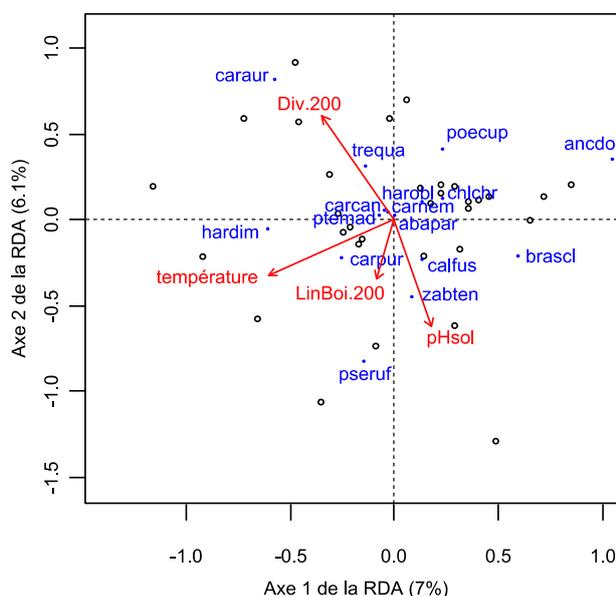
Les pièges des différents milieux sont représentés avec des couleurs différentes et regroupés par des ellipses de la même couleur. Les espèces les plus abondantes sont indiquées: abapar, *Abax parallelepipedus*; ancdor, *Anchomenus dorsalis*; brascl, *Brachinus sclopeta*; calfus, *Calathus fuscipes*; caraur, *Carabus auratus*; carcan, *Carabus cancellatus*; carnem, *Carabus nemoralis*; carpur, *Carabus violaceus purpurascens*; chlchr, *Chlaenius chrysocephalus*; hardim, *Harpalus dimidiatus*; harobl, *Harpalus oblitus*; poecup, *Poecilus cupreus*; pseruf, *Pseudoophonus rufipes*; ptemad, *Pterostichus madidus*; trequa, *Trechus quadristriatus*; zabten, *Zabrus tenebrioides*.

Les variables expliquant le plus les assemblages de Carabidae circulants une fois retiré l'effet du type de milieu sont la température et le pH du sol ainsi que la diversité du paysage et le pourcentage d'occupation du sol par les linéaires boisés dans un rayon de 200 m. On remarque que ce sont les trois premières de ces variables qui expliquent le plus de variance (longueur des vecteurs dans le premier plan de l'analyse, Figure 32). On retrouve également *Carabus auratus* associé aux points situés dans un contexte paysager hétérogène, de même que *Trechus quadristriatus* et, à l'opposé, des sites avec un sol au pH plus élevé (neutre voire légèrement basique). Orthogonalement à cette opposition, on retrouve, comme pour les Carabidae hivernants, des sites avec une température élevée du sol associés notamment à *Harpalus dimidiatus*.

Au final, l'ensemble des variables prises en compte permet d'expliquer 54,8% de la variabilité du tableau espèces-relevés des individus circulants. La part totale du type de

Figure 32. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés des Carabidae circulants sous contrainte des variables environnementales locales et paysagères sans l'effet de la variable *type de milieu*.

Les flèches et les inscriptions en rouges représentent les variables environnementales locales et paysagères: *pHsol*, pH du sol; *température*, température du sol; *LinBoi.200*, pourcentage d'occupation du sol par les linéaires boisés dans un rayon de 200 m; *Div.200*, diversité de l'occupation du sol dans un rayon de 200 m. Les espèces les plus abondantes sont indiquées (pour la signification des codes, voir Figure 31).



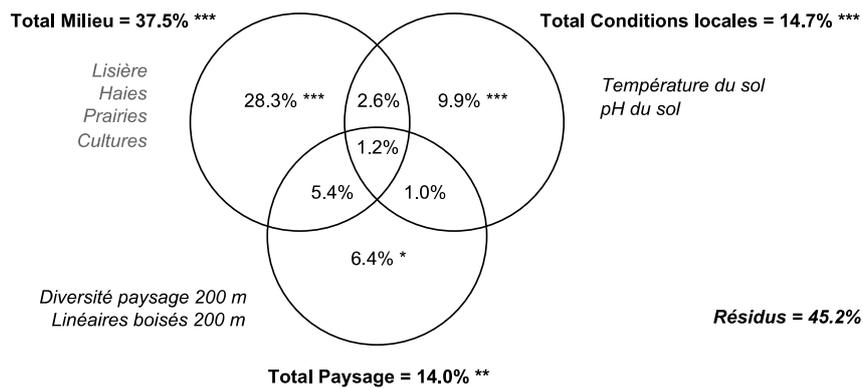


Figure 33. Résultat de la partition de variance du tableau espèces-relevés des Carabidae circulants par la variable *type de milieu*, les variables environnementales locales et les variables paysagères.

Les variables environnementales locales prises en compte sont la température et le pH du sol. Les variables paysagères prises en compte sont l'indice de Shannon de diversité des occupations du sol dans un rayon de 200 m et le pourcentage d'occupation du sol par les linéaires boisés dans un rayon de 200 m. Les chiffres indiquent les parts de la variance totale expliquées par les différents groupes de variables et leurs effets conjoints ($p < 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

milieu, de 37,5%, est bien plus élevée que celles du paysage et des variables locales qui expliquent respectivement 14,0% et 14,7% de la variance totale (Figure 33). Ces trois parts de variance sont très significativement différentes de zéro. Les écarts sont encore plus grands lorsque l'on considère les effets partiels des groupes de variables, tous significatifs. Ainsi, le type de milieu explique près de trois fois plus de variance que les conditions locales et plus de quatre fois plus que le contexte paysager. Le plus fort effet conjoint est celui du contexte paysager avec le type de milieu (5,4%), qui explique presque autant que l'effet propre du paysage.

Les Carabidae hivernent-ils dans les milieux où ils circulent?

Afin de savoir si les Carabidae hivernent dans des milieux différents de ceux dans lesquels ils circulent pour se nourrir et se reproduire, nous avons comparé les proportions d'individus hivernants vs. circulants collectés dans les différents milieux échantillonnés dans différents groupes écologiques d'espèces.

Les Carabidae appartenant à des espèces forestières ont hiverné et circulé majoritairement dans les lisières (Figure 34) puisque, pour ces espèces, 83% des individus hivernants et 86% des individus circulants ont été récoltés dans les lisières. Pour les espèces de milieu ouvert, on observe qu'elles circulent en majorité dans les cultures puisque 72% des individus circulants y ont été piégés. Elles hivernent également en majorité dans les cultures, 60% des individus hivernants piégés ayant été récoltés dans les cultures. La proportion d'individus hivernant dans les haies n'est pas négligeable (17%) et supérieure à la proportion d'individus circulant dans ces mêmes haies (12%). Ceci montre que ces espèces ont tendance à hiverner davantage dans les haies que ce qu'elles y circulent, même si le résultat n'est pas statistiquement significatif

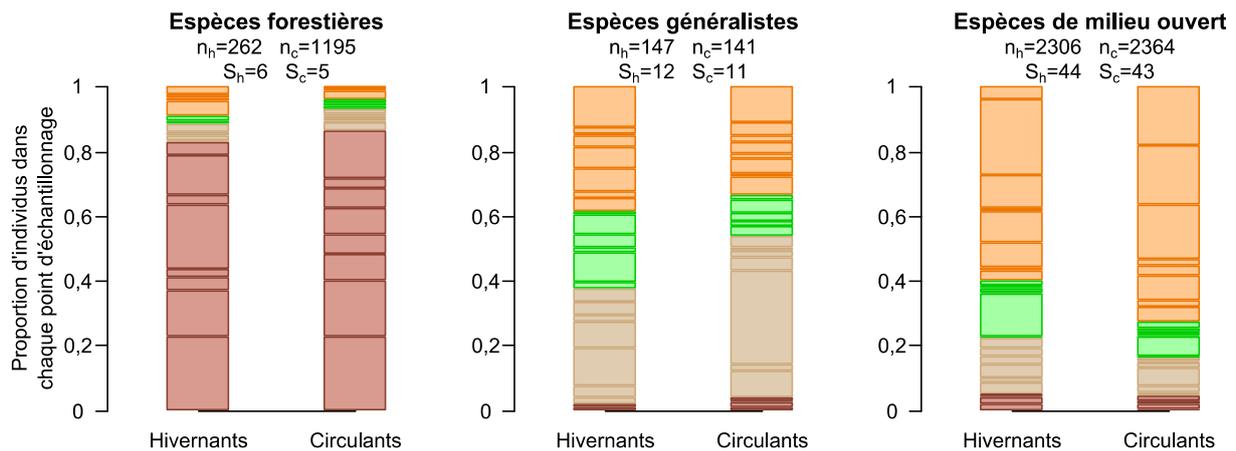


Figure 34. Distribution des Carabidae hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés selon l'habitat connu des espèces de Carabidae.

Chaque couleur représente un milieu, de bas en haut: lisières (marron foncé), haies (marron clair), prairies (vert) et cultures (orange). Pour les Carabidae hivernants, la hauteur de chaque rectangle représente la proportion d'individus piégés dans un piège à fosse interne par rapport à l'ensemble des 32 pièges à fosse internes utilisés. Il en est de même avec les pièges à fosse externes pour les Carabidae circulants. n_c nombre total d'individus circulants présentant le trait indiqué; n_h nombre total d'individus hivernants présentant le trait indiqué; S_c nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse externes; S_h nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse internes.

du fait qu'une seule haie a permis la collecte de la majorité des individus de milieu ouvert ayant hiverné dans ce milieu (test de Wilcoxon apparié, $W=25$; $p=0,38$). Les espèces généralistes ont quant à elles circulé et hiverné majoritairement dans les cultures et les haies, et n'ont presque jamais été observées dans les lisières. Leur tendance à hiverner davantage qu'à circuler dans les prairies n'est pas significative (24% des individus hivernants et 13% des individus circulants; $W=15$; $p=0,40$).

Les analyses suivantes concerneront uniquement les espèces non forestières, qui présentent des traits plus variés et des patrons de distributions également plus variés que les espèces forestières, afin de voir si certains traits biologiques ou écologiques permettent d'expliquer une éventuelle utilisation différentielle des milieux pendant les périodes d'hivernation et de circulation.

Concernant les espèces non forestières de grande taille, 60% des individus hivernants et 61% des individus circulants ont été observés dans les cultures, et ces espèces ne présentent pas non plus de contraste entre leurs pourcentages d'hivernation et de circulation dans les autres milieux (Figure 35). Les espèces de taille moyenne ont également été davantage observées dans les cultures avec 79% des hivernants et 71% des circulants. Elles ont significativement plus hiverné dans les haies que ce qu'elles y ont circulé (7% vs. 1%; $W=33$; $p=0,039$) même si ces chiffres restent faibles. En revanche, la circulation supérieure à l'hivernation dans les prairies, bien que numériquement importante n'est pas significative (27% vs. 11%; $W=8$; $p=0,18$). Les petites espèces montrent une plus forte proportion d'individus circulants piégés en

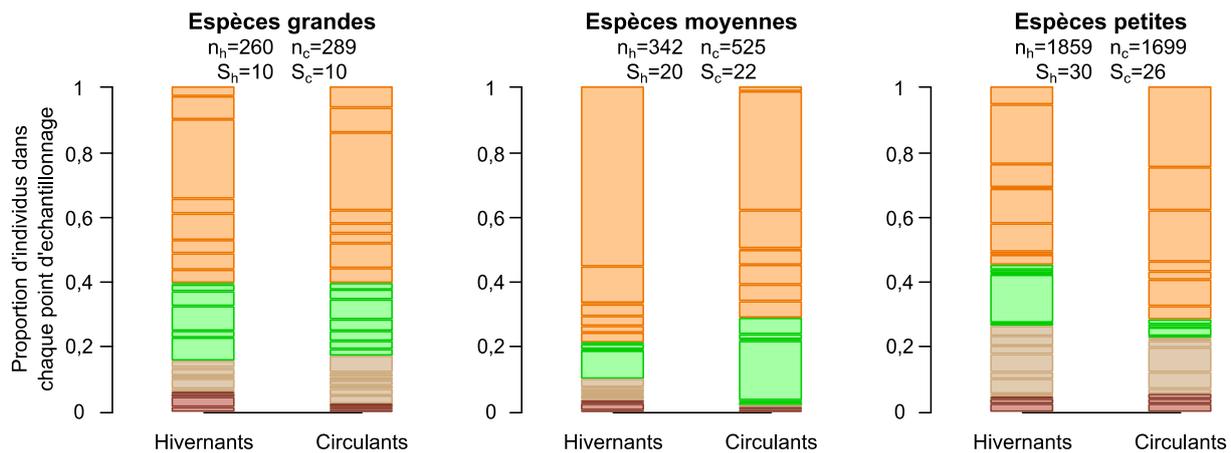


Figure 35. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés, selon la taille des espèces.

Chaque couleur représente un milieu, de bas en haut: lisières (marron foncé), haies (marron clair), prairies (vert) et cultures (orange). Pour les Carabidae hivernants, la hauteur de chaque rectangle représente la proportion d'individus piégés dans un piège à fosse interne par rapport à l'ensemble des 32 pièges à fosse internes utilisés. Il en est de même avec les pièges à fosse externes pour les Carabidae circulants. n_c nombre total d'individus circulants présentant le trait indiqué; n_h nombre total d'individus hivernants présentant le trait indiqué; S_c nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse externes; S_h nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse internes.

culture (72%) comparée à la proportion d'individus hivernants dans ce milieu (55%; $W=14$; $p=0,64$). Symétriquement, on retrouve un surcroît d'hivernation des petites espèces dans les haies et les prairies (respectivement 22% et 19% des hivernants piégés) par rapport à leur circulation dans ces milieux (respectivement 17% et 5% des individus circulants piégés) bien que ces tendances ne soient pas significatives ($W=23$ et $p=0,55$ pour les haies; $W=23$ et $p=0,15$ pour les prairies).

La plupart des espèces non forestières piégées sont macroptères (Figure 36) et sont des espèces de milieu ouvert (Figure 34). On retrouve donc pour le groupe des espèces macroptères des profils de distribution des individus hivernants comme circulants très semblables à ceux observés pour les espèces de milieu ouvert. Les espèces aptères ont été observées en plus grand nombre dans les cultures et dans une moindre mesure dans les prairies, qu'il s'agisse des hivernants ou des circulants. La proportion d'individus ayant hiverné dans les cultures est près de deux fois inférieure à celle des individus aptères y ayant circulé ($W=14$; $p=0,62$). Il est également notable que les espèces aptères ont proportionnellement hiverné plus de sept fois plus dans les lisières que ce qu'elles y ont circulé puisque 15% des Carabidae aptères hivernants ont été piégés dans les lisières alors que seuls 2% des Carabidae aptères circulants y ont été récoltés, bien que ce ne soit qu'une tendance ($W=14$; $p=0,11$). Les espèces dimorphiques, peu abondantes, ont été surtout observées dans les haies et les cultures et la distribution des individus circulants entre les différents milieux diffère peu de celle des individus hivernants.

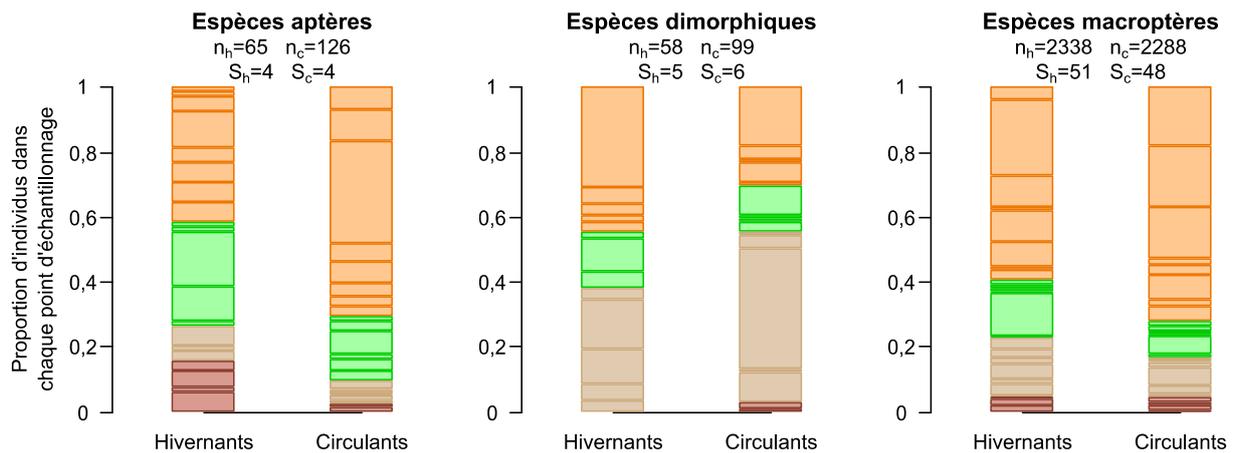


Figure 36. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés, selon le degré de développement alaire des espèces.

Chaque couleur représente un milieu, de bas en haut: lisières (marron foncé), haies (marron clair), prairies (vert) et cultures (orange). Pour les Carabidae hivernants, la hauteur de chaque rectangle représente la proportion d'individus piégés dans un piège à fosse interne par rapport à l'ensemble des 32 pièges à fosse internes utilisés. Il en est de même avec les pièges à fosse externes pour les Carabidae circulants. n_c nombre total d'individus circulants présentant le trait indiqué; n_h nombre total d'individus hivernants présentant le trait indiqué; S_c nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse externes; S_h nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse internes.

La majorité des Carabidae non forestiers récoltés appartiennent à des espèces hivernant sous forme adulte. Pour ces espèces, les profils de distributions des individus hivernants et des individus circulants sont extrêmement ressemblants, 55% des hivernants et 71% des circulants ayant été récoltés dans les cultures (différence non significative; $W=10$; $p=0,31$) (Figure 37). On observe en revanche une légère différence dans les haies, avec 20% des hivernants piégés dans ce milieu contre 14% des circulants dont 7% pour un

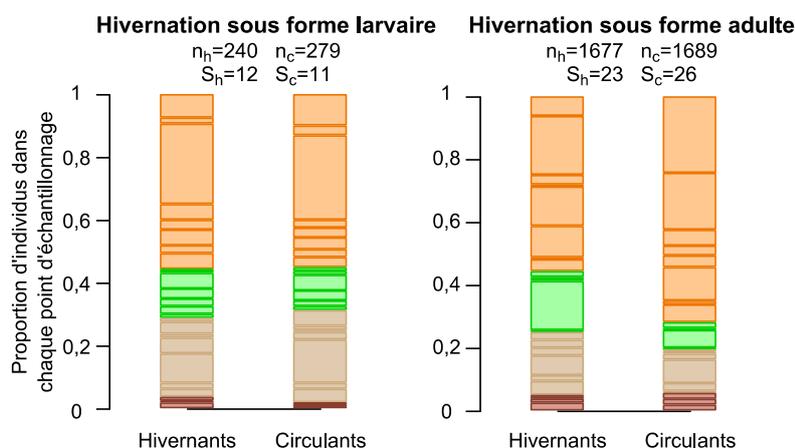


Figure 37. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les différents milieux, selon la forme sous laquelle les espèces hivernent.

Chaque couleur représente un milieu, de bas en haut: lisières (marron foncé), haies (marron clair), prairies (vert) et cultures (orange). Pour les Carabidae hivernants, la hauteur de chaque rectangle représente la proportion

d'individus piégés dans un piège à fosse interne par rapport à l'ensemble des 32 pièges à fosse internes utilisés. Il en est de même avec les pièges à fosse externes pour les Carabidae circulants. n_c nombre total d'individus circulants présentant le trait indiqué; n_h nombre total d'individus hivernants présentant le trait indiqué; S_c nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse externes; S_h nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse internes.

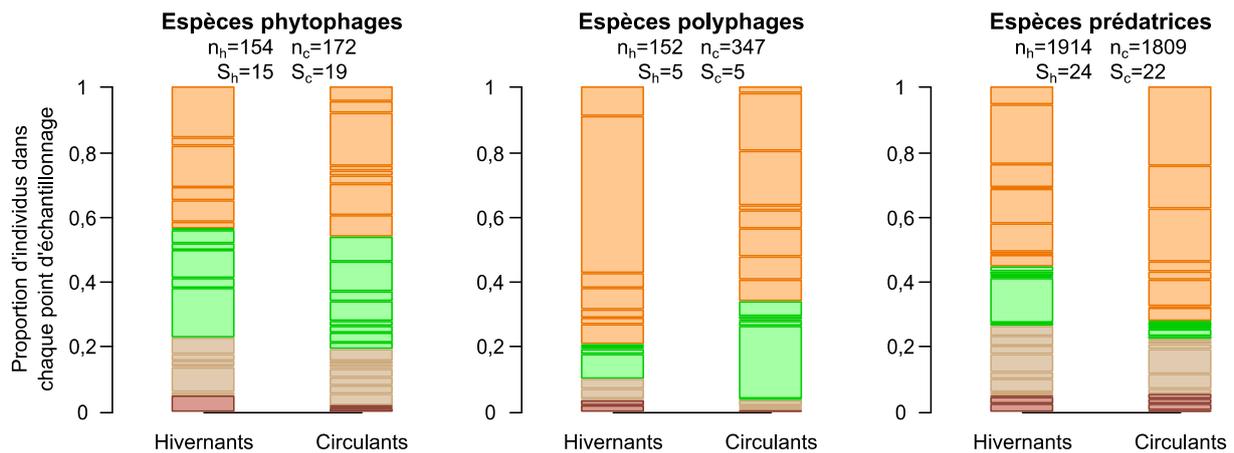


Figure 38. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés selon le régime alimentaire des espèces.

Chaque couleur représente un milieu, de bas en haut: lisières (marron foncé), haies (marron clair), prairies (vert) et cultures (orange). Pour les Carabidae hivernants, la hauteur de chaque rectangle représente la proportion d'individus piégés dans un piège à fosse interne par rapport à l'ensemble des 32 pièges à fosse internes utilisés. Il en est de même avec les pièges à fosse externes pour les Carabidae circulants. n_c nombre total d'individus circulants présentant le trait indiqué; n_h nombre total d'individus hivernants présentant le trait indiqué; S_c nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse externes; S_h nombre total d'espèces présentant le trait indiqué capturées dans les pièges à fosse internes.

seul des huit pièges à fosse ($W=20$; $p=0,35$), ainsi que dans les prairies, où 19% des hivernants ont été piégés vs. 9% des circulants ($W=22$; $p=0,64$). Les espèces hivernant sous forme larvaire ont hiverné majoritairement dans les cultures et dans les haies (respectivement 55% et 29% des individus hivernants piégés) à l'image de ce qu'elles y ont circulé (respectivement 55% et 25% des individus circulants ont été récoltés dans les cultures et les haies).

Les espèces phytophages, les moins abondantes ici, ont été surtout piégées dans les cultures et les prairies, ces deux milieux rassemblant plus des trois quarts des individus hivernants et des individus circulants récoltés, mais il n'y a aucune différence notable entre la répartition des individus hivernants et celle des individus circulants (Figure 38). Les espèces polyphages, également représentées par un faible nombre d'individus, ont hiverné et circulé majoritairement dans les cultures, puisque ce sont 79% des hivernants et 66% des circulants qui y ont été piégés. Ces espèces montrent une tendance à circuler davantage dans les prairies que ce qu'elles y hivernent (31% des circulants et 11% des hivernants ont été piégés dans ce milieu; $W=10$; $p=0,29$). Enfin, les espèces prédatrices, qui représentent la majorité des Carabidae hivernants et circulants récoltés, ont hiverné à 55% et circulé à 72% dans les cultures ($W=15$; $p=0,74$). Elles ont également hiverné et circulé dans des proportions non négligeables dans les haies (21% du total des hivernants et 17% du total des circulants). Ces espèces ont en revanche davantage hiverné dans les prairies que ce qu'elles y ont circulé (18% des hivernants vs. 5% des circulants), bien que la tendance ne soit pas significative du fait de la

contribution très forte d'une seule des prairies à l'effectif des hivernants ($W=22$; $p=0,20$).

Parmi les neuf espèces les plus représentées dans les pièges à fosse externes et dans ceux situés à l'intérieur des tentes à émergence, trois sont des espèces forestières dans le site d'étude, et montrent une forte préférence pour les lisières par rapport aux autres milieux, avec plus des trois quarts des individus hivernants et circulants piégés dans les lisières. Il s'agit de *Carabus auratus*, *C. nemoralis* et *Pterostichus madidus* (Figure 39).

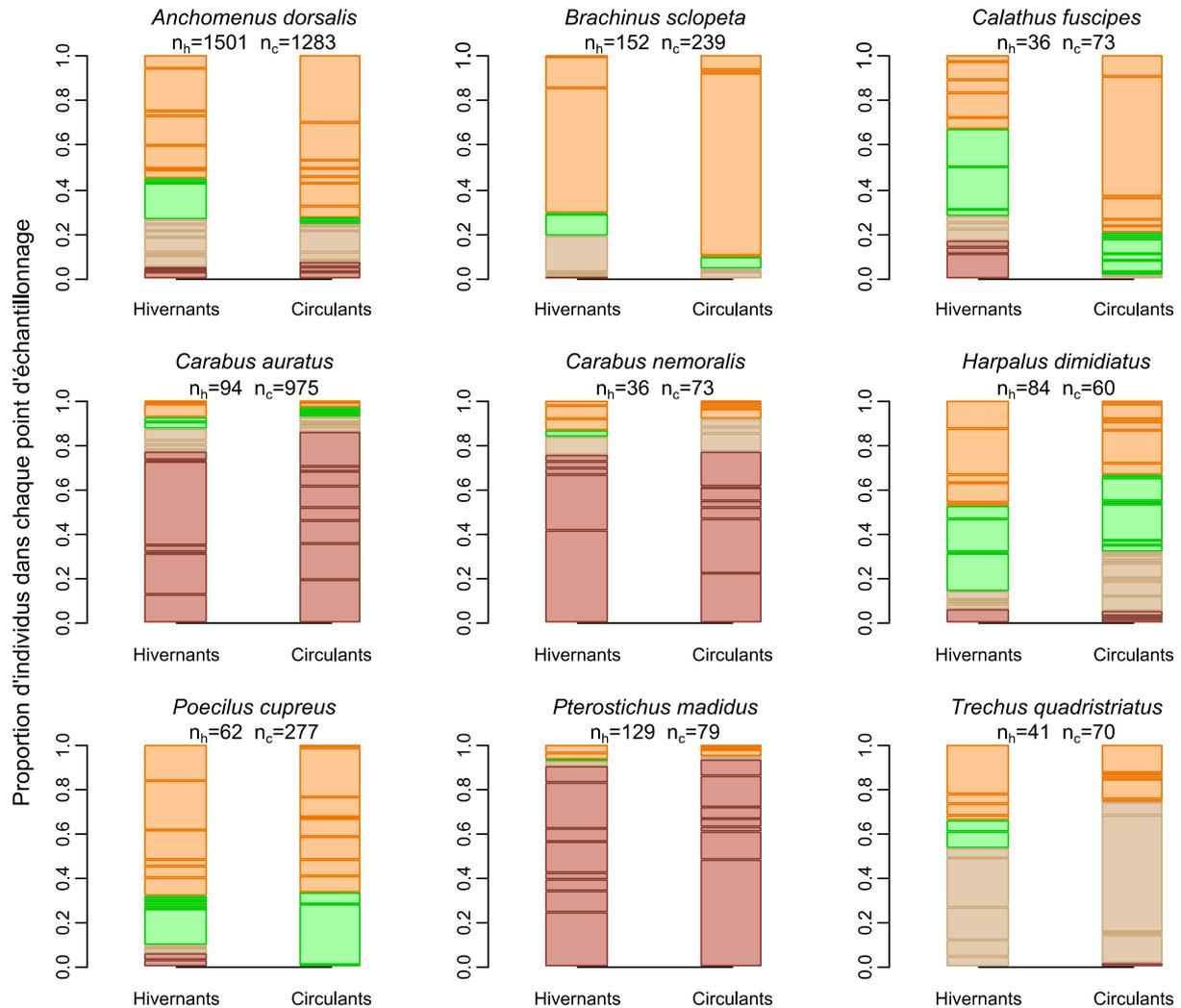


Figure 39. Distribution des individus hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés pour les espèces de Carabidae les plus abondantes.

Chaque couleur représente un milieu, de bas en haut: lisières (marron foncé), haies (marron clair), prairies (vert) et cultures (orange). Pour les Carabidae hivernants, la hauteur de chaque rectangle représente la proportion d'individus piégés dans un piège à fosse interne par rapport à l'ensemble des 32 pièges à fosse internes utilisés. Il en est de même avec les pièges à fosse externes pour les Carabidae circulants. n_c , abondance totale dans les pièges à fosse externes; n_h , abondance totale dans les pièges à fosse internes. Seules les espèces suffisamment abondantes (n_c et $n_h > 20$) et présentes dans un nombre suffisant de pièges sont représentées.

Aucune de ces espèces ne montre de contraste important entre la distribution des individus hivernants et celle des individus circulants.

Trechus quadristriatus a montré une tendance à circuler plus qu'à hiverner dans les haies puisque 54% des individus hivernants et 73% des individus circulants y ont été piégés ($W=7$; $p=1$). Au contraire, 12% des individus hivernants ont été collectés dans les prairies alors qu'aucun individu circulant n'y a été pris ($W=3$; $p=0,37$).

Poecilus cupreus, dont environ deux tiers des individus hivernants et circulants ont été piégés dans les cultures, montre la même distribution entre les quatre milieux qu'ils s'agissent des individus hivernants ou circulants, malgré la présence d'individus hivernants (en faible nombre) mais pas d'individus circulants dans les lisières et les haies.

Harpalus dimidiatus a hiverné et circulé majoritairement dans les cultures et les prairies. Il a cependant montré une tendance à hiverner plus qu'à circuler dans les cultures (48% des hivernants vs. 33% des circulants; $W=12$; $p=0,83$) et une tendance opposée dans les haies (8% des hivernants vs. 27% des circulants; $W=7$; $p=0,14$).

Enfin, trois espèces montrent une tendance à circuler plus qu'à hiverner dans les cultures et/ou une tendance opposée dans certains milieux semi-naturels, il s'agit de *Anchomenus dorsalis*, *Brachinus sclopeta* et *Calathus fuscipes*. Cette dernière espèce est celle pour laquelle la tendance est la plus marquée dans les cultures, où 79% des individus circulants ont été récoltés contre 33% des individus hivernants, même si cette différence n'est pas significative du fait que la moitié de tous les individus circulants aient été collectés dans une seule des cultures ($W=14$; $p=0,64$). Symétriquement, cette espèce hiverne davantage dans les autres milieux que ce qu'elle y circule bien que ces résultats ne soient pas non plus significatifs. *A. dorsalis* et *B. sclopeta* montrent une tendance plus subtile à circuler davantage dans les cultures que ce qu'elles y hivernent et ont tendance, respectivement, à hiverner davantage dans les prairies ($W=16$; $p=0,29$) et dans les haies ($W=4$; $p=0,79$) que ce qu'ils y circulent.

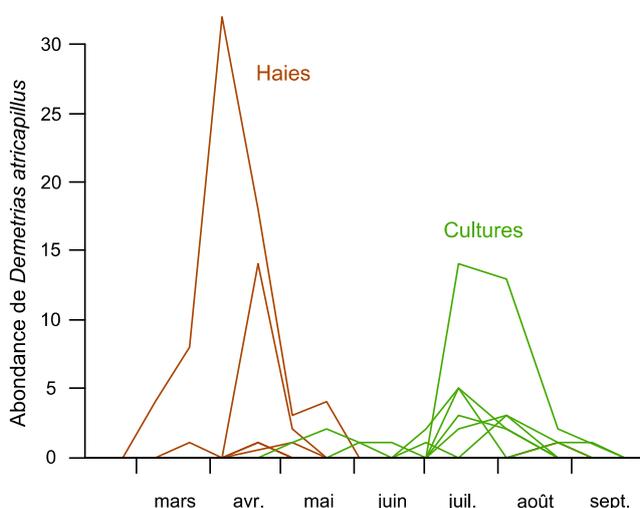


Figure 40. Phénologie de *Demetrias atricapillus* dans les tentes à émergences des haies et des cultures.

Pour une couleur donnée, chaque courbe représente les effectifs capturés dans une tente au cours du temps.

Les Carabidae émergent-ils de manière synchronisée dans les différents milieux?

Afin de voir si certaines espèces peuvent tirer partie de la complémentarité des milieux du paysage, nous avons également tenté d'observer d'éventuelles différences de phénologie d'émergence entre différents milieux, pour les espèces ayant effectivement hiverné en abondance dans au moins deux milieux différents.

Six espèces répondaient à ce critère: *Anchomenus dorsalis*, *Brachinus sclopeta*, *Calathus fuscipes*, *Demetrias atricapillus*, *Harpalus dimidiatus* et *Microlestes luctuosus*. Parmi elles, seule *D. atricapillus* a montré une phénologie différente entre les deux milieux dans lesquels l'espèce a été principalement observée, les haies et les cultures. En effet, cette espèce montre un pic d'abondance dans les haies au mois d'avril (présence dans cinq tentes sur les huit) tandis qu'on l'observe essentiellement en juillet et en août dans les cultures (présence dans six des huit tentes, Figure 40).

Comparaison des faunes circulantes échantillonnées en 2008 et en 2009

Les différentes parties de ce travail de thèse reposent sur l'étude des assemblages de Carabidae échantillonnés pendant des années différentes dans des endroits différents et avec des dates et des temps d'ouverture parfois différents. Nous avons souhaité voir dans quelle mesure, dans un type de milieu donné, les assemblages de Carabidae échantillonnés par piège à fosse diffèrent entre deux années successives. La comparaison qui suit porte donc sur les assemblages de Carabidae observés en 2008 (décrits dans le chapitre 3) et les assemblages de Carabidae circulants décrits dans le présent chapitre. Nous avons alors comparé l'abondance relative des différentes espèces dans les assemblages de Carabidae entre ces deux années, dans les milieux échantillonnés en commun, à savoir les haies, les prairies permanentes et les cultures d'hiver.

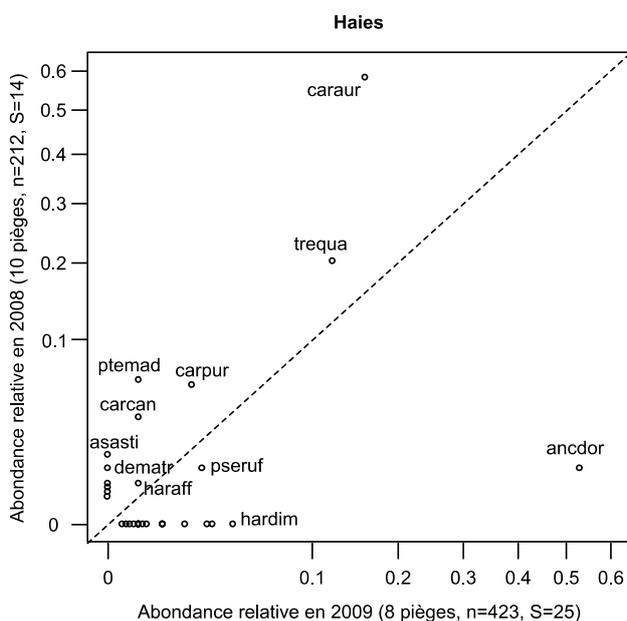
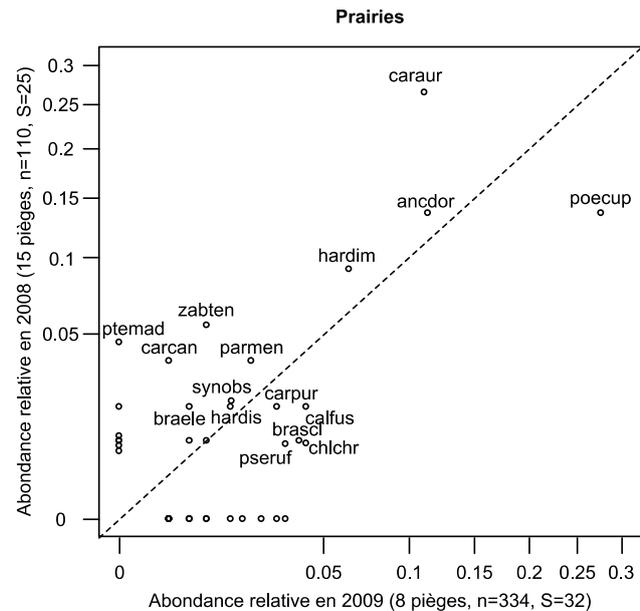


Figure 41. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les haies en 2008 et 2009 (par piège à fosse).

