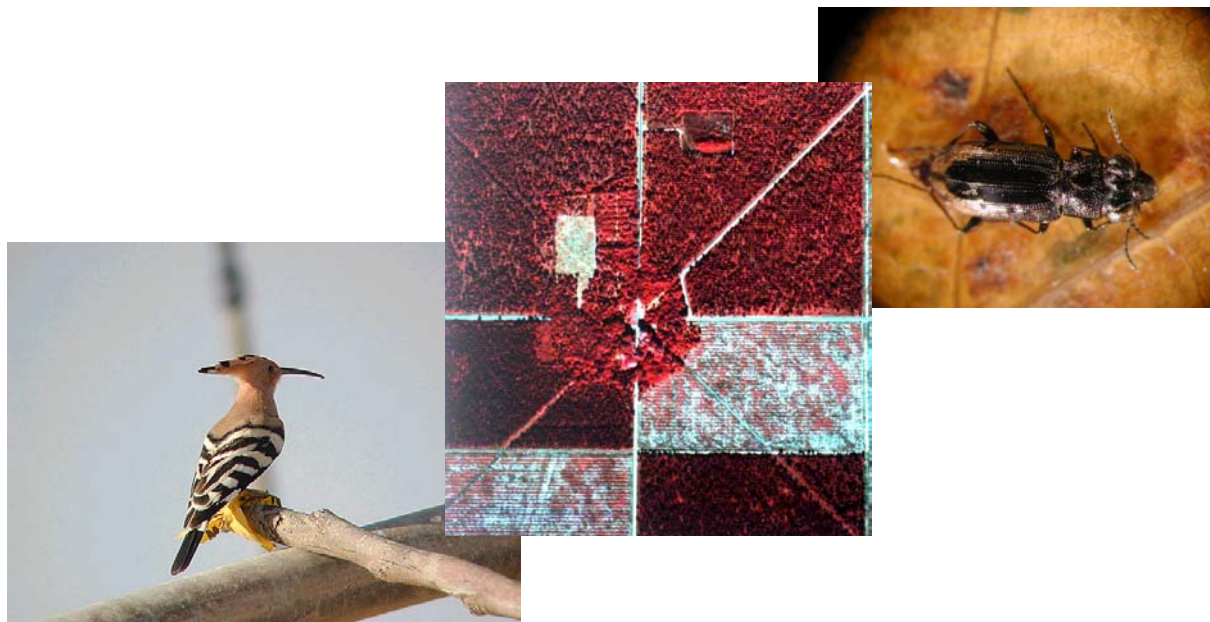


PROGRAMME BIODIVERSITE ET GESTION FORESTIERE**Projet ISLANDES**

2001-2004



Photos : Huppe par Alain Fossé, Îlot feuillu de Malakoff (33), Notiophilus quadripunctatus par Fabrice Vetillard

GIP ECOFOR

PROGRAMME BIODIVERSITE ET GESTION FORESTIERE

Projet ISLANDES

Les îlots de feuillus en forêt des Landes de Gascogne :

Evaluation de la méthode des îlots de feuillus en mélange pour restaurer la biodiversité de l'écosystème simplifié de Pin maritime des Landes de Gascogne et améliorer sa résistance aux insectes ravageurs et champignons pathogènes

Rapport final avril 2004

Rédaction et coordination :

Hervé Jactel & Luc Barbaro

INRA Bordeaux
Entomologie forestière et Biodiversité
69 route d'Arcachon
33612 Cestas Cedex

Herve.Jactel@pierroton.inra.fr

Luc.Barbaro@pierroton.inra.fr

PLAN DU RAPPORT

INTRODUCTION GENERALE

PREMIERE PARTIE:

Biodiversité fonctionnelle des îlots de feuillus en forêt des Landes de Gascogne

1 – EFFET DE LA DIVERSITE DES ESSENCES FORESTIERES SUR LA RESISTANCE AUX INSECTES RAVAGEURS: UNE META-ANALYSE DE LA BIBLIOGRAPHIE INTERNATIONALE	8
1.1. LE CONTEXTE	8
1.2. LA META-ANALYSE, REVUE QUANTITATIVE DES DONNEES DE LA LITTERATURE	9
1.3. COMPARAISON DES NIVEAUX DE DEGATS D'INSECTES RAVAGEURS ENTRE PEUPELEMENTS PURS ET MELANGES	10
1.3.1. Effet global du type de gestion	10
Abies balsamea	11
1.3.2. Effet des caractéristiques forestières et des traits biologiques des insectes ravageurs	13
Climat	14
Type de monoculture	14
Type d'essence forestière	14
Origine de l'essence	14
Age des arbres	14
Strate des arbres	14
Guilde alimentaire	14
Densité de population	14
1.4. LES MECANISMES ECOLOGIQUES A LA BASE DES RELATIONS ENTRE DIVERSITE DES ESSENCES FORESTIERES ET RESISTANCE DES FORETS AUX INSECTES RAVAGEURS	15
1.4.1. L'accessibilité aux arbres hôtes	15
1.4.2. L'impact des ennemis naturels	16
1.4.3. Les associations d'essences hôtes	17
1.4.4. Le test des hypothèses par la méta-analyse	17
Spécificité d'hôte	18
2 – INFLUENCE DU VOISINAGE DES ILOTS FEUILLUS SUR L'ETAT SANITAIRE DES PLANTATIONS DE PIN MARITIME	19
2.1. LE CONTEXTE	19
2.2. MATERIEL ET METHODES	19
2.3. RESULTATS	22
2.3.1. Effet du voisinage des peuplements mélangés de feuillus sur les niveaux d'infestation de la processionnaire du pin dans les peuplements de pin maritime	22
Variable	22
2.3.2. Effet du voisinage des peuplements mélangés de feuillus sur les niveaux d'infestation de la pyrale du tronc dans les peuplements de pin maritime	27
3 – EFFET DES LISIERES DE FEUILLUS SUR LES ATTAQUES DE PROCESSIONNAIRE DU PIN DANS LES PLANTATIONS DE PIN MARITIME	31
3.1. MATERIEL ET METHODES	31
3.2. RESULTATS	32
4 – TEST DES MECANISMES ECOLOGIQUES RELIANT LA DIVERSITE DES ESSENCES FORESTIERES A LA SANTE DES FORETS: LE ROLE DES ENNEMIS NATURELS DANS LE CONTROLE DES POPULATIONS DE PYRALE DU TRONC	33
4.1. MESURE DU TAUX DE PARASITISME DE <i>DIORYCTRIA SYLVESTRELLA</i> DANS LES PEUPELEMENTS DE PIN MARITIME EN FONCTION DU TYPE DE VOISINAGE	33
4.2. TEST D'ALIMENTATION AU LABORATOIRE DES FEMELLES DE <i>MACROCENTRUS SYLVESTRELLAE</i>	34
5. ROLE DE LA BIODIVERSITE VEGETALE DANS LA DIMINUTION DE L'IMPACT DE L'ARMILLAIRE DES RESINEUX SUR LE PIN MARITIME	38
5.1. BUT DE CETTE ETUDE	38
5.2. RESULTATS: EFFET DES ILOTS DE BIODIVERSITE SUR LES DEGATS D' <i>A. OSTOYAE</i> SUR LE PIN MARITIME	39
5.3. PERSPECTIVES	39
6 – BIBLIOGRAPHIE	40

DEUXIEME PARTIE:

Biodiversité spécifique des îlots de feuillus en forêt des Landes de Gascogne

1. INTRODUCTION	46
2. PROBLEMATIQUE	46
3. SITES D'ETUDE	47
4. ECHANTILLONNAGE DE LA BIODIVERSITE.....	48
4. ECHANTILLONNAGE DE LA BIODIVERSITE.....	49
4.1. PLANTES VASCULAIRES	49
4.2. CHAMPIGNONS SUPERIEURS.....	49
4.3. ARAIGNEES ET COLEOPTERES CARABIQUES.....	50
4.4. OISEAUX NICHEURS	51
5. ANALYSE DES DONNEES.....	51
5.1. VARIABLES STATIONNELLES.....	51
5.2. OUTILS D'ANALYSE SPATIALE.....	51
5.2.1. Indices d'hétérogénéité.....	52
5.2.2. Indices de fragmentation.....	52
5.2.3. Indices de connectivité.....	52
5.2.4. Indices de composition.....	53
5.3. OUTILS STATISTIQUES.....	54
6. RESULTATS.....	56
6.1. ANALYSE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE.....	56
6.1.1. Structure du paysage à l'échelle de la zone d'étude.....	56
6.1.2. Description de structure à l'échelle locale autour des parcelles (500m).....	59
6.1.3. Ordination des paysages sur les gradients de fragmentation et d'hétérogénéité.....	60
6.1.4. Discussion.....	61
6.2. RICHESSE COMPAREE ET VALEUR INDICATRICE DES DIFFERENTS TAXA.....	63
6.2.1. Effets des variables stationnelles	63
6.2.2 Effets des variables de paysage.....	64
6.2.3. Effets combinés des variables stationnelles et spatiales.....	64
6.2.4. Valeur indicatrice des différents taxa	64
6.3. LES COMMUNAUTES VEGETALES ET MACROFONGIQUES.....	66
6.3.1. Organisation des communautés végétales.....	66
6.3.2. Distribution de la biodiversité macro-fongique.....	68
6.4. LES ASSEMBLAGES DE COLEOPTERES CARABIQUES.....	70
6.4.1. Caractéristiques générales du peuplement en carabiques.....	70
6.4.2. Organisation des communautés de carabiques au niveau de la parcelle	71
6.4.3. Effets de la structure du paysage sur des espèces indicatrices.....	74
6.4.4. Réponse des espèces à la combinaison de variables stationnelles et spatiales.....	75
6.5. LES ASSEMBLAGES D'ARAIGNEES	76
6.5.1. Caractéristiques générales du peuplement	76
6.5.2. Richesse et abondance par type de peuplement forestier.....	76
6.5.3. Composition spécifique des assemblages d'araignées en forêt landaise.....	77
6.5.4. Réponse des espèces à la combinaison de variables stationnelles et spatiales.....	78
6.6. LES OISEAUX NICHEURS.....	80
6.6.1. Organisation des communautés d'oiseaux nicheurs au niveau de la parcelle.....	80
6.6.2. Effets de la structure du paysage sur des espèces indicatrices	82
6.6.3. Réponse des espèces à la fragmentation et à l'hétérogénéité du paysage	84
6.7. REPONSES COMPAREES DES ASSEMBLAGES D'ESPECES	86
7. DISCUSSION.....	90
7.1. VALEUR INDICATRICE DES DIFFERENTS TAXA.....	90
7.2. INFLUENCE DE LA SUCCESSION FORESTIERE	90
7.3. INFLUENCE DES ILOTS FEUILLUS : EFFET PARCELLE OU EFFET PAYSAGE ?.....	91
7.4. LES EFFETS DE PAYSAGE : HETEROGENEITE OU FRAGMENTATION ?	91
8. REFERENCES.....	92
9. ANNEXES	95

TROISIEME PARTIE:

Conclusions générales et recommandations aux gestionnaires

PROTECTION SANITAIRE DES FORETS DE PLANTATION PAR CONSERVATION OU RESTAURATION DE LA BIODIVERSITE	100
INFLUENCE DE LA GESTION SYLVICOLE ET DE L'AMENAGEMENT FORESTIER SUR LA BIODIVERSITE DES PLANTATIONS DE PIN MARITIME	102

QUATRIEME PARTIE:

PUBLICATIONS ET RAPPORTS EN RELATION AVEC LE PROJET ISLANDES.....	104
---	-----

INTRODUCTION GENERALE

Pour répondre à la demande croissante de fibre, et bientôt aux besoins de stockage de carbone afin de lutter contre l'effet de serre, la surface des forêts de plantation augmente fortement dans le monde (+4% par an selon le dernier recensement de la FAO). Mais la gestion intensive à laquelle elles sont soumises se traduit par une importante réduction de leur biodiversité qui pourrait, à terme, menacer leur durabilité. En particulier, de nombreux exemples indiquent qu'elles seraient plus sensibles aux dégâts d'insectes ravageurs et de champignons pathogènes. L'une des raisons principales de cette moindre résistance serait la faible efficacité du contrôle par les ennemis naturels. La réduction de la diversité végétale, entraînant la diminution du nombre d'espèces phytophages, ne permettrait pas le maintien de populations stables de prédateurs ou parasitoïdes.

Afin de remédier à ces déséquilibres, une méthode de restauration de la biodiversité pourrait être la création d'îlots d'essences forestières en mélange, constituant des habitats favorables au maintien de communautés d'espèces auxiliaires, sans bouleverser les pratiques de gestion dans les forêts de plantation. Cette stratégie pourrait notamment s'appliquer à la forêt monospécifique de Pin maritime des Landes de Gascogne, première région de France pour la production de bois mais aussi pour les traitements insecticides en forêt.

L'objectif principal du projet ISLANDES est donc l'évaluation de la méthode des îlots de biodiversité, constitués de plantations de feuillus en mélange, pour restaurer la diversité biologique de l'écosystème simplifié de Pin maritime des Landes de Gascogne et améliorer sa résistance aux insectes ravageurs et champignons pathogènes.

Ses objectifs spécifiques sont :

1. de comprendre comment la diversité des essences forestières agit sur les mécanismes de résistance, en évaluant l'effet du voisinage des plantations de feuillus sur les niveaux d'infestation des peuplements de Pin maritime par ses deux plus importants insectes ravageurs: la Pyrale du tronc et la Processionnaire du pin et son principal champignon pathogène, l'Armillaire.
2. d'analyser quels sont les processus écologiques qui déterminent l'organisation de la biodiversité dans les îlots, en étudiant les facteurs clés de mise en place des communautés d'espèces d'ennemis naturels: oiseaux prédateurs, insectes prédateurs, araignées et champignons antagonistes. Ces facteurs sont recherchés en estimant les effets de l'intensification de la gestion forestière, via les modifications de structure et de composition, à deux échelles spatiales: celle de l'îlot lui même (c'est à dire de la parcelle) et celle du paysage environnant.

Première partie

Biodiversité fonctionnelle des ilots de feuillus en forêt des Landes de Gascogne

Hervé Jactel, Luc Barbaro, Brigitte Lung, Pierre Menassieu, Fabrice Vétillard, Bruce Barthélémy, Aurélien Tavernier, Marie Calestrémé, Christelle Péré, Elise Laferrerie

1 – EFFET DE LA DIVERSITE DES ESSENCES FORESTIERES SUR LA RESISTANCE AUX INSECTES RAVAGEURS: UNE META-ANALYSE DE LA BIBLIOGRAPHIE INTERNATIONALE

1.1. Le contexte

Le paradigme selon lequel la diversité biologique améliore la stabilité des écosystèmes est l'objet d'un ancien mais toujours intense débat (McCann 2000). Or, il est intéressant de noter que Elton (1958) l'un des premiers fondateurs de cette théorie a été initialement inspiré par la constatation que les populations d'insectes herbivores développaient plus rarement des épidémies dans les forêts tropicales fortement hétérogènes que dans les écosystèmes simples comme les forêts boréales. Le développement de l'écologie théorique et des outils de modélisation, dans les années 1970, a conduit de nombreux auteurs à réfuter le principe de relation causale entre diversité spécifique et stabilité des réseaux trophiques (May 1973, van Emden and Williams 1974, Pimm 1979). Parallèlement de nombreuses études, prenant pour objet les écosystèmes agricoles, ont porté sur la résistance des écosystèmes aux herbivores comme une mesure de leur stabilité aux perturbations, et démontré que les monocultures sont souvent plus sensibles que les polycultures. Ainsi, dans une revue réalisée sur 150 publications, concernant 198 espèces de ravageurs et près de 800 couples plante - insecte, Risch *et al.* (1983) montrent que dans 68% des cas, les agro-écosystèmes diversifiés abritent des populations moins abondantes d'insectes ravageurs que les monocultures. De même une méta-analyse de vingt et une études indépendantes estime que les densités d'insectes ravageurs sont, dans les polycultures, en moyenne inférieures de 60% à celles observées en monocultures de la même plante hôte (Tonhasca & Byrne 1994). Il faut enfin constater que la diversification raisonnée des cultures est une méthode de plus en plus employée, avec succès, pour limiter l'impact des ravageurs, notamment en réduisant la concentration de leurs plantes hôtes et en améliorant la qualité des habitats favorables à leurs ennemis naturels (Russell 1989; Tshernyshev 1995; Landis *et al.* 2000).

L'analogie avec ces écosystèmes agricoles a souvent été utilisée pour expliquer l'apparente sensibilité accrue des monocultures forestières aux insectes ravageurs, comme en attestent de nombreux précis d'écologie forestière (Krebs 1985, Speight & Wainhouse 1989, Begon *et al.* 1996; Speight & Wylie 2001). De même, les auteurs des revues les plus récentes sur le sujet citent plusieurs exemples d'épidémies dans les forêts de plantation, par nature monospécifiques (Gibson & Jones 1977, Schwerdtfeger 1981, Barthod 1994, Landmann 1998). Pourtant, les mêmes auteurs, unanimement, reconnaissent que les données expérimentales sont trop rares pour apporter la preuve d'une relation causale entre la diversité spécifique des peuplements et leur sensibilité aux insectes herbivores. Watt (1992) ajoute même que le risque phytosanitaire en monoculture forestière n'est pas nécessairement lié à la faible diversité en essences des peuplements mais potentiellement à d'autres facteurs comme la structure équiennne des peuplements, les pratiques de sylviculture intensive, souvent associées à ces forêts, voire à l'utilisation d'espèces exotiques. Il apparaît donc que le débat gagnerait en clarté si des analyses objectives, quantitatives, basées sur des données expérimentales permettaient de tester de façon indépendante l'effet de la diversité des essences forestières sur la sensibilité des peuplements forestiers aux attaques d'insectes. Le test de cette hypothèse permettrait en outre de contribuer à l'évaluation de la durabilité des forêts de plantations, à un moment de l'histoire où elles n'ont jamais été aussi abondantes, leur surface ayant été multipliée par quatre entre 1990 et 2000 pour atteindre près de 200 millions d'hectares dans le monde aujourd'hui (FAO, 2001).

1.2. La méta-analyse, revue quantitative des données de la littérature

Pour répondre à ces objectifs, nous avons entrepris en 2002 une méta-analyse des données disponibles dans la littérature pour comparer, de façon statistique, la moyenne des niveaux d'abondance ou de dégâts d'insectes ravageurs forestiers en peuplements purs ou mélangés. Cette méthode permet l'analyse combinée de données expérimentales relatives à une même problématique, par exemple l'effet d'un traitement, mais acquises dans des conditions et selon des protocoles variés, non standardisés (Gurevitch & Hedges 1993; Koricheva *et al.* 1998ab). Pour cela, une estimation de l'effet d'un traitement est calculée à partir des informations publiées sur la moyenne et la variance des effets du traitement et du témoin. Cette estimation est multipliée par un indice tenant compte de la taille des échantillons (ou du nombre de répétitions statistiques) de l'étude de façon à corriger pour le biais dû à des tailles d'échantillons réduites et donc à pondérer la contribution de chaque étude au calcul de l'effet global du traitement en fonction de la "qualité" statistique ou expérimentale de l'étude. La mesure non biaisée de l'effet (d) est donc calculée à l'aide de la formule de Hedge:

$$d = J_{N_E, N_T} \frac{\text{moyenne}_E - \text{moyenne}_T}{\text{écart-type}_{E,T}}$$

où N_E est le nombre de répétitions du traitement expérimental et N_T le nombre de répétitions du témoin, avec

$$J_{N_E, N_T} = 1 - \frac{3}{4(N_E + N_T - 1)}$$

et

$$\sigma_{E,T} = \sqrt{\frac{(N_E - 1)\sigma_E^2 + (N_T - 1)\sigma_T^2}{N_E + N_T - 2}}$$

Notre base de données ne contient que des données publiées entre 1947 et 2002, portant sur des études expérimentales ou des observations. Elle a été constituée à l'aide de moteurs de recherche (OVID, CABI, Tree CD) et en utilisant les références citées par les auteurs. Les études ont été intégrées à l'analyse si elles satisfaisaient à trois critères:

La sensibilité d'une essence forestière particulière aux attaques d'une espèce particulière d'insecte ravageur est comparée dans des peuplements purs de cette essence ou dans des peuplements mélangés. Ces mélanges peuvent être constitués soit de peuplements mixtes de plusieurs espèces arborées, soit de peuplements purs avec un sous-bois d'arbustes et de plantes herbacées,

Au moins une variable indicatrice de la sensibilité de l'essence forestière est mesurée: abondance de l'insecte herbivore, dégâts ou mortalité d'arbre,

Pour cette variable sont disponibles des données de moyenne, variance (ou écart-type ou erreur standard) et le nombre de répétitions. Quand ces dernières ne sont pas explicitement renseignées dans des tables, elles sont recalculées à partir de graphes digitalisés.

Par convention, nous avons considéré que le traitement expérimental était la conduite de l'essence forestière en peuplement pur, le peuplement mélangé étant le témoin. Quand une même publication présentait des données sur plusieurs espèces d'insectes ou plusieurs essences forestières, elle a été subdivisée en autant d'études individuelles correspondant à un couple insecte - arbre. Enfin les données correspondant à des relevés séquentiels n'ont pas été utilisées comme répétitions statistiques à moins que le protocole d'échantillonnage permette de les considérer comme indépendantes. Au total, 54 études ont été ainsi incorporées dans notre base de données, correspondant à 29 publications publiées dans 23 revues entre 1966 et 2000. Elles couvrent une large gamme d'essences forestières issues de tous les continents (30) et d'espèces d'insectes (28) appartenant à toutes les guildes d'herbivores au sens large.

Les calculs ont été conduits à l'aide du logiciel *MetaWin 2.0* (Rosenberg *et al.*, 2000). La mesure non biaisée de l'effet du traitement expérimental (conduite en peuplement pur) a été estimée à l'aide de la variable d . L'effet global d_{++} , intégrant l'ensemble des 54 études, a été calculé à l'aide du modèle aléatoire. Cet effet global est populaire comme statistiquement significatif si son intervalle de confiance, calculé par une méthode de boot-strap (999 itérations), n'encadre pas la valeur 0. L'effet global est en général jugé faible s'il est inférieur à 0.2, moyen s'il est égal à 0.5 et fort s'il est supérieur à 0.8 (Cohen, 1988).