La ligne pointillée représente des abondances relatives identiques pour les deux années. Les espèces sont figurées par un cercle et les plus fréquentes sont indiquées par leur code: ancdor, *Anchomenus dorsalis*; asasti, *Asaphidion stierlini*; caraur, *Carabus auratus*; carcan, *Carabus cancellatus*; carpur, *Carabus violaceus purpurascens*; dematr, *Demetrias atricapillus*; haraff, *Harpalus affinis*; hardim, *Harpalus dimidiatus*; pseruf, *Pseudoophonus rufipes*; ptemad, *Pterostichus madidus*. *n*, nombre total d'individus collectés; *S*, nombre d'espèces collectées.

Figure 42. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les prairies en 2008 et 2009 (par piège à fosse).

La ligne pointillée représente des abondances relatives identiques pour les deux années. Les espèces sont figurées par un cercle et les plus fréquentes sont indiquées par leur code: anc dor, *Anchomenus dorsalis*; braele, *Brachinus elegans*; brascl, *Brachinus sclopeta*; calfus, *Calathus fuscipes*; caraur, *Carabus auratus*; carcan, *Carabus cancellatus*; carpur, *Carabus violaceus purpurascens*; chlchr, *Chlaenius chrysocephalus*; dematr, *Demetrius atricapillus*; hardim, *Harpalus dimidiatus*; hardis, *Harpalus distinguendus*; parmen, *Parophonus mendax*; poecup, *Poecilus cupreus*; pseruf, *Pseudoophonus rufipes*; ptemad, *Pterostichus madidus*; synobs, *Syntomus obscuroguttatus*; zabten, *Zabrus tenebrioides*. *n*, nombre total d'individus collectés; *S*, nombre d'espèces collectées.



Dans les haies, 25 espèces ont été piégées en 2009 et 14 espèces en 2008 (Figure 41). Les deux années montrent chacune la forte dominance d'une espèce, qui représente plus de la moitié des individus piégés. En revanche, l'espèce dominante n'est pas la même durant les deux années: en 2008, il s'agissait de *C. auratus* (60% des effectifs environ, contre environ 15% en 2009) alors qu'en 2009, c'est *A. dorsalis* qui dominait (plus de 50% des effectifs en 2009, moins de 5% en 2008). La majorité des autres espèces étaient également plus représentées dans une des deux années (peu de points à proximité de la diagonale sur le graphe).

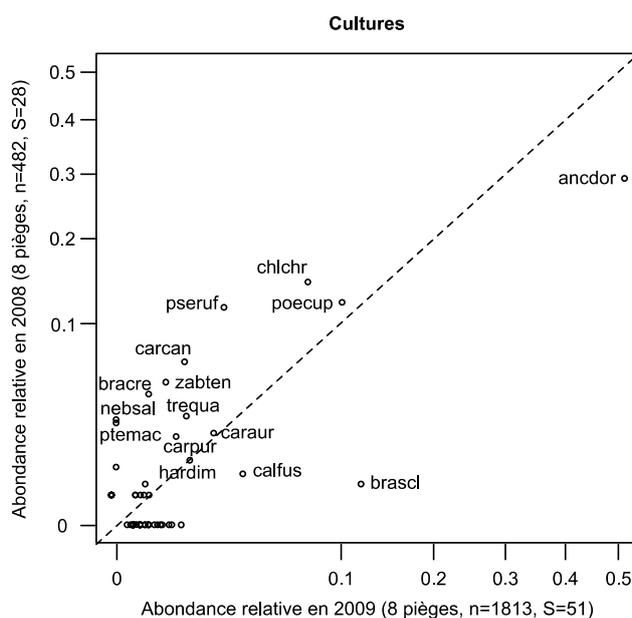


Figure 43. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les cultures en 2008 et 2009 (par piège à fosse).

La ligne pointillée représente des abondances relatives identiques pour les deux années. Les espèces sont figurées par un cercle et les plus fréquentes sont indiquées par leur code: anc dor, *Anchomenus dorsalis*; bracre, *Brachinus crepitans*; brascl, *Brachinus sclopeta*; calfus, *Calathus fuscipes*; caraur, *Carabus auratus*; carcan, *Carabus cancellatus*; carpur, *Carabus violaceus purpurascens*; chlchr, *Chlaenius chrysocephalus*; hardim, *Harpalus dimidiatus*; nebsal, *Nebria salina*; poecup, *Poecilus cupreus*; pseruf, *Pseudoophonus rufipes*; ptemac, *Pterostichus macer*; trequa, *Trechus quadristriatus*; zabten, *Zabrus tenebrioides*. *n*, nombre total d'individus collectés; *S*, nombre d'espèces collectées.

Dans les prairies, respectivement 25 et 32 espèces ont été collectées en 2008 et 2009 (Figure 42). Les espèces majoritaires ont une dominance moins marquée que dans les haies, puisqu'elles ne représentent qu'un quart des effectifs environ. Elles ne sont pas non plus les mêmes en 2008 (*C. auratus*) et en 2009 (*Poecilus cupreus*) bien que les représentations de chacune de ces espèces entre les deux années soient du même ordre de grandeur (14% en 2008 et 28% en 2009 pour *C. auratus*, 26% en 2008 et 11% en 2009 pour *P. cupreus*). *A. dorsalis* et *Harpalus dimidiatus* ont chacune des abondances relatives assez proches en 2008 et en 2009.

Dans les cultures, 28 espèces ont été collectées en 2008 contre 51 en 2009 (Figure 43). *A. dorsalis* domine largement en 2009 avec 50% des effectifs piégés et domine aussi en 2008 mais avec seulement 30% des effectifs. Parmi les autres espèces fréquentes, on retrouve pour les deux années *P. cupreus* et *Chlaenius chrysocephalus* et, en 2009, *Brachinus sclopeta*.

D'une manière générale, plus d'individus et d'espèces ont donc été échantillonnés en 2009 par rapport à 2008, pour des nombres de pièges inférieurs ou égal en 2009 par rapport à 2008, mais avec un temps d'ouverture des pièges réparti en 6 périodes d'une semaine en 2008 alors qu'il a consisté en un total de 20 semaines réparties en deux périodes en 2009. La structure des assemblages d'espèces semble en revanche davantage conservée que les abondances relatives des espèces particulières durant ces deux années.

5.4. Discussion

Les assemblages de Carabidae hivernants sont influencés majoritairement par le type de milieu

L'influence du type de milieu, du contexte paysager et des conditions environnementales locales n'avaient jamais été prises en compte simultanément pour expliquer les assemblages de Carabidae hivernants. Nous avons constaté ici que les parts de variance expliquées par ces trois types de facteurs sont environ les mêmes que celles concernant les Carabidae circulants, à la différence près que le type de milieu explique davantage les assemblages de Carabidae circulants qu'hivernants. La part importante du paysage, notamment dans des rayons proches, pourrait être liée au fait que la majorité des Carabidae piégés se déplacent peu pour trouver le milieu dans lequel ils vont hiverner et qu'ils hivernent donc à proximité du milieu dans lequel ils circulent. Les variables locales sélectionnées pour la partition de variance et leur forte influence sur les assemblages de Carabidae hivernants confirment l'importance de la température et de la structure du sol dans le choix du site d'hivernation et/ou la survie hivernale de certains prédateurs, à travers la description d'un sol plus ou moins facile à creuser et d'un microclimat plus ou moins favorable (Thomas *et al.*, 1992a; Dennis *et al.*, 1994; Holland et Luff, 2000).

Une forte densité et diversité de Carabidae hivernants dans les cultures

Un résultat surprenant présenté dans ce chapitre est la densité et la richesse spécifique très élevées des assemblages de Carabidae hivernants dans les cultures par rapport aux milieux semi-naturels, avec une densité médiane presque deux fois plus importante dans les cultures que dans les haies. Ce résultat va à l'encontre de ceux rapportés par d'autres auteurs qui ont systématiquement trouvé des densités et une richesse spécifique de Carabidae hivernants supérieures dans les accotements des cultures ou dans les milieux semi-naturels par rapport aux cultures elles-mêmes.

Lys et Nentwig (1994) ont par exemple trouvé deux espèces de Carabidae hivernant en culture contre 14 dans des bandes enherbées quand nous en avons trouvé 60 dans les cultures et 45 dans les haies. Pfiffner et Luka (2000) ont trouvé des densités de 10 à 20 Carabidae par mètre carré dans les cultures vs. 30 à 130 m⁻² dans les milieux semi-naturels, avec environ cinq fois plus d'espèces dans ces derniers. Andersen (1997) a trouvé des résultats très similaires, avec des densités de 8 à 23 Carabidae par mètre carré dans les cultures contre 60 à 120 m⁻² dans leurs accotements. Nos résultats sont donc en accord pour ce qui est des densités dans les milieux semi-naturels, dans lesquels nous avons trouvé des médianes de 30 à 100 Carabidae par mètre carré.

Pour le désaccord concernant les cultures, il faut considérer deux éléments: le travail du sol, pour toutes les parcelles, a consisté en l'utilisation de disques et a donc été relativement superficiel par rapport à un labour classique, et les tentes étaient situées à seulement 3 à 5 m d'une bordure ou d'un obstacle. La végétation dans ces zones était donc quelque peu différente de celle du centre des cultures, avec davantage d'adventices, et le travail du sol, a peut-être été moins efficace du fait de la proximité d'obstacles. Ceci a pu favoriser l'hivernation des Carabidae et en diminuer la mortalité, notamment car les prédateurs hivernant sous forme adulte préfèrent des sols plus couverts par la végétation (Thomas *et al.*, 1992a; Dennis *et al.*, 1994). De plus, la proximité des accotements a pu favoriser la recolonisation précoce par les Carabidae des surfaces échantillonnées et ce, avant la pose des tentes à émergence. Cependant, il est peu probable que cette dernière hypothèse suffise à expliquer les patrons obtenus puisque les tentes à émergences ont été posées tôt dans la saison et que la densité dans les cultures était déjà très supérieure à celle observée dans les milieux sources potentiels.

Il faut donc aussi considérer que certains auteurs ont montré le rôle majeur des cultures d'hiver dans l'hivernation de plusieurs espèces de Carabidae (Sotherton, 1984, dans cette étude cependant, seules quelques espèces de Carabidae hivernent préférentiellement dans les cultures; Wallin, 1985; Purvis et Fadl, 1996; Noordhuis *et al.*, 2001).

Un faible contraste entre la répartition spatiale des Carabidae hivernants vs. circulants

Un autre résultat surprenant est la ressemblance très forte entre les assemblages de Carabidae hivernants et circulants. Toutes les espèces et tous les types d'espèces testés ont en effet montré qu'ils circulaient et hivernaient dans les mêmes milieux, et les éventuelles différences notées n'étaient pas significative du fait d'une grande variabilité entre les points d'échantillonnage d'un même milieu ou concernaient de faibles nombres d'individus. Ce résultat va à l'encontre de résultats précédents qui ont montré que des espèces de Carabidae de milieu ouvert hivernant sous forme adulte, comme *Anchomenus dorsalis*, *Demetrias atricapillus* et *Metallina lampros* se trouvaient à la fin de l'hiver dans les seuls accotements des cultures mais étaient absents des cultures elles-mêmes, y compris à seulement 5 m de la bordure, et que les individus migraient ensuite dans les cultures au cours du printemps (Coombes et Sotherton, 1986). Nous pouvions en effet penser que les espèces se trouvant dans le dernier stade larvaire ou au stade nymphal lors du travail du sol sont les plus sensibles à l'intensité des perturbations dans les cultures, comme cela a été montré pour *Pterostichus melanarius*, une espèce hivernant sous forme larvaire et fortement défavorisée par le travail du sol au printemps (Purvis et Fadl, 1996). Ici, les espèces hivernant sous forme adulte n'ont montré qu'une légère tendance à circuler davantage dans les cultures qu'à y hiverner.

De la même manière, les grosses espèces sont les plus touchées par l'intensification agricole et la raison invoquée pour expliquer cette observation est l'impossibilité pour elles d'accomplir leur cycle de vie dans les milieux perturbés que sont les cultures (Cole *et al.*, 2002) mais nous n'avons pas observé de déficit d'hivernation des plus grosses espèces dans les cultures par rapport à ce qu'elles y circulent, bien que nous l'ayons observé pour les espèces de taille moyenne, pour lesquelles ce déficit d'hivernation dans les cultures était compensé par un surcroît d'hivernation dans les haies.

Il était également attendu que le statut macroptère pouvait être associé à une stratégie d'hivernation dans les milieux semi-naturels suivie d'une recolonisation des cultures au printemps. Cela n'a pas été observé et ce sont au contraire les espèces aptères qui suivent une tendance de ce type.

La sélection de milieux semi-naturels pour l'hivernation des espèces actives dans les cultures est souvent interprétée notamment comme une manière pour ces espèces de trouver des ressources alimentaires pendant la période où les cultures en sont relativement dépourvues (Lee et Landis, 2002; Bianchi et van der Werf, 2004). Ici, nous n'avons pas observé de telle tendance, quel que soit le régime alimentaire des espèces.

*Une stratégie d'utilisation différentielle des cultures et des haies pour l'hivernation de *Demetrias atricapillus*?*

L'analyse de la phénologie d'émergence des espèces a révélé pour *D. atricapillus* l'existence d'un pic d'émergence printanier dans les haies suivi d'un pic dans les cultures

en été. Cette espèce est connue pour hiverner sous forme adulte, montrer une reprise d'activité précoce et se reproduire au printemps (Coombes et Sotherton, 1986; Luff, 2002). Le pic constaté ici dans les haies au printemps peut donc être attribué aux adultes de l'année précédente qui, d'après nos résultats, hivernent donc exclusivement dans les haies.

L'origine des individus émergeant en culture pose davantage question. Plusieurs hypothèses sont envisageables. Il pourrait tout d'abord s'agir d'individus ayant hiverné sous forme adulte qui auraient repris leur activité en même temps que ceux des haies mais, du fait de l'abondance de proies dans les cultures et notamment de pucerons, ils auraient passé beaucoup de temps sur les tiges des céréales (comme rapporté par Luff, 2002) et n'auraient pas été collectés dans les pots pièges des tentes à émergence. Il est cependant peu probable qu'aucun de ces nombreux individus n'aient alors été collectés plus tôt dans les pots pièges des tentes à émergence de culture.

L'hypothèse la plus probable est basée sur l'observation que *D. atricapillus* ne connaît pas vraiment de diapause hivernale mais plutôt une succession de périodes d'activité et d'inactivité durant l'hiver, sous l'influence de facteurs climatiques, continuant même à se nourrir durant cette saison (Thomas *et al.*, 1992a). Il est donc envisageable que quelques individus adultes hivernant dans un milieu semi-naturel adjacent aux cultures, une haie vraisemblablement, soient venus dans ces cultures à l'endroit où les tentes ont été posées par la suite. Après cela, ils ont pu se reproduire sur place et pondre avant ou après l'installation des tentes à émergence (dans cette dernière possibilité, ils ont été capturés lors de l'installation des tentes correspondantes mais ne sont pas tombés dans les collecteurs) et nous avons donc collectés dans les cultures la génération fille de ces individus. Les résultats obtenus sont également compatibles avec une troisième hypothèse: des adultes auraient pu pondre dans les cultures à l'automne après le semis, avant d'aller hiverner dans les haies, mais cela suppose que l'hivernation se soit faite sous forme d'adultes et de larves, au moins dans le site d'étude cette année-là. Dans les deux dernières hypothèses, la stratégie de *D. atricapillus* fait clairement intervenir deux milieux différents pour des étapes différentes du cycle de vie: les haies, dans lesquelles les adultes hivernent, et les cultures dans lesquelles ils se nourrissent, se reproduisent, pondent et accomplissent leur développement larvaire.

Chapitre 6. Répartition des Carabidae hivernants dans un bois hétérogène

Une partie du contenu de cette partie a fait l'objet d'une publication intitulée *Abundance and species richness of overwintering ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are higher in the edge than in the centre of a woodlot*, sous presse dans la revue *European Journal of Entomology* (Annexe 3).

6.1. Introduction

Beaucoup d'études se sont intéressées à l'hivernation des arthropodes prédateurs dans les accotements des cultures, qu'ils soient des haies, des bandes enherbées ou des fossés (Andersen, 1997; Pfiffner et Luka, 2000; Pywell *et al.*, 2005; Thomas *et al.*, 1992b). Très peu ont en revanche considéré les bois comme des milieux pouvant servir de refuges hivernaux à ces arthropodes, et ces études n'ont pas pris en compte l'hétérogénéité des bois en termes de gestion ou d'effets de lisière (Geiger *et al.*, 2009; Sotherton, 1984). Or, tant la présence de bordures que l'occurrence de coupes forestières modifient le microclimat, la structure du sol, la composition et la structure de la végétation ou bien encore les interactions biotiques dans les zones affectées (Deconchat, 1999). Un bois étant hétérogène du point de vue de la distance à la bordure et de l'exploitation forestière, les conditions biotiques et abiotiques y régnant le sont donc également. Cela est d'autant plus vrai dans le site d'étude où les bois sont souvent partitionnés et gérés par plusieurs propriétaires qui n'exploitent, à chaque coupe, qu'une partie de la surface en leur possession. Or, il apparaît que les Carabidae sont sensibles à ces facteurs biotiques et abiotiques (du Bus de Warnaffe et Dufrière, 2004; Pywell *et al.*, 2005; Dennis *et al.*, 1994). Il a par ailleurs été montré que l'abondance et/ou la richesse spécifique des Carabidae circulants est supérieure dans les lisières forestières et dans les zones récemment coupées par rapport à l'intérieur des bois et aux zones non coupées (voir par exemple Jukes *et al.*, 2001; Magura, 2002).

Concernant les lisières, il est également connu qu'elles reçoivent plus de lumière que l'intérieur des forêts, notamment celles orientées à l'est, au sud ou à l'ouest (Matlack, 1993; Murcia, 1995), et plus de nutriments par dépôts atmosphériques (Weathers *et al.*, 2001), augmentant la production végétale et probablement, par voie de conséquence, la quantité de ressources alimentaires disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs et notamment pour les Carabidae. Cette biomasse accrue et diversifiée dans les lisières pourrait être une des causes de l'abondance et de la richesse spécifique supérieure des Carabidae dans les lisières et pourrait également conférer aux individus vivant en lisière une masse corporelle supérieure. D'autre part, la température étant également supérieure dans les lisières, surtout celles ensoleillées (Matlack, 1993), il est également plausible que les insectes y reprennent une activité plus précocement que ceux ayant hiverné dans l'intérieur des forêts.

Dans l'étude qui suit, nous avons tenté de mettre en évidence l'influence de la distance à la bordure forestière et l'influence de la période de la plus récente coupe de bois sur les assemblages de Carabidae hivernants dans un bois. Nous avons testé les hypothèses selon lesquelles (i) la densité et la richesse spécifique des Carabidae hivernants sont supérieures dans les lisières et dans les zones coupées récemment par rapport à l'intérieur du bois et aux zones coupées plus anciennement; (ii) les Carabidae appartenant à des espèces de milieu ouvert hivernent également en densité supérieure dans les lisières et les zones coupées récemment par rapport à l'intérieur du bois et aux zones coupées plus anciennement; (iii) les individus ayant hiverné en lisière ont une masse corporelle supérieure à celle des individus conspécifiques ayant hiverné à l'intérieur du bois; (iv) les individus ayant hiverné en lisière sont actifs plus précocement que ceux ayant hiverné à l'intérieur du bois.

6.2. Matériels et méthodes

Echantillonnage des Carabidae

Afin d'étudier l'influence de l'âge de la dernière coupe de bois, nous avons besoin d'informations précises sur l'historique des coupes dans les lieux à échantillonner. Ces informations étant très difficiles à obtenir, l'étude a été menée dans le seul bois pour lequel un historique précis des coupes a été déterminé grâce à des enquêtes auprès des propriétaires et à l'étude de photographies aériennes entre 1938 et 2003, lors d'un travail précédent (du Bus de Warnaffe *et al.*, 2006). De plus, le fait de se placer dans un

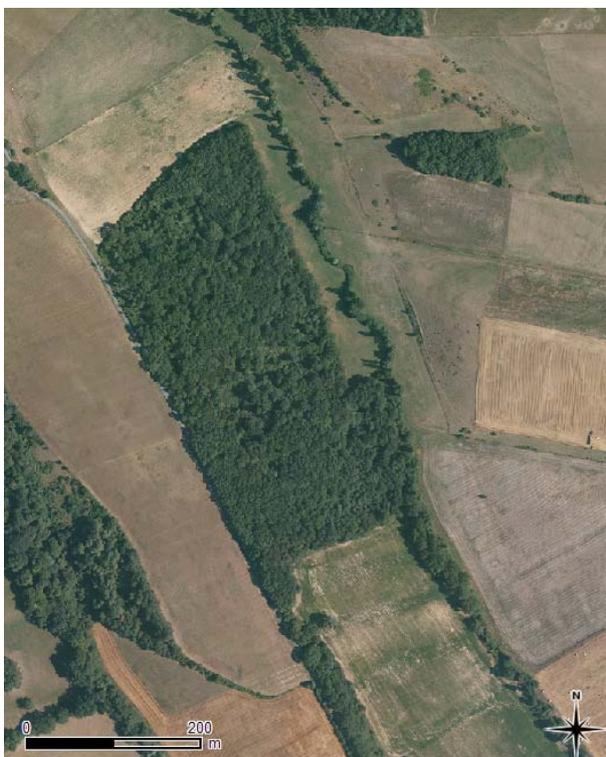


Figure 44. Photographie aérienne du bois échantillonné.

seul bois de surface assez réduite limite les variations des assemblages de Carabidae dues au pédoclimat ou au contexte paysager. Le bois choisi a une surface de 11 ha et est partagé entre quatre propriétaires qui gèrent leurs parcelles en taillis sous futaie, les essences dominantes étant le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le chêne pubescent (*Q. pubescens*). L'année précédant l'étude, le bois était bordé par une terre en jachère au nord, une prairie permanente et un ruisseau à l'est, une culture de blé d'hiver au sud et une route le séparant d'une autre terre en jachère à l'ouest (Figure 44).

Les Carabidae hivernant dans le bois ont été échantillonnés grâce à 45 tentes à émergence, placées en fonction de deux facteurs de stratification qui étaient la

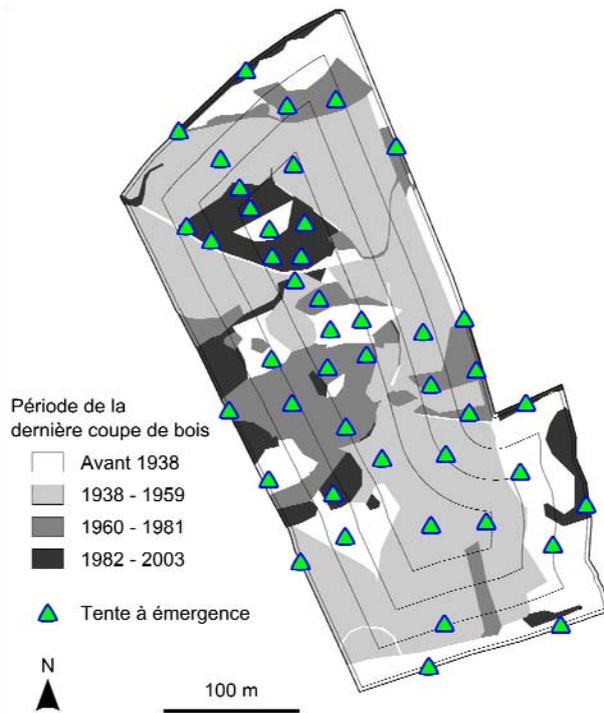


Figure 45. Carte du bois indiquant la localisation des 45 tentes à émergence.

Les courbes concentriques à l'intérieur du bois figurent sont distantes de 25, 50 et 75 m de sa bordure.

constituées, en fonction des possibilités de placement dans le bois et en respectant une distance minimale de 20 m entre les tentes (Tableau 13). Les tentes à émergence ont été installées à la fin du mois de février 2008 et ont été opérationnelles de leur installation jusqu'à la fin du mois d'octobre 2008. Les pots inférieurs collectant les insectes épigés et les pots supérieurs collectant les insectes volants et grimpants ont été collectés une fois par mois.

Masse des Carabidae

Les individus des espèces réparties les plus équitablement dans le bois, *Abax parallelepipedus*, *Carabus auratus* et *Pterostichus madidus*, ont été pesés séparément après séchage, sur une balance dont la précision était de 0,1 mg.

Echantillonnage des variables environnementales

Les variables physiques qui ont été mesurées sont la température et l'humidité du sol ainsi que la luminosité. La zone échantillonnée était spatialement peu étendue et la texture du sol semblait assez homogène donc nous n'avons pas eu recours à des analyses granulométriques de structure du sol dans cette étude. La proportion de sol nu ainsi que les pourcentages de recouvrement du sol par la litière, la mousse et le bois mort ont également été déterminés. Enfin, les pourcentages de recouvrement par la

distance à la bordure et l'âge de la dernière coupe de bois (Figure 45 et Tableau 13). Trois classes de distance à la bordure ont été considérées: la lisière (entre 0 et 3 m de la bordure dans le bois), le centre (à plus de 75 m de la bordure, le centre géométrique du bois étant à 100 m de la bordure) et une zone intermédiaire (entre 25 et 50 m de la bordure). Les lisières subissent un régime d'interventions différent de celui du reste du bois, n'étant souvent pas concernées par les coupes forestières et endurant de fréquents éparages. Seul l'échantillonnage des deux zones intérieures du bois a donc été stratifié en fonction de la date de la dernière coupe de bois, pour laquelle quatre périodes de coupe ont été déterminées. A l'intérieur du bois, trois à cinq tentes ont été installées pour chacune des huit combinaisons *Distance x Date* ainsi

Tableau 13. Stratification de l'échantillonnage.

Les nombres indiquent la quantité de tentes à émergence utilisées pour chaque combinaison de modalités. L'âge de la dernière coupe forestière n'a pas été pris en compte dans les lisières.

		Date de la dernière coupe forestière				Total
		Avant 1938	1938-1959	1960-1981	1982-2003	
Classe de distance à la bordure	Lisière	-	-	-	-	12
	Intermédiaire	4	4	5	3	16
	Centre	5	3	4	5	17
	Total	9	7	9	8	45

végétation dans les strates 0 – 30 cm, 30 cm – 1 m, 1 – 2 m, 2 – 3 m et au-dessus de 3 m ont été déterminés.

Analyses

Les diverses comparaisons de la densité et de la richesse spécifique des Carabidae entre les différentes zones du bois ont été faites grâce à des tests de Wilcoxon avec correction pour comparaisons multiples.

La comparaison de la masse des Carabidae entre les lisières et les zones intérieures du bois a été menée indépendamment sur les trois espèces les plus représentées dans l'ensemble du bois, afin d'avoir des effectifs permettant la comparaison. Ces espèces étaient *Abax parallelepipedus*, *Carabus auratus* et *Pterostichus madidus*. Dans le cas de *C. auratus*, les effectifs dans la zone intermédiaire et le centre étaient relativement faibles et la masse de ces individus n'était pas significativement différente entre ces deux zones, la comparaison a donc été faite entre les lisières et l'ensemble de l'intérieur du bois (centre et zone intermédiaire réunis). Le sexe des individus pouvant par ailleurs avoir une incidence sur leur masse, les analyses ont été conduites séparément sur les mâles et les femelles, pour chacune des trois espèces. Les résidus après comparaison de la masse des Carabidae dans les différentes zones du bois ne suivaient pas une loi normale, quelle que soit la combinaison *espèce x sexe* considérée. Les données ont donc une nouvelle fois été analysées grâce à des tests de Wilcoxon, avec correction pour comparaisons multiples.

Les analyses concernant la phénologie des espèces ont été basées sur l'abondance de chaque espèce dans les relevés successifs (un par mois) de chaque tente à émergence. Les pièges appartenant aux mêmes zones ont ensuite été regroupés et les espèces ont également été regroupées selon l'habitat fréquenté par les individus circulants.

La répartition spatiale des espèces présentes dans la totalité du bois (lisière et intérieur) a ensuite été mise en relation avec les conditions environnementales grâce à des modèles linéaires généralisés (GLM) basés chacun sur un sous-ensemble des variables environnementales sélectionné par une méthode pas à pas (*stepwise*). Ces GLM étaient basés sur une distribution de poisson avec une correction pour sur-dispersion des valeurs de l'abondance des espèces.

Figure 46. Densité de Carabidae dans les différentes classes de distance à la bordure forestière.

Pour chaque boîte à moustaches, le trait épais représente la médiane de l'échantillon, les limites inférieure et supérieure de la boîte sont le premier et le troisième quartile, les traits horizontaux inférieur et supérieur reliés à la boîte par une ligne verticale sont le premier et le neuvième décile et les points sont les éventuels outliers. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$).

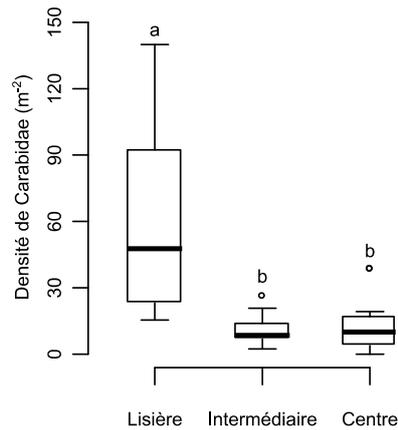
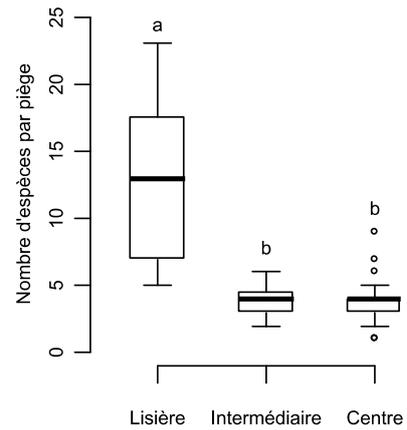


Figure 47. Richesse spécifique des assemblages de Carabidae hivernants dans les différentes classes de distance à la bordure forestière.

Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$). Pour une légende plus détaillée concernant les boîtes à moustaches, voir Figure 46.



6.3. Résultats

Densité et richesse spécifique des Carabidae hivernants dans le bois

Au total, 2014 Carabidae appartenant à 48 espèces ont été récoltés dans l'ensemble du bois.

Les plus fortes densités de Carabidae ont été observées en lisière (Figure 46) avec une médiane de 47 et un maximum de 140 individus par mètre carrés, la densité étant donc très variables selon les tentes. Les densités trouvées à l'intérieur du bois sont beaucoup plus faibles, avec des médianes respectives de 11 et 9 individus par mètre carré dans le centre et la zone intermédiaire.

Des résultats très semblables ont été obtenus concernant la richesse spécifique par tente (Figure 47). La médiane observée en lisière est de 13 espèces par piège, avec plus de 20 espèces différentes dans certaines tentes, alors qu'elle n'est que de 4 espèces dans le centre et la zone intermédiaire.

Concernant l'intérieur du bois, aucun effet significatif de la date de la dernière coupe de bois n'est observable sur la densité (Figure 48) ou sur la richesse spécifique par tente (Figure 49). Ce facteur n'a par ailleurs aucun effet sur toutes les autres caractéristiques testées des assemblages de Carabidae hivernants. Les prochains résultats ne concerneront donc que l'influence de la distance à la bordure.

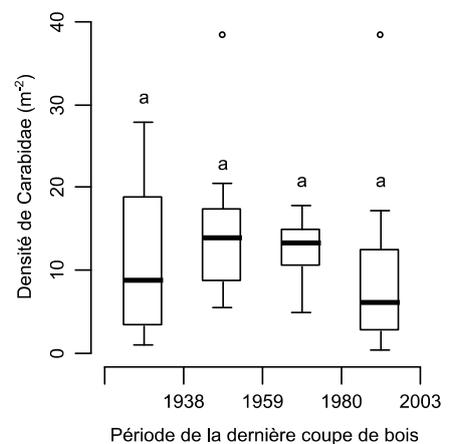


Figure 48. Densité de Carabidae dans les zones du bois coupées plus ou moins récemment.

Les dates en abscisses indiquent les bornes des périodes de coupe considérées. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$). Pour une légende plus détaillée concernant les boîtes à moustaches, voir Figure 46.

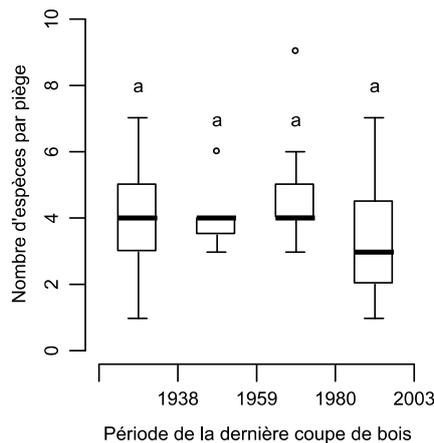


Figure 49. Richesse spécifique des assemblages de Carabidae hivernants dans les zones du bois coupées plus ou moins récemment.

Les dates en abscisses indiquent les bornes des périodes de coupe considérées. Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$). Pour une légende plus détaillée concernant les boîtes à moustaches, voir Figure 46.

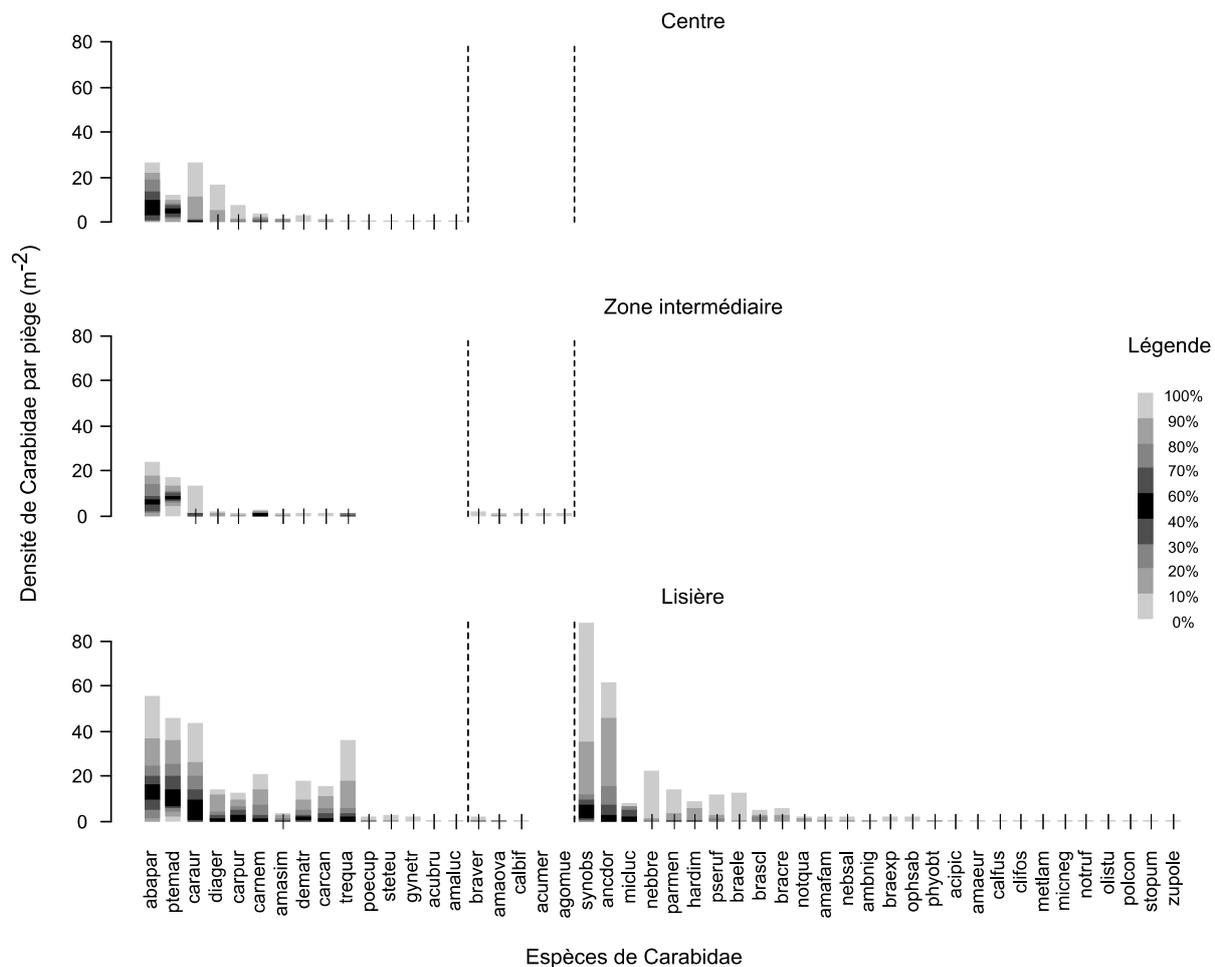


Figure 50. Densité des espèces dans les trois zones concentriques du bois.