Les études ont aussi été regroupées en classes pour tester l'effet de certaines variables comme la position taxinomique ou la préférence alimentaire des insectes, l'origine et le type des essences forestières, et les conditions ou dispositifs expérimentaux. L'effet moyen du traitement (gestion en peuplement pur) par classe a été estimée à l'aide de la variable d_+ et l'hétérogénéité entre classes testée à l'aide d'un χ^2 . Enfin, le risque de biais dû à la non publication de résultats contraires aux attentes des chercheurs ou de résultats non significatifs ("file drawer problem") a été estimé en calculant le nombre d'études de ce type qu'il faudrait incorporer à l'analyse pour obtenir un effet global non significatif, à l'aide de la méthode de Rosenthal. Ce nombre a ensuite été comparé à la valeur critique de $5n+10$ (Rosenthal, 1979), où n est le nombre d'études individuelles utilisées, soit $5 \times 54 + 10 = 280$ dans notre analyse.

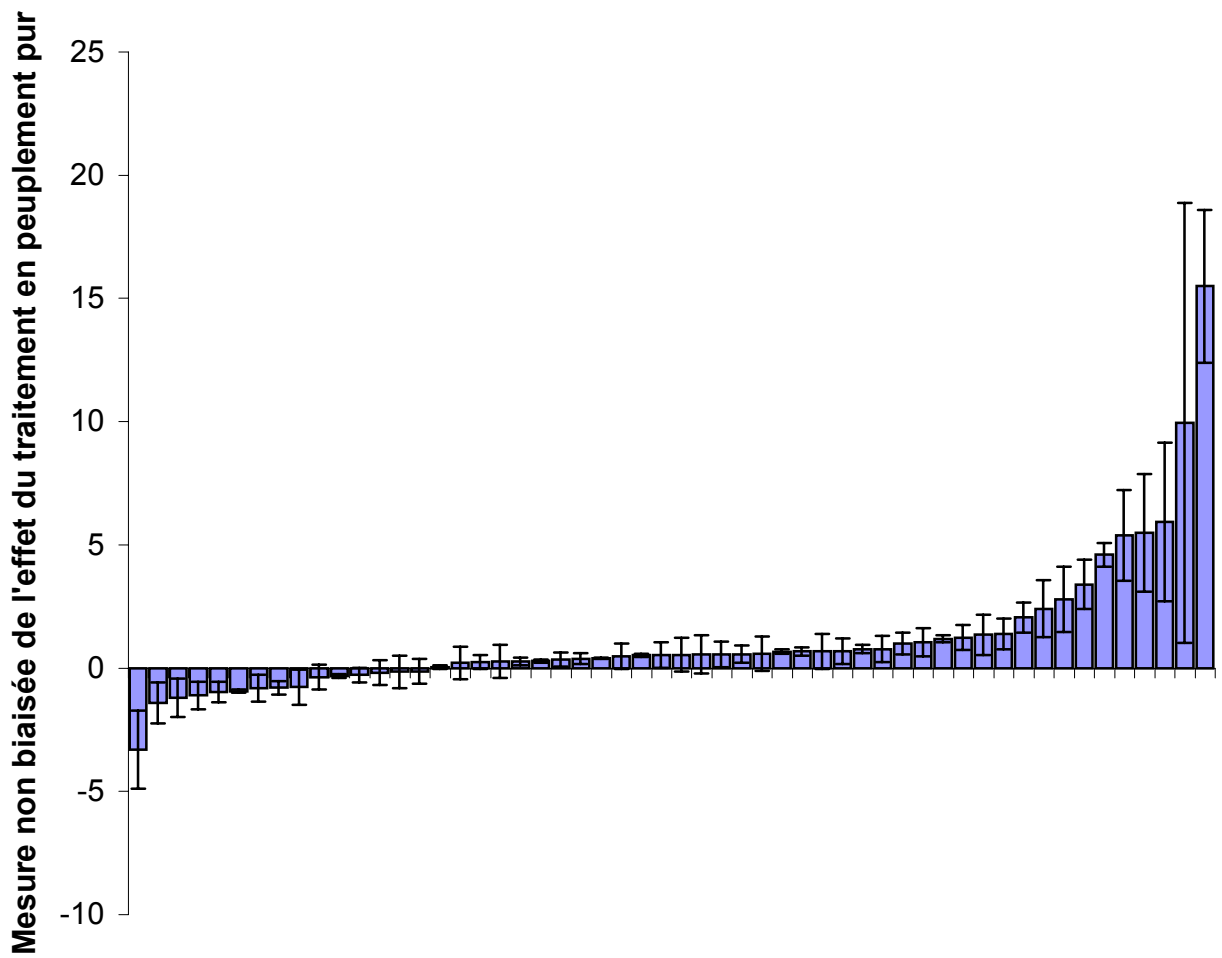
1.3. Comparaison des niveaux de dégâts d'insectes ravageurs entre peuplements purs et mélangés

1.3.1. Effet global du type de gestion

Parmi les 54 interactions étudiées (tableau 1), 15 présentent un accroissement des dégâts de ravageurs en peuplements mélangés (mesure négative) et 29 un accroissement en peuplements purs (mesure positive), montrant un histogramme des valeurs non symétrique (fig.1). L'effet global d_{++} est égal à 0.65, il est significativement différent de zéro puisque son intervalle de confiance est de [0.31; 1.11]. La méthode apparaît également robuste puisque le nombre d'études à effet nul ou négatif qu'il faudrait ajouter pour inverser cette tendance serait de 426, soit près de deux fois plus que la valeur critique de 280. La méta-analyse confirme donc que la plantation ou la gestion d'une essence forestière en peuplements purs accroît de façon importante le risque de dégâts d'insectes ravageurs par rapport à une conduite en peuplements mélangés.

Tableau 1. Résumé des études incorporées dans la méta-analyse et valeur de l'effet de la conduite de l'essence forestière en peuplement pur sur l'abondance ou les dégâts de l'espèce d'insecte.

Essence forestière	Espèce d'insecte	d	Etude
<i>Quercus petraea</i>	<i>Stigmella</i> sp.	-3,30	Moore et al (1991)
<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria dispar</i>	-1,48	Gottschalk et al (1989)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Homoptera</i> sp.	-1,42	Moore et al (1991)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Phyllobius argentatus</i>	-1,21	Moore et al (1991)
<i>Pinus strobus</i>	<i>Lymantria dispar</i>	-0,98	Brown et al (1988)
<i>Cordia alliodora</i>	?	-0,93	Brown et al (1987)
<i>Vochysia guatemalensis</i>	<i>Atta cephalotes</i>	-0,81	Montagnini et al (1995)
<i>Populus angustifolia</i> x <i>P. fremontii</i>	<i>Alsophila pometaria</i>	-0,80	White et al (2000)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Phyllobius argentatus</i>	-0,78	Moore et al (1991)
<i>Callophylum brasiliense</i>	<i>Atta cephalotes</i>	-0,36	Montagnini et al (1995)
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	<i>Euclystis</i> sp.	-0,31	Folgarait et al (1995)
<i>Quercus rotundifolia</i>	<i>Curculio elephas</i>	-0,28	Soria et al (1995)
<i>Pinus densiflora</i>	<i>Homoptera</i> sp.	-0,19	Bae et al (1997)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Stigmella</i> sp.	-0,15	Moore et al (1991)
<i>Albizia guachapele</i>	<i>Atta cephalotes</i>	-0,13	Montagnini et al (1995)
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	<i>Cecidomyiidae</i> sp.	0,03	Folgarait et al (1995)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Phyllonorycter</i> sp.	0,21	Moore et al (1991)
<i>Pinus taeda</i>	<i>Rhyacionia frustrana</i>	0,24	Miller et al (1983)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Lepidoptera</i> sp.	0,27	Moore et al (1991)
<i>Eucalyptus deglupta</i>	<i>Amblypelta cocophaga</i>	0,28	Bigger (1985)
<i>Pinus densiflora</i>	<i>Thecodiplosis japonensis</i>	0,29	Bae et al (1997)
<i>Quercus suber</i>	<i>Curculio elephas</i>	0,36	Soria et al (1995)
<i>Pinus taeda</i>	<i>Rhyacionia frustrana</i>	0,39	Berisford et al (1967)
<i>Sonneratia apetala</i>	<i>Zeuzera conferta</i>	0,41	Wazihullah et al (1996)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Lepidoptera</i> sp.	0,47	Moore et al (1991)
<i>Vochysia ferruginea</i>	<i>Atta cephalotes</i>	0,49	Montagnini et al (1995)
<i>Corylus avellana</i>	<i>Myzocallis coryli</i>	0,52	Gantner (2000)
<i>Pinus densiflora</i>	<i>Homoptera</i> sp.	0,53	Bae et al (1997)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Neuroterus</i> sp.	0,54	Moore et al (1991)
<i>Dipteryx panamensis</i>	<i>Lepidoptera</i> sp.	0,56	Montagnini et al (1995)
<i>Eucalyptus regnans</i>	<i>Chrysopharta bimaculata</i>	0,56	Greaves (1966)
<i>Milicia excelsa</i>	<i>Phytolyma lata</i>	0,57	Doland Nichols et al (1999)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Neuroterus</i> sp.	0,58	Moore et al (1991)
<i>Sonneratia apetala</i>	<i>Zeuzera conferta</i>	0,67	Wazihullah et al (1996)
<i>Picea sitchensis</i>	<i>Pissodes strobi</i>	0,68	McLean (1989)
<i>Pinus taeda</i>	<i>Dendroctonus frontalis</i>	0,69	Schowalter et al (1993)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Choristoneura occidentalis</i>	0,77	Fauss et al (1969)
<i>Pinus densiflora</i>	<i>Acari</i> sp.	0,78	Bae et al (1997)
<i>Abies balsamea</i>	<i>Choristoneura fumiferana</i>	0,84	MacLean (1980)
<i>Genipa americana</i>	<i>Lepidoptera</i> sp.	1,05	Montagnini et al (1995)
<i>Pinus nigra laricio</i>	<i>Thaumetopoea pytiocampa</i>	1,19	Géri (1980)
<i>Abies balsamea</i>	<i>Choristoneura fumiferana</i>	1,25	Bergeron et al (1995)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Homoptera</i> sp.	1,35	Moore et al (1991)
<i>Virola koschnyi</i>	<i>Atta cephalotes</i>	1,39	Montagnini et al (1995)
<i>Eucalyptus cloeziana</i>	<i>Lepidoptera</i> sp.	2,06	Zanuncio et al (1998)
<i>Quercus petraea</i>	<i>Phyllonorycter</i> sp.	2,41	Moore et al (1991)
<i>Picea glauca</i>	<i>Pissodes strobi</i>	2,79	Taylor et al (1996)
<i>Pinus silvestris</i>	<i>Hylobius abietis</i>	3,40	Stadniskii (1978)
<i>Abies balsamea</i>	<i>Choristoneura fumiferana</i>	4,60	Batzer (1987)
<i>Abies balsamea</i>	<i>Choristoneura fumiferana</i>	5,38	Su et al (1996)
<i>Stryphnodendron microstachyum</i>	<i>Lepidoptera</i> sp.	5,49	Montagnini et al (1995)
<i>Toona ciliata</i>	<i>Hypsipyla robusta</i>	5,94	Keenan et al (1995)
<i>Eucalyptus botryoides</i>	<i>Cardiaspina fiscella</i>	9,96	Smith et al (1989)
<i>Pinus strobus</i>	<i>Pissodes strobi</i>	15,49	Katovich (1992)



1.3.2. Effet des caractéristiques forestières et des traits biologiques des insectes ravageurs

La méta-analyse permet également de tester l'effet d'un certain nombre de variables dès lors que les études individuelles sont regroupées par classes de valeur de ces variables. En procédant de la sorte (tableau 2), nous avons pu montrer que la réduction du risque de dégâts d'insectes ravageurs sur une essence forestière conduite en peuplements mélangés présente les caractéristiques suivantes:

▪ *Variables liées aux essences forestières*

- elle est observée pour tous les biomes mais plus importante dans les forêts boréales ($d_+ = 2.34$), ce qui s'explique peut-être par leur moindre richesse floristique, tout apport d'autres essences forestières ayant alors un effet plus tranché sur les équilibres écologiques
- elle concerne aussi bien les forêts secondaires que les plantations, les peuplements d'essences natives que d'essences exotiques, les jeunes que les vieux peuplements
- elle n'est pas significative pour les feuillus, sans doute parce que ces derniers subissent davantage l'attaque de ravageurs polyphages pour lesquels le mélange n'apporte pas de garantie de meilleure protection (cf. 1.4.3)
- elle n'est pas non plus significative pour les arbres de l'étage inférieur, ces derniers pouvant être contaminés par des ravageurs polyphages issus des essences de la canopée (cf. 1.4.3)
- elle est plus importante quand le mélange résulte de l'apport d'essences feuillues, sans doute parce que ces dernières ont une structure plus complexe et une faune associée plus riche que les conifères
- elle n'est pas significative quand le mélange est constitué par l'apport d'essences exotiques, là encore peut-être en raison d'une moindre diversité faunistique associée
- elle ne devient apparemment significative qu'au delà d'une valeur seuil de proportion d'autres essences dans le mélange, notamment quand ces dernières deviennent plus abondantes que l'essence cible

▪ *Variables liées aux insectes ravageurs*

- la réduction du risque de dégâts apportée par le mélange d'essences opère pour la majorité des taxons d'insectes ravageurs (non significative pour les homoptères)
- elle est observée pour la plupart des guildes alimentaires. Elle est notamment très importante pour les défoliateurs et les xylophages qui regroupent l'essentiel des insectes ravageurs des forêts
- elle est d'autant plus marquée que le niveau d'infestation des insectes ravageurs est élevé.

Tableau 2. Effets de variables de classe sur l'écart de sensibilité aux insectes ravageurs entre les peuplements purs et les peuplements mélangés. (* effet significatif, test de bootstrap).

Variable	Classe	Taille de l'échantillon	d_+	Intervalle de confiance de d_+
Caractéristiques du traitement en peuplement pur				
Climat	Boréal	5	2.34*	1.27 – 3.93
	Tempéré	32	0.51*	0.00 – 1.13
	Tropical	17	0.52*	0.07 – 1.08
Type de monoculture	Forêt secondaire	12	1.33*	0.17 – 2.92
	Plantation	42	0.45*	0.17 – 0.78
Type d'essence forestière	Conifères	19	1.24*	0.52 – 2.23
	Feuillus	35	0.32	-0.01 – 0.69
Origine de l'essence	Native	52	0.64*	0.26 – 1.09
	Exotique	2	1.03*	0.28 – 2.06
Age des arbres	Jeunes	27	0.59*	0.09 – 1.28
	Matures	27	0.72*	0.20 – 1.28
Strate des arbres	Canopée	42	0.55*	0.23 – 0.90
	Sous-bois	12	1.06	-0.02 – 2.59
Caractéristiques du traitement en peuplement mélangé				
Type d'essence associée	Conifères	7	0.54	-0.18 – 1.25
	Feuillus	41	0.56*	0.15 – 1.06
	Mélange	4	1.59*	0.77 – 3.60
	Arbustes du sous-bois	2	1.49*	0.24 – 3.40
Origine essence associée	Native	48	0.68*	0.27 – 1.18
	Exotique	6	0.48	-0.31 – 1.32
Taux d'association	Moins d'essences associées	5	0.64	-0.23 – 1.31
	Autant	22	0.20	-0.22 – 0.61
	Plus	26	1.03*	0.42 – 1.78
Caractéristiques des espèces d'insectes				
TAXON	Lepidoptera	22	0.71*	0.11 – 1.43
	Coleoptera	10	1.25*	0.04 – 3.39
	Hymenoptera	10	0.63*	0.06 – 1.44
	Homoptera	6	0.54	-0.35 – 1.95
	Diptera	2	0.16*	0.03 – 0.29
Gilde alimentaire	Défoliateur	26	0.61*	0.04 – 1.26
	Xylophage	10	1.78*	0.68 – 3.80
	Piqueur - suceur	7	0.29	-0.29 – 0.75
	Galligène	5	0.37*	0.19 – 0.57
	Mineuse	4	- 0.07	-2.15 – 1.66
	Insecte des cônes et graines	2	0.04	-0.28 – 0.36
Densité de population	Faible	21	0.34	-0.05 – 0.84
	Moyenne	14	0.82*	0.13 – 1.62
	Forte	18	1.02*	0.27 – 2.11
Variable de sensibilité	Abondance des insectes	8	0.47*	0.08 – 0.99
	Dégâts des insectes	46	0.70*	0.29 – 1.20

1.4. Les mécanismes écologiques à la base des relations entre diversité des essences forestières et résistance des forêts aux insectes ravageurs

Nous avons ensuite complété l'analyse bibliographique pour tenter d'identifier les processus fonctionnels permettant d'expliquer la moindre sensibilité des peuplements mélangés aux attaques d'insectes ravageurs. Nous pouvons les regrouper en trois grands mécanismes.

1.4.1. L'accessibilité aux arbres hôtes

■ *Concentration en ressources*

La première raison de la plus grande sensibilité des monocultures forestières aux insectes ravageurs tient à leur plus grande concentration en ressources alimentaires, l'absence de quantité limitante d'arbres hôtes permettant le développement optimal des populations d'herbivores. Ce mécanisme est particulièrement probant pour les insectes ravageurs forestiers dont la dynamique est ressource – dépendante comme les scolytes par exemple. En phase endémique, ces insectes se maintiennent en faibles populations sur des arbres très affaiblis ou des rémanents de coupe. Si cette ressource devient abondante, à la suite d'une sécheresse ou d'une tempête, ils se multiplient et, dépassant le seuil épidémique, sont alors capables d'attaquer n'importe quel arbre même bien venant. Grâce à leur stratégie d'attaque en masse, favorisée par l'émission de phéromones d'agrégation, ils peuvent ainsi infester des peuplements entiers d'essence hôte et ceci d'autant plus aisément que la forêt est en majorité composée de cette essence.

■ *Barrières à la colonisation de l'arbre hôte*

De nombreux exemples montrent que la localisation des plantes hôtes par les insectes herbivores est favorisée par leur concentration et ceci d'autant plus que l'espèce d'insecte est peu mobile. Le plus souvent le repérage de l'arbre hôte s'effectue selon un processus d'essai – erreur. Il en résulte que le temps de localisation est probablement prolongé dans les peuplements mélangés, augmentant le risque de mortalité chez l'insecte.

Trois types de barrières peuvent limiter la colonisation des arbres hôtes dans les peuplements mixtes.

- Barrière physique: La présence d'essences non hôtes peut d'abord constituer une barrière physique à la dissémination et réduire notablement la probabilité d'atterrissage sur un arbre hôte, en particulier dans le cas des larves d'insectes transportées passivement par le vent (*Lymantridae*). Elle peut également perturber le repérage visuel de l'arbre hôte (*Thaumetopoeidae*).
- Barrière chimique: De nombreuses espèces d'insectes forestiers utilisent des signaux chimiques pour repérer leurs arbres hôtes lors de la phase d'exploration du milieu. Les monocultures forestières produisent alors un signal abondant et univoque, sans interférence avec d'éventuels signaux masquants ou répulsifs émis par les essences non hôtes. Ce phénomène est bien illustré chez les scolytes des conifères dont on peut réduire l'incidence en diffusant des composés volatils extraits d'essences feuillues ("non host volatiles").
- Barrière temporelle: Chez certains insectes défoliateurs, les jeunes larves ne peuvent s'alimenter que sur des jeunes feuilles (*Tortricidae*). Le succès reproductif de l'espèce est alors étroitement dépendant de la coïncidence phénologique entre l'éclosion des œufs et le débourrement de l'essence hôte. Ce calage est plus difficile à réaliser, ou à sélectionner,

dans des peuplements mélangés de plusieurs essences hôtes que dans des peuplements purs, réduisant d'autant le taux de défoliation global.

1.4.2. L'impact des ennemis naturels

La deuxième hypothèse proposée pour expliquer la plus grande sensibilité des forêts pures aux insectes ravageurs est celle d'un moindre impact des ennemis naturels. Elle repose sur le postulat que les prédateurs et parasitoïdes sont plus efficaces dans les environnements complexes.

- *Les forêts mixtes abritent davantage d'hôtes ou de proies de substitution pour les ennemis naturels généralistes*

Les communautés végétales les plus riches en espèces sont également associées à une faune plus diversifiée, notamment en herbivores, qui sont autant de proies ou d'hôtes potentiels pour les prédateurs ou parasitoïdes. Ces derniers peuvent alors maintenir des populations assez abondantes, et pendant un temps suffisamment long pour être efficaces lorsque le stade sensible de l'insecte ravageur apparaît.

- *Les forêts mixtes offrent également des ressources alimentaires de complément pour les parasitoïdes spécialistes*

De nombreuses études ont récemment confirmé le rôle essentiel de l'alimentation secondaire des insectes parasitoïdes dans l'amélioration de leur fitness. En se nourrissant de pollen, de nectar voire même de miellat de puceron, les femelles de parasitoïdes augmentent très significativement leur durée de vie, permettant une meilleure exploration de l'habitat à la recherche de l'insecte hôte à parasiter, un meilleur calage phénologique avec le stade sensible de l'hôte ainsi que la ponte d'un nombre d'œufs plus élevé. Au total, leur taux de parasitisme est donc plus élevé dans les forêts riches en espèces végétales, où la probabilité de rencontre avec des plantes nectarifères ou abritant des pucerons est plus importante.

- *Les forêts les plus complexes fournissent une plus grande diversité d'abris aux ennemis naturels*

Les mélanges d'essences forestières offrent aussi un meilleur habitat pour les ennemis naturels en présentant une plus grande diversité de microsites et de conditions microclimatiques favorables à leur survie. Les prédateurs et parasitoïdes trouvent en effet dans les forêts mixtes davantage de sites d'oviposition et de sites d'abris contre les excès de froid ou de sécheresse, voir même contre leurs propres ennemis (super-parasites ou super-prédateurs).

- *Les forêts mélangées peuvent toutefois présenter des risques de réduction de l'efficacité des ennemis naturels*

En théorie, mais peu d'études expérimentales l'ont démontré en forêt, la complexité des communautés végétales peut réduire l'efficacité du comportement de recherche des hôtes ou des proies par l'ennemi naturel en augmentant le nombre de barrières physiques ou chimiques à leur localisation. De même, la présence de nombreuses proies alternatives pourrait augmenter le risque de diversion chez les généralistes, les détournant de la prédation de l'insecte cible.

1.4.3. Les associations d'essences hôtes

Un troisième mécanisme, moins souvent évoqué, permet de relier la résistance des forêts à leur diversité: il s'agit du processus de transfert d'individus de la population de ravageurs entre arbres appartenant à plusieurs essences hôtes.

- *Le mélange de certaines essences forestières favorise le développement des insectes ravageurs hétéroéciques: le phénomène de la succession*

Certaines espèces d'insectes ravageurs, appelées hétéroéciques, ont besoin d'exploiter successivement deux essences hôtes pour compléter leur cycle biologique. Il s'agit en particulier des adelgides, des pucerons qui présentent souvent une phase parthénogénétique sur racines de feuillus et une phase sexuelle sur aiguilles de conifères. Dans leur cas, la conduite des essences hôtes en peuplement pur réduit le risque de développement épidémique.

- *L'association de plusieurs essences hôtes peut réduire le risque de pullulation des insectes ravageurs polyphages: le phénomène de diversion*

Diverses études ont montré qu'il est possible de protéger une essence forestière des attaques d'un insecte ravageur polyphage en lui associant une autre essence hôte, plus sensible ou plus tolérante. L'insecte herbivore infeste alors préférentiellement l'essence associée, parfois aussi appelée essence nourrice, opérant une diversion des attaques de l'essence cible.

- *L'association de plusieurs essences hôtes peut, au contraire, augmenter le risque de pullulation des insectes ravageurs polyphages: le phénomène de contagion*

Un phénomène opposé à la diversion peut intervenir en cas d'association d'autres essences hôtes à l'essence cible. Après avoir exploité les arbres des essences les plus favorables à leur développement, les insectes polyphages peuvent en effet entrer en phase de pullulation et causer d'importants dégâts en se reportant sur les arbres de l'essence cible. Cette dernière serait donc moins exposée aux attaques de ce ravageur polyphage en cas de gestion en peuplement pur.

1.4.4. Le test des hypothèses par la méta-analyse

Dans la mesure du possible, nous avons attribué aux études retenues pour la méta-analyse la ou les hypothèses explicatives les plus plausibles, soit parce que leurs auteurs les mentionnaient explicitement soit parce que la biologie des espèces de ravageurs ou le contexte écologique des forêts en montraient la logique. Nous avons alors testé l'effet de ces hypothèses en relation avec l'impact de la conduite en peuplements purs. Il apparaît que lorsque cette dernière peut conduire à une augmentation de l'accessibilité aux plantes hôtes ou à une réduction de l'effet des ennemis naturels, la moyenne des dégâts de ravageurs est significativement supérieure à celle observée dans les peuplements mélangés (tableau xx). En revanche, l'association d'essences hôtes dans le mélange conduit à un risque équivalent de diminution ou d'augmentation des dégâts par rapport aux peuplements purs (effet nul, $d_+ = 0.03$). Nous avons vu qu'en théorie l'association d'essences hôtes ne peut accroître le risque de dégâts que pour le cas des ravageurs polyphages. Le test de l'effet de la spécificité d'hôtes chez les insectes ravageurs étudiés (tableau 5) montre là aussi que la gestion en peuplement pur n'augmente très significativement le risque de dégâts que pour les espèces oligophages (se développant aux dépens d'espèces d'arbres appartenant au plus à une famille

botanique). En étudiant seulement les espèces polyphages (pouvant s'attaquer à des arbres appartenant à plusieurs familles botaniques), nous avons vérifié l'importance de la nature du mélange d'essences. Quand ce mélange ne comporte pas d'autre essence hôte ou une essence moins favorable au développement de l'insecte, il confère une meilleure protection à l'essence cible effet négatif, (effet positif, $d_+=0.80$). Au contraire, quand le mélange associe une autre essence hôte plus sensible, le risque de dégâts sur l'essence cible est significativement plus élevé (effet négatif, $d_+=-0.21$) que lorsque cette dernière est gérée en peuplements purs (tableau 3).

Tableau 3. Test des hypothèses écologiques reliant diversité des forêts et résistance aux insectes ravageurs par la méta-analyse.

Variable	Classe	Taille de l'échantillon	d_+	Intervalle de confiance de d_+
Mécanisme écologique	Accessibilité des plantes hôtes	10	1.84*	0.63 – 4.10
	Ennemis naturels	4	0.68*	0.26 – 1.53
	Accessibilité et ennemis	11	1.35*	0.76 – 2.31
	Association d'essences hôtes	29	0.03	- 0.34 – 0.38
Spécificité d'hôte	Insectes oligophages ^a	26	1.28*	0.77 – 2.07
	Insectes polyphages ^b	23	0.03	- 0.43 – 0.48
<u>Présence d'autres essences hôtes dans le mélange pour les espèces polyphages</u>	Essences pas ou moins sensibles	9	0.80*	0.34 – 1.56
	Essences plus sensibles	8	-0.21	- 0.83 – 0.38

^a Insectes dont la gamme d'hôtes englobe au plus une famille d'arbres

^b Insectes dont la gamme d'hôtes englobe au moins une famille d'arbres

* effet significatif (test de bootstrap).

2 – INFLUENCE DU VOISINAGE DES ILOTS FEUILLUS SUR L'ETAT SANITAIRE DES PLANTATIONS DE PIN MARITIME

2.1. Le contexte

Dans notre méta-analyse de l'effet de la diversité des essences forestières sur la résistance aux ravageurs nous n'avons utilisé que des études réalisées à l'échelle du peuplement. Or de plus en plus de travaux menés dans les agrosystèmes montrent que la diversité spécifique, mesurée à l'échelle du paysage, pourrait contribuer encore davantage à l'équilibre sanitaire (Mensah 1999, Thies and Tscharntke 1999, Landis et al. 2000). Le maintien en bordure des champs cultivés de riches communautés végétales, sous forme de haies, bandes enherbées, friches, voire de cultures associées, serait particulièrement bénéfique pour la réduction des dégâts de pestes agricoles (Duelli et al. 1990, Dennis and Fry 1992, Thomas et al. 1992, Boatman 1994, Altieri 1999). Dans la mesure où les forêts, même de plantations, sont elles-mêmes des mosaïques d'habitats variés, associant parcelles boisées de différentes compositions, coupes rases ou pare-feu, zones agricoles ou reliques de milieux naturels, la question se pose de savoir si leur résistance aux insectes ravageurs pourrait également être fonction de leur hétérogénéité. Peu d'études ont été publiées sur ce problème. En 1998, Cappucino *et al.* ont observé des dégâts moins importants de la tordeuse des bourgeons, *Choristoneura fumiferana*, dans des peuplements de sapin baumier isolés au milieu d'une forêt de feuillus que dans des peuplements similaires en structure mais situés dans une vaste forêt de sapins. De même, les papillons défoliateurs *Mnesapela privata* et *Roeselia lugens* provoqueraient moins de défoliation dans des plantations d'*Eucalyptus globulus*, quand ces dernières sont entourées de boisements mixtes plutôt qu'intégrées dans une monoculture d'eucalyptus (Dufty et al. 2000).

Dans une démarche analogue, nous avons voulu tester l'influence exercée par la proximité de boisement de feuillus en mélange sur le risque d'infestation des plantations de pin maritime par la pyrale du tronc (*Dioryctria sylvestrella*) et la Processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*). La Processionnaire du Pin est le principal défoliateur des forêts de pins du sud de l'Europe. Elle provoque d'importantes pertes de croissance, pouvant conduire à la mortalité des jeunes plantations. Plusieurs études ont montré que le risque de dégât de la processionnaire du pin diminue avec l'augmentation du taux de feuillus dans la parcelle ou le massif de pins. La Pyrale du tronc est le principal insecte xylophage du massif de pin maritime des Landes de Gascogne. Sa larve provoque une annélation du tronc en creusant une galerie dans le liber qui conduit à une perte de croissance basale, un fort risque d'écimage lors des violents coups de vent et surtout une grave détérioration de la qualité du bois par incorporation de poches de résine.

2.2. Matériel et méthodes

Le dispositif expérimental de cette étude comprend un ensemble de 16 parcelles situées les paysages ateliers de l'étude de la biodiversité spécifique des îlots de feuillus, situés au sud du département de la Gironde et le nord du département des Landes.

L'échantillonnage des dégâts et les piégeages ont été réalisés sur des paires de parcelles de pin maritime de même âge, même densité, mêmes conditions stationnelles et même mode de gestion. Chaque paire est constituée d'une parcelle voisine d'une parcelle de feuillus et d'une parcelle voisine d'une parcelle de Pin maritime. Cette seconde parcelle constitue le témoin de la première. Les parcelles de feuillus et de Pin maritime voisines des parcelles d'échantillonnage ont des âges équivalents pour chaque paire.

Les 16 parcelles à échantillonner se répartissent ainsi:

- 4 parcelles de Pin maritime voisines de 4 parcelles de jeunes feuillus,
- 4 parcelles de Pin maritime voisines de 4 parcelles de jeunes pins,
- 4 parcelles de Pin maritime voisines de 4 parcelles de vieux feuillus,
- 4 parcelles de Pin maritime voisines de 4 parcelles de vieux pins.

Les caractéristiques de ces 16 couples de parcelles sont indiquées dans le tableau 1.

Tableau 4: Présentation des principales caractéristiques des 16 couples de parcelles (parcelle-parcelle attenante) du dispositif.

Parcelle	Age	Surface	Essences du voisin	Age du voisin
Biscarosse 1	8 ans	4 ha	Feuillues	8 ans
Biscarosse 1 T	8 ans	4 ha	Pin maritime	8 ans
Biscarosse 2	8ans	1 ha	Feuillues	8 ans
Biscarosse 2 T	8 ans	10 ha	Pin maritime	8 ans
Pontenx 7	11 ans	4 ha	Feuillues	8 ans
Pontenx 7 T	12 ans	40 ha	Pin maritime	7 ans
Pontenx 8	17 ans	1 ha	Feuillues	8 ans
Pontenx 8 T	17 ans	40 ha	Pin maritime	7 ans
Le Bray	10 ans	1 ha	Feuillues	100 ans
Le Bray T	10 ans	5 ha	Pin maritime	50 ans
Le ménage	11 ans	1 ha	Feuillues	100 ans
Le ménage T	11 ans	51 ha	Pin maritime	30 ans
Malakoff 1	11 ans	4 ha	Feuillues	100 ans
Malakoff 1 T	11 ans	51 ha	Pin maritime	30 ans
Malakoff 2	7 ans	4 ha	Feuillues	100 ans
Malakoff 2 T	7 ans	15 ha	Pin maritime	30 ans

En 2001, le niveau d'infestation et la distribution spatiale des attaques de la Processionnaire du pin ont été étudiés dans 10 peuplements de pin maritime soit Biscarosse 1, Biscarosse 2, Pontenx 8, Malakoff 1 et Le ménage.

Dans chaque peuplement de pin maritime la mesure des dégâts de la processionnaire du pin a été réalisée à la fin de l'hiver selon un transect de 400 m s'éloignant de la parcelle voisine de feuillus (ou du témoin de Pin maritime) avec notation des attaques sur une grappe de 66 arbres à 100, 200, 300 et 400 m (fig.2). Pour chaque grappe ont été notés le pourcentage d'arbres attaqués, le nombre de nids d'hiver et la moyenne de défoliation.

Parallèlement un comptage des captures des adultes de processionnaire a été effectué en été à l'aide de pièges à phéromones disposés tous les 50 m, de 0 à 450m de la lisière (soit 10 pièges dans chaque peuplement). Les pièges utilisés étaient des pièges à glu de 50 cm x 50 cm avec des diffuseurs dosés à 0.5 g et positionnés à hauteur d'homme. En tout 2640 arbres ont été échantillonnés et 100 pièges installés dans les 14 peuplements.

En 2002, le niveau d'infestation et la distribution spatiale des attaques de la Processionnaire du pin ont été étudiés dans 12 peuplements de pin maritime soit Biscarosse 1, Le Bray, Pontenx 8, Malakoff 1, Malakoff 2 et Le ménage.

La mesure des dégâts de la processionnaire du pin a été intensifiée avec une notation des attaques sur une grappe de 66 arbres tous les 50m à partir de la bordure (fig.2). Un comptage des captures des adultes de processionnaire a été effectué en été à l'aide de pièges à phéromones disposés tous les 50 m, de 0 à 450m de la lisière. En tout 7920 arbres ont été échantillonnés et 120 pièges installés dans les 14 peuplements.