Les valeurs représentées sont les densités de chaque espèce dans les pièges de chacune des trois zones du bois. Les couleurs représentent les différents quantiles indiqués à droite de la figure (les limites 0% et 100% correspondent donc respectivement aux densités minimale et maximale observées pour l'espèce dans la zone considérée). Les espèces ont été classées par ordre de densité moyenne décroissante en prenant en compte séquentiellement l'abondance dans le centre, puis dans la zone intermédiaire et enfin dans la lisière. Les lignes pointillées verticales séparent donc trois groupes d'espèces: le groupe le plus à gauche est constitué des espèces présentes dans le centre, le groupe central est constitué des espèces présentes dans la zone intermédiaire mais pas dans le centre et le groupe de droite est constitué des espèces présentes seulement dans la lisière. La correspondance entre les codes indiqués en abscisse et les noms complet des espèces est donnée dans l'annexe 1.

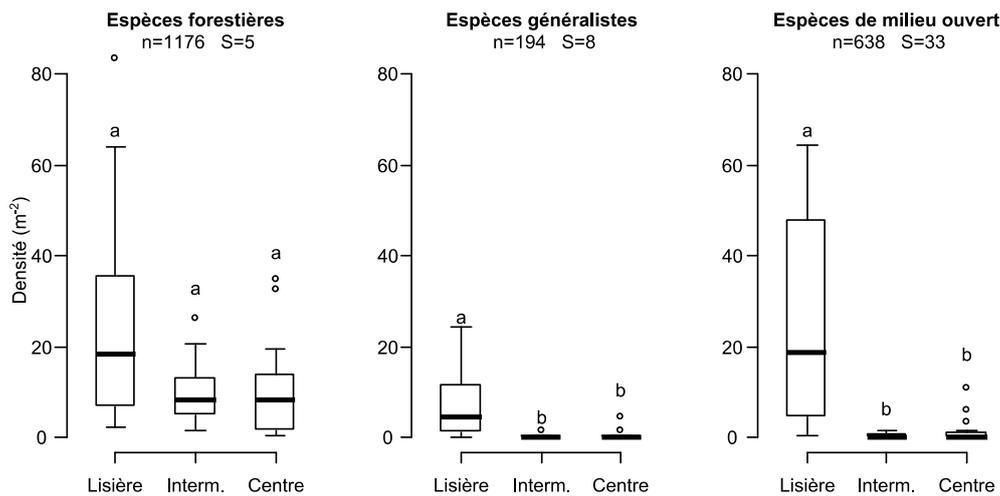


Figure 51. Densité des différents types d'espèces dans les différentes classes de distance à la bordure forestière.

Le nombre d'espèces et d'individus dans les différents groupes sont indiqués entre parenthèse (n et s). Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$). Pour une légende plus détaillée concernant les boîtes à moustaches, voir Figure 46.

Composition des assemblages de Carabidae dans les zones concentriques du bois

Une analyse plus fine des assemblages de Carabidae hivernants présents dans les trois zones concentriques du bois montre que seules 20 espèces ont été rencontrées à l'intérieur du bois (centre et zone intermédiaire) dont 11 pour lesquelles un seul individu a été capturé (Figure 50). A l'intérieur du bois, les espèces hivernantes dominantes en termes de densité sont *Abax parallelepipedus*, *Pterostichus madidus* et dans une moindre mesure *Carabus auratus*. Elles sont également les plus fréquentes avec une présence dans respectivement 28, 30 et 15 pièges sur les 33 installés à l'intérieur du bois. Ces 20 espèces sont également pour la plupart présentes dans la lisière, mais avec une densité supérieure. De plus, 28 espèces n'ont été trouvées qu'en lisière, la plupart avec des densités faibles et une faible fréquence d'occurrence. Notons tout de même la présence de *Syntomus obscuroguttatus* et *Anchomenus dorsalis* qui ont les densités moyennes et les fréquences d'occurrence les plus élevées parmi ces espèces, avec respectivement 7,7 et 6,7 individus par mètre carré et une présence dans respectivement 9 et 7 pièges sur les 12 installés en lisière.

Les espèces forestières ont montré une densité médiane plus de fois supérieure en lisière par rapport à l'intérieur du bois (médianes respectives de 18 et 8 m⁻²), cette différence étant significative si l'on compare la lisière à l'ensemble de la zone intérieure ($W=282$; $p=0,032$) mais pas si l'on compare la lisière avec la zone intermédiaire ou le centre de manière séparée (cf. Figure 51). Au contraire, les espèces généralistes et celles de milieu ouvert ne sont quasiment jamais rencontrées à l'intérieur du bois, ou alors avec des densités très faibles mais sont présentes en lisière avec, pour les espèces de milieu ouvert, des densités comparables à celles des espèces forestières en lisière (médiane de 19 individus par mètre carré).

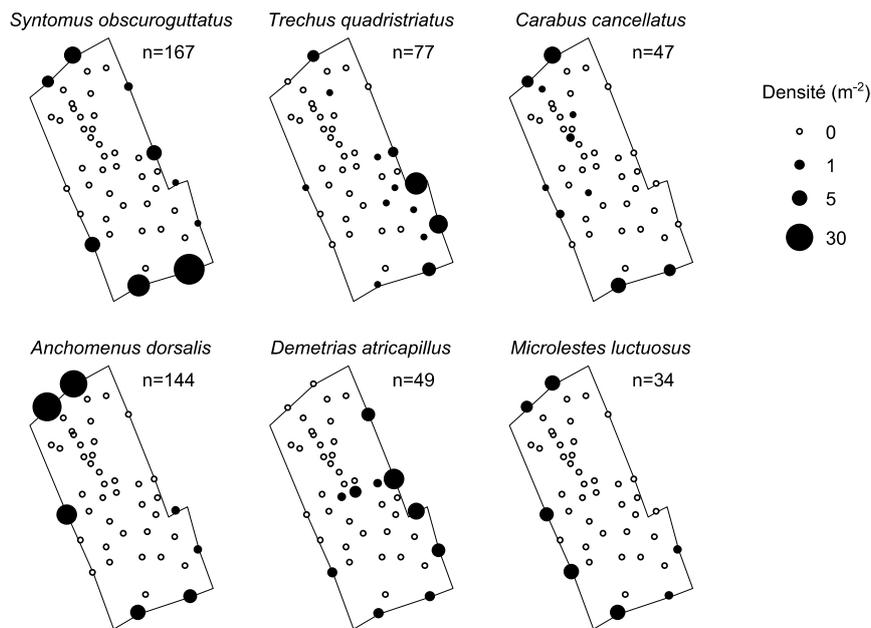


Figure 52. Cartes de répartition des six espèces de Carabidae de milieu ouvert les plus abondantes dans les lisières du bois.

Répartition spatiale des espèces les plus abondantes en lisière

Sous la forte densité des espèces de milieu ouvert en lisière se cache néanmoins une grande hétérogénéité de leur distribution. Plusieurs espèces ont une préférence marquée pour certaines lisières (Figure 52). Ainsi, *Syntomus obscuroguttatus* montre une préférence pour la lisière sud (126 individus sur un total de 167) au contraire de *Anchomenus dorsalis* (111 individus piégés en lisière nord sur un total 144). *Trechus quadristriatus*, comme *Demetrias atricapillus*, ont été piégés majoritairement dans la lisière exposée à l'est, à l'opposé de *Carabus cancellatus* et *Microlestes luctuosus* qui ont hiverné dans toutes les lisières sauf celle-là.

Comparaison de la masse des Carabidae forestiers en lisière et à l'intérieur du bois

Les densités de Carabidae étant supérieures en lisière par rapport au reste du bois, nous avons voulu tester si les individus étaient également plus gros. Les femelles de l'espèce *Abax parallelepipedus* sont en effet plus grosses dans la lisière (moyenne de 101,6 mg) par rapport à celles de la zone intermédiaire (87,1 mg) mais pas par rapport à celles du centre du bois (102,1 mg, cf. Figure 53). Aucune différence significative n'est cependant apparue concernant les mâles de cette espèce. Les femelles de *Carabus auratus* sont également plus grosses en lisière que dans le cœur du bois (162,2 mg vs. 143,8 mg) mais les mâles ne confirment pas cette différence. Enfin, les mâles de *Pterostichus madidus* ayant hiverné en lisière sont plus gros que ceux ayant hiverné dans la zone intermédiaire (50,6 mg vs. 45,0 mg), la différence étant faible et non significative avec ceux du centre (50,1 mg). Les femelles de cette même espèce ont des masses très voisines quelle que soit la zone du bois où elles ont hiverné.

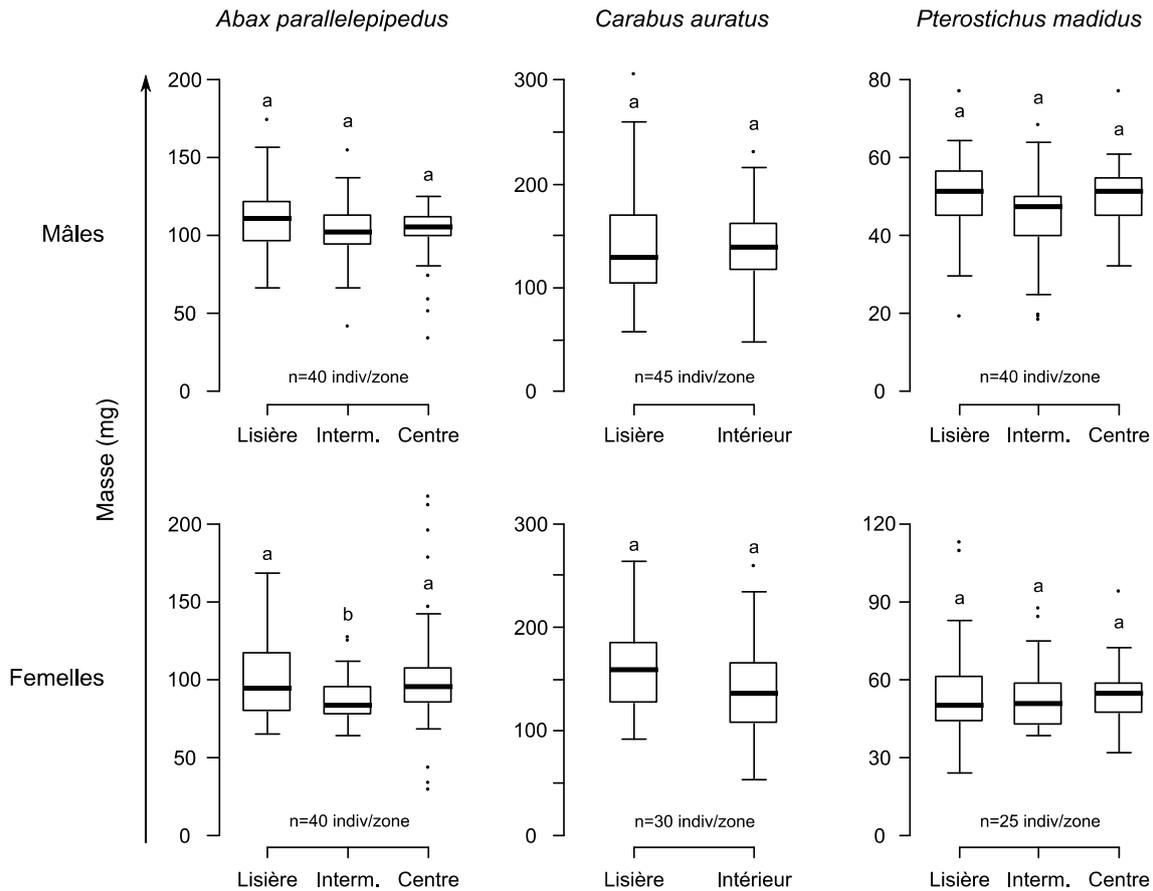


Figure 53. Masse des Carabidae collectés dans les différentes zones concentriques du bois.

Des lettres différentes indiquent une différence significative ($p < 0,05$). Pour une légende plus détaillée concernant les boîtes à moustaches, voir Figure 46.

Phénologie des émergences de Carabidae

Au vu de la forte densité et diversité des Carabidae hivernant en lisière, on peut également se demander si toutes ces espèces reprennent leur activité en même temps.

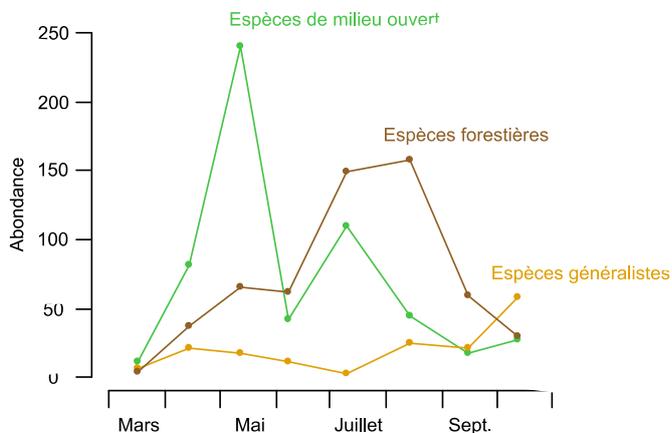


Figure 54. Evolution au cours du temps des captures des espèces forestières, généralistes et de milieu ouvert, au niveau des lisières du bois.

Nous avons analysé la phénologie d'émergence des différents types d'espèces selon l'habitat dans lequel elles circulent. Il apparaît que les espèces de milieu ouvert sont les plus précoces en atteignant leur pic d'abondance principal dans les tentes à émergence de lisière dès le mois de mai (avec un pic secondaire en juillet) alors que les espèces forestières ont un large pic en juillet et en août (Figure 54). Les espèces généralistes ont elles une abondance beaucoup plus faible que les autres

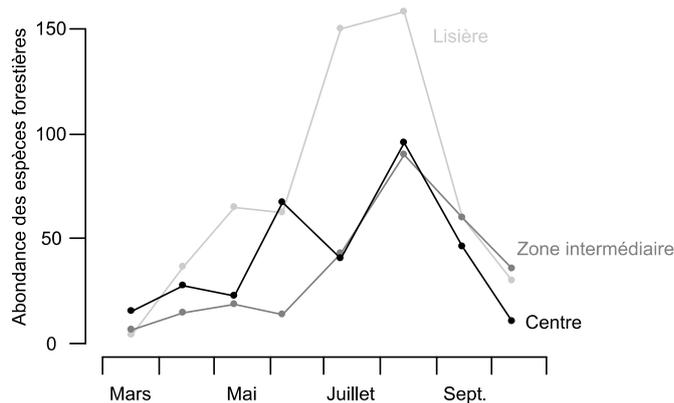


Figure 55. Evolution au cours du temps des captures des espèces forestières dans les trois zones concentriques du bois.

espèces tout au long de l'année et semblent plutôt montrer une augmentation des effectifs à l'automne.

Concernant les seules espèces forestières, leur phénologie est très similaire dans les différentes zones du bois, le pic principal d'émergence étant constaté en août pour le centre et la zone intermédiaire (avec un pic de moindre importance en juin pour le centre) et en août pour les lisières (Figure 55).

Influence des conditions locales sur l'hivernation des Carabidae forestiers

La répartition des espèces de Carabidae présentes dans l'ensemble du bois est hétérogène (Figure 56). Pour tenter de comprendre les raisons de cette hétérogénéité, nous avons construit un GLM avec les variables environnementales les plus pertinentes pour chacune des espèces les plus fréquentes dans l'ensemble des relevés. Nous n'avons donc considéré ici que les quatre espèces forestières les plus fréquentes du site d'étude. Toutes les espèces montrent une densité supérieure en lisière (Tableau 14). Les densités de *Abax parallelepipedus*, *Carabus nemoralis* et *Pterostichus madidus* sont toutes positivement corrélées au pourcentage de recouvrement du sol par la litière et la mousse, et négativement corrélées à l'humidité du sol, même si toutes ces relations ne sont pas significatives. Enfin, la densité de *P. madidus* est aussi positivement corrélée au pourcentage de recouvrement par la végétation entre 0 et 30 cm. Notons que la distribution très hétérogène de *Carabus auratus* dans la zone intérieure du bois n'est pas expliquée par les variables environnementales mesurées.

Comparaison des faunes hivernantes échantillonnées en 2008 et en 2009

Afin de voir si les variations interannuelles et inter-bois modifient les assemblages de Carabidae hivernants, nous avons comparé les fréquences des espèces dans les tentes à

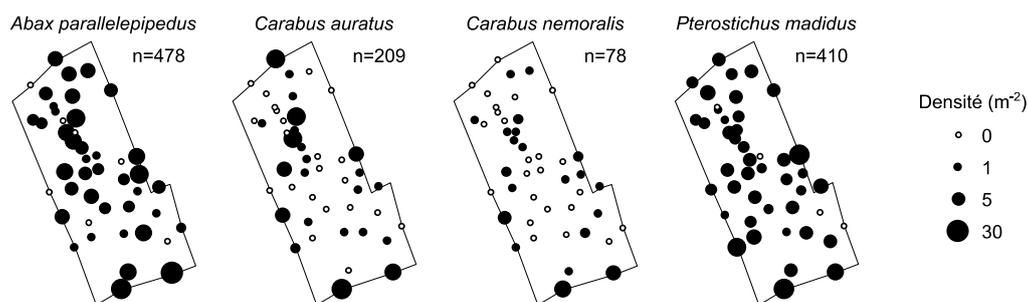
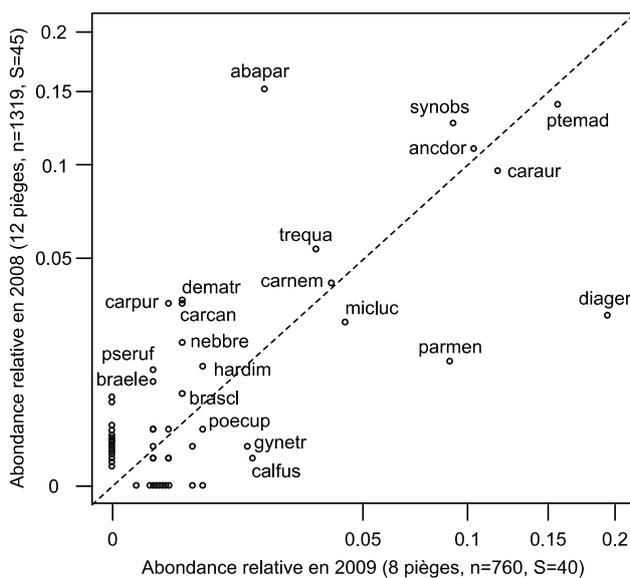


Figure 56. Cartes de répartition des espèces les plus fréquentes dans le bois.

Tableau 14. Caractéristiques du GLM expliquant la densité des espèces de Carabidae indiquées en fonction des variables environnementales.

	<i>Abax parallelepipedus</i> (n=478, nr=38)	<i>Carabus auratus</i> (n=209, nr=23)	<i>Carabus nemoralis</i> (n=78, nr=21)	<i>Pterostichus madidus</i> (n=410, nr=41)
Zone-lisière	+ 3,2 ^{**}	+ 2,4 [*]	+ 3,7 ^{***}	+ 2,0 [*]
Litière	+ 3,2 ^{**}		+ 2,7 [*]	+ 2,9 ^{**}
Mousse	+ 2,8 ^{***}		+ 1,6 ^{ns}	+ 1,1 ^{ns}
Humidité	- 1,6 ^{ns}		- 2,9 ^{**}	- 1,8 [']
V.3				+ 3,0 ^{**}
Degrés de liberté	40	43	40	39
Variance totale	530	589	209	319
Pourcentage de variance expliquée	31%	18%	54%	53%

n, nombre d'individus capturés pour l'espèce; *nr*, nombre de relevés dans lesquels l'espèce a été observée. Les valeurs indiquées dans la partie centrale du tableau sont celles de la statistique *t* du test de Student évaluant si le coefficient de la variable correspondante dans le modèle est significativement différent de zéro. +, corrélation positive; -, corrélation négative; ^{ns} *p*>0,1; ['] *p*<0,1; ^{*} *p*<0,05; ^{**} *p*<0,01; ^{***} *p*<0,001; *Zone-lisière*, variable qualitative indiquant si le relevé se trouve en lisière ou dans la zone intérieure du bois. Une corrélation positive avec cette variable signifie que l'espèce est plus abondante en lisière; *Litière*, *Mousse*, pourcentages de recouvrement du sol par la litière et la mousse, respectivement; *V.3*, pourcentage de recouvrement par la végétation entre 0 et 30 cm.

**Figure 57. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les tentes à émergence de lisière en 2008 et 2009.**

La ligne pointillée représente des fréquences identiques pour les deux années. Les espèces sont figurées par un cercle et les plus fréquentes sont indiquées par leur code: abapar, *Abax parallelepipedus*; andncdor, *Anchomenus dorsalis*; braeale, *Brachinus elegans*; brascl, *Brachinus sclopeta*; calfus, *Calathus fuscipes*; caraur, *Carabus auratus*; carcan, *Carabus cancellatus*; carnem, *Carabus nemoralis*; carpur, *Carabus violaceus purpurascens*; dematr, *Demetrias atricapillus*; diager, *Diachromus germanus*; gynetr, *Gynandromorphus etruscus*; hardim, *Harpalus dimidiatus*; micluc, *Microlestes*

luctuosus; nebbre, *Nebria brevicollis*; parmen, *Parophonus mendax*; poecup, *Poecilus cupreus*; pseruf, *Pseudoophonus rufipes*; ptemad, *Pterostichus madidus*; synobs, *Syntomus obscuroguttatus*; trequa, *Trechus quadristriatus*. *n*, nombre total d'individus récoltés; *S*, nombre d'espèces récoltées.

émergence placée en 2008 et 2009 dans le seul milieu commun étudié pendant ces deux années, les lisières forestières. Un groupe de cinq ou six espèces, plutôt qu'une seule espèce, domine dans chacune des années (Figure 57). Il est constitué de quatre espèces communes aux deux années, *Pterostichus madidus*, *Syntomus obscuroguttatus*, *Anchomenus dorsalis* et *Carabus auratus*. En 2008, *Abax parallelepipedus* fait également partie du groupe des espèces dominantes, et en 2009, ce sont *Diachromus germanus* et *Parophonus mendax* qui se rajoutent au groupe précédemment cité.

6.4. Discussion

Une forte abondance et diversité de Carabidae hivernants en lisière

Nous avons trouvé des différences drastiques entre la lisière et la zone intérieure du bois concernant la densité et la richesse spécifique des Carabidae hivernants, avec environ quatre à cinq fois plus de Carabidae et un nombre médian d'espèces par piège trois fois plus élevé en lisière que dans la zone intérieure. Les résultats obtenus à l'intérieur du bois sont compatibles avec ceux trouvés par Sotherton (1984) à l'aide de la méthode des quadrats, qui avait fait état dans les bois de quelques dizaines de Carabidae par mètre carré, mais qui ne précisait si les relevés étaient faits en lisière ou dans la zone intérieure. Geiger *et al.* (2009) n'ont en revanche trouvé aucun Carabidae hivernant dans le bois qu'ils ont échantillonné (leur étude ne précise pas non plus si les échantillons ont été prélevés dans la lisière ou dans la zone intérieure du bois), mais la surface totale de bois échantillonnée était très faible (dix quadrats de 1/16 m² chacun).

L'assemblage de Carabidae hivernants en lisière apparaît comme la combinaison de l'assemblage trouvé à l'intérieur du bois et d'un ensemble formé par des espèces caractéristiques des milieux ouverts adjacents et des espèces généralistes. Cela va dans le sens de nombreux résultats dans l'étude des Carabidae circulants en lisière forestière où les assemblages de Carabidae sont en général décrits comme intermédiaires entre les assemblages forestiers et ceux de milieu ouvert (Heliölä *et al.*, 2001; Taboada *et al.*, 2004; Baker *et al.*, 2007, voir aussi les chapitres 4 et 5). Cette grande diversité de Carabidae, notamment d'espèces non forestières, hivernant en lisière comparativement à celle observée à l'intérieur du bois pourrait être le fait d'une grande diversité de ressources alimentaires et de micro-habitats disponibles en lisière (Niemelä et Spence, 1994; Forman, 1995).

La densité supérieure des espèces forestières dans la lisière par rapport à l'intérieur du bois peut sembler surprenante au premier abord mais ces espèces, si elles sont les plus forestières du site d'étude, ne sont pas exclusives du cœur des forêts. Au contraire, elles se retrouvent en abondance dans les lisières et, pour certaines d'entre elles également dans les milieux adjacents à proximité des bois (voir chapitre 4). Leur hibernation en plus grande densité dans les lisières pourrait être due à une plus grande abondance des ressources trophiques, notamment dans les lisières exposées au soleil (Niemelä et Spence, 1994; Murcia, 1995). Cette abondance de ressources en lisière ne semble pas

aller de pair avec une masse corporelle plus importante des Carabidae en lisière. Cependant, et étant donnée la forte variabilité de la masse corporelle pour une espèce et un sexe donnés, il serait souhaitable de refaire un test sur un plus grand nombre d'individus afin de confirmer ce point car les quelques différences significatives que nous avons observées ont systématiquement montré une plus grande masse des individus en lisière par rapport à une des zones de l'intérieur du bois.

Fonctionnement écologique des lisières

Du point de vue du fonctionnement écologique des lisières, on observe un échelonnement des émergences de Carabidae puisque les espèces de milieu ouvert émergent presque deux mois avant les espèces forestières, avec une abondance comparable. Ceci reflète bien sûr la biologie différente de ces espèces mais révèle aussi que les lisières forestières constituent un milieu assez versatile puisqu'il passe d'une production de Carabidae de milieu ouvert au printemps à une production de Carabidae forestiers ensuite. Cet échelonnement dans le temps pourrait par ailleurs permettre un meilleur partage des ressources entre ces deux types d'espèces, bien que leurs proies ne doivent pas être les mêmes vu leurs tailles différentes. Nous pouvons également penser que du fait de la température généralement plus élevée dans les lisières (du moins celles orientées au sud, à l'est ou à l'ouest) par rapport à la zone intérieure des bois (Matlack, 1993), l'émergence ou la reprise d'activité des Carabidae pourrait être plus précoce. Nos données concernant les espèces forestières, les seules que nous ayons piégées en abondance suffisante pour pouvoir en comparer la phénologie dans les différentes zones du bois, ne soutiennent pas l'idée d'une grande différence de phénologie mais un relevé des pièges plus fréquent et nombre supérieur de pièges en lisière seraient nécessaires pour observer une éventuelle différence de quelques semaines seulement.

Pour les principales espèces ayant hiverné dans les lisières, il y a de forts contrastes de répartition entre les différentes lisières. L'exemple de *Demetrius atricapillus*, espèce affectionnant les lieux humides ou frais (Jeannel, 1942), et présente ici au niveau de la lisière nord-ouest du bois, adjacente à une prairie longeant un ruisseau et donc plutôt fraîche, plaide plutôt en la faveur d'un choix de cette espèce lié au microclimat. Il en est de même pour *Microlestes luctuosus*, dont la répartition est opposée à celle de *D. atricapillus* et concorde également avec les préférences connues de cette espèce pour les endroits plutôt secs (Jeannel, 1942). En revanche, de telles similarités entre préférences de micro-habitat et répartition dans les lisières du bois ne sont pas observées pour les autres espèces. Elles répondent donc vraisemblablement à d'autres facteurs micro-environnementaux, sont influencées par des interactions interspécifiques, ou bien leurs patrons sont simplement le fruit d'une agrégation spatiale ou de la proximité à un milieu dans lequel elles ont circulé durant la saison précédente. Ces relations mériteraient cependant d'être précisées sur d'autres bois et avec davantage de pièges en lisière.

Pas d'effet des coupes forestières sur les Carabidae hivernants

Il est notable que dans nos résultats, l'ancienneté des coupes à l'intérieur du bois n'affecte pas les assemblages de Carabidae hivernants. Ce résultat est opposé à ceux obtenus sur les Carabidae circulants par du Bus de Warnaffe et Dufrêne (2004) et par Niemelä *et al.* (1996), qui ont montré que les assemblages de Carabidae dans des peuplements forestiers jeunes et ceux de peuplements plus âgés différaient. Le désaccord de nos résultats avec ces études pourrait s'expliquer par le type de sylviculture probablement plus extensif dans notre cas, avec des coupes de faible surface et en gardant toujours des arbres de réserve. Ces coupes pourraient donc être de trop faible surface et trop déconnectées les unes des autres pour permettre la survie d'espèces de milieu ouvert, d'espèces généralistes ou d'espèces spécialistes de ce type de zones de clairières. Notons cependant que les seuls points situés à l'intérieur du bois dans lesquels des espèces généralistes ou de milieu ouvert ont été trouvées étaient situés dans les coupes les plus récentes (celles datant de 5 à 10 ans environ), avec une canopée plus ouverte et une végétation arbustive plus importante que pour les autres points à l'intérieur du bois. Il est donc probable que la stratification du facteur *période de la dernière coupe de bois* n'était pas optimale ici, avec des périodes trop longues. Il serait donc intéressant de réévaluer l'effet de ce facteur en considérant des périodes de coupe plus courtes et plus récentes.

du Bus de Warnaffe et Dufrêne (2004) ont montré un effet significatif des variables environnementales liées à l'exploitation forestière sur les assemblages de Carabidae circulants. Ici, nos résultats concordent, même si le sens de ces relations n'est peut-être pas le même du fait de l'écologie des espèces forestières présentes dans le site d'étude. Nous avons en effet trouvé une réponse significative des espèces forestières aux variables environnementales comme l'humidité ou la couverture du sol par la litière. D'autres études ont également montré l'influence de tels facteurs sur les Carabidae hivernants ou circulants en forêt (Antvogel et Bonn, 2001; Yamazaki *et al.*, 2002). Cette réponse, de même que la plus forte densité des espèces forestières dans les lisières suggèrent que ces espèces-là pourraient aussi voir leur distribution affectée par des coupes récentes.

Troisième partie

Discussion

Chapitre 7. Discussion générale

Les différents résultats présentés dans ce travail concourent à montrer une ségrégation assez forte entre les assemblages de Carabidae occupants les milieux temporaires et ceux occupant les milieux semi-naturels, et ce, même durant la période hivernale, bien que l'influence des milieux semi-naturels sur la diversité et l'abondance des Carabidae dans les cultures soit manifeste. De manière surprenante, ce sont les milieux temporaires, les plus fortement anthropisés et les plus fréquemment perturbés, qui ont montré la plus grande abondance et diversité de Carabidae parmi l'ensemble des milieux échantillonnés. Cela est vrai tout autant pour les Carabidae circulants que pour les Carabidae hivernants, ce qui est encore plus inattendu. Concernant les assemblages très contrastés des bois et des milieux agricoles, ils échangent des individus mais sur des distances courtes comparativement aux dimensions de ces milieux. Ces résultats sur les mécanismes de maintien des espèces de Carabidae dans les paysages agri-forestiers trouvent leur application dans l'agroécologie et la gestion des milieux pour une production agricole durable. Tous ces éléments seront considérés dans ce chapitre, qui commence par un point de discussion sur les méthodes que nous avons utilisées pour observer les assemblages de Carabidae.

7.1. Méthodes employées

7.1.1. Les tentes à émergence

Efficacité des tentes à émergence

La méthode des tentes à émergence, utilisée ici dans les chapitres 5 et 6, s'est révélée efficace pour piéger un grand nombre d'espèces de Carabidae. Lors de la campagne de piégeage dans les cultures et les milieux semi-naturels menée en 2009 (décrite au chapitre 6), les tentes à émergence ont permis d'observer environ 1,5 fois plus d'espèces par point d'échantillonnage que les pièges à fosse externes, en prenant en compte pour cette comparaison la même période de piégeage. Cette richesse spécifique supérieure dans les tentes à émergence est due à la présence du collecteur supérieur, qui permet de piéger des espèces marchant peu et ne tombant donc pas ou rarement dans les pièges à fosse. Grâce à cette amplitude de piégeage supérieure et à la possibilité qu'elles donnent de déterminer des densités d'individus, les tentes à émergence apparaissent comme un outil complémentaire aux pièges à fosse (Mommertz *et al.*, 1996; Lang, 2000).

Interrogations autour du délai de capture dans les tentes à émergence

Cependant, cette méthode n'est pas sans poser question, comme cela a été discuté dans le chapitre 6 à propos de *Demetrius atricapillus*. La question majeure que l'on peut poser est liée à la "quantité de déplacement et d'activité" et au temps que peuvent vivre les

individus avant d'être piégés dans un des collecteurs de la tente. Avant d'utiliser cette méthode de piégeage, nous pensions que la chute de ces individus pouvait être rapide après leur reprise d'activité et que dans le cas des espèces hivernant sous forme larvaire nous pourrions observer des ténéraux, c'est-à-dire des nouveaux adultes fraîchement issus de leur mue imaginale avec une coloration et une chitination plus faible de la cuticule. Lövei et Sunderland (1996) avancent que les ténéraux peuvent être reconnus pendant une période variable selon les espèces, de l'ordre d'une semaine. Or, nous n'en avons jamais observé, dans aucune des deux campagnes réalisées avec les tentes à émergence. Même en considérant que cette période de maturation des ténéraux puisse être plus courte qu'indiqué et que les ténéraux, plus fragiles que les adultes matures, soient moins actifs et donc moins piégeables, il est raisonnable de penser que la capture dans un collecteur doit en réalité se faire après plusieurs jours voire plusieurs semaines d'activité, surtout pour les plus petites espèces, qui ont une moindre vitesse moyenne de déplacement au sol. Cette longue période comparativement à ce que nous pensions initialement pourrait par ailleurs s'expliquer par le fait que la surface isolée par la tente est grande, avec de nombreuses ressources disponibles comme en attestent la végétation souvent, plus fournie qu'à l'extérieur de la tente, et le nombre et la diversité des animaux capturés dans les collecteurs. Les tentes à émergence fonctionnent donc vraisemblablement comme des microcosmes dans lesquels les individus isolés continuent de vivre dans cette abondance de micro-habitats et de proies avant de tomber dans un collecteur, après un temps plus ou moins long. Certaines espèces doivent même trouver suffisamment de ressources pour pouvoir se reproduire. Pour de rares espèces hivernant sous forme adulte, comme *Diachromus germanus* et *Syntomus obscuroguttatus*, nous avons d'ailleurs pu observer un dédoublement du pic de captures dans le temps dans les mêmes tentes, mais il est difficile de dire s'il s'agit de la capture d'une même génération divisée en deux pics du fait d'une faible probabilité de chute dans les collecteurs et d'une diapause estivale, ou si le deuxième pic est constitué de la descendance des individus constituant le premier pic de capture. Cela représente cependant peu d'individus donc ne fausse pas les conclusions présentées où la totalité des captures ont été interprétées en termes de densité d'individus hivernants.

Optimisation possible des tentes à émergence

Pour pouvoir être sûr de ne prendre en compte que des individus ayant passé l'hiver sous la surface isolée et pas leur descendance (pour les espèces hivernant sous forme adulte notamment pour lesquelles la période d'échantillonnage peut couvrir deux générations d'adultes), il faudrait à l'avenir augmenter la probabilité de capture des individus en diminuant la surface des tentes ou en augmentant le nombre de collecteurs au sol. Une capture plus rapide après la reprise d'activité des individus permettrait en plus d'évaluer des différences plus fines dans la phénologie des espèces entre différentes conditions. De plus, il est avéré que les Carabidae ou au moins certaines espèces ont une répartition spatiale agrégative durant l'hiver, responsable d'une importante variabilité intra-milieu (Maudsley *et al.*, 2002). Des pièges à émergence de surface plus réduite

permettraient d'en augmenter le nombre pour mieux prendre en compte cette variabilité intra-milieu sans augmenter la surface totale échantillonnée, donc sans alourdir le travail de tri et de détermination.

7.1.2. Variations interannuelles dans le piégeage des Carabidae

Plusieurs auteurs ont exposé que les Carabidae, ou au moins certaines espèces, montrent une variabilité interannuelle de leur abondance non négligeable, notamment sous l'effet des variations climatiques ou des variations des populations de proies (Baars et Dijk, 1984; Symondson *et al.*, 2002a; Irmiler, 2003). Cela pourrait affecter la portée des résultats exposés ici puisque chacun d'eux repose sur des piégeages effectués pendant une seule année. La comparaison des résultats obtenus ici pour des années différentes par la méthode du piège à fosse (voir la fin du Chapitre 5) nous conduit à penser que, si la composition des assemblages peut varier sous l'effet des fluctuations interannuelles, la structure de la communauté en termes de rapport entre rang et proportion des espèces est relativement bien conservée, et ce, malgré des durées d'échantillonnage et des parcelles échantillonnées différentes dans les comparaisons que nous avons menées. Il apparaît également dans d'autres études que les patrons de distribution spatiale des espèces dans des milieux stables sont généralement reproduits d'une année sur l'autre (Judas *et al.*, 2002) et que les différences d'assemblage entre des milieux différents sont également conservées (Magura *et al.*, 2001b).

Pour les résultats que nous avons obtenus avec les tentes à émergence dans les lisières des bois en 2008 et 2009 nous avons également trouvé une structure des assemblages très comparable entre les deux années malgré la différence des bois échantillonnés et en outre, la composition de ces assemblages était également très similaire (voir la fin du chapitre 7).

Tous ces résultats permettent de penser que, malgré des campagnes de piégeage d'une année, les résultats obtenus donnent une image fidèle de la relation entre les assemblages de Carabidae et leur environnement.

7.2. Des Carabidae peu abondants et divers dans les milieux semi-naturels

7.2.1. Le milieu forestier est-il appauvri par son homogénéité?

Une faible diversité des Carabidae dans les bois

Nous avons constaté que les assemblages de Carabidae dans les zones intérieures des différents bois échantillonnés sont peu divers et toujours très semblables entre eux, quels que soient l'année de piégeage, leur contexte paysager ou bien encore leur surface (de moins de 1 ha à plus de 450 ha), ce qui est un résultat déjà observé ailleurs (voir par exemple Gobbi et Fontaneto, 2008). Ici, ce sont toujours les trois mêmes espèces qui dominent, *Carabus auratus*, la plus abondante, ainsi qu'*Abax parallelepipedus* et

Pterostichus madidus. Toutes les espèces forestières semblent par ailleurs présentes dans tous les bois et forêts échantillonnés, à part *P. cristatus* qui n'a été observé que dans la plus grande forêt échantillonnée (650 ha) au bord d'un ruisseau, mais *P. madidus* était alors absent. Nous n'avons donc pas observé d'effet de la taille des bois sur le nombre d'espèces forestières présentes, comme cela a été trouvé dans d'autres études (Magura *et al.*, 2001a; Lövei *et al.*, 2006), même si aucune des campagnes de piégeage n'a été faite précisément dans ce but. La faune forestière des Carabidae dans le site d'étude semble donc assez pauvre et relativement insensible à la surface des fragments boisés.

Des espèces non forestières fuyant les perturbations agricoles?

Les assemblages forestiers de Carabidae sont de plus dominés, dans la plupart des cas par *Carabus auratus*, une espèce plutôt caractéristique des milieux ouverts dans les autres régions, au moins par le passé (Kromp, 1999), mais ici confinée aux milieux boisés (bois et haies) et à leur voisinage immédiat. Cette présence de *C. auratus* uniquement dans les bois fait par ailleurs écho à la conclusion de Eyre et Luff (1994) qui proposent que les assemblages de Carabidae dans les bois du paysage rural qu'ils étudient sont majoritairement composés d'espèces fuyant les perturbations des milieux agricoles mais n'ayant pas de réelle préférence écologique pour les milieux boisés. Ce sont des espèces qui présentent des traits particuliers, étant de grande taille et aptères et sont de ce fait sensibles aux perturbations des milieux agricoles (Gobbi et Fontaneto, 2008). On remarque par ailleurs que la distribution des individus hivernants de *C. auratus* dans le bois que nous avons échantillonné n'était pas associée à des variables exprimant le caractère forestier des points d'échantillonnage, et que toutes les espèces forestières ont hiverné plus densément dans les lisières que dans la zone intérieure du bois. Il est également notable que *C. auratus*, tout comme *P. madidus* et *C. nemoralis* ont une présence marquée dans les milieux agricoles adjacents aux bois dans lesquels ils circulent, même si cette présence est limitée à une frange de quelques mètres à quelques dizaines de mètres dans ces milieux agricoles. A ce titre, nous ne pouvons pas écarter l'hypothèse que la présence de ces espèces dans la lisière des milieux agricoles puisse indiquer leur dépendance partielle vis-à-vis de ressources alimentaires ou l'accomplissement de certaines étapes de leur cycle de vie dans les milieux agricoles.

Une perte de diversité des habitats dans les milieux boisés?

Une explication au faible nombre d'espèces forestières que nous avons rencontrées pourrait être liée à l'homogénéité des bois et des forêts rencontrés dans le site d'étude et d'une manière générale dans les paysages agri-forestiers européens. Il semble en effet que les forêts d'Europe aient été, depuis les temps anciens et jusqu'au XIX^e siècle, beaucoup plus hétérogènes qu'elles ne le sont aujourd'hui, avec des zones à la canopée très fermées, comme c'est le cas dans les forêts non gérées d'aujourd'hui et dans les bois et forêts que nous avons échantillonnés, et des zones beaucoup plus claires avec une canopée très ouverte, ressemblant plutôt à des steppes arborées ou à des prés-bois

intermédiaires entre la forêt fermée que nous connaissons et la prairie (Rackham, 1998; Vera, 2000). Un tel état était vraisemblablement maintenu, avant l'expansion de l'humanité, par les événements climatiques, les dépérissements de peuplements causés par des pathogènes et l'action des grands herbivores. Ensuite, de telles zones claires dans les forêts ont pu être entretenues par des pratiques humaines comme l'affouage et le pacage des troupeaux dans les bois. Plus récemment, l'avènement d'une sylviculture favorisant les peuplements équiens, combinée à un déclin déjà ancien des populations de grands herbivores ont pu entraîner une raréfaction de ces zones, forts différentes des peuplements en régénérations de par leur composition et leur structure de végétation ainsi que leur pérennité. Les espèces dépendant de ces espaces forestiers plus ouverts sont donc vraisemblablement absentes des forêts et des bois d'aujourd'hui, en particulier des zones densément boisées échantillonnées dans notre étude.

Quel habitat de substitution pour les espèces des forêts claires?

Ces espèces typiques des espaces boisés intermédiaires ont pu en revanche subsister dans les zones de coupe lorsque celles-ci sont suffisamment étendues et connectées spatio-temporellement pour permettre la survie d'une métapopulation, ou éventuellement au niveau des lisières qui pourraient être pour elles un habitat de substitution. C'est l'hypothèse formulée par Spitzer *et al.* (2008) pour expliquer la présence d'espèces de lisière, plus abondantes dans les lisières forestières que dans les forêts à la canopée fermée et les milieux ouverts, décrites par certains auteurs (par exemple Magura *et al.*, 2001b).

Ici, nous n'avons pas échantillonné les assemblages de Carabidae circulants dans les coupes forestières récentes présentant une canopée ouverte, et nous n'avons pas trouvé d'espèces plus abondantes dans les lisières échantillonnées que dans les zones intérieures adjacentes. Cette absence d'espèces de lisière pourrait être due à la nature très abrupte des lisières du site d'étude, fréquemment entretenues par les agriculteurs ou la voirie (éparage). En revanche nous avons tout de même rencontré dans les lisières une plus grande diversité de Carabidae circulants et hivernants que dans les zones intérieures des bois, du fait de la présence d'espèces généralistes et d'espèces de milieu ouvert provenant des milieux adjacents. Pour certaines de ces espèces, les lisières et potentiellement les zones de coupe forestière pourraient être des habitats de substitution aux zones de forêt claire précédemment décrites en complément de certains milieux ouverts comme les prairies.

7.2.2. Une faune de Carabidae peu abondante mais particulière dans les friches et les prairies permanentes

Des milieux peu favorables au Carabidae?

Les milieux herbacés permanents, c'est-à-dire les friches et les prairies permanentes, sont apparus comme les milieux les plus pauvres en Carabidae pour ce qui est de

l'abondance et de la richesse spécifique, aussi bien pour les Carabidae circulants qu'hivernants. La faiblesse de l'activité-densité des Carabidae dans les prairies comparées aux autres milieux d'un paysage rural a déjà été décrite et expliquée comme pouvant résulter de la structure de la végétation de ces milieux, plutôt défavorable aux Carabidae du fait d'une grande densité de tiges au niveau du sol (Larsen *et al.*, 2003). Cette forte densité de végétation au niveau du sol peut par ailleurs conduire à sous-estimer l'abondance des Carabidae par la méthode des pièges à fosse du fait d'une moindre activité à densité égale (Thomas *et al.*, 2006). L'utilisation des tentes à émergence, estimant la densité des espèces, a cependant confirmé cette faible productivité des milieux herbacés permanents en termes de Carabidae. Cette faible densité de Carabidae pourrait être la conséquence d'une productivité totale de biomasse plus faible dans ces milieux, du fait de sols potentiellement plus pauvres et moins amendés que dans les cultures, comme proposé par Yamazaki *et al.* (2003). La structure du sol, très compacte dans les prairies permanentes du site d'étude du fait d'une quantité d'argiles souvent élevée pourrait également expliquer qu'il soit peu favorable aux Carabidae, dont les larves ont besoin de creuser des loges dans le sol. Ces deux arguments valent autant pour les prairies permanentes que pour les friches, qui sont toutes (dans le site d'étude) d'anciennes prairies sèches abandonnées du fait de leur moindre productivité.

Des assemblages d'espèces particuliers

En revanche, si la diversité locale (diversité α) dans les prairies est faible, notamment du fait du faible nombre d'individus dans les pièges, la diversité inter-prairies (diversité β) est plus élevée que dans les autres milieux comme en atteste la forte richesse spécifique cumulée dans les prairies trouvée avec les tentes à émergence (chapitre 6, Figure 26). Les Carabidae circulants et hivernants dans les prairies sont par ailleurs assez différents de ceux des autres milieux, notamment des cultures, avec une forte représentation des espèces phytophages (de la tribu des Harpalini ou du genre *Amara*). Ce résultat va dans le même sens que ceux de l'étude de Larsen *et al.* (2003), qui a montré que les prairies comptaient un fort pourcentage d'espèces spécialistes comparées aux cultures et aux bois. A la lumière de nos résultats, nous pouvons donc avancer l'hypothèse que les prairies, de même que les friches, ne constituent ni des refuges ni des sources pour les Carabidae circulant dans les cultures, comme le conclut Andersen (1997). Cela rejoint également l'observation de Fadda (2008) qui a montré que, même plusieurs années après avoir été abandonnées, les terres précédemment cultivées restent différentes des prairies permanentes adjacentes en termes d'assemblage de Carabidae. Les milieux herbacés permanents abritent donc des espèces qui leur sont propres ou du moins constituent leur milieu préféré dans le paysage étudié, même si la faible productivité de ces milieux soutien une faible densité d'individus.

7.3. Grande abondance et richesse spécifique des Carabidae dans les milieux les plus temporaires

7.3.1. Une remise en cause de la théorie de la perturbation intermédiaire?

La théorie de la perturbation intermédiaire prévoit que les milieux les plus riches (en nombre d'espèces) sont ceux sous l'influence de perturbations intermédiaires en termes de fréquence et/ou d'intensité, du fait que les milieux les plus perturbés ne permettent la présence que des espèces pionnières, les plus résistantes aux conditions perturbées, tandis que les milieux non ou trop anciennement perturbés sont plus homogènes et permettent uniquement la survie des espèces les plus compétitives (Connell, 1978). Entre ces deux situations, les milieux qui subissent des perturbations intermédiaires sont censés permettre la présence de nombreuses espèces, même si celles-ci ne sont pas les plus compétitives. Dans notre cas, les cultures sont les milieux les plus fréquemment perturbés du paysage et, d'après cette théorie, ils devraient donc avoir une plus faible richesse spécifique que des milieux moins perturbés. Or, nous avons trouvé à plusieurs reprises (chapitres 3, 4 et 5) que les cultures possédaient la plus grande abondance et richesse spécifique de Carabidae, ce qui est donc en contradiction avec la théorie précitée. Nous avons précédemment considéré que les arthropodes présents dans les cultures pouvaient avoir deux origines différentes, les cultures elles-mêmes, dans le cas où ils accomplissent la totalité de leur cycle de vie dans ce milieu, ou bien leur environnement, dans le cas où ils dépendent pour une partie de leur développement d'un autre milieu que les cultures.

Une manière de concilier la forte diversité des Carabidae circulants que nous avons observée dans les cultures avec la théorie de la perturbation intermédiaire serait de considérer qu'un grand nombre d'espèces de Carabidae circulant dans les cultures provient en réalité des milieux adjacents subissant moins de perturbations ou pas au même moment, et fonctionnant comme des sources de Carabidae. Dans cette hypothèse, conforme au modèle de colonisation cyclique exposé par Wissinger (1997), les milieux les plus perturbés seraient donc surtout favorables à des espèces mobiles capables d'en exploiter les ressources temporairement abondantes et de se réfugier le temps des perturbations (en hiver notamment) dans des milieux plus abrités comme les accotements des cultures ou dans des parcelles non perturbées.

7.3.2. Une remise en cause du modèle de colonisation cyclique des arthropodes prédateurs entre les cultures et leurs accotements?

Les patrons de répartition spatiale des Carabidae hivernants ne soutiennent pas le modèle de colonisation cyclique

L'hypothèse précédemment formulée et le modèle de colonisation cyclique débouchent sur plusieurs prédictions observables à l'échelle de la parcelle: (i) les Carabidae

hivernent moins dans les cultures que dans d'autres milieux environnants, les accotements des cultures ou les milieux semi-naturels (comme indiqué sur la Figure 58a), (ii) les Carabidae circulent plus dans les cultures (lorsque celles-ci sont en place) que ce qu'ils y hivernent et doivent donc, réciproquement, hiverner davantage dans d'autres milieux que ce qu'ils y circulent, et (iii) les espèces les plus mobiles et les plus sensibles aux perturbations sont les plus abondantes dans les cultures relativement à leur hibernation dans ces milieux puisque, respectivement, elles peuvent recoloniser les parcelles le plus facilement et y subissent la mortalité hivernale la plus élevée.

(i) La première de ces prédictions n'est pas vérifiée, puisque c'est également dans les marges des cultures que la plus grande abondance et la plus grande richesse spécifique de Carabidae hivernants ont été observées. En particulier, les haies et les milieux semi-naturels adjacents aux cultures, qui sont pourtant décrits dans de nombreuses études comme des refuges essentiels pour une majorité d'auxiliaires des cultures (Sotherton, 1984; Andersen, 1997; Pfiffner et Luka, 2000; Geiger *et al.*, 2009), ont été des lieux d'hivernation moins fréquentés que ne l'ont été les marges des cultures échantillonnées.

(ii) La deuxième prédiction n'est pas non plus vérifiée puisque nous avons systématiquement observé que les Carabidae de milieu ouvert et généralistes hivernent en culture dans les mêmes proportions que ce qu'ils y circulent.

(iii) Il en va de même pour la troisième prédiction puisque nous avons observé que les espèces les plus mobiles ou les plus sensibles aux perturbations agraires hivernent autant dans les cultures que ce qu'elles y circulent.

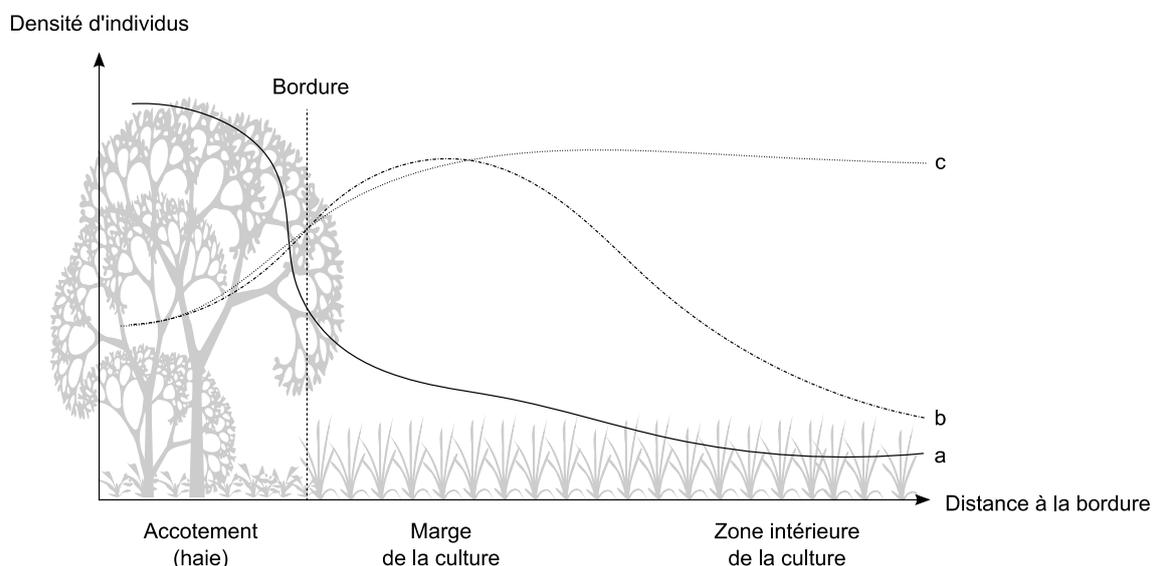


Figure 58. Patron de répartition spatiale des insectes auxiliaires hivernants au niveau d'une bordure entre une culture et une haie.

a. Patron attendu d'après le modèle de colonisation cyclique classique. **b.** Patron attendu dans un modèle de colonisation cyclique si l'habitat préféré pour l'hivernation est la marge des cultures. **c.** Patron attendu s'il n'y a pas de colonisation cyclique et pas de dépendance des espèces vis-à-vis de l'accotement des cultures.

Globalement, les résultats obtenus concourent donc à remettre en cause le modèle de colonisation cyclique tel qu'exposé ci-dessus. Deux hypothèses alternatives peuvent être formulées. Dans la première hypothèse, il y a bien un processus de colonisation cyclique mais il a lieu entre l'intérieur de la culture et sa marge (et non son accotement, Figures 58b et 59). Dans la deuxième hypothèse, les individus circulants dans les cultures y accomplissent la totalité de leur cycle de vie sans dépendre des milieux adjacents et on peut donc penser qu'ils hivernent alors en densités comparables dans la totalité de la culture (Figures 58c et 59). Nos données ne nous permettent pas de confirmer l'une ou l'autre de ces hypothèses mais nous pouvons analyser quelques éléments qui plaident en leur faveur.

Les marges des cultures: habitat idéal pour les Carabidae hivernants colonisant ensuite l'intérieur des cultures?

Quelle que soit l'hypothèse parmi les deux précitées, la préférence des Carabidae hivernants pour les marges par rapport aux accotements des cultures pourrait s'expliquer par le travail du sol dans les marges. En effet, les sols argileux du site d'étude sont souvent compacts, notamment dans les accotements des cultures, et un travail du sol superficiel comme cela a été le cas dans les parcelles étudiées, peu destructeur pour

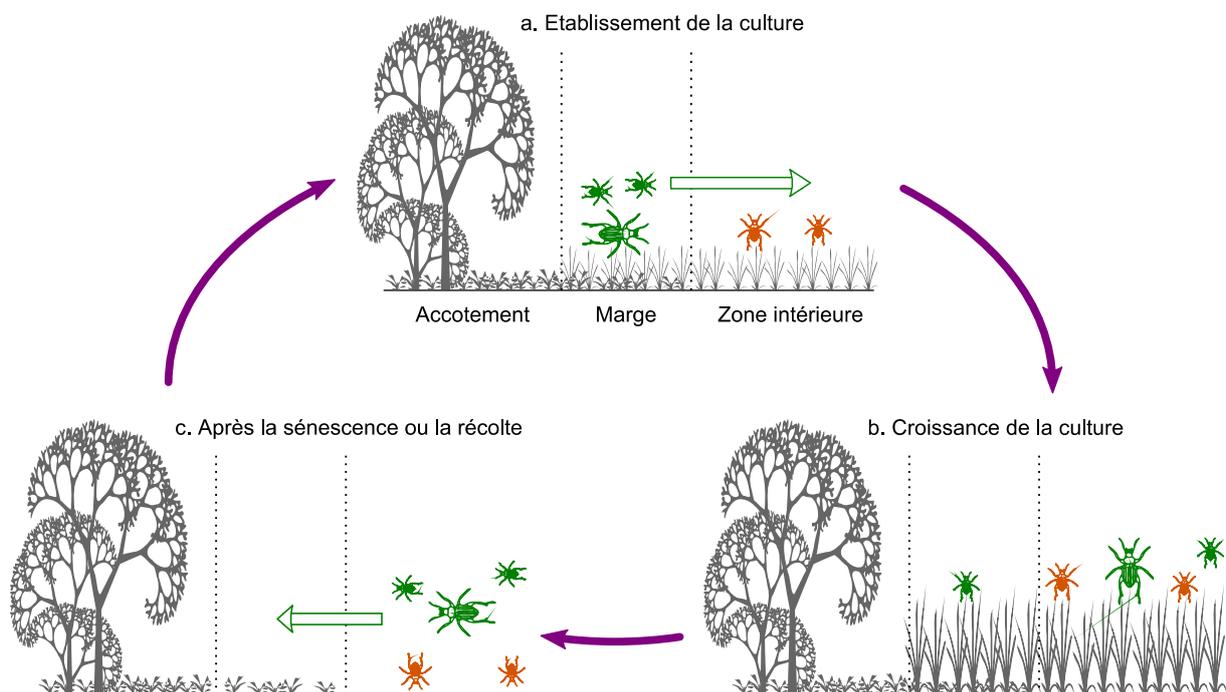


Figure 59. Modèle mixte d'hivernation dans l'intérieur des cultures et de colonisation cyclique entre les marges et la zone intérieure des cultures.

Une partie des Carabidae hiverne directement dans la totalité de la surface des cultures (orange). Les autres (vert) opèrent un mouvement de colonisation cyclique entre les marges où ils hivernent et à partir desquelles ils colonisent au printemps l'intérieur des cultures (a). Ils circulent ensuite dans la zone intérieure (b) pour s'alimenter, puis, après la récolte ou la sénescence des plantes cultivées, ils reviennent dans les marges des cultures pour y passer l'hiver ou y pondre (c).

les individus déjà en place (Holland et Reynolds, 2003; Thorbek et Bilde, 2004), pourrait favoriser l'installation de nouveaux individus (Holland et Luff, 2000) en rendant le sol plus meuble et en facilitant ainsi le creusement d'une loge par les larves.

Dans l'hypothèse s'une colonisation de l'intérieur des cultures depuis leur marge (Figure 58b), les marges des cultures sont donc également préférées à la zone intérieure des cultures. Cela pourrait directement découler de la proximité de l'accotement. En effet, cette proximité des accotements engendre une plus grande couverture du sol par les adventices dans les marges par rapport à la zone intérieure des cultures. La végétation plus fournie des accotements, de même que cette couverture du sol de la marge par des adventices peuvent fournir une plus grande abondance et diversité de ressources alimentaires ainsi qu'une meilleure protection vis-à-vis des conditions climatiques extrêmes, notamment dans le cas d'une haie ou d'une lisière, favorisant ainsi la survie des Carabidae hivernant dans la marge par rapport à ceux hivernant dans la zone intérieure des cultures (Pavuk *et al.*, 1997; Powell *et al.*, 1985; Dennis et Fry, 1992).

Quid de la zone intérieure des cultures?

D'autre part, même si la plupart des auteurs ont constaté une hibernation plus importante des prédateurs dans les accotements des cultures que dans les cultures elles-mêmes (Sotherton, 1984; Coombes et Sotherton, 1986; Desender et Alderweireldt, 1988; Lys et Nentwig, 1994; Andersen, 1997; Pfiffner et Luka, 2000) ou dans les marges des cultures par rapport à la zone intérieure (Dennis et Fry, 1992; Saska *et al.*, 2007; Holland *et al.*, 2009), d'autres rapportent ou suggèrent une hibernation numériquement plus importante dans les cultures que dans les accotements (Noordhuis *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2007; Holland *et al.*, 2009), ne trouvent pas de mouvements orientés de colonisation entre les bordures et les cultures adjacentes (French *et al.*, 2001) ou ne trouvent pas ou peu d'effet de la présence de bandes enherbées sur l'activité-densité des Carabidae dans les cultures (Carmona et Landis, 1999; Eyre *et al.*, 2009).

Il est donc probable que les deux mécanismes proposés ici (Figure 58b,c) sont effectifs, certaines espèces hivernant indifféremment dans la marge et l'intérieur des cultures, tandis que d'autres hivernent dans la marge des cultures avant d'en coloniser la zone intérieure (Figure 59).

Afin de déterminer l'importance relative de ces deux mécanismes ainsi que les traits des espèces qui leurs sont assortis, il serait utile d'utiliser la même combinaison de méthodes de piégeage qu'au Chapitre 5. La comparaison du rapport entre densité d'hivernation et d'activité dans la zone intérieure des cultures et dans leurs marges permettrait de voir dans quelle mesure les densités de prédateurs hivernants sont différentes dans les marges et la zone intérieure des cultures, pour quels types d'espèces, et s'il y a ou non une importante colonisation de la zone intérieure des cultures à partir des marges au printemps.

Quel que serait le résultat, les marges des cultures, vues leur surface totale dans le paysage et les densités d'hivernants qu'elles recèlent, apportent une contribution majeure à l'hivernation des Carabidae à l'échelle du site d'étude, et leur rôle dépend au moins en partie de la présence des accotements ou des milieux semi-naturels adjacents.

Des échanges de Carabidae spatialement et numériquement restreints entre milieux semi-naturels et milieux agricoles?

L'étude des lisières forestières, que ce soit grâce à des pièges d'interception (Chapitre 3) ou à des pièges à émergence (Chapitre 5), a révélé l'existence de zones de lisière étroites, que ce soit dans la forêt pour les Carabidae circulants et hivernants ou dans le milieu ouvert pour les Carabidae circulants, ces zones étant larges de quelques mètres à quelques dizaines de mètres dans les cas les plus extrêmes rencontrés. Ceci est confirmé par d'autres études traitant des lisières forestières (Bedford et Usher, 1994; Heliölä *et al.*, 2001; Magura, 2002; Koivula *et al.*, 2004; Taboada *et al.*, 2004; Baker *et al.*, 2007; Kagawa et Maeto, 2009). Etant donnée la taille des parcelles, des échanges sur de si courtes distances signifient que les bordures forestières sont perméables uniquement sur de courtes distances et que l'influence biotique directe des bois sur les milieux agricoles concerne donc une surface réduite dans les cultures.

Si nous considérons les profils de distribution des espèces circulant au niveau des bordures, que nous avons caractérisés avec la méthode IndVal, nous constatons que nous n'avons pas repéré d'espèces plus abondantes dans les lisières que dans les milieux adjacents. Nous n'avons pas non plus détecté l'existence d'espèces de milieu ouvert significativement présentes dans la lisière forestière. Or des espèces multi-habitat usant d'une stratégie de colonisation cyclique entre les milieux agricoles et les lisières des bois pourraient présenter des patrons de répartition de ce type (Duelli *et al.*, 1990; Rand *et al.*, 2006). Ceci est donc un nouvel indice suggérant que la complémentarité entre milieux agricoles et milieux semi-naturels n'est pas utilisée aussi intensément par les Carabidae des milieux ouverts que ce que le modèle de colonisation cyclique tel que formulé par Wissinger (1997) suggère.

7.4. Influence de la composition du paysage

7.4.1. L'importance de la diversité du paysage: une signature des effets de lisière?

L'influence des variables paysagères, mesurée ici par des partitions de variance s'est toujours avérée significative, bien que plus faible que celle du type de milieu. Ceci est par ailleurs un résultat fréquent (Jeanneret *et al.*, 2003b; Weibull et Ostman, 2003; Weibull *et al.*, 2003; Dauber *et al.*, 2005).

Nous n'avons pas pu analyser les effets du contexte paysager sur les assemblages de Carabidae de manière séparée dans les différents types de milieux échantillonnés.

Cependant, vue l'homogénéité des assemblages de Carabidae dans les bois (quels que soient le contexte du bois et sa taille), nous pouvons supposer que l'influence du paysage observée ici dénote en grande partie l'influence qu'il a dans les milieux ouverts. La diversité des occupations du sol dans un rayon de 100 ou 200 m a systématiquement été la variable la plus influente sur les assemblages d'espèces parmi les variables paysagères étudiées. A cette échelle spatiale, une diversité importante des milieux peut être liée à un parcellaire plus petit qui permet la présence d'un plus grand nombre d'occupations du sol et/ou une meilleure équitabilité de leurs proportions respectives, donc peut être liée à un fort pourcentage d'occupation des sols par les marges des milieux, et notamment celles de culture, qui, d'après notre hypothèse de répartition des hivernants dans les cultures, doivent être une source importante de Carabidae pour les zones intérieures des cultures. Cet effet de lisière entre les cultures et les milieux adjacents, quels qu'ils soient, pourrait expliquer l'impact observé de la diversité du paysage sur les assemblages de Carabidae.

7.4.2. Un effet seuil dans l'influence du paysage?

Le contexte paysager a permis d'expliquer, indépendamment des autres variables prises en compte, entre 6 et 8% de la variance totale des assemblages de Carabidae. Ce chiffre peut paraître faible, notamment par rapport à la part de variance expliquée par le type de milieu, et confirme donc les idées développées dans les paragraphes précédents, qui suggèrent une interaction plus faible entre les assemblages de Carabidae des différents milieux du paysage par rapport au cas où la stratégie de colonisation cyclique serait dominante. Cela n'exclut pas pour autant que les variables paysagères puissent avoir un effet plus important dans d'autres contextes que celui rapporté ici. Il se pourrait seulement que la portion étudiée du site d'étude, relativement homogène vis-à-vis de la composition et de la structure du paysage, offre trop peu d'amplitude de variations à ces variables paysagères pour que l'on puisse en mesurer le plein effet. Les milieux semi-naturels y sont en effet répartis de manière assez régulière du fait du relief particulier du site. De plus, ces milieux représentent environ 40% de l'occupation des sols dans la zone étudiée (en comptant les bois, les linéaires boisés et les prairies permanentes) et il est possible qu'au-delà d'une certaine proportion de milieux semi-naturels dans le paysage, leur effet soit moins marqué voire non significatif sur les assemblages d'espèces (With et Crist, 1995; Bilde et Topping, 2004), ceux-ci étant alors davantage influencés par les types de milieux et les pratiques de gestion. Tscharntke *et al.* (2002) ont par exemple trouvé un seuil critique de 20% de sol couvert par les milieux semi-naturels, en-dessous duquel le potentiel de contrôle biologique chute fortement et est conditionné par la distance à la bordure des cultures alors que cette influence de la distance à la bordure n'apparaît pas au-delà de ce seuil. Ceci permet de penser que les assemblages de prédateurs sont plus sensibles à l'effet du contexte paysager lorsque les milieux semi-naturels sont rares. Un autre résultat pouvant être interprété dans cette optique est la comparaison de plusieurs types de paysages différents en Bretagne qui a révélé l'importance supérieure du type de paysage (plus ou moins intensivement

cultivés) par rapport aux variables paysagères elles-mêmes (Aviron *et al.*, 2005), bien qu'il soit difficile de distinguer, dans l'effet du type de paysage, celui de la nature du paysage (composition et structure) de celui du type d'agriculture qui y est menée.

7.4.3. Autres sources de variabilité pouvant masquer l'effet du paysage

Les partitions de variance que nous avons faites pour relativiser l'influence du type de milieu, des conditions environnementales locales et du contexte paysager n'expliquent, dans le meilleur des cas, guère plus de la moitié de la variance totale des assemblages de Carabidae, malgré un nombre élevé de variables environnementales et l'optimisation de leur sélection. Ce type de résultat est par ailleurs tout à fait fréquent. La variance résiduelle est due à des facteurs non pris en compte, comme les interactions biotiques ou des qualités de micro-habitat, et à des problèmes d'agrégation, puisqu'il a été montré à de nombreuses reprises que les Carabidae, tant circulants qu'hivernants, ont des distributions spatiales agrégées dans tous les milieux échantillonnés (voir par exemple Niemelä et Spence, 1994; Holland *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2001; Maudsley *et al.*, 2002). Il est donc fortement possible que ces facteurs aient pu masquer partiellement l'effet des variables environnementales prises en compte dans les modèles, et notamment celui des variables paysagères.

7.5. Perspectives agroécologiques de ce travail

Nous n'avons pas identifié de menace sur la faune forestière des Carabidae dans le site d'étude puisque tous les bois, quelle que soit leur taille ou leur connectivité, hébergent les mêmes espèces. Les recommandations pratiques auxquelles ce travail peut aboutir concernent donc uniquement le domaine de l'agroécologie, puisque les Carabidae ont un potentiel intéressant en termes de régulation des populations d'organismes nuisibles aux cultures.

7.5.1. Quelles mesures agro-environnementales pour favoriser la présence des Carabidae dans les cultures?

Les mesures pour favoriser l'action des auxiliaires dans les cultures peuvent se concrétiser à deux échelles: à l'échelle du paysage, où l'on peut agir pour rétablir la présence de milieux semi-naturels dans l'optique de fournir des (micro-)habitats et des ressources pour les auxiliaires, ainsi qu'à l'échelle de la parcelle où l'on peut modifier des pratiques de gestion dans les parcelles cultivées mais également dans les milieux semi-naturels.

A l'échelle du paysage

A l'échelle du paysage, le contrôle biologique par conservation des habitats (*conservation biological control*) vise à augmenter le niveau de contrôle biologique des ravageurs des cultures grâce à la conservation et/ou à l'aménagement de milieux semi-

naturels qui pourront servir de refuge et fournir des ressources alternatives aux prédateurs de ces organismes (Landis *et al.*, 2000; Tscharntke *et al.*, 2007). Ici, nous avons constaté un effet du paysage significatif mais assez modéré sur les assemblages de Carabidae. Cependant, l'effet des accotements des cultures et des milieux semi-naturels adjacents aux cultures, selon le modèle proposé plus haut (Figure 58b), doit néanmoins être important puisque les marges des cultures en contact avec ces milieux jouent un rôle prépondérant. Des parcelles de petite taille seraient donc doublement judicieuses. Premièrement, il est raisonnable de penser que cette petite taille permet aux Carabidae ayant hiverné dans les marges ou les accotements des cultures d'en coloniser (rapidement) le centre. Cela pourrait expliquer le résultat d'une étude qui a démontré que la taille des parcelles était négativement corrélée à la densité ou à la richesse spécifique de plusieurs ordres d'insectes, dont les coléoptères (Fahrig et Jonsen, 1998). Deuxièmement, pour une forme donnée, une parcelle plus petite a un rapport périmètre sur aire plus élevé et donc une proportion relative de marges de cultures supérieure. Elle peut donc potentiellement abriter une densité moyenne d'auxiliaires supérieure pendant l'hiver (ceux qui dépendent des marges pour l'hivernation) et, on peut donc le penser, en augmenter l'abondance dans le paysage.

A l'échelle de la parcelle

A l'échelle des parcelles, puisque les Carabidae circulant dans les cultures y hivernent préférentiellement, au moins dans leurs marges, il paraît judicieux d'adapter les pratiques agricoles afin de favoriser leur installation et leur survie hivernale, en particulier dans les marges des cultures. Deux mesures essentielles peuvent être adoptées: un travail du sol plus superficiel et l'utilisation plus mesurée des pesticides dans les marges des cultures.

Les cultures suivies en 2009 avaient été travaillées avec des disques (*cover crop*), qui perturbent vraisemblablement moins le sol et sur une plus faible profondeur que le labour conventionnel pratiqué avec des socs. Comme discuté plus en amont, cela pourrait expliquer la forte hivernation de Carabidae que nous avons constatée dans les marges des cultures. En effet, si l'influence du labour conventionnel par rapport aux méthodes de travail du sol plus superficielles (*conservation tillage*) sur la densité et la richesse spécifique des macroarthropodes est très débattu lorsque les études sont centrées sur la faune circulante (pour une revue, voir Holland, 2004), deux études réalisées à l'aide de pièges à émergence ont néanmoins montré que le labour conventionnel a un effet délétère sur les macroarthropodes du sol par rapport au non-labour ou à des méthodes de travail plus superficielles (Holland et Reynolds, 2003; Thorbek et Bilde, 2004). Un travail du sol plus léger, au moins dans les marges des cultures, permettrait donc probablement d'augmenter la densité de Carabidae et potentiellement de nombreux autres auxiliaires dans cette zone et donc d'accroître le potentiel de contrôle biologique dans les parcelles ainsi traitées.