De même en 2002, le niveau d'infestation et la distribution spatiale des attaques de la Pyrale du tronc ont été étudiés dans 12 peuplements de pin maritime soit Le Bray, Pontenx 7, Pontenx 8, Malakoff 1, Malakoff 2 et Le ménage.

Dans chaque peuplement de pin maritime la mesure des attaques de la pyrale a été réalisée au printemps selon un transect de 400 m s'éloignant de la parcelle voisine de feuillus (ou du témoin de Pin maritime) avec notation des arbres attaqués sur une grappe de 66 arbres à 100, 200, 300 et 400 m (fig.2). Pour chaque arbre, le nombre d'attaques de l'année, le nombre d'attaques des années précédentes et la circonférence à 1.3 m (CIR) ont été notés. Durant le printemps 2002, 3168 arbres ont donc été échantillonnés sur les 12 parcelles d'études de *D. sylvestrella*.

Pour la Pyrale du tronc :

- 1 grappe de 66 arbres tous les 100 m, pour la notation des dégâts.

Pour la Processionnaire du pin:

- 1 grappe de 66 arbres tous les 100 m pour la notation des dégâts en 2001.
1 grappe de 66 arbres tous les 50 m pour la notation des dégâts en 2002
- 1 piège tous les 50 mètres à 1.5 m du sol, pour l'évaluation de l'infestation.

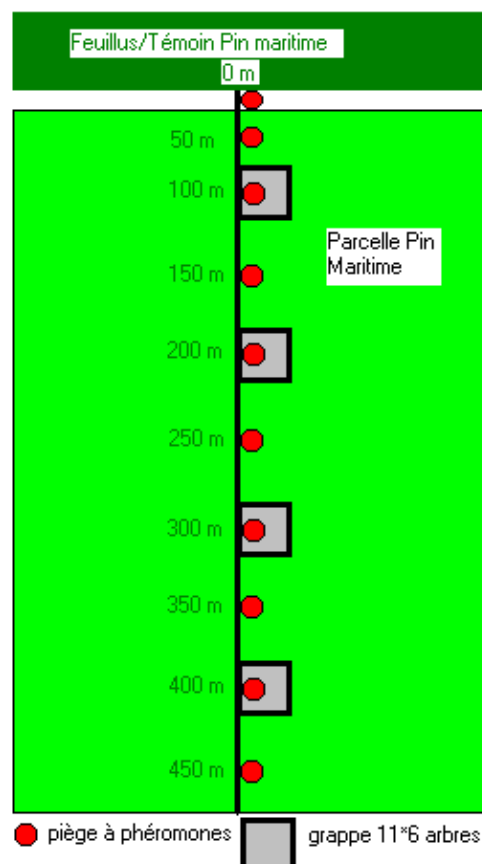


Figure 2. Schéma du dispositif d'échantillonnage des attaques de pyrale du tronc et de processionnaire du pin dans les peuplements purs de Pin maritime

2.3. Résultats

2.3.1. Effet du voisinage des peuplements mélangés de feuillus sur les niveaux d'infestation de la processionnaire du pin dans les peuplements de pin maritime

En 2001, dans quatre des cinq paires de peuplements de pin maritime de même âge et de même densité, situés dans les mêmes conditions stationnelles, **le peuplement en bordure de boisement de feuillus en mélange était moins infesté par la processionnaire du pin**. Dans la cinquième paire (Pontenx 8), la différence de niveau d'infestation entre les deux peuplements n'était pas significative (fig.3). Une analyse de variance réalisée sur les données de pourcentage d'arbres attaqués par grappe de 66 arbres montre un effet significatif du site (localisation de la paire de parcelles de pins maritime de même âge et de même densité) et du type de voisinage (tableau 1). En moyenne, le pourcentage d'arbres attaqués par la processionnaire du pin était de 4.2% (± 1.05) dans les peuplements de pins voisins des boisements de feuillus et de 6.1% (± 1.15) dans les peuplements de pins éloignés de tout boisement de feuillus.

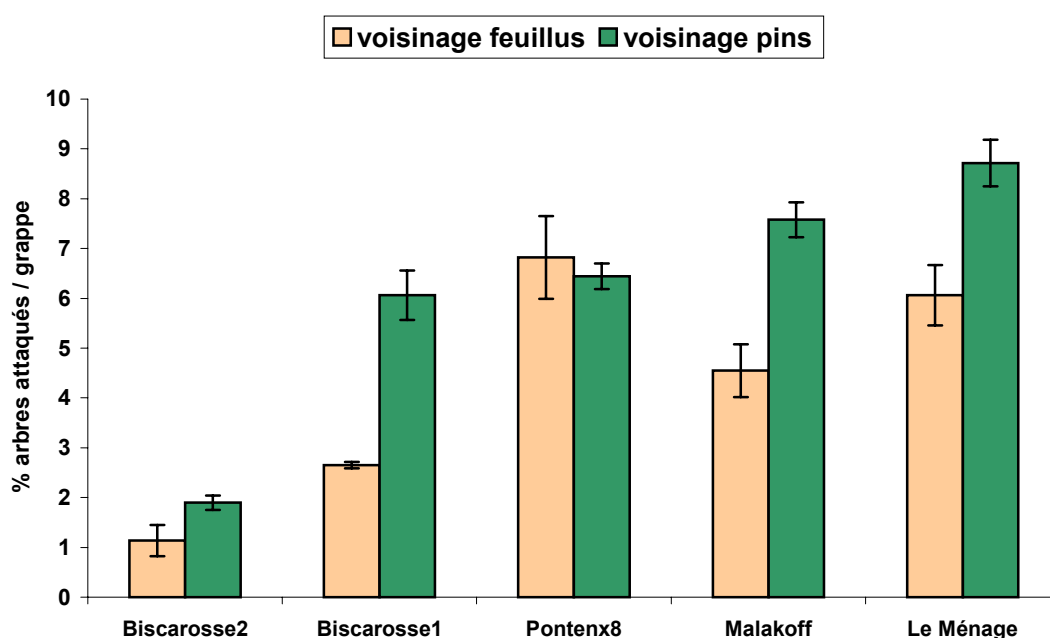


Figure 3. Pourcentage moyen d'arbres attaqués par la processionnaire du pin dans les peuplements de pin maritime, en fonction de leur voisinage

Tableau 5: Analyse de variance de l'effet du site et du type de voisinage (feuillus vs pins) sur le % d'arbres attaqués par la processionnaire du pin.

Variable	N	Source de variation ^c	dl	F	P
% arbres attaqués par grappe après transformation angulaire	40	Voisinage (feuillus vs. pins)	1	4.51	0.042
		Site	4	4.19	0.008
		Voisinage × Site	4	0.22	0.923

De même, le nombre moyen de captures de mâles de processionnaire, dans les 9 pièges à phéromone situés de 50m à 450m de la bordure, présente un gradient positif dans les peuplements bordés par un boisement de feuillus (fig.4). **Le nombre de capture augmente en effet de façon significative avec la distance à la lisière** ($N = 9$, $F = 14.5$, $P < 0.006$, $R^2 = 0.67$). En revanche, la distribution des niveaux de captures dans les peuplements témoins, éloignés de tout boisement de feuillus, ne présente aucun gradient continu ($N = 9$, $F = 0.56$, $P = 0.48$, $R^2 = 0.07$) mais le profil caractéristique des infestations de la processionnaire, avec un pic de capture aux deux lisières et un niveau inférieur à l'intérieur du peuplement.

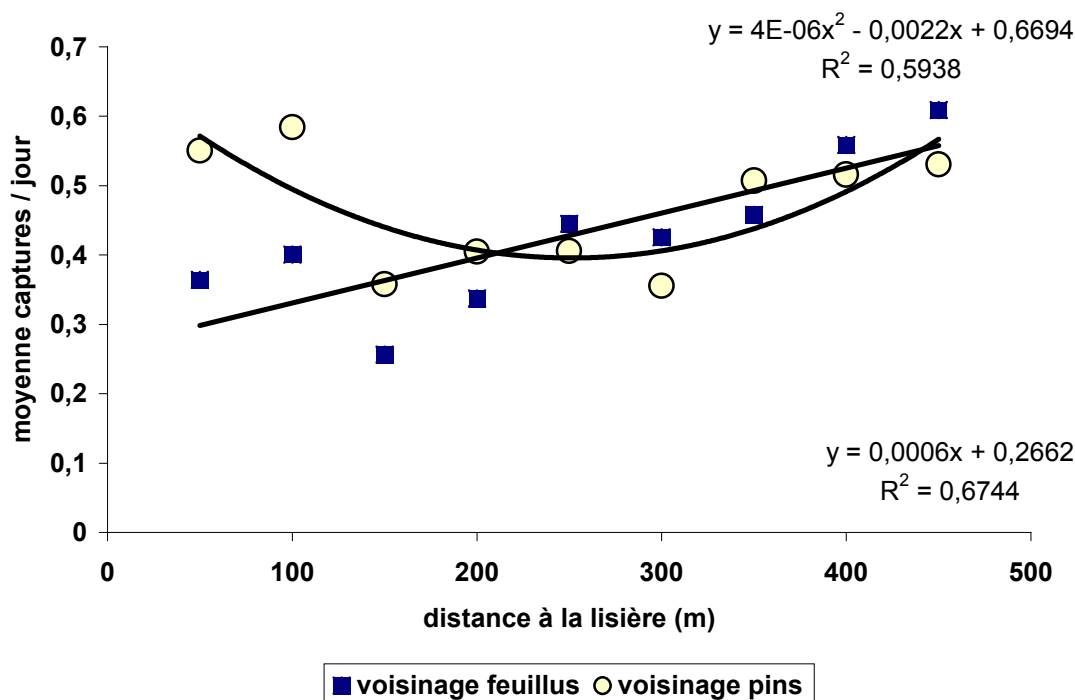


Figure 4. Distribution des niveaux moyens de captures de mâles de processionnaire du pin dans des pièges à phéromone en fonction de la distance à la lisière, pour des peuplements de pin maritime bordé par un boisement de feuillus ou par un autre peuplement de pin.

En 2002, les pourcentages de défoliation moyens au voisinage des feuillus sont significativement inférieurs à ceux des parcelles voisines de pins témoins pour 4 des sites et supérieur ou égal mais non significativement pour les deux autres (Le Bray et Malakoff 2) (fig.5). Un résultat analogue est observé pour les niveaux de capture dans les pièges à phéromone (fig.6).

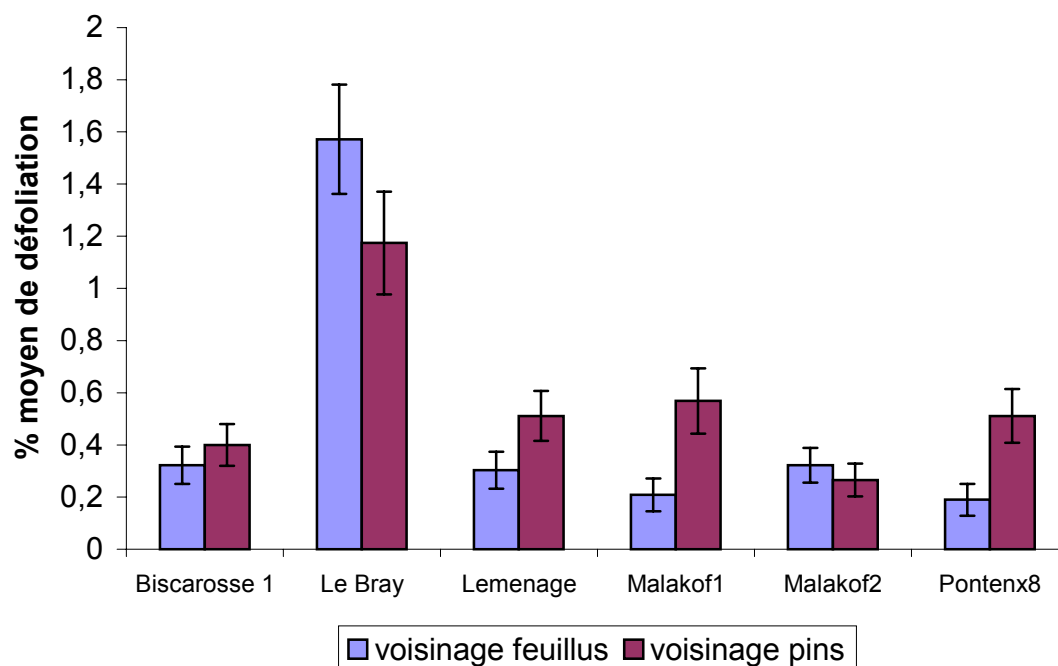


Figure 5: Comparaison du pourcentage de défoliation par la processionnaire du pin dans des peuplements de pin maritime au voisinage de feuillus ou de pins témoins.

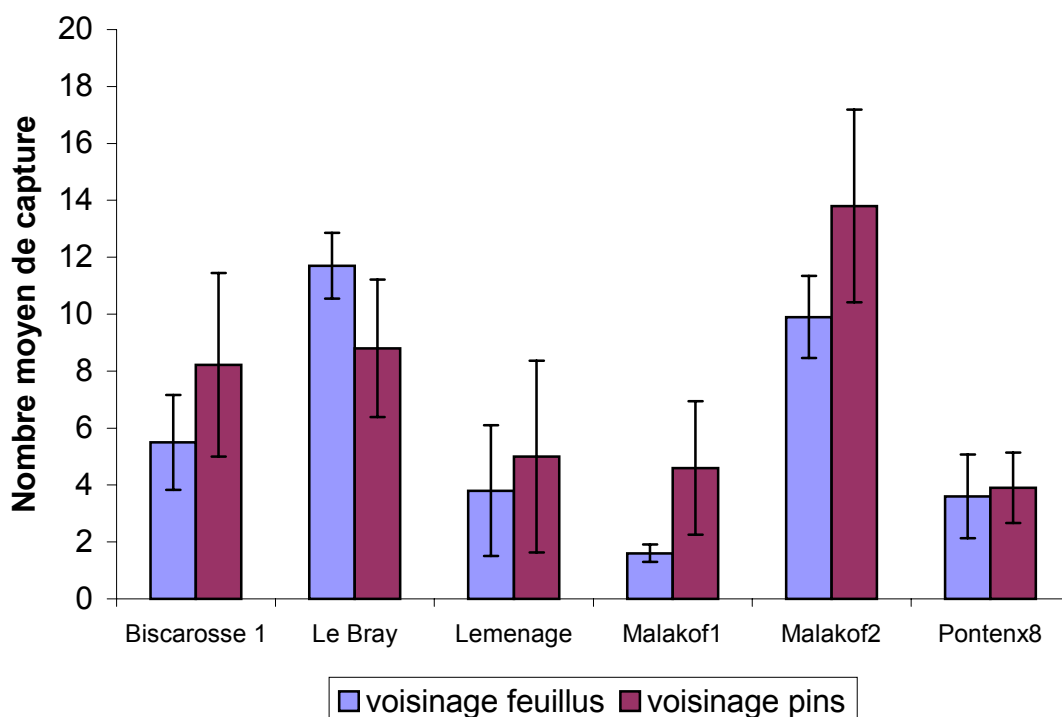


Figure 6: Comparaison des niveaux de capture de processionnaire du pin dans des peuplements de pin maritime au voisinage de feuillus ou de pins témoins.

En fait pour tous les sites il apparaît un plus faible niveau d'infestation dans les premiers 150m à l'intérieur des parcelles de pins bordées par des feuillus (fig.7).

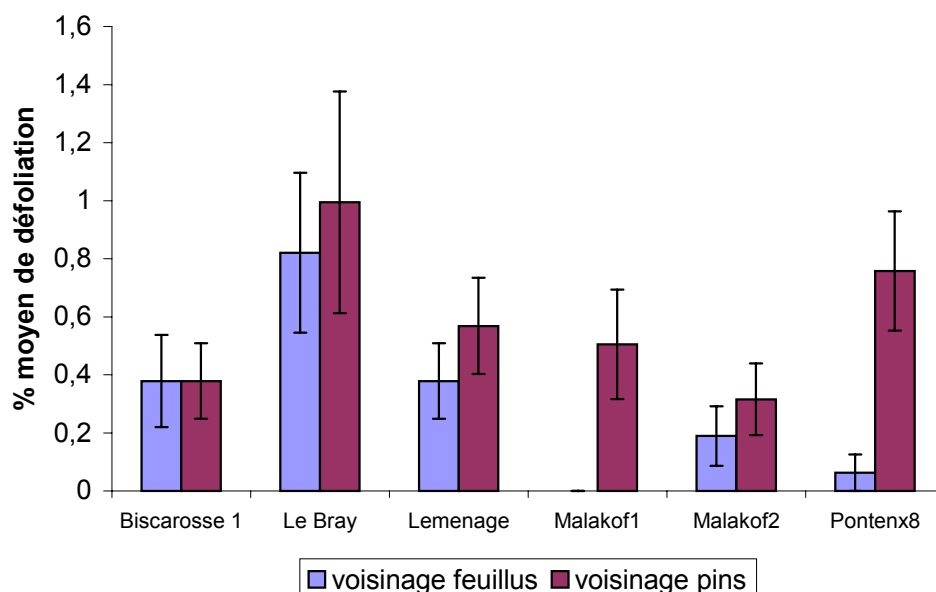


Figure 7: Comparaison du pourcentage de défoliation par la processionnaire du pin dans les 150 premiers m à l'intérieur des peuplements de pin maritime au voisinage de feuillus ou de pins témoins.

Au-delà, les pourcentages de défoliation sont similaires entre peuplements de pins voisins des parcelles de feuillus et voisins d'autres pins. Ceci se traduit par des niveaux d'infestation moyens significativement inférieurs dans les peuplements de pins voisins de feuillus à ceux dans les peuplements voisins de pins témoins jusqu'à 350 m (fig.8).

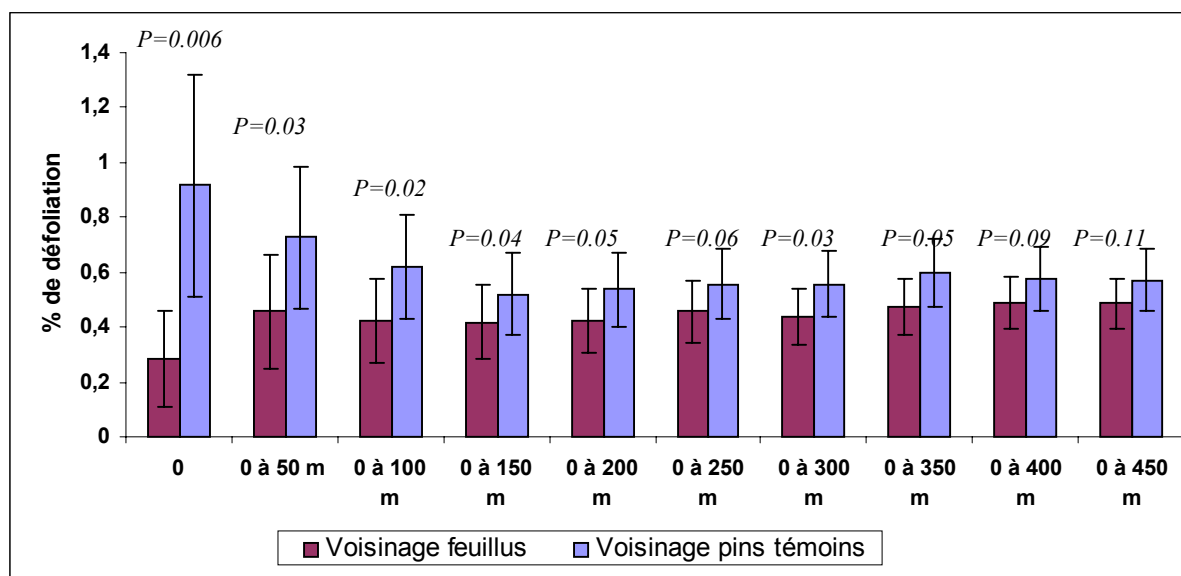


Figure 8: Comparaison du pourcentage de défoliation au voisinage de feuillus et de pins témoins en fonction du nombre de grappes utilisées à partir de la lisière pour calculer le pourcentage de défoliation moyen. Les valeurs de P sont relatives au test t réalisé sur n échantillons avec $n = 6$ parcelles $\times$ n grappes $\times$ 6 lignes.

Lorsque l'on regroupe les peuplements de même voisinage on constate alors un gradient croissant et continu d'infestation à partir de la lisière des feuillus (N=9, $R^2=0.64$, $P<0.01$) alors que les peuplements de pins voisins d'autres pins présente le profil caractéristique des infestations de la processionnaire, avec un pic de défoliation aux deux lisières et un niveau inférieur à l'intérieur du peuplement (fig.9).

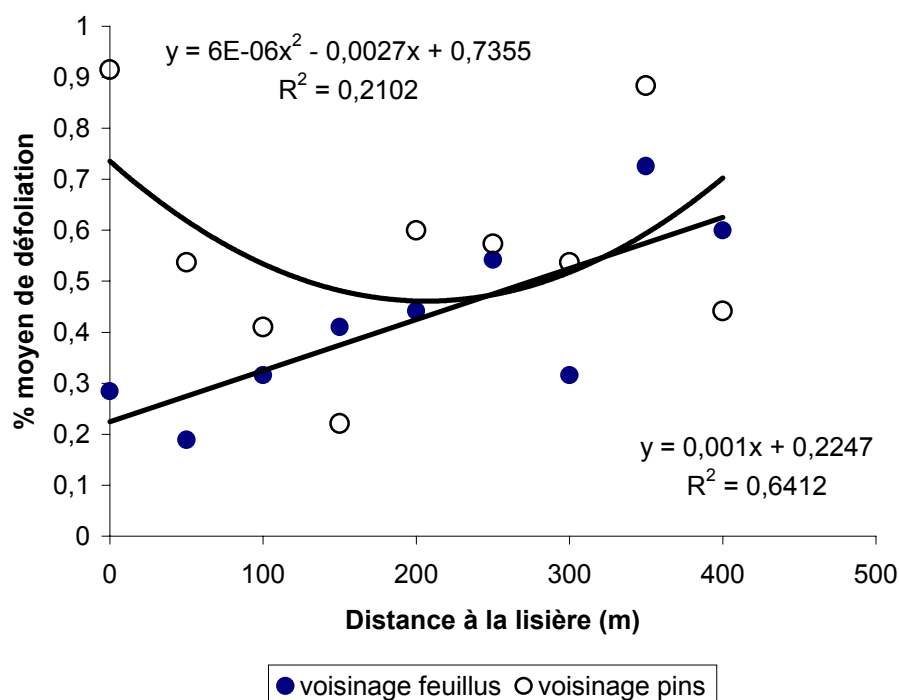


Figure 9. Distribution des niveaux moyens de défoliation par la processionnaire du pin en fonction de la distance à la lisière, pour des peuplements de pin maritime bordé par un boisement de feuillus ou par un autre peuplement de pin.