Puisque les marges des cultures concentrent des densités importantes de Carabidae et d'autres auxiliaires, il semble essentiel de limiter voire d'éliminer tout traitement à base de pesticide des marges des cultures afin d'en préserver le potentiel en termes de contrôle biologique. En effet, les insectes auxiliaires des cultures et les Carabidae en particulier sont très négativement affectés par les insecticides, qui ont des effets létaux ou sublétaux (Theiling et Croft, 1988), mais également par les herbicides, qui détruisent des micro-habitats favorisant la ponte ou la survie larvaire (Powell *et al.*, 1985; Brust, 1990) et qui sont également plus ou moins toxiques pour les prédateurs et les parasitoïdes, comme le sont aussi les acaricides et les fongicides (Theiling et Croft, 1988). Une telle mesure a été testée, et ses résultats sont convaincants (de Snoo, 1999). D'une part, la contamination des accotements par les pesticides est réduite de 95% par le non-traitement d'une bande de culture de trois mètres de large le long des bordures, ce qui a des conséquences environnementales positives bien plus large que la seule préservation d'un potentiel de contrôle biologique. D'autre part, l'abondance et la richesse spécifique des invertébrés, et notamment des Carabidae, sont supérieures dans les marges de cultures non traitées par rapport à celles subissant le même traitement que le reste de la culture. Enfin, la perte de rendement en blé d'hiver dans les marges de cultures non traitées, de 10 à 20% par rapport aux marges traitées, était en majeure partie financièrement compensée par les économies réalisées en produits phytosanitaires. De plus, cette mesure est également positive pour d'autres groupes puisque les marges non traitées étaient plus riches en adventices et plus favorables aux oiseaux insectivores, ceci pouvant donc avoir une incidence positive sur des espèces menacées.

7.5.2. Nécessité d'étudier d'autres groupes d'auxiliaires

Les résultats présentés ici et les conclusions qui en découlent sont cependant à nuancer de par le fait qu'une seule famille d'arthropodes a été étudiée. Des travaux ont en effet montré que différents groupes taxonomiques, même parmi les arthropodes épigés, peuvent répondre différemment aux mêmes contraintes environnementales (Weibull *et al.*, 2003; Jeanneret *et al.*, 2003b; Dauber *et al.*, 2005) et que la richesse et la diversité spécifiques des insectes épigés, dont les Carabidae, est peu corrélée à celles de l'ensemble des insectes (Duelli et Obrist, 1998).

Il serait donc bienvenu de compléter cette étude avec d'autres groupes d'arthropodes épigés et non épigés impliqués dans le contrôle biologique des ravageurs et notamment des prédateurs plus spécialistes ou des parasitoïdes, afin de voir si les relations que nous avons établies entre le type de milieu, les conditions locales ainsi que le paysage d'une part et la présence des Carabidae d'autre part se vérifient ou non. Enfin, d'autres groupes taxonomiques offrant d'autres services écosystémiques utiles aux cultures comme la pollinisation ou le recyclage des nutriments doivent également être considérés.

Nous avons observé un effet majeur du type de milieu sur les assemblages de Carabidae, qui sont également influencés de manière importante par les conditions environnementales locales et le contexte paysager. Les assemblages d'espèces dans les bois, très semblables entre eux et dominés par quelques grosses espèces aptères, ne sont pas menacés par les effets de lisière, limités à quelques mètres ou quelques dizaines de mètres, puisque la plupart des espèces forestières des coteaux de Gascogne utilisent la lisière forestière comme la zone intérieure des bois et sont même capables d'utiliser la lisière du milieu ouvert adjacent. Dans les milieux temporaires, les assemblages de Carabidae sont beaucoup plus hétérogènes, riches et dominés par de petites espèces ailées.

Nos résultats ne nous permettent pas de tirer de conclusion définitive sur la validité du modèle de colonisation cyclique des Carabidae dans les coteaux de Gascogne. Cependant, plusieurs de nos observations sont contraires avec le modèle tel que présenté couramment. L'hivernation des Carabidae s'est faite majoritairement dans les marges des cultures et non dans leurs accotements, et ce quelle que soit la taille, la mobilité des espèces considérées, ou bien encore la forme sous laquelle elles hivernent. Nous n'avons pas non plus observé d'espèces de milieu ouvert dont le profil de répartition spatiale indiquerait une dépendance vis-à-vis des lisières forestières. Si des mouvements de colonisation cyclique existent bel et bien pour certaines espèces, ils doivent donc se faire entre l'intérieur des cultures et leurs marges. La gestion différentielle des marges de cultures pourrait être une manière intéressante de promouvoir le potentiel des Carabidae en tant que prédateurs bénéfiques aux cultures, puisqu'ils sont nombreux à y hiverner et à y circuler.

Bibliographie

- Akaike H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**: 716-723
- Altieri M. A. (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**: 19-31
- Alvarez T., Frampton G. K. et Goulson D. (2000) The role of hedgerows in the recolonisation of arable fields by epigeal Collembola. *Pedobiologia* **44**: 516-526
- Andersen A. (1997) Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col, Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift fur Angewandte Entomologie* **121**: 77-80
- Anderson M. et Gribble N. (1998) Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* **23**: 158-167
- Antvogel H. et Bonn A. (2001) Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography* **24**: 470-482
- Aviron S., Burel F., Baudry J. et Schermann N. (2005) Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **108**: 205-217
- Baars M. A. et Dijk T. S. V. (1984) Population Dynamics of Two Carabid Beetles at a Dutch Heathland: I. Subpopulation Fluctuations in Relation to Weather and Dispersal. *Journal of Animal Ecology* **53**: 375-388
- Baker A. N. et Dunning R. A. (1975) Some Effects of Soil Type and Crop Density on the Activity and Abundance of the Epigeic Fauna, Particularly Carabidae, in Sugar-Beet Fields. *Journal of Applied Ecology* **12**: 809-818
- Baker S., Barmuta L., McQuillan P. et Richardson A. (2007) Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clearfelled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management* **239**: 92-101
- Barbosa O. et Marquet P. (2002) Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* **132**: 296-306
- Bedford S. et Usher M. (1994) Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **48**: 295-305
- Benjamini Y. et Hochberg Y. (1995) Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* **57**: 289-300
- Bianchi F. J. J. A. et van der Werf W. (2004) Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecological Modelling* **171**: 177-193
- Bianchi F., Booij C. et Tschardt T. (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 1715-1727

- Bilde T. et Topping C. (2004) Life history traits interact with landscape composition to influence population dynamics of a terrestrial arthropod: A simulation study. *Ecoscience* **11**: 64-73
- Blake S., Foster G. N., Fisher G. E. J. et Ligertwood G. L. (1996) Effects of management practices on the carabid faunas of newly established wildflower meadows in southern Scotland. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 139-147
- Blake S., Foster G., Eyre M. et Luff M. (1994) Effects of habitat type and grassland management-practices on the body-size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia* **38**: 502-512
- den Boer P. J. et den Boer-Daanje W. (1990) On life history tactics in carabid beetles: are there only spring- and autumn-breeders? Dans: *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*, 7th European Carabidologist Meeting, London, éd. N. E. Stork, pp. 247-258. Intercept, Andover, UK.
- Bohac J. (1999) Staphylinid beetles as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**: 357-372
- Bouget C. (2004) Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager. Thèse de Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 452 pp.
- Brust G. E. (1990) Direct and indirect effects of four herbicides on the activity of carabid beetles (coleoptera: Carabidae). *Pesticide Science* **30**: 309-320
- Burel F. (1989) Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology* **2**: 215-226
- du Bus de Warnaffe G., Deconchat M., Ladet S. et Balent G. (2006) Variability of cutting regimes in small private woodlots of south-western France. *Annals of Forest Science* **63**: 915-927
- du Bus de Warnaffe G. et Dufrêne M. (2004) To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. *Ecography* **27**: 701-714
- Cadenasso M. L., Traynor M. M. et Pickett S. T. A. (1997) Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 774-782
- Cadenasso M., Pickett S., Weathers K. et Jones C. (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* **53**: 750-758
- Carmona D. et Landis D. (1999) Influence of refuge habitats and cover crops on seasonal activity-density of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in field crops. *Environmental Entomology* **28**: 1145-1153
- Chen J., Franklin J. et Spies T. (1992) Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* **2**: 387-396

- Cole L. J., McCracken D. I., Dennis P., Downie I. S., Griffin A. L., Foster G. N., Murphy K. J. et Waterhouse T. (2002) Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **93**: 323-336
- Connell J. H. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* **199**: 1302-1310
- Coombes D. et Sotherton N. (1986) The dispersal and distribution of polyphagous predatory coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology* **108**: 461-474
- Dajoz R. (2002) *Les coléoptères Carabidés et Ténébrionidés: écologie et biologie*. Tec et Doc., Paris, France, 522 pp.
- Dauber J., Purtauf T., Allspach A., Frisch J., Voigtländer K. et Wolters V. (2005) Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography* **14**: 213-221
- Debinski D. et Holt R. (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**: 342-355
- Deconchat M. (1999) Exploitation forestière et biodiversité. Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 186 pp.
- Dennis P., Thomas M. et Sotherton N. (1994) Structural Features of Field Boundaries Which Influence the Overwintering Densities of Beneficial Arthropod Predators. *Journal of Applied Ecology* **31**: 361-370
- Dennis P. et Fry G. L. A. (1992) Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems & Environment* **40**: 95-115
- Desender K. (1982) Ecological and Faunal Studies on Coleoptera in Agricultural Land. II. Hibernation of Carabidae in Agro-Ecosystems. *Pedobiologia* **23**: 295-303
- Desender K. et Alderweireldt M. (1988) Population dynamics of adult and larval Carabid beetles in a maize field and its boundary. *Journal of Applied Entomology* **106**: 13-19
- Diekoetter T., Wamser S., Wolters V. et Birkhofer K. (2010) Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **137**: 108-112
- Digweed S., Currie C., Carcamo H. et Spence J. (1995) Digging out the digging-in effect'' of pitfall traps: Influences depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia* **39**: 561-576
- Douglas D. J., Vickery J. A. et Benton T. G. (2010) Variation in arthropod abundance in barley under varying sowing regimes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **135**: 127-131
- Drapela T., Moser D., Zaller J. G. et Frank T. (2008) Spider assemblages in winter oilseed rape affected by landscape and site factors. *Ecography* **31**: 254-262

- Duelli P. et Obrist M. (2003) Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology* **4**: 129-138
- Duelli P. et Obrist M. K. (1998) In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and conservation* **7**: 297-309
- Duelli P., Obrist M. K. et Schmatz D. R. (1999) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**: 33-64
- Duelli P., Studer M., Marchand I. et Jakob S. (1990) Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* **54**: 193-207
- Dufrêne M. et Legendre P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**: 345-366
- Dunning J. B., Danielson B. J. et Pulliam H. R. (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* **65**: 169-175
- Ewers R. M. et Didham R. K. (2007) The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation biology* **21**: 926-936
- Ewers R. et Didham R. (2008) Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**: 5426-5429
- Eyre M. D., Labanowska-Bury D., Avayanos J. G., White R. et Leifert C. (2009) Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in an intensively managed vegetable crop landscape in eastern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **131**: 340-346
- Eyre M. et Luff M. (1994) Carabid species assemblage of North-East England woodlands. Dans: *Carabid beetles ecology and evolution*, pp. 277-281. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Eyre M., Rushton S., Luff M. et Telfer M. (2005) Investigating the relationships between the distribution of British ground beetle species (Coleoptera, Carabidae) and temperature, precipitation and altitude. *Journal of Biogeography* **32**: 973-983
- Fadda S., Orgeas J., Ponel P., Buisson E. et Dutoit T. (2008) Conservation of grassland patches failed to enhance colonization of ground-active beetles on formerly cultivated plots. *Environmental Conservation* **35**: 109-116
- Fadl A., Purvis G. et Towey K. (1996) The effect of time of soil cultivation on the incidence of *Pterostichus melanarius* (Illig) (Coleoptera: Carabidae) in arable land in Ireland. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 207-214
- Fahrig L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**: 487-515
- Fahrig L. et Jonsen I. (1998) Effect of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. *Ecosystems* **1**: 197-205
- Forman R. T. T. (1995) *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 656 pp.

- Fournier E. et Loreau M. (2001) Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* **16**: 17-32
- French B. et Elliott N. (1999) Temporal and spatial distribution of ground beetle (Coleoptera : Carabidae) assemblages in grasslands and adjacent wheat fields. *Pedobiologia* **43**: 73-84
- French B., Elliott N., Berberet R. et Burd J. (2001) Effects of riparian and grassland habitats on ground beetle (Coleoptera : Carabidae) assemblages in adjacent wheat fields. *Environmental Entomology* **30**: 225-234
- Gardner S. M. (1991) Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Communities on Upland Heath and Their Association with Heathland Flora. *Journal of Biogeography* **18**: 281-289
- Geiger F., Wackers F. et Bianchi F. (2009) Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *Biocontrol* **54**: 529-535
- Gobbi M. et Fontaneto D. (2008) Biodiversity of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **127**: 273-276
- Good J. A. et Giller P. S. (1991) The Effect of Cereal and Grass Management on Staphylinid (Coleoptera) Assemblages in South-West Ireland. *Journal of Applied Ecology* **28**: 810-826
- Greenslade P. J. M. (1964) The Distribution, Dispersal and Size of a Population of *Nebria brevicollis* (F.), with Comparative Studies on Three Other Carabidae. *Journal of Animal Ecology* **33**: 311-333
- Hatten T., Bosque-Perez N., Labonte J., Guy S. et Eigenbrode S. (2007) Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environmental Entomology* **36**: 356-368
- Heliölä J., Koivula M. et Niemelä J. (2001) Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* **15**: 370-377
- Hendrickx F., Maelfait J.-P., Van Wingerden W., Schweiger O., Speelmans M., Aviron S., Augenstein I., Billeter R., Bailey D., Bukacek R., Burel F., Diekötter T., Dirksen J., Herzog F., Liira J., Roubalova M., Vandomme V. et Bugter R. (2007) How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* **44**: 340-351
- Holland J. et Fahrig L. (2000) Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **78**: 115-122
- Holland J. M. (2004) The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **103**: 1-25

- Holland J. M., Birkett T. et Southway S. (2009) Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *Biocontrol* **54**: 19-33
- Holland J. M., Thomas C. F. G., Birkett T. et Southway S. (2007) Spatio-Temporal Distribution and Emergence of Beetles in Arable Fields in Relation to Soil Moisture. *Bulletin of Entomological Research* **97**: 89-100
- Holland J. (2002) *The agroecology of carabid beetles*. 356 pp. Intercept Ltd, Andover, UK.
- Holland J. et Luff M. (2000) The effects of agricultural practices on Carabidae intertemperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews* **5**: 109-129
- Holland J., Perry J. et Winder L. (1999) The within-field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research* **89**: 499-513
- Holland J. et Reynolds C. (2003) The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* **47**: 181-191
- Holopainen J., Bergman T., Hautala E. et Oksanen J. (1995) The ground beetle fauna (Coleoptera: Carabidae) in relation to soil properties and foliar fluoride content in spring cereals. *Pedobiologia* **39**: 193-206
- Honek A. et Jarosik V. (2000) The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* **97**: 517-525
- Hurka K. (1996) *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlin, Czech Republic, 565 pp.
- Huston M. A. (1994) *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 708 pp.
- Idinger J. et Kromp B. (1997) Ground photoeclector evaluation of different arthropod groups in unfertilized, inorganic and compost-fertilized cereal fields in eastern Austria. *Biological Agriculture & Horticulture* **15**: 171-176
- Irmeler U. (2003) The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **98**: 141-151
- Jeannel R. (1942) *Coléoptères carabiques, I and II*. Faune de France. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, France, 1173 pp.
- Jeanneret P., Schupbach B., Pfiffner L. et Walter T. (2003a) Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **18**: 253-263
- Jeanneret P., Schüpbach B. et Luka H. (2003b) Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **98**: 311-320

- Jones M. (1979) The abundance and reproductive activity of common Carabidae in a winter wheat crop. *Ecological Entomology* **4**: 31-43
- Judas M., Dornieden K. et Strothmann U. (2002) Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level. *Journal of Biogeography* **29**: 491-508
- Jukes M., Peace A. et Ferris R. (2001) Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management* **148**: 271-286
- Kagawa Y. et Maeto K. (2009) Spatial population structure of the predatory ground beetle *Carabus yaconicus* (Coleoptera: Carabidae) in the mixed farmland-woodland satoyama landscape of Japan. *European Journal of Entomology* **106**: 385-391
- Keddy P. A. (1992) Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**: 157-164
- Kinnunen H., Jarvelainen K., Pakkala T. et Tiainen J. (1996) The effect of isolation on the occurrence of farmland carabids in a fragmented landscape. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 165-171
- Koivula M., Hyyrylainen V. et Soininen E. (2004) Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. *Journal of Insect Conservation* **8**: 297-309
- Kotze D. et Samways M. (2001) No general edge effects for invertebrates at Afromontane forest/grassland ecotones. *Biodiversity and Conservation* **10**: 443-466
- Kromp B. (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**: 187-228
- Lövei G., Magura T., Tothmeresz B. et Kodobocz V. (2006) The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 283-289
- Lövei G. et Sunderland K. (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* **41**: 231-256
- Landis D., Wratten S. et Gurr G. (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**: 175-201
- Lang A. (2000) The pitfalls of pitfalls: a comparison of pitfall trap catches and absolute density estimates of epigeal invertebrate predators in Arable Land. *Journal of Pest Science* **73**: 99-106
- Larsen K. J., Work T. T. et Purrington F. F. (2003) Habitat use patterns by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of northeastern Iowa. *Pedobiologia* **47**: 288-299
- Laurance W. (2000) Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology et Evolution* **15**: 134-135

- Lee J. et Landis D. (2002) Non-crop habitat management for carabid beetles. Dans: *The agroecology of carabid beetles*, éd. J. Holland, pp. 279-303. Intercept Ltd, Andover, UK.
- Legendre P. et Gallagher E. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**: 271-280
- Lindroth C. (1945) *Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia*. Smithsonian Institution Libraries. Washington, USA, 630 pp.
- Luff M. (2002) Carabid assemblage organization and species composition. Dans: *The agroecology of carabid beetles*, pp. 41-79. Intercept Ltd, Andover, UK.
- Luff M. (2007) *The Carabidae (ground beetles) of Britain and Ireland*. Handbooks for the Identification of British Insects Volume 4 Part 2. Field Studies Council. Royal Entomological Society, 252 pp.
- Lys J. et Nentwig W. (1994) Improvement of the overwintering sites for Carabidae, Staphylinidae and Araneae by strip-management in a cereal field. *Pedobiologia* **38**: 238-242
- MacArthur R. et Wilson E. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387
- Magura T. (2002) Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management* **157**: 23-37
- Magura T., Kodobocz V. et Tothmeresz B. (2001a) Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography* **28**: 129-138
- Magura T., Tothmeresz B. et Molnar T. (2001b) Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation* **10**: 287-300
- Martins da Silva P., Aguiar C. A. S., Niemelä J., Sousa J. P. et Serrano A. R. M. (2008) Diversity patterns of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) along a gradient of land-use disturbance. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **124**: 270-274
- Matlack G. (1993) Microenvironment Variation Within and Among Forest Edge Sites in the Eastern United-States. *Biological Conservation* **66**: 185-194
- Maudsley M., Seeley B. et Lewis O. (2002) Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **89**: 77-89
- Mazerolle M. J. et Villard M. A. (1999) Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review. *Ecoscience* **6**: 117-124
- Menalled F., Smith R., Dauer J. et Fox T. (2007) Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **118**: 49-54
- Millan de la Peña N., Butet A., Delettre Y., Morant P. et Burel F. (2003) Landscape context and carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **94**: 59-72

- Millar R., Anderson M. et Zunun G. (2005) Fitting nonlinear environmental gradients to community data: A general distance-based approach. *Ecology* **86**: 2245-2251
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington DC, USA, 86 pp.
- Molnar T., Magura T., Tothmeresz B. et Elek Z. (2001) Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology* **37**: 297-300
- Mommertz S., Schauer C., Kusters N., Lang A. et Filser J. (1996) A comparison of D-Vac suction, fenced and unfenced pitfall trap sampling of epigeal arthropods in agroecosystems. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 117-124
- Moonen A. et Barberi P. (2008) Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **127**: 7-21
- Moore R. (2001) Emergence trap developed to capture adult large pine weevil *Hylobius abietis* (Coleoptera : Curculionidae) and its parasite *Bracon hylobii* (Hymenoptera : Braconidae). *Bulletin of Entomological Research* **91**: 109-115
- Murcia C. (1995) Edge effects in fragmented forests - implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 58-62
- Nève G. (1994) Influence of temperature and humidity on the activity of three *Carabus* species. Dans: *Carabid beetles ecology and evolution*, pp. 189-192. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Niemelä J., Haila Y. et Punttila P. (1996) The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* **19**: 352-368
- Niemelä J. et Spence J. (1994) Distribution of Forest Dwelling Carabids (Coleoptera) - Spatial Scale and the Concept of Communities. *Ecography* **17**: 166-175
- Noordhuis R., Thomas S. et Goulson D. (2001) Overwintering populations of beetle larvae (Coleoptera) in cereal fields and their contribution to adult populations in the spring. *Pedobiologia* **45**: 84-95
- Oberg S. et Ekblom B. (2006) Recolonisation and distribution of spiders and carabids in cereal fields after spring sowing. *Annals of Applied Biology* **149**: 203-211
- Ouin A., Sarthou J.-P., Bouyjou B., Deconchat M., Lacombe J.-P. et Monteil C. (2006) The species-area relationship in the hoverfly (Diptera, Syrphidae) communities of forest fragments in southern France. *Ecography* **29**: 183-190
- Pavuk D. M., Purrington F. F., Williams C. E. et Stinner B. R. (1997) Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Activity Density and Community Composition in Vegetationally Diverse Corn Agroecosystems. *American Midland Naturalist* **138**: 14-28
- Pfiffner L. et Luka H. (2000) Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **78**: 215-222

- Pimentel D., Stachow U., Takacs D. A., Brubaker H. W., Dumas A. R., Meaney J. J., O'Neil J. A. S., Onsi D. E. et Corzilius D. B. (1992) Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forestry Systems. *Bioscience* **42**: 354-362
- Pizzoloto R., Brandmayr P. et Mazzei A. (2003) Carabid beetles in a mediterranean region: biogeographical and ecological features. Dans: *Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting*, pp. 244-254.
- Powell W., Dean G. J. et Dewar A. (1985) The influence of weeds on polyphagous arthropod predators in winter wheat. *Crop Protection* **4**: 298-312
- Price P. W. (1976) Colonization of crops by arthropods: non-equilibrium communities in soybean fields. *Environmental Entomology* **5**: 605-611
- Prodon R. et Lebreton J. D. (1981) Breeding avifauna of a mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* **37**: 21-38
- Purtauf T., Roschewitz I., Dauber J., Thies C., Tscharntke T. et Wolters V. (2005a) Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **108**: 165-174
- Purtauf T., Dauber J. et Wolters V. (2005b) The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* **142**: 458-464
- Purvis G. et Fadl A. (1996) Emergence of Carabidae (Coleoptera) from pupation: A technique for studying the « productivity » of carabid habitats. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 215-223
- Purvis G. et Fadl A. (2002) The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera : Carabidae) in arable land. *Pedobiologia* **46**: 452-474
- Purvis G., Fadl A. et Bolger T. (2001) A multivariate analysis of cropping effects on Irish ground beetle assemblages (Coleoptera : Carabidae) in mixed arable and grass farmland. *Annals of Applied Biology* **139**: 351-360
- Pywell R., James K., Herbert I., Meek W., Carvell C., Bell D. et Sparks T. (2005) Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation* **123**: 79-90
- Rackham O. (1998) Savanna in Europe. Dans: *The Ecological History of European Forests*, éd. K. J. Kirby et C. Watkins, pp. 1-24. CAB International, Wallingford, UK.
- Rand T. A., Tylianakis J. M. et Tscharntke T. (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* **9**: 603-614
- Ribera I., Dolédec S., Downie I. et Fostera G. (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* **82**: 1112-1129

- Ries L., Fletcher R. J., Battin J. et Sisk T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 491-522
- Robinson R. A. et Sutherland W. J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* **39**: 157-176
- Sanderson R. A., Rushton S. P., Cherrill A. J. et Byrne J. P. (1995) Soil, Vegetation and Space: An Analysis of Their Effects on the Invertebrate Communities of a Moorland in North-East England. *Journal of Applied Ecology* **32**: 506-518
- Saska P., Vodde M., Heijerman T., Westerman P. et van der Werf W. (2007) The significance of a grassy field boundary for the spatial distribution of carabids within two cereal fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **122**: 427-434
- Scherrer B. (1984) *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur, Chicoutimi, Québec, Canada, 850 pp.
- de Snoo G. R. (1999) Unsprayed field margins: effects on environment, biodiversity and agricultural practice. *Landscape and Urban Planning* **46**: 151-160
- Sotherton N. (1984) The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Annals of Applied Biology* **105**: 423-429
- Spence J., Langor D., Niemelä J., Carcamo H. et Currie C. (1996) Northern forestry and carabids: The case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 173-184
- Spence J. et Niemelä J. (1994) Sampling Carabid Assemblages with Pitfall Traps - the Madness and the Method. *Canadian Entomologist* **126**: 881-894
- Spitzer L., Konvicka M., Benes J., Tropek R., Tuf I. H. et Tufova J. (2008) Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation* **141**: 827-837
- Sunderland K. (2002) Invertebrate pest control by carabids. Dans: *The agroecology of carabid beetles*, éd. J. Holland, pp. 279-303. Intercept Ltd, Andover, UK.
- Symondson W. O. C., Glen D. M., Ives A. R., Langdon C. J. et Wiltshire C. W. (2002a) Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five year. *Ecology* **83**: 137-147
- Symondson W., Sunderland K. et Greenstone M. (2002b) Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* **47**: 561-594
- Taboada A., Kotze D. et Salgado J. (2004) Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain. *European Journal of Entomology* **101**: 555-563
- Theiling K. M. et Croft B. A. (1988) Pesticide side-effects on arthropod natural enemies: A database summary. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **21**: 191-218
- Thiele H. (1977) *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne, 369 pp.

- Thomas C., Brown N. et Kendall D. (2006) Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **113**: 51-61
- Thomas C., Parkinson L., Griffiths G., Garcia A. et Marshall E. (2001) Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology* **38**: 100-116
- Thomas C., Parkinson L. et Marshall E. (1998) Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* **116**: 103-112
- Thomas M., Mitchell H. et Wratten S. (1992a) Abiotic and biotic factors influencing the winter distribution of predatory insects. *Oecologia* **89**: 78-84
- Thomas M., Wratten S. et Sotherton N. (1992b) Creation of Island Habitats in Farmland to Manipulate Populations of Beneficial Arthropods - Predator Densities and Species Composition. *Journal of Applied Ecology* **29**: 524-531
- Thorbek P. et Bilde T. (2004) Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* **41**: 526-538
- Toft S. et Bilde T. (2002) Carabid diets and food value. Dans: *The agroecology of carabid beetles*, éd. J. M. Holland, pp. 81-110. Intercept Ltd, Andover, UK.
- Tooley J. et Brust G. (2002) Weed seed predation by carabid beetles. Dans: *The agroecology of carabid beetles*, éd. J. Holland, pp. 215-229. Intercept Ltd, Andover, UK.
- Trautner J. et Geigenmuller K. (1987) *Tiger beetles and ground beetles: illustrated key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe*. Margraf, Germany, 488 pp.
- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A. et Thies C. (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**: 354-363
- Tscharntke T., Bommarco R., Clough Y., Crist T. O., Kleijn D., Rand T. A., Tylianakis J. M., Nohuys S. van et Vidal S. (2007) Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* **43**: 294-309
- Vanbergen A., Woodcock B., Watt A. et Niemelä J. (2005) Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography* **28**: 3-16
- Vera F. W. M. (2000) *Grazing ecology and forest history*. CAB International, Wallingford, UK, 506 pp.
- Vigna Taglianti A. (2010) Fauna Europea: Carabidae. Dans: *Audisio, P. (2010) Fauna Europaea: Coleoptera 2. Fauna Europaea version 2.3*, <http://www.faunaeur.org>
- Wallin H. (1985) Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats. *Pedobiologia* **28**: 19-34

- Weathers K. C., Cadenasso M. L. et Pickett S. T. A. (2001) Forest Edges as Nutrient and Pollutant Concentrators: Potential Synergisms between Fragmentation, Forest Canopies, and the Atmosphere. *Conservation Biology* **15**: 1506-1514
- Weeks R. et McIntyre N. (1997) A comparison of live versus kill pitfall trapping techniques using various killing agents. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **82**: 267-273
- Weibull A. et Ostman O. (2003) Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* **4**: 349-361
- Weibull A., Ostman O. et Granqvist A. (2003) Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* **12**: 1335-1355
- Wissinger S. (1997) Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: A template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* **10**: 4-15
- With K. A. et Crist T. O. (1995) Critical Thresholds in Species' Responses to Landscape Structure. *Ecology* **76**: 2446
- Woodcock B. A., Redhead J., Vanbergen A. J., Hulmes L., Hulmes S., Peyton J., Nowakowski M., Pywell R. F. et Heard M. S. (2010) Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **139**: 181-186
- Yamazaki K., Sugiura S. et Kawamura K. (2002) Environmental Factors Affecting the Overwintering Distribution of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) on a Forest Floor in Central Japan. *Entomological Science* **5**: 125-130
- Yamazaki K., Sugiura S. et Kawamura K. (2003) Ground beetles (Coleoptera : Carabidae) and other insect predators overwintering in arable and fallow fields in central Japan. *Applied Entomology and Zoology* **38**: 449-459

Annexes

Annexe 1. Liste des espèces de Carabidae capturées dans l'ensemble de ce travail, ainsi que leurs traits biologiques et écologiques.

La description précise des traits et de leurs modalités est donnée dans le tableau 1.

Espèce	Code	Habitat	Régime alimentaire	Stade hivernant	Statut alaire	Taille
<i>Abax (Abax) parallelepipedus</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	abapar	f	pr	l	a	l
<i>Acinopus (Acinopus) picipes</i> (Olivier, 1795)	acipic	o			a	l
<i>Acupalpus (Acupalpus) brunnipes</i> (Sturm, 1825)	acubru				m	s
<i>Acupalpus (Acupalpus) elegans</i> (Dejean, 1829)	acuele	o			m	s
<i>Acupalpus (Acupalpus) meridianus</i> (Linne, 1761)	acumer	o	po	a	m	s
<i>Agonum (Agonum) muelleri</i> (Herbst, 1784)	agomue	o	pr	a	m	s
<i>Agonum (Agonum) nigrum</i> Dejean, 1828	agonig		pr		m	m
<i>Amara (Amara) aenea</i> (De Geer, 1774)	amaaen	o	ph	a	m	s
<i>Amara (Amara) anthobia</i> A. Villa & G.B. Villa, 1833	amaant	g	ph		m	s
<i>Amara (Amara) communis</i> (Panzer, 1797)	amacom	o	ph	l	m	s
<i>Amara (Amara) eurynota</i> (Panzer, 1796)	amaeur	o	ph	l	m	m
<i>Amara (Amara) familiaris</i> (Duftschmid, 1812)	amafam	o	ph	a	m	s
<i>Amara (Amara) lucida</i> (Duftschmid, 1812)	amaluc	o	ph		m	s
<i>Amara (Amara) nitida</i> Sturm, 1825	amanit	o	ph		m	s
<i>Amara (Amara) ovata</i> (Fabricius, 1792)	amaova	o	ph	a	m	m
<i>Amara (Amara) similata</i> (Gyllenhal, 1810)	amasim	o	ph	a	m	m
<i>Amara (Percosia) equestris</i> (Duftschmid, 1812)	amaequ	o	ph	l	m	m
<i>Amara (Zezea) fulvipes</i> (Audinet-Serville, 1821)	amaful	o	ph		m	m
<i>Amara (Zezea) rufipes</i> Dejean, 1828	amaruf		ph		m	m
<i>Amara (Zezea) strenua</i> Zimmermann, 1832	amastr	o	ph		m	m
<i>Amblystomus niger</i> (Heer, 1841)	ambnig	o	po	a	m	s
<i>Anchomenus (Anchomenus) dorsalis</i> (Pontoppidan, 1763)	ancdor	o	pr	a	m	s
<i>Anisodactylus (Anisodactylus) binotatus</i> (Fabricius, 1787)	anibin	o	pr	a	m	m
<i>Asaphidion stierlini</i> (Heyden, 1880)	asasti	g	pr	a	m	s
<i>Badister (Badister) bullatus</i> (Schrank, 1798)	badbul	g	pr	a	m	s
<i>Badister (Baudia) dilatatus</i> Chaudoir, 1837	baudil	g	pr	a	m	s
<i>Brachinus (Brachinus) crepitans</i> (Linne, 1758)	bracre	o	pr	a	m	m
<i>Brachinus (Brachinus) elegans</i> Chaudoir, 1842	braele	o	pr		m	s
<i>Brachinus (Brachinus) psophia</i> Audinet-Serville, 1821	brapso	o	pr		m	s
<i>Brachinus (Brachynidius) explodens</i> Duftschmid, 1812	braexp	o	pr		m	s
<i>Brachinus (Brachynidius) sclopeta</i> (Fabricius, 1792)	brascl	o	pr		m	s
<i>Brachinus (Brachynolomus) immaculicornis</i> Dejean, 1826	braimm	o	pr		m	s
<i>Bradycellus (Bradycellus) verbasci</i> (Duftschmid, 1812)	braver	g	ph	l	m	s
<i>Calathus (Calathus) fuscipes</i> (Goeze, 1777)	calfus	o	pr	l	a	l
<i>Calathus (Neocalathus) erratus</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	calerr	g		l	d	m
<i>Calodromius bifasciatus</i> (Dejean, 1825)	calbif	o			m	s
<i>Carabus (Archicarabus) nemoralis</i> O.F. Muller, 1764	carnem	f	pr	l	a	l
<i>Carabus (Chrysocarabus) splendens</i> Olivier, 1790	carspl		pr		a	l

Espèce	Code	Habitat	Régime alimentaire	Stade hivernant	Statut alaire	Taille
<i>Carabus (Megodontus) violaceus purpurascens</i> Fabricius, 1787	carpur	g	pr	l	a	l
<i>Carabus (Tachypus) auratus</i> Linne, 1761	caraur	f	pr	a	a	l
<i>Carabus (Tachypus) cancellatus</i> Illiger, 1798	carcan	o	pr	a	a	l
<i>Cephalophonus cephalotes</i> (Fairmaire & Laboulbene, 1854)	cepcap	o	ph		m	l
<i>Chlaeniellus nigricornis</i> (Fabricius, 1787)	chlrig			a	m	m
<i>Chlaeniellus nitidulus</i> (Schrank, 1781)	chlnit				m	m
<i>Chlaenius (Trichochlaenius) chrysocephalus</i> (P. Rossi, 1790)	chlchr	o			m	m
<i>Cicindela (Cicindela) campestris</i> Linne, 1758	ciccam	o	pr	l	m	l
<i>Clivina (Clivina) fossor</i> (Linne, 1758)	clifos	o	pr	a	m	s
<i>Demetrius (Demetrius) atricapillus</i> (Linne, 1758)	dematr	o	pr	a	m	s
<i>Diachromus germanus</i> (Linne, 1758)	diager	o	ph	a	m	m
<i>Dinodes (Dinodes) decipiens</i> (L. Dufour, 1820)	dindec	o			m	m
<i>Dromius (Dromius) quadrimaculatus</i> (Linne, 1758)	droqua	f	pr	a	m	s
<i>Gynandromorphus etruscus</i> (Quensel in Schonherr, 1806)	gynetr	o			m	m
<i>Harpalus (Harpalus) affinis</i> (Schrank, 1781)	haraff	o	po	l	m	m
<i>Harpalus (Harpalus) atratus</i> Latreille, 1804	haratr	o	ph		m	l
<i>Harpalus (Harpalus) cupreus</i> Dejean, 1829	harcup	o	ph		m	l
<i>Harpalus (Harpalus) dimidiatus</i> (P. Rossi, 1790)	hardim	o	ph		m	l
<i>Harpalus (Harpalus) distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)	hardis	o	ph	a	m	m
<i>Harpalus (Harpalus) latus</i> (Linne, 1758)	harlat	g	ph	a	m	m
<i>Harpalus (Harpalus) oblitus</i> Dejean, 1829	harobl	o	ph		m	m
<i>Harpalus (Harpalus) serripes</i> (Quensel in Schonherr, 1806)	harser	o	ph	a	m	m
<i>Harpalus (Harpalus) tardus</i> (Panzer, 1797)	hartar	g	ph	a	m	m
<i>Leistus (Leistus) fulvibarbis</i> Dejean, 1826	leiful	f	pr	l	m	s
<i>Leistus (Pogonophorus) montanus</i> Stephens, 1828	leimon	o			a	m
<i>Leistus (Pogonophorus) spinibarbis</i> (Fabricius, 1775)	leispi	f			m	m
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	lorpil	g	pr	a	m	s
<i>Metallina (Metallina) lampros</i> (Herbst, 1784)	metlam	o	pr	a	d	s
<i>Metallina (Metallina) properans</i> (Stephens, 1828)	metpro	o	pr	a	d	s
<i>Microlestes luctuosus</i> Holdhaus in Apfelbeck, 1904	micluc	o	pr	a	d	s
<i>Microlestes negrita</i> (Wollaston, 1854)	micneg	o	pr	a	m	s
<i>Nebria (Nebria) brevicollis</i> (Fabricius, 1792)	nebbre	g	pr	l	m	m
<i>Nebria (Nebria) salina</i> Fairmaire & Laboulbene, 1854	nebsal	o	pr	l	m	m
<i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean, 1826	notqua		pr		d	s
<i>Notiophilus rufipes</i> Curtis, 1829	notruf	f	pr	a	m	s
<i>Ocydromus (Peryphanes) deletus</i> (Audinet-Serville, 1821)	ocydel	f	pr	a	m	s
<i>Ocys harpaloides</i> (Audinet-Serville, 1821)	ocyhar	o		a	m	s
<i>Olisthopus fuscatus</i> Dejean, 1828	olifus	o			m	s
<i>Olisthopus sturmii</i> (Duftschmid, 1812)	olistu	g			d	s
<i>Ophonus (Hesperophonus) azureus</i> (Fabricius, 1775)	ophazu	o	ph	a	d	s
<i>Ophonus (Metophonus) parallelus</i> (Dejean, 1829)	ophpar	o	ph		m	s
<i>Ophonus (Metophonus) puncticeps</i> Stephens, 1828	ophpun	o	ph	l	m	s

Espèce	Code	Habitat	Régime alimentaire	Stade hivernant	Statut alaire	Taille
<i>Ophonus (Metophonus) rupicola</i> (Sturm, 1818)	ophrup	o	ph	a	m	m
<i>Ophonus (Ophonus) ardosiacus</i> (Lutshnik, 1922)	ophard	o	ph		m	m
<i>Ophonus (Ophonus) diffinis</i> (Dejean, 1829)	ophdif	o	ph		m	m
<i>Ophonus (Ophonus) sabulicola</i> (Panzer, 1796)	ophsab	o	ph		m	l
<i>Ophonus (Ophonus) stictus</i> Stephens, 1828	ophsti	o	ph		m	l
<i>Paradromius (Manodromius) linearis</i> (Olivier, 1795)	parlin	g	pr	l	m	s
<i>Paranchus albipes</i> (Fabricius, 1796)	paralb				m	s
<i>Parophonus (Parophonus) maculicornis</i> (Duftschmid, 1812)	parmac	o	ph	a	m	s
<i>Parophonus (Parophonus) mendax</i> (P. Rossi, 1790)	parmen	g			m	s
<i>Philochthus iricolor</i> (Bedel, 1879)	phiiri	o			m	s
<i>Philochthus lunulatus</i> (Geffroy in Fourcroy, 1785)	philun		pr	a	m	s
<i>Philorhizus melanocephalus</i> (Dejean, 1825)	phimel	g	pr	a	m	s
<i>Phyla obtusa</i> (Audinet-Serville, 1821)	phyobt	o		a	d	s
<i>Poecilus (Poecilus) cupreus</i> (Linne, 1758)	poecup	o	po	a	m	m
<i>Poecilus (Poecilus) versicolor</i> (Sturm, 1824)	poever	o	po	a	m	m
<i>Polistichus connexus</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	polcon	o			m	m
<i>Pseudoophonus (Pseudoophonus) griseus</i> (Panzer, 1796)	psegri	o		l	m	m
<i>Pseudoophonus (Pseudoophonus) rufipes</i> (De Geer, 1774)	pseruf	o	po	l	m	l
<i>Pterostichus (Adelosia) macer</i> (Marsham, 1802)	ptemac	o			m	l
<i>Pterostichus (Argutor) vernalis</i> (Panzer, 1796)	ptever			a	d	s
<i>Pterostichus (Platysma) niger</i> (Schaller, 1783)	ptenig	g	pr	l	m	l
<i>Pterostichus (Pseudomaseus) anthracinus</i> (Illiger, 1798)	pteant	g		a	d	m
<i>Pterostichus (Pseudomaseus) minor</i> (Gyllenhal, 1827)	ptemin	o			d	s
<i>Pterostichus (Pseudomaseus) nigrita</i> (Paykull, 1790)	ptenia	o	pr	l	m	m
<i>Pterostichus (Pterostichus) cristatus</i> (L. Dufour, 1820)	ptecri	f	pr	l	a	l
<i>Pterostichus (Steropus) madidus</i> (Fabricius, 1775)	ptemad	f	po	l	a	l
<i>Scybalicus oblongiusculus</i> (Dejean, 1829)	scyobl	o			m	m
<i>Sinechostictus (Sinechostictus) stomoides</i> (Dejean, 1831)	sinsto				m	s
<i>Stenolophus (Stenolophus) teutonius</i> (Schrank, 1781)	steteu	g	po	a	m	s
<i>Stomis (Stomis) pumicatus</i> (Panzer, 1796)	stopum	g	pr	a	a	s
<i>Syntomus impressus</i> (Dejean, 1825)	synimp				a	s
<i>Syntomus obscurouguttatus</i> (Duftschmid, 1812)	synobs	o	pr	a	m	s
<i>Trechus (Trechus) quadristriatus</i> (Schrank, 1781)	trequa	g	pr	l	d	s
<i>Zabrus (Zabrus) tenebrioides</i> (Goeze, 1777)	zabten	o	ph	l	m	l
<i>Zuphium (Zuphium) olens</i> (P. Rossi, 1790)	zupole			m	m	

Annexe 2. Article traitant des effets de lisières sur les assemblages de Carabidae circulants à l'interface entre les bois et les milieux agricoles, publié dans la revue *Agricultural and Forest Entomology*. Le contenu de cet article se rattache au chapitre 4.

Edge effects on ground beetles at the woodlot–field interface are short-range and asymmetrical

Anthony Roume¹, Marc Deconchat, Laurent Raison, Gérard Balent and Annie Ouin*

INRA, UMR 1201 DYNAFOR, INRA/INP-ENSAT, F-31326 Castanet Tolosan, France and *Université de Toulouse, UMR 1201 DYNAFOR, INRA/INP-ENSAT, BP 32607, 31326 Castanet Tolosan, France

- Abstract**
- 1 Boundaries between woodlots and agricultural habitats are numerous in temperate agricultural landscapes and influence ecological processes in both woodlots and agricultural habitats.
 - 2 We aimed to determine how far the species assemblage of ground beetles in woodlot and open habitats was influenced by the presence of the woodlot–field boundary.
 - 3 We studied the distribution of ground beetles on both sides of the boundaries of four woodlots along transects of pitfall traps ($n = 140$). The depth of edge influence (i.e. the distance from the boundary at which the presence of the boundary has no more significant influence) on the species assemblage of ground beetles in each woodlot and in each agricultural habitat was determined with nonlinear canonical analysis of principal coordinates, an ordination method that is followed by nonlinear regression of the principal coordinates on distance from the boundary.
 - 4 The depth of edge influence on the species assemblages of ground beetles was asymmetrical relative to the boundary: it was generally higher and had higher variability in open habitats (14.4 ± 12.3 m) than in woodlots (4.9 ± 2.3 m). Species assemblages of ground beetles in edges were a mix between both adjacent species assemblages. Edge effects in woodlots were deeper in the woodlots exhibiting a deeper penetration of open habitat species. Symmetrically, edge effects in open habitat were deeper in the open habitats with a deeper diffusion of forest species into the open habitat.
 - 5 Forest ground beetles were not threatened by edge effects. Rather, edge effects are likely to benefit agriculture, mostly through the dispersal of predatory forest species into agricultural fields.

Keywords Beneficial insects, Carabidae, Coleoptera, depth of edge influence, forest–agriculture interface, nonlinear canonical analysis of principal coordinates, temperate rural landscape.

Introduction

The interaction between forest and agricultural habitats is a key factor shaping insect diversity in temperate landscapes, where these habitats are often highly interspersed and subjected to edge effects (Fahrig, 2003). Edge effects are defined by local variations in abiotic and biotic parameters, such as microclimate, species abundance and species assemblage.

Correspondence: Anthony Roume. Tel.: +335 61 28 53 46; fax: +335 61 28 54 11; e-mail: anthony.roume@toulouse.inra.fr

¹Present address: INRA Centre de Toulouse, UMR 1201 DYNAFOR, Chemin de Borde Rouge, BP 52627 F-31326 Castanet Tolosan, France.

Such variations occur in response to the interaction between two different adjacent habitats across an abrupt transition zone defined as the boundary (Matlack, 1993; Murcia, 1995; Cadenasso *et al.*, 2003; Ries *et al.*, 2004). Edge effects influence both adjacent patches and result in edge zones on both sides of the boundary. For example, in forest edge zones, microclimatic conditions are less buffered than in forest core areas, and biotic parameters, such as vegetation composition and structure, or ecological processes, such as predation and competition, also differ compared with the forest core area (Matlack, 1993; Murcia, 1995).

Species characteristic of a particular habitat can respond to edge effects in distinct manners. They can be a strict specialist

of their habitat and never cross the boundary or even avoid the edge zone of their habitat. Alternatively, they can be indifferent or benefit from the presence of the adjacent habitat and spread in this habitat close to the boundary or even concentrate in the edge zone of their habitat (Ries *et al.*, 2004).

To evaluate the spatial extent of these two manifestations of edge effects and their potential implication for agriculture, it is necessary to measure how far species and their assemblages in both woodlots and adjacent open habitats are influenced by the presence of a boundary. The distance over which species or their assemblage are influenced by the boundary is defined as the penetration depth of edge influence (DEI) on them in the habitat concerned (Chen *et al.*, 1992).

Among insects affected by habitat fragmentation and habitat boundaries (Didham *et al.*, 1996; Hunter, 2002), ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are convenient subjects to study forest–agricultural habitat boundaries because representative species are found in both wooded and open habitats, with different species assemblages in the two habitats (Bedford & Usher, 1994; Lovei & Sunderland, 1996). The sensitivity of ground beetles to environmental factors such as microclimate and vegetation cover, which vary greatly between forest and open habitats, has been reported as explaining the differences in species assemblages between the two habitats (Lovei & Sunderland, 1996). Moreover, ground beetles are one of the most common and abundant families of ground-dwelling arthropods and may thus have an important ecological role in their ecosystem. In particular, a number of them are known to consume weed seeds or to be generalist predators of agricultural pests (Lovei & Sunderland, 1996; Kromp, 1999; Warner *et al.*, 2008). Because they are active early in crop fields and have a broad range of preys, their assemblages in fields are thought to play a complementary role in pest control to that of specialist predators, which may take a longer time to develop in crop fields (Symondson *et al.*, 2002).

The DEI on ground beetles has rarely been statistically estimated (Magura, 2002; Baker *et al.*, 2007) but would be useful to evaluate the potential effect of woodlots as enhancers of pest control when located in the vicinity of crops. Consequently, the objectives of the present study were first to quantify the DEI on species assemblages of ground beetles, on both sides of woodlot–open habitat (crop field or grassland) boundaries. Then, we aimed to describe the distribution of species characteristic from both habitats through the boundary, aiming to relate DEI with species distributions and to assess whether species characteristic from woodlots or open habitats are present: (i) only in their habitat except in its edge zone; (ii) in their habitat and in its edge zone; or (iii) in their habitat (including its edge) and also in the adjacent habitat with a lower abundance. Finally, we related transition in species assemblage through the edges studied to environmental conditions.

Materials and methods

Site

The study was carried out in the long-term socioecological research site ‘Valleys and Hills of Gascogne’, a rural region located in south-western France (43°16'N, 0°54'E).

This temperate agro-forested landscape is characterized by boundaries between forest and agriculture that present a sharp contrast as a result of regular management by farmers and are quantitatively important because of the high number of small woodlots (total forest cover approximately 15% of total area). The region is hilly (250–400 m a.s.l.) and has a sub-Atlantic climate with mountain and slight Mediterranean influences (mean annual temperature, 12.5 °C; mean annual precipitation, 750 mm).

We selected woodlots that were representative of the site with respect to area, vegetation composition, type of management and adjacent habitat, and that also contained boundaries that have been present for several decades. Moreover, we chose woodlots that were in direct contact with a crop field or grassland, that had not recently been logged, and that were located within a few square kilometres. South-facing edges have higher insulation than the other edges of woodlots, which leads to a higher contrast between woodlot and open habitat conditions at south-facing edges compared with the other edges (Ries *et al.*, 2004). Consequently, south-facing edges are considered to have the deepest edge effect and were selected in the present study. Four sites, each composed of a woodlot and its adjacent open habitat, were selected taking all these conditions into account, as well as the fact that many other studies have been carried out on a similar number of cases (Bedford & Usher, 1994; Barbosa & Marquet, 2002; Baker *et al.*, 2007). The respective woodlot areas were 13 ha (woodlot denoted W13), 11 ha (W11), 2 ha (W2) and 0.8 ha (W1). All the woodlots were dominated by oak species (*Quercus robur* and *Quercus pubescens*) and were managed as coppices with standing trees. The nature of the adjacent open habitat was different between the four sites (W1, grassland; W2, oilseed rape; W11, soybean; W13, winter wheat). As a consequence of the differences in woodlot size and adjacent open habitats, sites were used to draw patterns of response (of ground beetles) to the boundary that were representative of the diversity found in the landscape but not to compare these pattern between the four sites. The study was conducted in 2006 in all the sites except for W13-wheat, which was studied in 2007.

Ground beetle trapping

A woodlot boundary was defined as the line joining the bases of the first trees (diameter at 1.3 m height > 10 cm) belonging to the woodlot. All sites were studied with 35 pitfall traps. We defined two 70-m transects (15 pitfall traps each) in the two sites with the largest woodlots and three 45-m transects (10 pitfall traps each) in the two remaining sites in accordance with the previous study reported by Barbosa and Marquet (2002). Transects were centred on and perpendicular to the boundary and, within each site, transects were separated by at least 25 m. The transects were shorter in the smallest woodlots than in the largest ones because, otherwise, traps would have been closest from another boundary than the studied one as a result of the area and shape of the woodlots. Along a given transect, the traps were 5 m from each other, starting 2.5 m from the boundary in each direction (Fig. 1). To sample the species assemblage of ground beetles undergoing the lowest edge effects, five additional pitfall traps were installed in the centre of each woodlot,

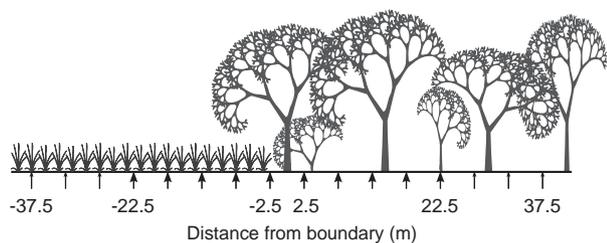


Figure 1 Transect crossing a woodlot–field boundary. The cups under the distance axis represent pitfall traps. Small arrowheads represent traps that were present only in the sites with the largest woodlots (W11-soybean and W13-wheat), whereas large arrowheads represent traps that were present in all sites. Negative values of distance represent open habitat.

forming the 10-m diagonals of a square with traps in the corners and at the centre (distances from the nearest edge were 40, 60, 80 and 130 m, respectively, in W1, W2, W11 and W13).

Pitfall traps are largely used to study ground beetles because they comprise a simple and affordable method. Nonetheless, it is noteworthy that their catches do not measure the real density of species; rather, they give a measure of the activity density of the species at the place where the traps are positioned (Thiele, 1977). Traps were unbaited and consisted of a plastic cup with a funnel (diameter 8 cm) level with the soil surface. They contained 100 mL of 5% formaldehyde solution to preserve the beetles. Ground beetles being active mostly between April and October in the region of the study, the traps were in place all over this period (7 months) to catch both early and late species, although they were left open only for 1 week/month to limit the number of catches. Sampling ground beetles during 1 week per month is not exhaustive but we considered that discontinuous trapping was sufficient for a comparative study (Barbosa & Marquet, 2002; Baker *et al.*, 2007; Ewers & Didham, 2008). The pattern of edge effects on the diversity of ground beetles at a forest–grassland boundary has been shown to be similar during two consecutive years (Magura *et al.*, 2001). As in most studies concerning edge effects on ground beetles, we thus sampled ground beetles during a single year (Bedford & Usher, 1994; Barbosa & Marquet, 2002; Magura, 2002; Taboada *et al.*, 2004; Baker *et al.*, 2007; Gaublomme *et al.*, 2008). Ground beetles were identified to species with morphological keys (Jeannel, 1942; Hürka, 1996) and named according to *Fauna Europea* (2010). We summed ground beetle abundance over the whole trapping period and used species abundances per trap for analysis.

The species caught were grouped into forest species, generalist species and open habitat species in accordance with previous publications (Lindroth, 1945; Thiele, 1977; Hürka, 1996; Ribera *et al.*, 1999; Fournier & Loreau, 2001; Thomas *et al.*, 2002; Pizzolotto *et al.*, 2005) and previous observations made in the study site (A. Roume, unpublished data). Only four species out of 46 (corresponding to 22 individuals) could not be attributed to a particular group because no information was found about their habitat (Appendix).

Environmental variables were recorded in the immediate surroundings of each trap (in a radius of 1 m) to observe subtle differences along the transects that could explain species

assemblage changes. We measured ground moisture in the first 5 cm of soil (Hygrometer Thetaprobe ML2x; Dynamex Inc., Houston, Texas), light intensity (luxmeter HANNA HI 975000; Hanna Instruments, Woonsocket, Rhode Island), bare ground and ground cover by moss, litter and dead wood using the visual estimate vegetation coverage grid of Prodon and Lebreton (1981). Vegetation cover in the 0–25, 25–50 and 50–100 cm strata was also estimated by the same visual method, and it was estimated by the number of interceptions of a vertical pole by vegetation in the 1–2, 2–4 and 4–6 strata.

Statistical analysis

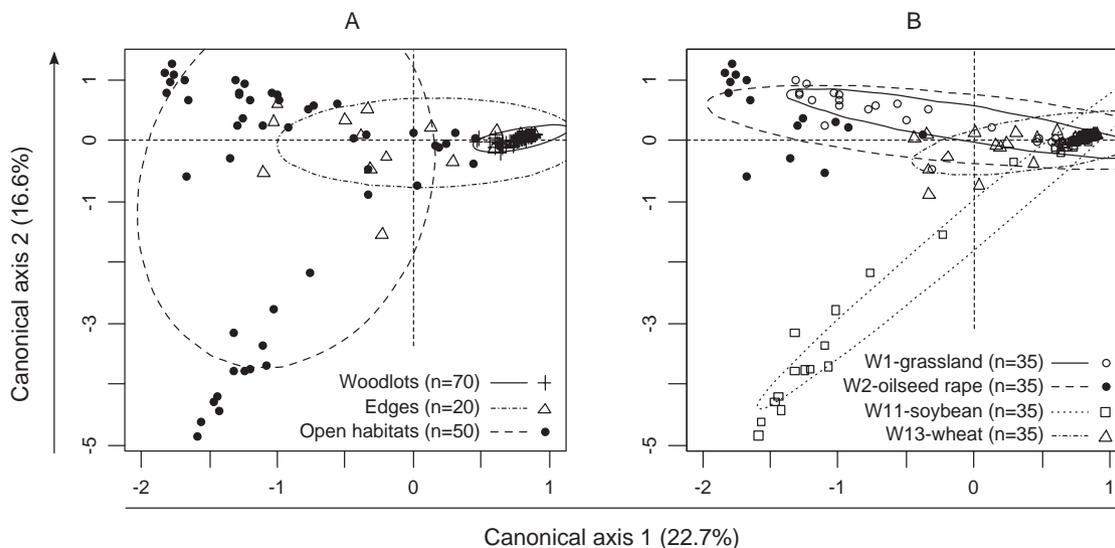
As a first step, we performed correspondence analysis of the abundance of ground beetle species from all the traps to validate the existence of two distinct species assemblages of ground beetles in woodlots and open habitats. The analysis was also performed to check whether species assemblages in edges were clearly separated from those of both adjacent habitats or constituted a transition between them. The main axes were thus interpreted according to their relationships with habitat (woodlot, open habitat or edge) and with specific sites in which the traps were located.

Second, because the species assemblage of edges was found to constitute a transition between adjacent species assemblages, we then determined the DEI on the species assemblage of ground beetles by nonlinear canonical analysis of principal coordinates (NCAP). This method consists of an ordination of species assemblages followed by a nonlinear regression of the first principal coordinate(s) of this ordination, performed on the distance from the boundary (Millar *et al.*, 2005). We chose a logistic model for this regression because we expected variations in the species assemblage of ground beetles to be steepest near the boundary and to decrease further from the boundary (Millar *et al.*, 2005; Baker *et al.*, 2007). The DEI was computed as the distance from the boundary giving an assemblage similar to the estimated species assemblage of the habitat centre at the 95% level (i.e. if the NCAP score characterizing woodlots is 1 and that characterizing open habitats is 0, then the respective DEIs in woodlots and open habitats are the distances from the boundary at which the score estimated with the logistic regression is equal to 0.95 and 0.05). The mathematical form of the logistic model fixes a symmetrical curve around the inflection point (corresponding to the boundary in the model) and thus an equal DEI in the two adjacent habitats, which may be ecologically inappropriate. To measure DEI in woodlots without the constraint of a symmetrical curve around the boundary, we chose to apply the method separately on woodlots and open habitats. For woodlots, we applied the method only to woodlot traps, and traps located 2.5 and 22.5 m from the boundary in the open habitats (i.e. to represent the open habitat extremity of the species assemblage gradient). Then, we computed the DEI in open habitat by using all open habitat traps and those located 2.5 and 22.5 m from the boundary in the woodlots.

Third, we related the position of species assemblages on the woodlot–open habitat gradient (i.e. the score of traps given by NCAP, used here as the response variable) with environmental

Table 1 Mean \pm SD abundance, number of species and Shannon equitability index per trap in woodlot and open habitat of each site

Site	Number of ground beetles		Number of species		Shannon equitability index	
	Woodlot	Open habitat	Woodlot	Open habitat	Woodlot	Open habitat
W1-grassland	58.7 \pm 14.2	67.8 \pm 30.3	5.10 \pm 1.21	11.80 \pm 2.04	0.64 \pm 0.18	0.79 \pm 0.08
W2-oilseed rape	53.1 \pm 26.3	72.1 \pm 50.6	3.45 \pm 0.76	12.27 \pm 2.49	0.54 \pm 0.19	0.73 \pm 0.14
W11-soybean	66.9 \pm 26.4	29.9 \pm 11.8	5.40 \pm 0.94	7.20 \pm 2.04	0.67 \pm 0.17	0.74 \pm 0.12
W13-wheat	32.1 \pm 10.8	25.6 \pm 8.9	3.95 \pm 1.47	7.27 \pm 2.22	0.52 \pm 0.18	0.77 \pm 0.14

**Figure 2** Correspondence analysis computed on all the traps used in the present study. Traps were grouped in three classes according to their distance from boundary ('edge' represents traps located 2.5 m from the boundary on both of its sides, 'woodlot' and 'open habitat' denote the remaining traps in the corresponding habitats; A) or according to the site in which they were located (B). Ellipses represent the main area occupied by each group, and are centred on the barycentre of this group.

variables measured along the transects (used as predictor variables). The scores of woodlot traps were extracted from the NCAP on woodlots and those of open habitat traps were extracted from the NCAP on open habitats. Then, a generalized linear model was computed separately on each of the four sites after having selected relevant predictor variables with a forward stepwise method.

The different transects of each site were not used as pseudoreplicates but all traps were included simultaneously in the same model, for all analyses. All the analyses were performed using R software, version 2.8.1 (R Development Core Team, 2008) and NCAP was performed using the author's code (Millar, 2005).

Results

We caught a total of 7145 ground beetles belonging to 46 species during the trapping period. Within each site, the abundance of ground beetles was comparable in the woodlot and the adjacent open habitat, except for W11-oilseed rape where ground beetles in the woodlot were twice as abundant than in the open habitat (Student's *t*-test, $t = 5.6$, $P < 0.001$; Table 1). All woodlots showed similar abundance of ground beetles except W13 in which fewer ground beetles were trapped

compared with the other woodlots ($t > 3$ and $P < 0.005$ for all comparisons). W1 and W11 had higher number of species and equitability than W2 and W13 ($t > 2.7$ and $P < 0.01$ for all comparisons of species richness between W1 or W11 and W2 or W13; $t > 2.1$ and $P < 0.05$ for comparisons of equitability). Finally, the grassland and oilseed rape crop adjacent to W1 and W2 showed a higher abundance and number of species than the other open habitats studied ($t > 3.1$ and $P < 0.005$ for all comparisons of abundance between grassland or oilseed rape and wheat or soybean; $t > 5$ and $P < 0.001$ for comparisons of species richness). Open habitats had higher number of species per trap and higher evenness than their adjacent woodlot ($t > 3$ and $P < 0.005$) except for W11-oilseed rape for which the evenness of ground beetle assemblages was not significantly different between both habitats ($t = 1.3$ and $P = 0.19$).

Species assemblages of ground beetles in edges

The first plane of the correspondence analysis clearly showed that the traps on the positive extreme of the first axis (approximately half the traps) were grouped and thus had a lower variability of their species assemblage in comparison with the traps on the opposite side of the first axis in this plane (Fig. 2). Looking at the habitat in which the traps were located (Fig. 2A),

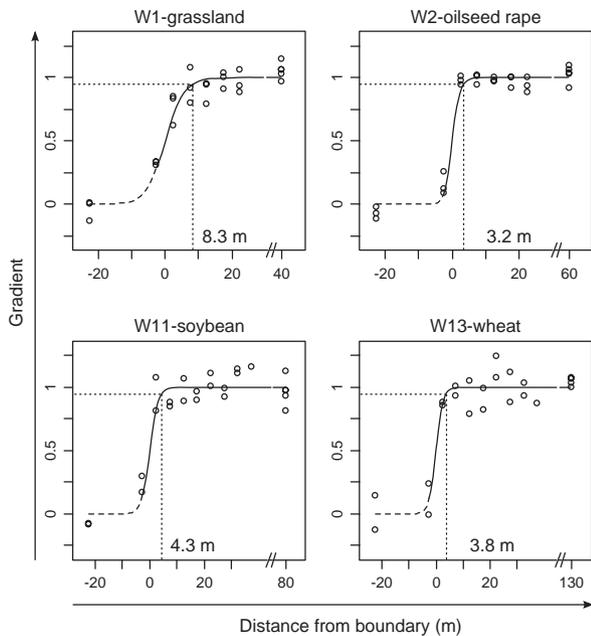


Figure 3 Plots of the logistic gradient (solid line) fitted to the species assemblage of ground beetles in woodlots along transects perpendicular to woodlot boundaries (nonlinear canonical analysis of principal coordinates method). The vertical axis shows the score of the traps (dots) on the gradient between open habitat and woodlot assemblages. Negative values of distance represent open habitat. Dotted lines indicate the distance from the boundary at which the assemblage is 95% similar to woodlot centre assemblage and the depth of edge influence (DEI) is indicated. Analyses are performed separately on each woodlot. The abscissa axis contains a gap between the last trap on transects and the centre of the woodlot. The respective correlations (R^2) of the logistic regressions for W1-grassland, W2-oilseed rape, W11-soybean and W13-wheat are 0.941, 0.973, 0.909 and 0.911, respectively.

we observed that the aggregated traps with higher value on the first axis were located in woodlots or in edges, whereas the other traps corresponded to open habitat and the remaining edge traps. The second axis discriminated the different open habitats, separating the soybean crop adjacent to W11 from the other open habitats (Fig. 2B).

Edge traps (situated 2.5 m from the boundary in the woodlots and in the adjacent open habitats) were on average located between woodlot and open habitat traps on the first plane of this analysis, revealing that the species assemblages of ground beetles near woodlot boundaries were intermediate between open habitat and woodlot species assemblages.

DEI on the species assemblage of ground beetles

The DEI on the species assemblage of ground beetles in woodlots had a mean \pm SD of 4.9 ± 2.3 m and ranged from 3.2 to 4.3 m for W13, W11 and W2, whereas W1 had a DEI of 8.3 m (Fig. 3).

The DEI on the species assemblage of ground beetles in open habitats had a mean \pm SD of 14.4 ± 12.3 m. W1-grassland (11.7 m) and W11-soybean (11.4 m) had a similar and median DEI, whereas W2-oilseed rape showed a four-fold lower DEI

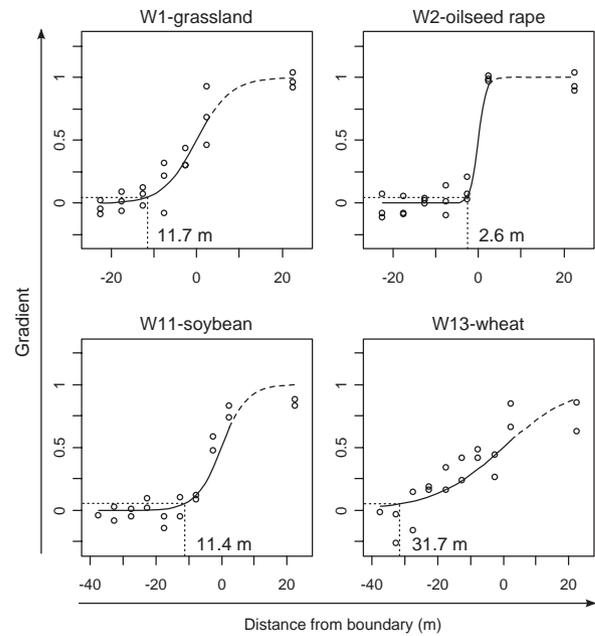


Figure 4 Plots of the logistic gradient (solid line) fitted to the species assemblage of ground beetles in open habitats along transects perpendicular to woodlot boundaries (nonlinear canonical analysis of principal coordinates method). The vertical axis shows the score of the traps (dots) on the gradient between open habitat and woodlot assemblages. Negative values of distance represent open habitat. Dotted lines indicate the distance from the boundary at which the assemblage is 95% similar to the estimated assemblage of the open habitat centre and the depth of edge influence (DEI) is indicated. Analyses performed separately on each woodlot. The respective correlations (R^2) of the logistic regressions for W1-grassland, W2-oilseed rape, W11-soybean and W13-wheat are 0.912, 0.970, 0.908 and 0.701, respectively.

(2.6 m) and W13-wheat had a three-fold higher DEI (31.7 m) (Fig. 4). DEI in the open habitat was 1.4-, 2.7- and 8.3-fold higher, respectively, than DEI in the woodlot for W1-grassland, W11-soybean and W13-wheat. W2-oilseed rape was the only site showing a slightly lower DEI (1.2-fold lower) in the open habitat than in the woodlot.

Different edge effects depending on species

Among the species collected, four were classified as forest species: *Abax parallelepipedus* Piller & Mitterpacher, *Carabus auratus* Linnaeus, *Carabus nemoralis* O.F. Müller and *Pterostichus madidus* Fabricius (cf. Appendix). These species accounted for more than 95% of the individuals caught in each of the four woodlots and *Carabus auratus* was the dominant species in all woodlots. These four species were present in woodlot edges, as well as in woodlot centres.

As a whole, forest species were also present in the adjacent open habitats, with a decrease in abundance as the distance from the woodlot increased (Fig. 5). This was true of all the species in this group except *A. parallelepipedus*, which was only found in the woodlots. The presence of forest species in adjacent open habitats was most prominent in the grassland and the

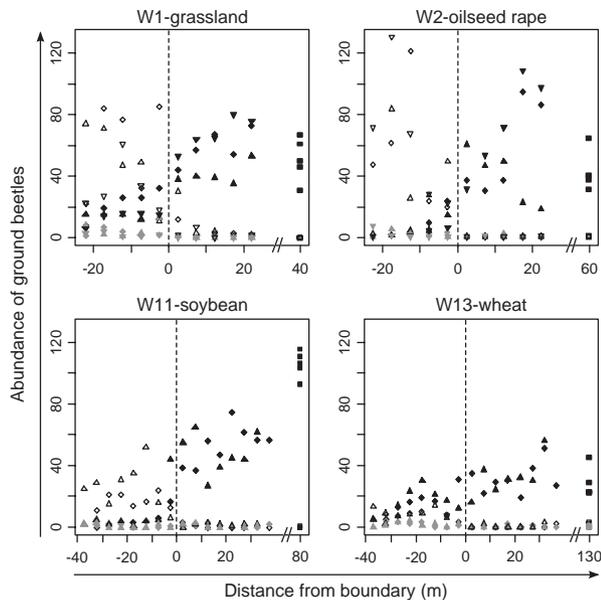


Figure 5 Total abundance of forest (black symbols), generalist (grey symbols) and open habitat species (open symbols) along the two or three transects for each of the four woodlots studied. Negative values of distance represent open habitat and dashed lines represent the position of the boundary. The abscissa axis contains a gap between the last trap on transects and the centre of the woodlot. The species belonging to the three groups are listed in the Appendix.

wheat crop adjacent to W1 and W13 (respectively). By contrast, open habitat species were rarely trapped in woodlots, except in W1 where the penetration of open habitat species was slightly greater than in the other woodlots. Only five of the species caught were generalist species, and they were caught in fewer numbers compared with forest and open habitat species. They showed greater abundance in open habitats than in woodlots. It is noteworthy that none of the species caught was more abundant in edges than in the adjacent habitats.

Relationship between the species assemblages of ground beetles and environmental variables

The score of the species assemblages on the woodlot–open habitat gradient was related to environmental variables. All of the four models (corresponding to the four sites) computed were highly significant. Litter cover was the most recurrent predictor variable in the models (present in three out of four models; Table 2). Moss cover, bare ground and light intensity were present in two models and vegetation cover in the 0–25 cm, 25–50 cm and 1–2 m strata had a significant contribution in only one model each (Table 2).

Discussion

Species assemblage of ground beetles across woodlot boundaries

The results obtained in the present study show that the main factor that influenced the species assemblages of ground beetles was the position relative to woodlot–open habitat boundary. Its influence was found in all sites, showing consistent edge effects whatever the size of the woodlot or the nature of the adjacent open habitat.

The coexistence of ground beetle species from forest and open habitats in the forest edges has been reported previously for a range of biogeographical and ecological contexts (Bedford & Usher, 1994; Baker *et al.*, 2007). However, the existence of edge-associated or edge-preferring species (more frequently caught in forest edges than in core forest area) is controversial. Their presence was observed in a number of studies in temperate landscapes (Bedford & Usher, 1994; Magura *et al.*, 2001; Molnar *et al.*, 2001; Magura, 2002), whereas they were not observed in temperate and nontemperate landscapes (Spence *et al.*, 1996; Heliölä *et al.*, 2001; Kotze & Samways, 2001; Taboada *et al.*, 2004; Baker *et al.*, 2007). The presence of edge associated species could be related to the natural occurrence of gradual forest edges in the biogeographical context concerned, which could have enabled edge specialized species to

Table 2 Relationship between nonlinear canonical analysis of principal coordinates score of traps and environmental variables: results of a generalized linear model after a forward stepwise selection of environmental variables computed separately on each of the four sites

	W1-grassland	W2-rape	W11-soybean	W13-wheat
Light intensity	– ($t = -1.51$)	– ($t = -5.74$)***	– ($t = -21.11$)***	–
Bare ground	+ ($t = 3.02$)**	–	–	+ ($t = 6.04$)***
Litter	+ ($t = 4.81$)***	+ ($t = 5.43$)***	–	+ ($t = 11.25$)***
Moss	+ ($t = 5.09$)***	–	–	+ ($t = 5.63$)***
V.25	–	–	–	+ ($t = 2.55$)*
V.50	+ ($t = 2.57$)*	–	–	–
V2	–	–	+ ($t = 2.20$)*	+ ($t = 1.52$)
Degrees of freedom	29	32	32	29
Total variance	6.753	8.324	7.941	6.495
Variance explained (%)	92.6	96.7	95.3	93.7

Level to which the coefficient of the variable in the model is different from zero:

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

The superior part of the table gives the contribution of each variable to the model. –, negative correlation; +, positive correlation; a blank entry means that the variable was not selected by the algorithm; the number in parenthesis indicates the value of the statistic of the corresponding Student's t -test. V.25, V.50 and V2 indicate the respective vegetation cover in the 0–25 cm, 25–50 cm and 1–2 m strata.

evolve. The physiognomy of the edges in the present study area, which were generally quite abrupt because of frequent management operations, could explain the absence of ground beetle species associated with edge habitats. As a consequence of this absence of edge-associated species and the presence of species from both adjacent habitats in the woodlot–open habitat edges, we found that the species assemblage of ground beetles in the edge zone constituted a transition between the assemblages of woodlots and open habitats.

DEI on the species assemblage of ground beetles in woodlots

Quantifying the DEI on ground beetles in forests and woodlots has led to contrasting results being reported in the literature. For ground beetles, values explicitly reported in previous studies are in the range 5–22 m despite the fact that they rely on different trapping designs and concern very diverse ecological and biogeographical contexts such as an agro-forested landscape in England (5 m; Bedford & Usher, 1994), boreal forest–clearcut boundaries (<15 m; Heliölä *et al.*, 2001), old forest–grassland boundaries in eastern Europe (approximately 10 m; Magura, 2002) or wet eucalyptus forest–clearcut boundaries (22 m; Baker *et al.*, 2007). The results obtained in the present study match the lower limit of this range. This suggests that, in the landscape of the present study, edge effects in wooded habitats do not extend far from boundaries. The woodlots investigated did not, however, enable us to test the existence of large-scale edge effects as have been reported in several studies showing edge effects reaching hundreds of metres or kilometres (Laurance, 2000; Ewers & Didham, 2008).

Asymmetry of edge effects on the species assemblages in woodlots and open habitats

We have not found previous studies in the literature dealing with the DEI on the species assemblages in open habitats adjacent to woodlots or forests. The results reported in the present study show that the DEI in open habitats was more variable than that in the woodlots but was of the same order of magnitude (a few metres to a few dozens of metres). The fact that DEI on ground beetles was higher in the open habitat than in the woodlot in three out of four sites reveals an asymmetrical effect of the boundary on both adjacent habitats in terms of width of the edges created in both adjacent habitats. The higher variability of the DEI in open habitats than in woodlots was probably linked to the fact that woodlots were quite homogeneous in the site despite their different sizes and adjacent habitats, whereas open habitats were much more heterogeneous as a result of the nature of vegetation cover and associated management practices.

Factors related to the DEI on the species assemblages of ground beetles

The presence of forest species in the open habitats was quite important and was more prominent in the sites showing a high DEI in the open habitat, revealing that variability of the

DEI in open habitats was related to the presence of forest species outside the woodlots near the boundary. The presence of ground beetles belonging to forest species at this location could be beneficial to agriculture because most of them are known to prey on pests such as slugs (Symondson *et al.*, 2002). Conversely, open habitat species were much less abundant in woodlots than forest species were in open habitats, which is also the conclusion of a study dealing with forest–farmland edges (Koivula *et al.*, 2004). In the present study, these open habitat species were more abundant in the woodlot that had the highest DEI (W1) than in the other woodlots, so that we can hypothesize that DEI in the woodlots was related to the penetration of open habitat species.

The score of the species assemblages on the gradient between the species assemblages of open habitat and those of woodlots was in most cases correlated with cover by litter, moss, the proportion of bare ground and/or light intensity. This is not unexpected because previous studies have demonstrated the influence of microhabitat for ground beetles, particularly at habitat edges (Lovei & Sunderland, 1996; Magura, 2002). On the basis of this result, we can hypothesize that woodlot edges with trees shading the open habitat could favour the presence of forest species in the open habitat and thus promote their beneficial effects for agriculture.

Pitfall traps give a measure of the activity–density of insects, meaning that the abundance of a species in a trap increases not only with its absolute density, but also with its activity (Thiele, 1977). The low abundance of open habitat species in edges and their confinement to a very narrow edge zone implies that individuals of these species are not numerous and/or are not fully active in the edge. However, predatory beetles, and in particular ground beetles, have been reported to use field margins, hedges and woodlands as overwintering sites (Sotherton, 1985; Kagawa & Maeto, 2009). The presence of the open habitat species that we found in woodlot edges may be linked to individuals moving to open habitats after emergence or returning to edges to lay their eggs, overwinter or protect themselves against disturbance. Accordingly, we can assume that woodlots with boundaries inducing higher DEI will shelter more of these predatory ground beetles. We consequently need to improve our knowledge of the properties determining higher DEI to be able to manage woodlot edges in a way that will make them more likely to shelter predatory arthropods and favour the biological control of crop pests.

In conclusion, we found short-range edge effects on the species assemblage of ground beetles in woodlots, meaning that even small woodlots can host assemblages of ground beetles that are typical of larger woodlots. Many studies dealing with forest fragmentation and edge effects on insects or other animals adopt a conservation point of view because they involve typical forest species present only in large fragments (Magura *et al.*, 2001; Ewers & Didham, 2008; Gaubomme *et al.*, 2008). In the present site, this did not appear to be the case because all woodlots hosted the same species assemblage, with a short-range edge effect. In this agro-forested landscape, the challenge is thus to identify the conditions that would favour the exchange of predatory arthropods between open habitats and woodlots in the context of biological control, namely the spreading of forest species in open habitats to feed on pests

and the movement of open habitat species into woodlot edges to protect themselves from disturbance or to overwinter.

Acknowledgements

We sincerely thank colleagues of UMR DYNAFOR and reviewers for their useful comments on the manuscript and D. Goodfellow for improving the English. We also gratefully acknowledge the farmland and woodlot owners who allowed us to install traps on their private land. This study was funded by the joint Midi-Pyrenees-Aquitaine Regions' program 'Forest Biodiversity Dynamics under Global Change' and the ANR-Biodiversity 'BiodivAgriM' program. An Anthony Roume fellowship was granted by the French ministry of Research and Universities.

References

- Baker, S.C., Barmuta, L.A., McQuillan, P.B. & Richardson, A.M.M. (2007) Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clearfelled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management*, **239**, 92–101.
- Barbosa, O. & Marquet, P. (2002) Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia*, **132**, 296–306.
- Bedford, S.E. & Usher, M.B. (1994) Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **48**, 295–305.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience*, **53**, 750–758.
- Chen, J.Q., Franklin, J.F. & Spies, T.A. (1992) Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, **2**, 387–396.
- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & Davis, A.J. (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 255–260.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. (2008) Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 5426–5429.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 487–515.
- Fauna Europaea (2010) *Fauna Europaea*, Version 2.3. Amsterdam, The Netherlands. URL <http://www.faunaeur.org>
- Fournier, E. & Loreau, M. (2001) Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, **16**, 17–32.
- Gaublomme, E., Hendrickx, F., Dhuyvetter, H. & Desender, K. (2008) The effects of forest patch size and matrix type on changes in carabid beetle assemblages in an urbanized landscape. *Biological Conservation*, **141**, 2585–2596.
- Heliölä, J., Koivula, M. & Niemelä, J. (2001) Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology*, **15**, 370–377.
- Hunter, M.D. (2002) Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, **4**, 159–166.
- Hürka, K. (1996) *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Czech Republic.
- Jeannel, R. (1942) *Coléoptères carabiques, I and II*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, France.
- Kagawa, Y. & Maeto, K. (2009) Spatial population structure of the predatory ground beetle *Carabus yaconicus* (Coleoptera: Carabidae) in the mixed farmland-woodland satoyama landscape of Japan. *European Journal of Entomology*, **106**, 385–391.
- Koivula, M., Hyyryläinen, V. & Soininen, E. (2004) Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. *Journal of Insect Conservation*, **8**, 297–309.
- Kotze, D.J. & Samways, M.J. (2001) No general edge effects for invertebrates at Afromontane forest/grassland ecotones. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 443–466.
- Kromp, B. (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystem, Environment*, **74**, 187–228.
- Laurance, W.F. (2000) Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 134–135.
- Lindroth, C.H. (1945) *Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia, I*. Smithsonian Institution Libraries, Washington, District of Columbia.
- Lovei, G.L. & Sunderland, K.D. (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, **41**, 231–256.
- Magura, T. (2002) Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, **157**, 23–37.
- Magura, T., Tothmeresz, B. & Molnar, T. (2001) Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 287–300.
- Matlack, G.R. (1993) Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, **66**, 185–194.
- Millar, R.B. (2005) *R Software for fitting nonlinear gradient to community data* [WWW document]. URL <http://www.stat.auckland.ac.nz/%7Emillar/NCAP/NCAP.html> [accessed in 2008].
- Millar, R.B., Anderson, M.J. & Zunun, G. (2005) Fitting nonlinear environmental gradients to community data: a general distance-based approach. *Ecology*, **86**, 2245–2251.
- Molnar, T., Magura, T., Tothmeresz, B. & Elek, Z. (2001) Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology*, **37**, 297–300.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests – implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 58–62.
- Pizzolotto, R., Brandmayr, P. & Mazzei, A. (2005) Carabid beetles in a mediterranean region: biogeographical and ecological features. *11th European Carabidologists' Meeting* (ed. by G. L. Lovei and S. Toft), pp. 244–254. Danish Institute of Agricultural Sciences, Denmark.
- Prodon, R. & Lebreton, J.D. (1981) Breeding avifauna of a mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees, I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, **37**, 21–38.
- R Development Core Team (2008) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I. & Abernethy, V.J. (1999) A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, **36**, 21–37.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.
- Sotherton, N. (1985) The distribution and abundance of predatory Coleoptera overwintering in field boundaries. *Annals of Applied Biology*, **106**, 17–21.

- Spence, J.R., Langor, D.W., Niemelä, J., Carcamo, H.A. & Currie, C.R. (1996) Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 173–184.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002) Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, **47**, 561–594.
- Taboada, A., Kotze, D.J. & Salgado, J.M. (2004) Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain. *European Journal of Entomology*, **101**, 555–563.
- Thiele, H.U. (1977) *Carabid Beetles in their Environments*. Springer-Verlag, Germany.
- Thomas, C.F.G., Holland, J.M., & Brown, N.J. (2002) The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. *The Agroecology of Carabid Beetles* (ed. by J. M. Holland), pp. 305–344. Intercept, U.K.
- Warner, D.J., Allen-Williams, L.J., Warrington, S., Ferguson, A.W. & Williams, I.H. (2008) Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in winter oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, **10**, 375–387.

Accepted 11 March 2011

Appendix List of trapped species with their total abundance, relative abundance in woodlot traps and known habitat

Species	Total abundance	Relative abundance in woodlots (%)	Group
<i>Abax (Abax) parallelepipedus</i> Piller & Mitterpacher, 1783	388	98.7	Forest
<i>Carabus (Tachypus) auratus</i> Linnaeus, 1761	3119	88.9	Forest
<i>Carabus (Archicarabus) nemoralis</i> O.F. Müller, 1764	340	81.8	Forest
<i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean, 1826	14	78.6	
<i>Pterostichus (Steropus) madidus</i> Fabricius, 1775	863	72.8	Forest
<i>Asaphidion stierlini</i> Heyden, 1880	6	50	
<i>Carabus (Tachypus) cancellatus</i> Illiger, 1798	125	33.6	Open habitat
<i>Carabus (Megodontus) violaceus purpurascens</i> Fabricius, 1787	60	33.3	Generalist
<i>Trechus (Trechus) quadristriatus</i> Schrank, 1781	43	18.6	Generalist
<i>Harpalus (Harpalus) dimidiatus</i> P. Rossi, 1790	99	13.1	Open habitat
<i>Nebria (Nebria) brevicollis</i> Fabricius, 1792	45	11.1	Generalist
<i>Anchomenus (Anchomenus) dorsalis</i> Pontoppidan, 1763	401	9.7	Open habitat
<i>Microlestes minutulus</i> Goeze, 1777	22	4.5	Open habitat
<i>Brachinus (Brachynidius) scolopeta</i> Fabricius, 1792	806	1.2	Open habitat
<i>Acupalpus meridianus</i> Linnaeus, 1761	1	0	Open habitat
<i>Amara (Amara) aenea</i> De Geer, 1774	3	0	Open habitat
<i>Amara (Amara) anthobia</i> A. Villa & G.B. Villa, 1833	1	0	Open habitat
<i>Amara (Amara) familiaris</i> Duftschmid, 1812	1	0	Open habitat
<i>Amara (Amara) ovata</i> Fabricius, 1792	53	0	Open habitat
<i>Brachinus (Brachynidius) explodens</i> Duftschmid, 1812	35	0	Open habitat
<i>Calathus (Calathus) fuscipes</i> Goeze, 1777	51	0	Open habitat
<i>Chlaenius (Trichochlaenius) chrysocephalus</i> P. Rossi, 1790	55	0	Open habitat
<i>Cicindela (Cicindela) campestris</i> Linnaeus, 1758	1	0	Open habitat
<i>Demetrias (Demetrias) atricapillus</i> Linnaeus, 1758	1	0	Open habitat
<i>Diachromus germanus</i> Linnaeus, 1758	1	0	Open habitat
<i>Dinodes (Dinodes) decipiens</i> L. Dufour, 1820	5	0	Open habitat
<i>Gynandromorphus etruscus</i> Quensel in Schönherr, 1806	5	0	Open habitat
<i>Harpalus (Harpalus) affinis</i> Schrank, 1781	5	0	Open habitat
<i>Harpalus (Harpalus) atratus</i> Latreille, 1804	1	0	Open habitat
<i>Harpalus (Harpalus) cupreus</i> Dejean, 1829	9	0	Open habitat
<i>Harpalus (Harpalus) distinguendus</i> Duftschmid, 1812	4	0	Open habitat
<i>Harpalus (Harpalus) oblitus</i> Dejean, 1829	3	0	Open habitat
<i>Metallina (Metallina) lampros</i> Herbst, 1784	4	0	Open habitat
<i>Microlestes luctuosus</i> Holdhaus in Apfelbeck 1904	8	0	Open habitat
<i>Ophonus (Hesperophonus) azureus</i> Fabricius, 1775	2	0	Open habitat
<i>Ophonus (Ophonus) diffinis</i> Dejean, 1829	1	0	
<i>Parophonus (Parophonus) mendax</i> P. Rossi, 1790	1	0	Generalist
<i>Poecilus (Poecilus) cupreus</i> Linnaeus, 1758	213	0	Open habitat
<i>Pseudoophonus (Pseudoophonus) griseus</i> Panzer, 1796	8	0	Open habitat
<i>Pseudoophonus (Pseudoophonus) rufipes</i> De Geer, 1774	265	0	Open habitat
<i>Pterostichus (Adelosia) macer</i> Marsham, 1802	9	0	Open habitat
<i>Scybalicus oblongiusculus</i> Dejean, 1829	19	0	Open habitat
<i>Stomis (Stomis) pumicatus</i> Panzer, 1796	3	0	Generalist
<i>Syntomus impressus</i> Dejean, 1825	1	0	
<i>Syntomus obscuroguttatus</i> Duftschmid, 1812	7	0	Open habitat
<i>Zabrus (Zabrus) tenebrioides</i> Goeze, 1777	38	0	Open habitat

Annexe 3. Article traitant de l'hivernation des Carabidae dans un bois hétérogène, sous presse dans la revue *European Journal of Entomology*. Le contenu de cet article se rattache au chapitre 6.

Abundance and species richness of overwintering ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are higher in the edge than in the centre of a woodlot

Anthony ROUME¹, Annie OUIIN², Laurent RAISON¹ and Marc DECONCHAT¹

INRA, UMR 1201 Dynafor, INRA / INP-ENSAT / INP-EIPurpan, BP 52627, F-31326 Castanet Tolosan, France

anthony.roume@toulouse.inra.fr

laurent.raison@toulouse.inra.fr

marc.deconchat@toulouse.inra.fr

² Université de Toulouse, UMR 1201 Dynafor, INRA / INP-ENSAT / INP-EIPurpan, BP 32607, 31326 Castanet Tolosan, France

ouin@ensat.fr

Summary

Semi-natural habitats are key components of rural landscapes because they shelter a significant number of overwintering arthropods that are beneficial to agriculture. However, woodlots are semi-natural habitats with high patch-level heterogeneity and this aspect has been poorly studied. The purpose of this study was to determine the influence of woodlot heterogeneity on overwintering ground beetles. Woodlot heterogeneity was characterized in terms of distance from the woodlot boundary and date of the most recent logging operation. We used emergence traps to quantify the population density of ground beetles that overwintered in the different parts of the woodlot. In woodlot edges the densities and species richness of ground beetles were significantly higher than in the rest of the woodlot. Ground beetles that are active in crop fields overwintered in the edges but not in the inner zone of the woodlot. Species assemblages of ground beetles overwintering in the edges were highly diverse. The date of the most recent logging operation did not explain the distribution of ground beetles that overwintered in the woodlot. Our results show that woodlots, and in particular their edges, are used as a winter shelter by ground beetles that spend part of their life in crops, which potentially favours biological control in adjacent crop fields.

Key words

beneficial arthropods, Coleoptera, Carabidae, hibernation, emergence trap, woodlot, boundary, edge, logging

Introduction

Agriculture is benefitted by the many arthropods that feed on pests and seeds of weeds. Although these arthropods feed in particular in crops and grasslands and provide some ecological services, they overwinter extensively in semi-natural habitats like hedges, ditches or grassy field margins (e.g. Sotherton, 1984; Pfiffner & Luka, 2000; Geiger et al., 2009). These habitats have a more buffered micro-climate, are less subject to agricultural disturbance, and provide complementary and alternative food resources for larvae and adults (Bianchi et al., 2006). Investigating the role of such habitats as refuges for beneficial arthropods will contribute to the development of integrated pest management

using landscape engineering (Landis et al., 2000).

Among arthropods, ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are reported to play a major role in pest control because they are abundant in crop fields, and many are polyphagous predators that are present at the beginning of the development of pest populations, when their service of regulation is assumed to be the most efficient (Kromp, 1999; Sunderland, 2002; Symondson et al., 2002). Other species of ground beetles are phytophagous and contribute to the control of weed populations by feeding on the seeds of weeds, even if some of these species also damage crops (Kromp, 1999; Tooley & Brust, 2002; Honek et al., 2003).

There are many studies on overwintering of ground beetles and other beneficial arthropods in field margins, like grassy margins or hedges (Andersen, 1997; Pfiffner & Luka, 2000; Pywell et al., 2005) and beetle banks (Thomas et al., 1992) but few have looked at woodlots as potential overwintering sites (Sotherton, 1984; Yamazaki et al., 2002; Geiger et al., 2009), and only Yamazaki et al. (2002) explicitly studied the distribution of overwintering ground beetles in forests. However, it is noteworthy that in temperate rural landscapes, wooded areas can represent as much as 30% of the landscape and include a high proportion of small woodlots (du Bus de Warnaffe et al., 2006). Woodlots adjacent to crop fields are likely to play an important role as a refuge for overwintering ground beetles at the landscape scale. Moreover, woodlots are heterogeneous habitats as they are affected by edge effects (Murcia, 1995) and by logging operations whose influence decreases in the course of time. This heterogeneity is particularly noticeable in the small woodlots managed by farmers that are common in rural landscapes (du Bus de Warnaffe et al., 2006) and leads to disparate conditions at the woodlot scale in terms of micro-climate, soil structure, vegetation composition and structure and biotic interactions (Deconchat, 2001). Overwintering ground beetles are known to be influenced by these factors (Dennis et al., 1994; du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004; Pywell et al., 2005) and their activity-density and/or species richness are higher in the edges of woodlots and in recently logged zones than in the rest of woodlots due to the presence of generalist or open habitat species (Jukes et al., 2001; Magura, 2002).

In the present study, emergence traps were used to determine whether the densities of ground beetles overwintering in different parts of a woodlot are dependent on the distance to the edge of the woodlot and date of the most recent logging operation. We tested the hypotheses (i) that there was a higher abundance and species richness of ground beetles overwintering in the edges than in the inner zone of the woodlot and in recently logged zones than in zones logged a long time ago and (ii) that open habitat species of ground beetles are more abundant in the edges of the woodlot and in recently logged zones than in the rest of the woodlot.

Materials and Methods

Site

The study was carried out in the long-term socio-ecological research platform (LTSER) 'Valleys and Hills of Gascogne'. This rural region of south-western France (43°16'N, 0°51'E) is hilly (250-400 m asl.) and has a sub-Atlantic climate with mountain and slight Mediterranean influences (mean annual temperature 12.5 °C and mean annual precipitation 750 mm). The forest in this area is fragmented into woodlots with areas ranging from 0.5 to 20 ha, and the total forest cover in the landscape is around 25%. Woodlot edges are several decades old and are regularly pruned by farmers.

Since it is difficult to obtain detailed data on the history of logging in such small woodlots, we decided to focus our study on one very well-known woodlot, large enough (11 ha) to be heterogeneous in terms of logging history and not too large to reduce other sources of heterogeneity, such as soil. The

woodlot selected was representative of the site with respect to area, vegetation composition (dominated by *Quercus robur* and *Q. pubescens*) and management (coppice with standing trees). It was surrounded by grassland and a stream (east facing edge), a winter wheat field (south facing edge), a fallow area (north facing edge) and a fallow area separated from the woodlot by a road (west facing edge).

Ground beetles

In the woodlot, we set up a large number of emergence traps (four per ha) in order to obtain a detailed view of the spatial distribution of the beetles. An emergence trap was set up in each of 45 locations defined according to two stratification factors assumed to influence the distribution of ground beetles: the distance from woodlot boundary and the date of the most recent logging operation. The boundary of the woodlot was defined as the line joining the bases of the first trees (diameter at 1.3 m > 10 cm) belonging to the woodlot. We selected three separate zones in the woodlot according to their distance from the boundary: the edge zone (0 m to 3 m from the boundary of the woodlot on the woodlot side), the centre (75 m to 100 m from the boundary) and an intermediate zone (25 m to 50 m from the boundary). The sequence and spatial extent of logging between 1938 and 2003 was determined for the inner zones of the woodlot (not the edges) from aerial photographs and interviews with the owners (du Bus de Warnaffe et al., 2006). This information was used to determine four periods of logging in the woodlot. Twelve traps were placed in the edge zone of the woodlot and between 3 to 5 traps were placed in each of the eight zone X period combinations in the inner part of the woodlot (Table 1).

We chose emergence traps to sample ground beetle assemblages because they can be used to estimate the population densities of overwintering insects in very limited areas. Moreover, they have the advantage of primarily capturing adults, which are easier to identify than larvae caught when sampling soil and litter. Each trap consisted of a 1.8 m² tent made of 0.5 mm mesh, with the sides buried in the soil to a depth of 10 cm to prevent insects from moving in or out of the tent. Each emergence trap included two receptacles for catching insects: an upper receptacle half-filled with 70% ethanol at the top of the mesh tent to catch flying and climbing insects and a lower receptacle, the opening of which was level with the soil surface, containing a solution of 50% propylene-glycol and placed in one corner of the tent to catch epigeous arthropods. Emergence traps were set in late February and the receptacles were collected once a month from late February to late October 2008.

Ground beetles were identified to species level using morphological keys (Jeannel, 1942; Hürka, 1996). We summed abundances of ground beetles in the two receptacles in each trap over the whole trapping period and used the number of each species of ground beetle per trap in the analysis. Information on the habitats where adults of ground beetles are mainly active came from previous studies based on pitfall trap catches or direct observations (Jeannel, 1942; Thiele, 1977; Luff, 2002; Pizzolotto et al., 2005) and data previously obtained at the study site (unpublished data). The following nomenclature was used: species whose adults are active in forests, woodlots and/or hedges are called *woody habitat species*; species whose adults are active in crop fields and/or grasslands are called *open habitat species*; species whose adults are equally active in both types of habitats are called *generalist species*. Eight species out of 48 could not be attributed to any of the groups because of lack of information, but represented less than 1% of the total number of individuals (see the Appendix).

Analysis

First, we assessed whether or not the abundance and/or species richness of ground beetles was higher in the edges of the woodlot and in recently logged zones than in the two inner zones and in previously logged zones in the woodlot. The effect of each factor (distance from the boundary and date of the most recent logging) was evaluated separately by comparing the abundance and then the species richness in the different classes for each factor. The residues of abundance or species richness did not

follow a normal distribution after comparison of the means in the different zones. Thus, this comparison was done using non parametric Wilcoxon rank tests, including Benjamini-Hochberg correction of P -values to cope with the increased false-positive detection due to the multiplicity of tests (Benjamini & Hochberg, 1995). Then, the same method was used to determine the effect of the distance from the boundary on the density of the three groups of ground beetles described above. All the analyses were performed using R software version 2.11.1 (R Development Core Team, 2010).

Results

Spatial distribution of ground beetles in the woodlot

We collected 2014 ground beetles belonging to 48 species during the whole trapping period. Significantly more individuals were caught in the edges than in the inner zones of the woodlot (Edge vs. Intermediate zone: Wilcoxon rank test $W = 186$, $P < 0.001$; Edge vs. Centre: $W = 15.5$, $P < 0.001$). The catches in the edges of the woodlot indicated a median of 47.5 ground beetles per square meter (density in traps ranged from 16 to 140 ground beetles per square meter), whereas the median was respectively of 8.9 and 10.6 ground beetles per square meter in the intermediate zone and in the central zone of the woodlot (density in traps ranged from 1 to 38 ground beetles per square meter, Fig. 1A). Species richness was also significantly higher in the edges than in the two inner zones of the woodlot (Fig. 1B; Edge vs. Intermediate zone: $W = 187$, $P < 0.001$; Edge vs. Centre: $W = 10.5$, $P < 0.001$) with a median number of species per trap of 13 and values ranging from 5 to 23 species per trap in the edges compared to a median number of species per trap of 4 in the intermediate zone and in the central zone of the woodlot (values ranging from 1 to 9 species per trap).

In the inner part of the woodlot, zones logged at different periods did not differ significantly in terms of density (Fig. 2A) and species richness (Fig. 2B) of overwintering ground beetles.

Species assemblages of ground beetles in the edges and the inner part of the woodlot

Abax paralelepipedus Piller & Mitterpacher, *Pterostichus madidus* Fabricius and *Carabus auratus* Linnaeus, which are woody habitat species at the site studied, were the dominant species in terms of density in the two inner zones of the woodlot (Fig. 3). Overwintering individuals of 17 other species were also found in the inner zone of the woodlot.

The remaining 28 species were found to overwinter only in the edges of the woodlot. Most of these species were open habitat species, like the most abundant species: *Syntomus obscuroguttatus* Duftschmidt, *Anchomenus dorsalis* Pontopidan and *Demetrias atricapillus* Linnaeus.

Influence of the distance from the boundary on the density of generalist species and species associated with woody or open habitats

There was a significantly higher density of open habitat species in the edges than in the two inner zones of the woodlot, where their densities were nearly zero (Fig. 4; Edge vs. Intermediate zone: $W = 183.5$, $P < 0.001$; Edge vs. Centre: $W = 17$, $P < 0.001$). Generalist species showed exactly the same pattern as open habitat species (Edge vs. Intermediate zone: $W = 172$, $P < 0.001$; Edge vs. Centre: $W = 24.5$, $P < 0.001$). The density of woody habitat species was also significantly greater in the edges than in the inner zone of the woodlot as a whole ($W = 282$, $P = 0.032$) but the differences between the densities in the edges and either the centre or the intermediate zone were not significant (Edge vs. Intermediate zone: $W = 134$, $P > 0.1$; Edge vs. Centre: $W = 56$, $P > 0.1$). In the inner zone of the woodlot, woody habitat species were evenly distributed in the zones logged at different periods and generalist as well as open habitat species were very scarce whatever the period of the most recent logging operation.

Spatial distribution of open habitat species in the edges of the woodlot

The species that overwintered mainly in the edges of the woodlot showed highly spatially structured distributions. *S. obscuroguttatus* overwintered mainly in the south-east facing edge of the woodlot, while most *A. dorsalis* overwintered in the opposite edge (Fig. 5). *Carabus cancellatus* Illiger and *Microlestes luctuosus* Holdhaus in Apfelbeck overwintered in all the edges of the woodlot except the north-east edge, while more *D. atricapillus* and *Trechus quadristriatus* Schrank emerged in the traps located at the north-east edge.

Discussion

In the present study, we found a higher density and species richness of ground beetles overwintering in the edges than in the inner zone of the woodlot sampled. In addition, we found no effect of the date of the most recent logging operation on the density and species richness of ground beetles overwintering in the inner zone of the woodlot.

The method used in this study for trapping emerging insects has rarely been used in the past (Idinger & Kromp, 1997; Schmidt et al., 2008). This technique has the advantage of providing population densities of all the insects that overwintered in a given place and survived the winter, whatever the overwintering stage (adults or larvae). Former studies based on quadrats (soil and litter sampling in delimited areas) note very low population densities of ground beetles in woodlands and forests. Sotherton (1984) reports a few dozen ground beetles per square metre and Geiger (2009) records no ground beetles in forest. The population densities of ground beetles recorded in the present study were much higher in most of the zones, with densities of up to 140 ground beetles per square meter. Unfortunately, neither Sotherton (1984) nor Geiger (2009) mention if woodland or forest samples were taken in the edge or in the inner zone of these habitats. Our study revealed major differences in the density of ground beetles in the edge and in the two inner zones of the woodlot. The density of ground beetles in the inner zone of the woodlot was low and similar to that found by Sotherton (1984). Conversely, the median density in the edges of the woodlot was five times higher than in the inner zone of the woodlot. The assemblage of species in the edges included the same species as those found in the inner zone of the woodlot plus even more species from surrounding open habitats. This could be due to the more abundant resources available in the edges than in the rest of the woodlot (Niemelä & Spence, 1994). Concerning woody habitat species, more ground beetles overwintered in the edges than in the inner zone of the woodlot. This observation may seem surprising if the woody habitat species found at the study site were strict forest specialist species that avoid forest edges, as some species do in other regions of the world (Magura et al., 2001; Paquin, 2008). On the contrary, the woody habitat species found at the study site also colonize hedges and some of them even move into open habitats near woodland. Thus, rather than being negatively affected by less buffered environmental conditions in the edges of the woodlot, these species could benefit from a higher habitat diversity (presence of both herbaceous plant and shrubs) as well as from more abundant and more varied food resources in the edges than in the inner zones of the woodlot (Niemelä & Spence, 1994). In the edges of the woodlot, the population density of open habitat species of ground beetles was similar to that of woody habitat species of ground beetles. However, few or no open habitat species overwintered in the central and intermediate zones of the woodlot, which are farther than 25 m from the boundary. This suggests that open habitat species that enter the woodlot to overwinter do not move far into the woodlot, which accords with previous studies showing that active adults of open habitat ground beetles do not penetrate more than a few meters into woodlots (Bedford & Usher, 1994; Magura, 2002; Baker et al., 2007). Thus open habitat ground beetles that enter woodlots to overwinter may not penetrate any farther than they do in spring and summer. Among the numerous species that overwintered only in the

edges, some possibly live in this habitat. Indeed, it is thought that European woodlots and forests have become much denser with an increasingly closed canopy during the 20th century, due to a decrease in wild ungulate populations and abandonment of ancestral practices such as pasture and coppicing in favour of even-aged stands (Rackham et al., 1998; Vera, 2000). Sparse forest stands are rare at the study site, and woodlot edges could be surrogate habitats for species preferring forests with an open canopy, as is the case for some relic species of ground beetles in sparse stands of trees in Central Europe (Spitzer et al., 2008).

The date of the most recent logging operation had no effect on any parameter characterizing the species assemblage of ground beetles within the woodlot (total density, number of species per trap, density of particular groups of species with respect to their common habitat). This was quite surprising since the soil structure of recently logged zones is disturbed and the vegetation structure is also different, which may affect the assemblage of overwintering beetles (Dennis et al., 1994; Pywell et al., 2005). In addition, a former study showed that different species assemblages of active ground beetles occurred in young stands compared to old stands of trees, with an additional influence of environmental conditions linked to forest management (du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004). In the present study, we only noted a trend to a higher density of open habitat species overwintering in zones logged between 2000 and 2003, but too few traps were placed in these zones to determine whether this trend was statistically significant. Thus it is likely that the effect of management on ground beetles in the case of coppicing with standards is much more transient than that associated with the logging of even-aged stands (du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004; Niemelä et al., 1996) since the canopy and undergrowth rapidly develop and shade the forest floor.

It is noteworthy that all the edges of the woodlot did not have the same assemblage of overwintering species. Some species were associated with particular edges, which could be the consequence of the orientation of edges, their adjacent habitat or their vegetation structure, as shown for hedges (Dennis et al., 1994).

Most of the species described in this study are potential or confirmed biocontrol agents. Species described here as woody habitat species are reported to eat large preys such as slugs (Asteraki, 1993) and many generalist and open habitat species also eat agricultural pests. For instance, *Anchomenus dorsalis*, *Demetrias atricapillus* and *Trechus quadristriatus*, all of which overwintered in the edges of the woodlot studied, are predators of aphids (Sotherton, 1984; Sunderland, 2002).

A better knowledge of the factors determining the distribution of these species would enable owners and farmers to manage woodlot edges so as to increase overwintering of open habitat species at these locations and thus favour their action as biocontrol agents in adjacent fields. Woodlot edges and other semi-natural habitats provide suitable overwintering refuges for different kinds of natural predators of agricultural pests. Indeed, woodlot edges may not be the most important overwintering habitat for predators (Sotherton, 1984) but could nonetheless provide shelter for particular species due to the more buffered conditions there than in other semi-natural habitats and this needs to be investigated.

Acknowledgements

We sincerely thank M. Goulard for his advice on sample stratification, S. Ladet for help with GIS, M. Redon for help in the field, C. Pelosi and reviewers for useful comments on the manuscript and D. Goodfellow for improving the English. We thank colleagues of UMR Dynafor for their technical assistance during the setting of the traps. We also gratefully acknowledge the land owners who allowed us to install emergence traps in their woodlot. This study was funded by the joint Midi-Pyrenees-Aquitaine Regions' program "Forest Biodiversity Dynamics under Global Change" and the ANR-Biodiversity "BiodivAgriM" program. Anthony Roume's fellowship was granted by the French ministry of Research and Universities.

References

- Andersen A. 1997: Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col, Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *J. Appl. Entomol.* **121**: 77-80.
- Asteraki E.J. 1993: The potential of carabid beetles to control slugs in grass/clover swards. *Entomophaga* **38**: 193-198.
- Baker S.C., Barmuta L.A., McQuillan P.B. & Richardson A.M.M. 2007: Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clearfelled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *For. Ecol. Manag.* **239**: 92-101.
- Bedford S.E. & Usher M.B. 1994: Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agr. Ecosyst. Environ.* **48**: 295-305.
- Benjamini Y. & Hochberg Y. 1995: Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *57*: 289-300.
- Bianchi F.J.J.A., Booij C.J.H. & Tscharntke T. 2006: Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B* **273**: 1715-1727.
- Deconchat M. 2001: Effets des techniques d'exploitation forestière sur l'état de surface du sol. *Ann. For. Sci.* **58**: 653-661.
- Dennis P., Thomas M.B. & Sotherton N.W. 1994: Structural Features of Field Boundaries Which Influence the Overwintering Densities of Beneficial Arthropod Predators. *J. Appl. Ecol.* **31**: 361-370.
- du Bus de Warnaffe G., Deconchat M., Ladet S. & Balent G. 2006: Variability of cutting regimes in small private woodlots of south-western France. *Ann. For. Sci.* **63**: 915-927.
- du Bus de Warnaffe G. & Dufrière M. 2004: To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. *Ecography* **27**: 701-714.
- Geiger F., Wackers F. & Bianchi F.J.J.A. 2009: Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* **54**: 529-535.
- Honek A., Martinkova Z. & Jarosik V. 2003: Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *Eur. J. Entomol.* **100**: 531-544.
- Hürka K. 1996: *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlín, Czech Republic, 565 pp.
- Idinger J. & Kromp B. 1997: Ground photoeclector evaluation of different arthropod groups in unfertilized, inorganic and compost-fertilized cereal fields in eastern Austria. *Biol. Agric. Hortic.* **15**: 171-176.
- Jeannel R. 1942: *Coléoptères carabiques, I and II*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, France, 1171 pp.
- Jukes M.R., Peace A.J. & Ferris R. 2001: Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *For. Ecol. Manag.* **148**: 271-286.
- Kromp B. 1999: Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* **74**: 187-228.
- Landis D.A., Wratten S.D. & Gurr G.M. 2000: Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* **45**: 175-201.
- Luff M.L. 2002: Carabid assemblage organization and species composition. In Holland J.M. (ed): *The agroecology of carabid beetles*. Intercept, Andover, UK, pp. 41-79.
- Magura T. 2002: Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *For. Ecol. Manag.* **157**: 23-37.
- Magura T., Tóthmérész B. & Mólnar T. 2001: Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodivers. Conserv.* **10**: 287-300.
- Murcia C. 1995: Edge effects in fragmented forests - implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 58-62.
- Niemelä J., Haila Y. & Puntilla P. 1996: The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* **19**: 352-368.
- Niemelä J.K. & Spence J.R. 1994: Distribution of Forest Dwelling Carabids (Coleoptera) - Spatial Scale and the Concept of Communities. *Ecography* **17**: 166-175.
- Paquin P. 2008: Carabid beetle (Coleoptera : Carabidae) diversity in the black spruce succession of eastern

- Canada. *Biol. Conserv.* **141**: 261-275.
- Pfiffner L. & Luka H. 2000: Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* **78**: 215-222.
- Pizzolotto R., Brandmayr P. & Mazzei A. 2005: Carabid beetles in a mediterranean region: biogeographical and ecological features, pp. 244-254. In Lövei G.L. & Toft S. (eds): *Proceedings, 11th European Carabidologists' Meeting*, 21 July 2003-24 July 2003, Aarhus. Danish Institute of agricultural Sciences, Tjele, Denmark.
- Pywell R.F., James K.L., Herbert I., Meek W.R., Carvell C., Bell D. & Sparks T.H. 2005: Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Conserv.* **123**: 79-90.
- Rackham O. 1998: Savanna in Europe. In Kirby K.J. & Watkins C. (eds): *The ecological history of European forests*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 1-24.
- R Development Core Team. 2010: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Schmidt M.H., Rocker S., Hanafi J. & Gigon A. 2008: Rotational fallows as overwintering habitat for grassland arthropods: the case of spiders in fen meadows. *Biodivers. Conserv.* **17**: 3003-3012.
- Sotherton N.W. 1984: The Distribution and Abundance of Predatory Arthropods Overwintering on Farmland. *Ann. Appl. Biol.* **105**: 423-429.
- Spitzer L., Konvicka M., Benes J., Tropek R., Tuf I.H. & Tufova J. 2008: Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biol. Conserv.* **141**: 827-837.
- Sunderland K.D. 2002: Invertebrate pest control by carabids. In Holland J.M. (ed): *The agroecology of carabid beetles*. Andover, UK, pp. 165-214.
- Symondson W.O.C., Sunderland K.D. & Greenstone M.H. 2002: Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.* **47**: 561-594.
- Thiele H.U. 1977: *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin, 369 pp.
- Thomas M.B., Wratten S.D. & Sotherton N.W. 1992: Creation of Island Habitats in Farmland to Manipulate Populations of Beneficial Arthropods - Predator Densities and Species Composition. *J. Appl. Ecol.* **29**: 524-531.
- Tooley J. & Brust G.E. 2002: Weed seed predation by carabid beetles. In Holland J.M. (ed): *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Ltd, Andover, UK, pp. 215-229.
- Vera F.W.M. 2000: *Grazing ecology and forest history*. CAB International, Wallingford, UK, 506 pp.
- Yamazaki K., Sugiura S. & Kawamura K. 2002: Environmental factors affecting the overwintering distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on a forest floor in central Japan. *Entomol. Sci.* **5**: 125-130.

Tables and figures

Table 1. Number of emergence traps in the different zones of the woodlot based on two stratification factors: distance from the boundary (rows) and date of the most recent logging operation (columns).

		Period of the most recent logging operation				Total
		Before 1938	1938-1959	1960-1981	1982-2003	
Class of distance from the boundary	Edge	-	-	-	-	12
	Intermediate	4	4	5	3	16
	Centre	5	3	4	5	17
	Total	9	7	9	8	45

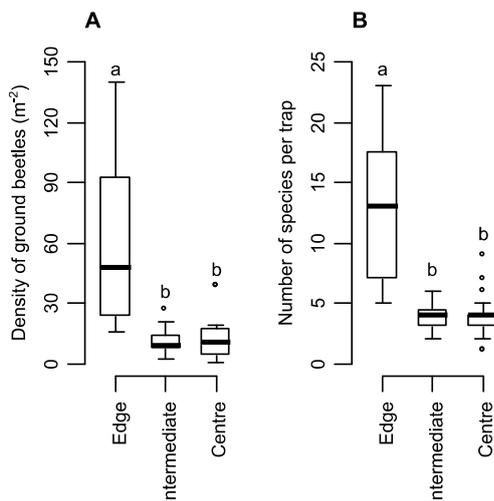


Fig. 1. Density (A) and species richness (B) of ground beetles in zones of the woodlot at different distances from the boundary. The thick line represents the median, the limits of the boxes the 25% and the 75% quantiles and the limits of the whiskers the 10% and 90% quantiles. Outliers are plotted as dots. Different letters above the boxes indicate significant differences based on a Wilcoxon rank test including the Benjamini-Hochberg correction ($P < 0.05$).

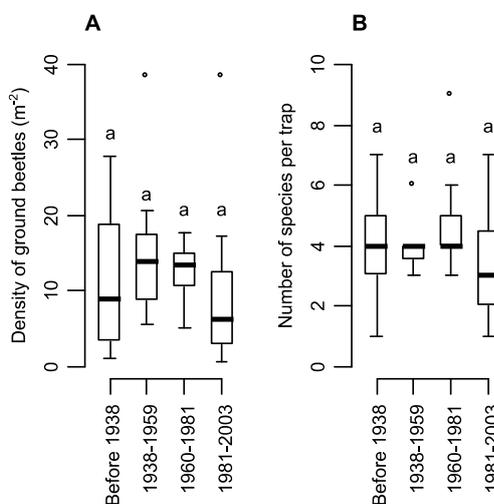


Fig. 2. Density (A) and species richness (B) of ground beetles in zones of the woodlot that differed in when they were last logged. The thick line represents the median, the limits of the boxes the 25% and the 75% quantiles and the limits of the whiskers the 10% and 90% quantiles. Outliers are plotted as dots. Different letters above the boxes indicate significant differences based on a Wilcoxon rank test including the Benjamini-Hochberg correction ($P < 0.05$).

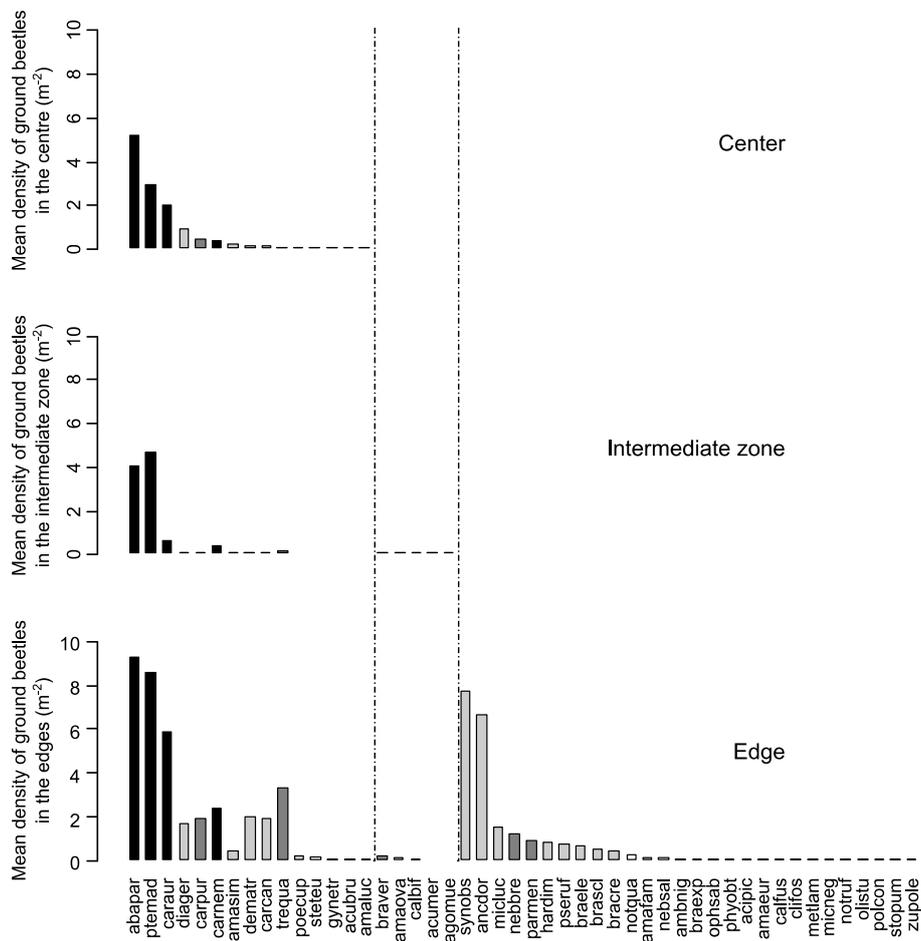


Fig. 3. Mean density of the 48 species in the central (upper graph), intermediate (middle graph) and edge (lower graph) zones of the woodlot. Species are ordered by each of three criteria: first by abundance in the central zone, then by abundance in the intermediate zone and finally by abundance in the edges of the woodlot. Vertical lines show delimitations between species present in the different zones. Black, dark gray and light gray bars indicate woody habitat, generalist and open habitat species, respectively.

The species codes and their full names are listed in the Appendix.

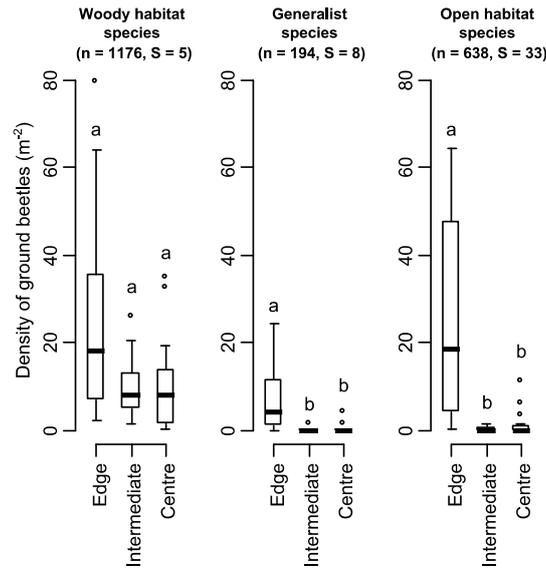


Fig. 4. Density of woody habitat, generalist and open habitat species recorded in the different zones of the woodlot based on their distance from the boundary. The number of individuals (n) and species (S) in the groups are shown above the graphs. The thick line represents the median, the limits of the boxes the 25% and the 75% quantiles and the limits of the whiskers the 10% and 90% quantiles. Outliers are plotted as dots. Different letters above the boxes indicate significant differences based on a Wilcoxon rank test including the Benjamini-Hochberg correction ($P < 0.05$).

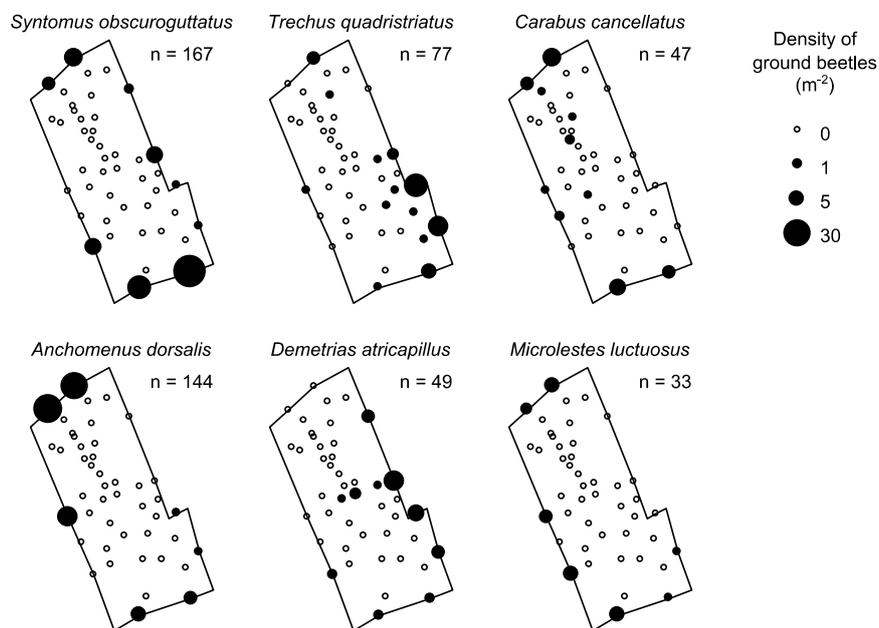


Fig. 5. Maps of the spatial distribution of the six most abundant species that were recorded mainly overwintering in the edges of the woodlot. Circles represent traps. The radius of filled circles is proportional to the cube root of the population density of ground beetles in the corresponding trap, while open circles represent traps that did not catch the species.

Appendix. Habitats in which adults of the trapped species are known to occur between spring and autumn together with the numbers caught (abundance) in this study. w, woody habitat; g, generalist; o, open habitat species; -, not known.

Species	Code	Habitat	Abundance
<i>Abax parallelepipedus</i> Piller & Mitterpacher	abapar	w	478
<i>Acinopus picipes</i> Olivier	acipic	o	1
<i>Acupalpus brunnipes</i> Sturm	acubru	-	2
<i>Acupalpus meridianus</i> Linnaeus	acumer	o	1
<i>Agonum muelleri</i> Herbst	agomue	o	1
<i>Amara eurynota</i> Panzer	amaeur	o	1
<i>Amara familiaris</i> Duftschmid	amafam	o	3
<i>Amara lucida</i> Duftschmid	amaluc	o	2
<i>Amara ovata</i> Fabricius	amaova	o	5
<i>Amara similata</i> Gyllenhal	amasim	o	19
<i>Amblystomus niger</i> Heer	ambnig	-	2
<i>Anchomenus dorsalis</i> Pontoppidan	andcor	o	144
<i>Brachinus crepitans</i> Linnaeus	bracre	o	9
<i>Brachinus elegans</i> Chaudoir	braele	o	14
<i>Brachinus explodens</i> Duftschmid	braexp	o	2
<i>Brachinus sclopeta</i> Fabricius	brascl	o	11
<i>Bradycellus verbasci</i> Duftschmid	braver	o	6
<i>Calodromius bifasciatus</i> Dejean	calbif	o	2
<i>Calathus fuscipes</i> Goeze	calfus	o	1
<i>Carabus auratus</i> Linnaeus	caraur	w	209
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger	carcan	o	47
<i>Carabus nemoralis</i> O.F. Müller	carnem	w	78
<i>Carabus violaceus purpurascens</i> Fabricius	carpur	g	58
<i>Clivina fossor</i> Linnaeus	clifos	o	1
<i>Demetrias atricapillus</i> Linnaeus	dematr	o	49
<i>Diachromus germanus</i> Linnaeus	diager	o	69
<i>Gynandromorphus etruscus</i> Quensel in Schönherr	gynetr	o	3
<i>Harpalus dimidiatus</i> P. Rossi	hardim	o	18
<i>Metallina lampros</i> Herbst	metlam	o	1
<i>Microlestes luctuosus</i> Holdhaus in Apfelbeck	micluc	o	33
<i>Microlestes negrita</i> Wollaston	micneg	o	1
<i>Nebria brevicollis</i> Fabricius	nebbre	g	26
<i>Nebria salina</i> Fairmaire & Laboulbène	nebsal	-	3
<i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean	notqua	-	4
<i>Notiophilus rufipes</i> Curtis	notruf	w	1
<i>Olisthopus sturmii</i> Duftschmid	olistu	-	1
<i>Ophonus sabulicola</i> Panzer	ophsab	o	2
<i>Parophonus mendax</i> P. Rossi	parmen	g	20
<i>Phyla obtusa</i> Audinet-Serville	phyobt	-	2
<i>Poecilus cupreus</i> Linnaeus	poecup	o	5
<i>Polistichus connexus</i> Geoffroy in Fourcroy	polcon	-	1
<i>Pseudoophonus rufipes</i> De Geer	pseruf	o	17
<i>Pterostichus madidus</i> Fabricius	ptemad	w	410
<i>Stenolophus teutonius</i> Schrank	steteu	-	5
<i>Stomis pumicatus</i> Panzer	stopum	o	1
<i>Syntomus obscuroguttatus</i> Duftschmid	synobs	o	167
<i>Trechus quadristriatus</i> Schrank	trequa	g	77
<i>Zuphium olens</i> P. Rossi	zupole	o	1

Index des figures

Figure 1. Modèle de colonisation cyclique des arthropodes entre les cultures et les milieux semi-naturels adjacents (adapté de Rand et al., 2006).....	17
Figure 2. Représentation schématique des valeurs prises par une variable d'intérêt (température, luminosité, hauteur de végétation ou nombre d'espèces par exemple) le long d'un transect perpendiculaire à une bordure forestière.	19
Figure 3. Principaux patrons de répartition spatiale des espèces au niveau d'une lisière entre un milieu cultivé et un milieu semi-naturel (adapté de Duelli et al., 1990).	20
Figure 4. Schéma général de l'organisation du manuscrit.	25
Figure 5. Localisation du site d'étude.....	29
Figure 6. Relief des quatre communes étudiées du site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne.	30
Figure 7. Représentation des surfaces boisées (bois et linéaires boisés) des quatre communes étudiées.	31
Figure 8. Photographie d'une tente à émergence.	33
Figure 9. Fractions de variance expliquées par les groupes de variables et leurs effets conjoints.....	47
Figure 10. Abondance des Carabidae dans les pièges des différents milieux échantillonnés.	47
Figure 11. Nombre d'espèces de Carabidae par piège dans chaque milieu.....	48
Figure 12. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés sous contrainte de la variable <i>type de milieu</i>	49
Figure 13. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés, orthogonale à la variable <i>type de milieu</i> et sous contrainte des variables environnementales locales et paysagères.....	49
Figure 14. Résultat de la partition de variance du tableau espèces-relevés entre la variable <i>type de milieu</i> , les variables environnementales locales et les variables paysagères.....	50
Figure 15. Proportion d'individus appartenant à des espèces de grande (> 12 mm), de moyenne (≤ 12 mm) et de petite taille (≤ 8 mm) dans les différents milieux.	51
Figure 16. Proportion d'individus appartenant à des espèces aptères, dimorphiques et macroptères dans les différents milieux échantillonnés.	52
Figure 17. Proportion d'individus appartenant à des espèces phytophages, polyphages et prédatrices dans les différents milieux.	52

Figure 18. Proportion d'individus appartenant à des espèces hivernant sous forme larvaire et des espèces hivernant sous forme adulte dans les différents milieux.	53
Figure 19. Localisation des bois des quatre ensembles bois-milieu ouvert ainsi que des bordures forestières étudiées.....	60
Figure 20. Schéma du dispositif de piégeage au niveau des bordures des ensembles avec grand bois (à gauche) et avec petit bois (à droite).....	61
Figure 21. Abondance moyenne des espèces forestières et de milieu ouvert dans chacun des quatre bois, perpendiculairement à la lisière.....	67
Figure 22. Position des relevés sur le premier plan de l'AFC portant sur l'ensemble du tableau espèces-relevés.....	68
Figure 23. Résultats de la NCAP sur les quatre bois.	68
Figure 24. Résultats de la NCAP sur les quatre milieux ouverts.....	69
Figure 25. Photographie aérienne avec localisation des 32 points d'échantillonnage.....	78
Figure 26. Densité de Carabidae dans les différents milieux.....	82
Figure 27. Richesse spécifique par piège (boîtes à moustaches) et richesse spécifique cumulée (étoiles) dans chaque milieu.	82
Figure 28. Premier plan de la RDA du tableau espèces-relevés des Carabidae hivernants sous la contrainte de la variable <i>type de milieu</i>	83
Figure 29. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés des Carabidae hivernants sous contrainte des variables environnementales locales et paysagères sans l'effet de la variable <i>type du milieu</i>	83
Figure 30. Résultat de la partition de variance du tableau espèces-relevés des Carabidae hivernants par la variable <i>type de milieu</i> , les variables environnementales locales et les variables paysagères.	84
Figure 31. Premier plan de la RDA du tableau espèces-relevés des Carabidae circulants sous la contrainte de la variable <i>type de milieu</i>	85
Figure 32. Premier plan de la RDA portant sur le tableau espèces-relevés des Carabidae circulants sous contrainte des variables environnementales locales et paysagères sans l'effet de la variable <i>type de milieu</i>	85
Figure 33. Résultat de la partition de variance du tableau espèces-relevés des Carabidae circulants par la variable <i>type de milieu</i> , les conditions environnementales locales et le paysage.	86
Figure 34. Distribution des Carabidae hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés selon l'habitat connu des espèces de Carabidae.	87
Figure 35. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés, selon la taille des espèces.....	88
Figure 36. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés, selon le degré de développement alaire des espèces.....	89

Figure 37. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les différents milieux, selon la forme sous laquelle les espèces hivernent.....	89
Figure 38. Distribution des Carabidae non forestiers hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés selon le régime alimentaire des espèces.....	90
Figure 39. Distribution des individus hivernants et circulants dans les quatre milieux échantillonnés pour les espèces de Carabidae les plus abondantes.....	91
Figure 40. Phénologie de <i>Demetrias atricapillus</i> dans les tentes à émergences des haies et des cultures.....	92
Figure 41. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les haies en 2008 et 2009 (par piège à fosse).....	93
Figure 42. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les prairies en 2008 et 2009 (par piège à fosse).....	94
Figure 43. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les cultures en 2008 et 2009 (par piège à fosse).	94
Figure 44. Photographie aérienne du bois échantillonné.....	102
Figure 45. Carte du bois indiquant la localisation des 45 tentes à émergence.	103
Figure 46. Densité de Carabidae dans les différentes classes de distance à la bordure forestière.....	105
Figure 47. Richesse spécifique des assemblages de Carabidae hivernants dans les différentes classes de distance à la bordure forestière.	105
Figure 48. Densité de Carabidae dans les zones du bois coupées plus ou moins récemment.	105
Figure 49. Richesse spécifique des assemblages de Carabidae hivernants dans les zones du bois coupées plus ou moins récemment.....	106
Figure 50. Densité des espèces dans les trois zones concentriques du bois.....	106
Figure 51. Densité des différents types d'espèces dans les différentes classes de distance à la bordure forestière.	107
Figure 52. Cartes de répartition des six espèces de Carabidae de milieu ouvert les plus abondantes dans les lisières du bois.	108
Figure 53. Masse des Carabidae collectés dans les différentes zones concentriques du bois.	109
Figure 54. Evolution au cours du temps des captures des espèces forestières, généralistes et de milieu ouvert, au niveau des lisières du bois.....	109
Figure 55. Evolution au cours du temps des captures des espèces forestières dans les trois zones concentriques du bois.	110
Figure 56. Cartes de répartition des espèces les plus fréquentes dans le bois.	110

Figure 57. Abondance relative des espèces les unes par rapport aux autres, dans les tentes à émergence de lisière en 2008 et 2009.	111
Figure 58. Patrons de répartition spatiale des insectes auxiliaires hivernants au niveau d'une bordure entre une culture et une haie.	126
Figure 59. Modèle mixte d'hivernation dans l'intérieur des cultures et de colonisation cyclique entre les marges et la zone intérieure des cultures.	127

Index des tableaux

Tableau 1. Liste des traits biologiques et écologiques pris en compte.....	34
Tableau 2. Correspondance entre les milieux et les catégories d'occupation du sol prises en compte dans les analyses.	36
Tableau 3. Nombre de pièges à fosse par milieu et selon la position par rapport au relief.	44
Tableau 4. Liste des variables environnementales mesurées.	45
Tableau 5. Valeur de la statistique des tests de Wilcoxon associés aux comparaisons de l'abondance entre les différents milieux.....	47
Tableau 6. Valeur de la statistique des tests de Wilcoxon associés aux comparaisons de la richesse spécifique entre les différents milieux.	48
Tableau 7. Principales caractéristiques des quatre ensembles étudiés.	60
Tableau 8. Liste des variables environnementales mesurées.	62
Tableau 9. Abondance, richesse spécifique et indice d'équitabilité de Shannon moyens des pièges selon leur localisation dans les quatre bois et leurs milieux ouverts adjacents.	66
Tableau 10. Résultats significatifs de l'analyse IndVal ($p < 0,01$ et $IV > 25$).	70
Tableau 11. Caractéristiques du GLM expliquant le score NCAP des assemblages de Carabidae en fonction des variables environnementales précisées, pour chaque ensemble bois-milieu ouvert.	71
Tableau 12. Liste des variables environnementales prises en compte.	79
Tableau 13. Stratification de l'échantillonnage.....	104
Tableau 14. Caractéristiques du GLM expliquant la densité des espèces de Carabidae indiquées en fonction des variables environnementales.	111

Table des matières

Introduction.....	7
Première partie. Contexte scientifique et cadre méthodologique de l'étude	11
Chapitre 1. Des organismes mobiles dans une mosaïque de milieux non permanents... 13	
1.1. Les paysages ruraux sont une mosaïque de milieux qui évoluent différemment au fil des saisons	13
1.2. Influence du milieu et du contexte paysager sur les arthropodes épigés.....	13
1.2.1. Les arthropodes épigés sont surtout influencés par des facteurs caractérisant le milieu et son contexte proche.....	13
1.2.2. L'influence du type de milieu et des conditions locales.....	14
1.2.3. L'influence du contexte paysager	14
La fragmentation du milieu forestier menace la biodiversité forestière	14
Les milieux semi-naturels favorisent la biodiversité dans les milieux temporaires.	15
1.3. Les espèces vivant dans les cultures	15
1.3.1. Les espèces présentes dans les cultures y font la totalité de leur cycle de vie	16
1.3.2. Les espèces présentes dans les cultures opèrent une colonisation cyclique entre les cultures et les milieux semi-naturels.....	16
1.3.3. Confrontation de ces deux modèles.....	17
1.4. Les interfaces entre des milieux complémentaires ont des propriétés et des assemblages d'espèces particuliers	18
1.4.1. Caractérisation des lisières forestières.....	18
1.4.2. Patrons de distribution spatiale des espèces d'arthropodes au niveau des bordures entre cultures et milieux semi-naturels	19
1.5. Des patrons de distributions aux processus écologiques: prendre en compte les traits de vie	20
1.6. Les Carabidae, des arthropodes épigés abondants, bien connus et présentant un intérêt agroécologique	21
1.6.1. Une famille d'arthropodes épigés abondamment représentée dans les paysages ruraux.....	21
1.6.2. Principaux éléments de la biologie et de l'écologie des Carabidae.....	22

Cycle de développement et espérance de vie.....	22
Rythmes saisonniers.....	22
Taille et mobilité des espèces.....	23
Mode trophique.....	23
1.6.3. Intérêt agroécologique des Carabidae.....	24
1.7. Démarche générale et organisation du manuscrit.....	24
Chapitre 2. Matériels et méthodes généraux.....	29
2.1. Site d'étude des Vallées et Coteaux de Gascogne.....	29
2.2. Piégeage et détermination des Carabidae	31
2.2.1. Méthodes de piégeage utilisées.....	31
Le piège à fosse.....	31
La tente à émergence	32
2.2.2. Identification, traits de vie et traits écologiques des Carabidae	33
Identification	33
Traits biologiques et écologiques.....	33
2.3. Mesure de variables environnementales	35
2.3.1. Variables locales.....	35
2.3.2. Variables paysagères.....	36
2.4. Analyses statistiques.....	37
2.4.1. Abondance et richesse spécifiques des assemblages de Carabidae dans les différents milieux ou modalités testés	37
2.4.2. Analyse des relations entre assemblages de Carabidae et variables environnementales.....	37
2.4.3. Répartition des groupes écologiques de Carabidae dans les différents milieux ou modalités testés	38
Deuxième partie. Résultats	41
Chapitre 3. Influence du milieu, des conditions locales et du paysage sur les Carabidae circulants	43
3.1. Introduction.....	43
3.2. Matériels et méthodes	44
Echantillonnage des Carabidae	44
Variables environnementales	44
Partition de variance.....	45

3.3.	Résultats	47
	Abondance et richesse spécifique des Carabidae dans les différents milieux	47
	Rôles respectifs du type de milieu, des conditions locales et du paysage	48
	Traits biologiques et écologiques des Carabidae dans les différents milieux du paysage	51
3.4.	Discussion	54
	Une forte abondance et richesse spécifique des Carabidae dans les cultures	54
	Un effet majeur du type de milieu sur les Carabidae et un effet secondaire mais significatif du type d'agriculture.....	55
	Une transition graduelle des caractéristiques fonctionnelles des Carabidae depuis les milieux les moins perturbés vers les milieux les plus fréquemment perturbés..	55
	55
Chapitre 4. Effets de lisière sur les assemblages de Carabidae circulants à l'interface bois-milieu agricole.....		59
4.1.	Introduction.....	59
4.2.	Matériels et méthodes	60
4.2.1.	Echantillonnage des Carabidae.....	60
4.2.2.	Variables environnementales.....	61
4.2.3.	Analyses	62
	Analyses initiales	62
	Analyse canonique non linéaire des coordonnées principales (NCAP).....	63
	IndVal.....	65
	Utilisation des variables environnementales.....	65
4.3.	Résultats	66
	Assemblages de Carabidae dans les bois et les milieux agricoles adjacents	66
	Profondeur des effets de lisière sur les assemblages de Carabidae	69
	Réponse des espèces à la bordure forestière	69
	Relations entre le caractère forestier des assemblages de Carabidae et les conditions environnementales.....	71
4.4.	Discussion	72
	Des effets de lisière de faible portée	72
	Des DEI liées à la propagation des espèces hors de leur milieu préféré	72
	Des effets de lisière asymétriques au niveau des bordures forestières	73

Les assemblages de Carabidae dans les lisières sont une transition entre les assemblages adjacents	73
Chapitre 5. Influence du milieu, des conditions locales ainsi que du paysage sur les Carabidae hivernants	77
5.1. Introduction.....	77
5.2. Matériels et méthodes	78
Piégeage des Carabidae	78
Echantillonnage des variables environnementales.....	79
Analyses.....	80
5.3. Résultats	82
Répartition des Carabidae hivernants.....	82
Facteurs influençant la répartition des Carabidae hivernants	82
Facteurs influençant la répartition des Carabidae circulants.....	84
Les Carabidae hivernent-ils dans les milieux où ils circulent?	86
Les Carabidae émergent-ils de manière synchronisée dans les différents milieux?	93
Comparaison des faunes circulantes échantillonnées en 2008 et en 2009	93
5.4. Discussion	95
Les assemblages de Carabidae hivernants sont influencés majoritairement par le type de milieu.....	95
Une forte densité et diversité de Carabidae hivernants dans les marges des cultures	96
Un faible contraste entre la répartition spatiale des Carabidae hivernants vs. circulants.....	97
Une stratégie d'utilisation différentielle des cultures et des haies pour l'hivernation de <i>Demetrias atricapillus</i> ?	97
Chapitre 6. Répartition des Carabidae hivernants dans un bois hétérogène.....	101
6.1. Introduction.....	101
6.2. Matériels et méthodes	102
Echantillonnage des Carabidae	102
Masse des Carabidae.....	103
Echantillonnage des variables environnementales.....	103
Analyses.....	104
6.3. Résultats	105

Densité et richesse spécifique des Carabidae hivernants dans le bois	105
Composition des assemblages de Carabidae dans les zones concentriques du bois	107
Répartition spatiale des espèces les plus abondantes en lisière	108
Comparaison de la masse des Carabidae forestiers en lisière et à l'intérieur du bois	108
Phénologie des émergences de Carabidae.....	109
Influence des conditions locales sur l'hivernation des Carabidae forestiers	110
Comparaison des faunes hivernantes échantillonnées en 2008 et en 2009.....	110
6.4. Discussion	112
Une forte abondance et diversité de Carabidae hivernants en lisière.....	112
Fonctionnement écologique des lisières	113
Pas d'effet des coupes forestières sur les Carabidae hivernants	114
Troisième partie. Discussion	117
Chapitre 7. Discussion générale	119
7.1. Méthodes employées	119
7.1.1. Les tentes à émergence	119
Efficacité des tentes à émergence.....	119
Interrogations autour du délai de capture dans les tentes à émergence.....	119
Optimisation possible des tentes à émergence	120
7.1.2. Variations interannuelles dans le piégeage des Carabidae	121
7.2. Des Carabidae peu abondants et divers dans les milieux semi-naturels	121
7.2.1. Le milieu forestier est-il appauvri par son homogénéité?	121
Une faible diversité des Carabidae dans les bois.....	121
Des espèces non forestières fuyant les perturbations agricoles?.....	122
Une perte de diversité des habitats dans les milieux boisés?	122
Quel habitat de substitution pour les espèces des forêts claires?.....	123
7.2.2. Une faune de Carabidae peu abondante mais particulière dans les friches et les prairies permanentes	123
Des milieux peu favorables au Carabidae?	123
Des assemblages d'espèces particuliers.....	124
7.3. Grande abondance et richesse spécifique des Carabidae dans les milieux les plus temporaires.....	125

7.3.1. Une remise en cause de la théorie de la perturbation intermédiaire?	125
7.3.2. Une remise en cause du modèle de colonisation cyclique des arthropodes prédateurs entre les cultures et leurs accotements?	125
Les patrons de répartition spatiale des Carabidae hivernants ne soutiennent pas le modèle de colonisation cyclique	125
Les marges des cultures: habitat idéal pour les Carabidae hivernants colonisant ensuite l'intérieur des cultures?	127
Quid de la zone intérieure des cultures?	128
Des échanges de Carabidae spatialement et numériquement restreints entre milieux semi-naturels et milieux agricoles?	129
7.4. Influence de la composition du paysage	129
7.4.1. L'importance de la diversité du paysage: une signature des effets de lisière?	129
7.4.2. Un effet seuil dans l'influence du paysage?	130
7.4.3. Autres sources de variabilité pouvant masquer l'effet du paysage	131
7.5. Perspectives agroécologiques de ce travail	131
7.5.1. Quelles mesures agro-environnementales pour favoriser la présence des Carabidae dans les cultures?	131
A l'échelle du paysage	131
A l'échelle de la parcelle	132
7.5.2. Nécessité d'étudier d'autres groupes d'auxiliaires	133
Conclusion	135
Bibliographie	137
Annexes	153
Annexe 1. Liste des espèces	155
Annexe 2. Article traitant des effets de lisière sur les Carabidae circulants	159
Annexe 3. Article traitant de l'hivernation des Carabidae dans les bois	169
Index des figures	183
Index des tableaux	187

Summary

Supporting biodiversity is an ethical as well as a practical issue since it provides numerous ecosystem services. In that purpose, it is necessary to determine how organisms use the different habitats in rural landscapes. In this view, recent studies suggest that a number of arthropods cyclically colonise cultures, where they feed and reproduce, and semi-natural areas, where they overwinter.

We aimed to determine the local and landscape determinants of spatial distribution and structure of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in a rural landscape of south-western France. We studied spatial distribution patterns of ground beetles at landscape and habitat scales, and at two key periods of their life, that when they are active, and winter. We then considered biological and ecological traits to deduce from these spatial patterns ecological processes affecting ground beetles.

Our results show that habitat type has a major effect on species assemblages of active (circulating) as well as overwintering ground beetles, equivalent to that of local conditions and landscape context combined. Edge effects on circulating ground beetles at the woodlot-field interface were limited to a few meters or a few dozen of meters in both habitats. Amazingly, we found that the density of overwintering ground beetles was two- to six-fold higher in crop margins than in semi-natural habitats. Moreover, we failed to show any difference between the spatial distribution of overwintering ground beetles and circulating ground beetles, whatever the species or functional group considered. Crop margins are thus major overwintering sites in the context studied and cyclic colonisation of ground beetles in crops, if real, may take place between the inner zone and the margins of crops.

These results suggest that, in addition to spatial arrangement of semi-natural habitats, crop management, and in particular management of crop margins, is important to promote ground beetles and their beneficial effects on crop protection in agro-forested landscapes.

Keywords: rural landscape, forest edge, semi-natural landscape, crops, ground beetles (Coleoptera: Carabidae), overwintering, cyclic colonisation, agroecology

Résumé

Pour des raisons patrimoniales autant que pour les services qu'elle rend à l'humanité, il apparaît nécessaire de soutenir la diversité des organismes vivants et, pour cela, de connaître leur utilisation des milieux dans les paysages ruraux. En particulier, des travaux récents soutiennent un modèle de colonisation cyclique qui énonce qu'une partie des espèces circulant dans les milieux cultivés en été trouvent un abri propice à l'hivernation dans les milieux semi-naturels.

Notre but était ici de mettre au jour les facteurs locaux et paysagers déterminant la répartition spatiale et la structure des assemblages de Carabidae dans un paysage rural des coteaux de Gascogne. Les patrons de répartition des Carabidae, obtenus à deux échelles spatiales différentes, celle du paysage et celle de la parcelle, et à deux moments clés de la vie de ces insectes, la période durant laquelle ils sont actifs (circulants) et la période d'hivernation, ont été interprétés en termes de processus écologiques grâce à la prise en compte des traits biologiques et écologiques des espèces de Carabidae.

Les résultats montrent que le type de milieu a un effet structurant majeur sur les assemblages de Carabidae circulants comme hivernants, comparable aux effets des conditions environnementales locales et paysagères réunies. Par ailleurs, les effets de lisière sur les Carabidae circulants, au niveau des interfaces entre les bois et les cultures, sont limités à quelques mètres ou quelques dizaines de mètres. Concernant les Carabidae hivernants, nous avons noté de manière surprenante que leur densité était de deux à six fois plus élevée dans les marges (cultivées) des cultures que dans les milieux semi-naturels. De plus, nous n'avons noté aucun contraste de répartition spatiale entre les Carabidae hivernants et les Carabidae circulants, quels que soient les espèces ou les groupes fonctionnels considérés. Ceci indique donc que les marges des cultures sont des milieux d'hivernation très importants dans le contexte considéré et que si un mouvement de colonisation cyclique existe pour les Carabidae des cultures, il doit se dérouler entre leur zone intérieure et leur marge.

L'ensemble de nos résultats soutient l'idée que si l'agencement spatial des milieux semi-naturels dans le paysage est important pour promouvoir les populations de Carabidae auxiliaires dans les cultures, la gestion des cultures elles-mêmes, et notamment de leurs marges, est également de première importance.

Mots-clés: paysage rural, lisière forestière, milieux semi-naturels, cultures, Carabidae, hivernation, colonisation cyclique, agroécologie