Il apparaît donc que la présence d'un boisement de feuillus en mélange, qu'il soit un peuplement ancien (du réseau de référence) ou une jeune plantation (du site atelier), de 1 ou 4ha, permette une **réduction significative des dégâts de processionnaire dans les peuplements de pin maritime voisins**. Cela semble donc indiquer la possibilité d'obtenir une protection importante contre ce ravageur au bout de peu de temps (une dizaine d'années) en restaurant la biodiversité à l'aide de plantations d'îlots, voire même mais cela reste à tester de lisières de feuillus.

Cet effet correspond essentiellement à une diminution des niveaux d'infestation dans les premiers 150m après la lisière. La valeur de cette portée semble indiquer qu'un mécanisme probable d'interaction avec les feuillus proches correspondrait à une barrière physique à la localisation des arbres hôtes par masquage de la silhouette des arbres de bordure (Demolin, 1962). D'autre part, l'obstacle physique que représentent les feuillus pourrait également engendrer une modification des conditions microclimatiques, altérant les possibilités de développement de la processionnaire du pin dans sa phase souterraine. Ainsi, pour que la nymphose s'achève et que les adultes émergent, il est nécessaire que la température du sol soit

assez élevée (Abgrall et Soutrenon, 1991). La fronde des feuillus qui réduit le rayonnement incident au sol et par conséquent la température du sol au voisinage de ceux-ci, pourrait donc constituer un obstacle au développement de *T. pityocampa*.

Il pourrait être également du à l'action des ennemis naturels trouvant dans les peuplements mixtes de feuillus les micro-habitats (abris), les hôtes de substitution, ou les ressources alimentaires nécessaires à leur survie ou à l'amélioration de leur performance). De nombreuses espèces d'oiseaux insectivores telles que la huppe (*Upupa epops*) sont associées aux îlots de feuillus qui constituent pour eux des zones de refuges (Barbaro, communication personnelle). Or, la huppe est un prédateur qui joue un rôle important dans la prédation des chrysalides de la processionnaire du pin (Battisti, Bernardi et Ghirardo, 2000). L'impact de ces prédateurs ou parasitoïdes serait alors plus important en bordure des parcelles voisines des feuillus soit du fait d'une plus grande concentration de la ressource initiale (nids d'hiver en bordure), soit d'une meilleure accessibilité de cette ressource (plus visible sur les arbres de bordure), soit enfin d'une capacité de déplacement réduite ou de la nécessité d'un retour régulier dans le boisement refuge.

La présence d'un boisement de feuillus semble donc permettre une réduction significative des niveaux d'infestation par la processionnaire du pin sur une distance des 150m dans le peuplement de pin. D'un point de vue pratique, qu'il conviendrait de tester, cela semble indiquer que des parcelles d'environ 10ha (300m de côté) entourées de lisères de feuillus pourrait être ainsi protégées.

2.3.2. Effet du voisinage des peuplements mélangés de feuillus sur les niveaux d'infestation de la pyrale du tronc dans les peuplements de pin maritime

Le pourcentage d'arbres attaqués est toujours fortement corrélé à leur circonférence moyenne (Jactel *et al.*, 1994 et 2002). Il est donc nécessaire d'effectuer une correction pour pouvoir étudier les autres variables explicatives. A partir des pourcentages d'arbres attaqués par *D. sylvestrella* (PAT observé) et des circonférences moyennes mesurées (CIR) sur chacune des parcelles, les pourcentages d'arbres attaqués théoriques (PAT théorique) ont donc été calculés à partir de l'équation suivante (Jactel *et al.*, 2002) :

$$PAT_{théorique} = \frac{e^{(aCIR - b)}}{1 + e^{(aCIR - b)}}$$

Les paramètres a et b de cette équation sont définis à partir de la relation entre CIR et PAT mesurée sur l'ensemble des parcelles attenantes aux parcelles témoins de l'étude (3168 arbres échantillonnés). Le résidu = (PAT observé- PAT théorique) est alors utilisé pour étudier l'influence du voisinage des feuillus.

Sur les données de l'expérience, le pourcentage d'arbres attaqués par classe de circonférence suit une loi logistique d'équation:

$$PAT_{théorique} = \frac{e^{(0.078 CIR - 5.13)}}{1 + e^{(0.078 CIR - 5.13)}} \quad R^2 = 0.91$$

Ce modèle (fig.10) est utilisé par la suite pour comparer le pourcentage d'arbres attaqués théorique (si seul compte l'effet de la circonférence des arbres) avec le pourcentage d'arbres attaqués observé (compte tenu d'autres facteurs explicatifs, notamment le voisinage de feuillus).

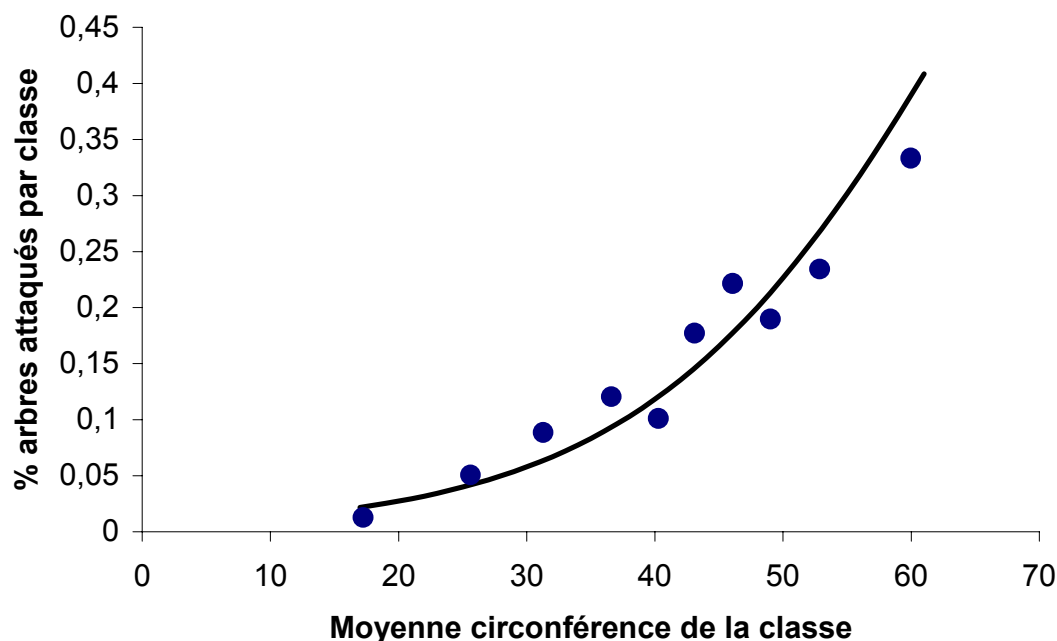


Figure 10. Régression logistique du pourcentage d'arbres attaqués par classe de circonférence par la moyenne de circonférence par classe.

Quelque soit le nombre de grappes pris en compte dans le calcul des moyennes de pourcentages d'arbres attaqués pour l'ensemble des parcelles voisines de feuillus, les moyennes observées sont toujours significativement inférieures aux moyennes théoriques (tableau 2). Par contre, au voisinage des parcelles de pins témoin, il n'existe pas de différence significative entre les moyennes observées et les moyennes théoriques.

Tableau 6. Résultats des tests *t* comparant les moyennes des % d'arbres attaqués par lignes observés (PAT observé) et théoriques (PAT théorique) pour l'ensemble des 6 paires de parcelles. Ces moyennes sont calculées à partir des données relatives respectivement aux 2, 3 et 4 grappes les plus proches de la lisière. N représente le nombre de lignes prises en compte.

	Voisinage		moyenne	± ES	N	t	P
2 grappes 100 et 200 m	feuillus	observé	10.606	± 1.750	72	-3.45	0.0008
		théorique	13.941	± 1.393			
	pins	observé	14.899	± 2.247	72	-1.04	0.297
		théorique	13.395	± 1.034			
3 grappes 100 à 300 m	feuillus	observé	11.616	± 1.865	108	-3.92	0.0001
		théorique	15.049	± 1.709			
	pins	observé	15.572	± 2.309	108	-1.28	0.202
		théorique	13.879	± 1.021			
4 grappes 100 à 400 m	feuillus	observé	13.005	± 1.917	144	-3.35	0.0009
		théorique	15.000	± 1.638			
	pins	observé	15.341	± 2.222	144	-1.44	0.151
		théorique	13.830	± 1.042			

Le tableau 7 montre que les parcelles attenantes à une parcelle de vieux feuillus sont significativement moins infestées par *D. sylvestrella* que ne le prévoit le modèle théorique d'infestation (fonction de la circonférence), quelque soit le nombre de grappes pris en compte dans le calcul des moyennes de pourcentage d'arbres attaqués.

Pour les parcelles voisines de jeunes feuillus, la moyenne des pourcentages d'arbres attaqués observée n'est significativement inférieure à la moyenne théorique que lorsqu'on utilise les 2 grappes les plus proches de la lisière dans le calcul de cette moyenne. En utilisant les 3 grappes les plus proches de la lisière dans le calcul de la moyenne, la moyenne observée est inférieure à la moyenne théorique. Cependant, cette différence n'est pas significative. En utilisant l'ensemble des grappes dans le calcul de la moyenne, on observe que la moyenne observée n'est pas significativement différente de la moyenne théorique.

Au voisinage des jeunes et des vieux peuplements de pin (parcelles témoins), aucune différence significative n'est observée entre les niveaux d'infestations observés et théoriques.

Tableau 7: Résultats des tests *t* comparant les moyennes des % d'arbres attaqués par ligne observée (PAT observé) et théoriques (PAT théorique), dans les peuplements de pin voisins de 2 parcelles jeunes de feuillus ou de pins (Pontenx 7 et Pontenx 8) et de 4 parcelles âgées de feuillus ou de pin (Le Bray, Malakoff 1, Malakoff 2 et Le ménage). Ces moyennes sont calculées à partir des données relatives aux 2, 3 et 4 grappes les plus proches de la lisière. N représente le nombre de lignes prises en compte.

Voisinage			moyenne	± ES	N	t	P
2 grappes 100 et 200 m	jeunes feuillus	observé	10.606	± 2.779	24	-2.101	0.043
	2	théorique	14.005	± 2.099			
	jeunes pins	observé	20.076	± 3.474	24	0.263	0.795
	2	théorique	17.212	± 1.023			
	vieux feuillus	observé	10.606	± 2.261	48	-2.733	0.008
	4	théorique	13.908	± 1.836			
	vieux pins	observé	12.311	± 2.749	48	-1.375	0.174
	4	théorique	11.487	± 1.300			
3 grappes 100 à 300 m	jeunes feuillus	observé	12.626	± 2.827	36	-1.966	0.055
	2	théorique	14.926	± 1.984			
	jeunes pins	observé	21.465	± 3.515	36	0.665	0.51
	2	théorique	17.670	± 0.866			
	vieux feuillus	observé	11.111	± 2.432	72	-3.396	0.0009
	4	théorique	15.110	± 2.369			
	vieux pins	observé	12.626	± 2.815	72	-1.853	0.067
	4	théorique	11.984	± 1.305			
4 grappes 100 à 400 m	jeunes feuillus	observé	15.152	± 2.887	48	-0.951	0.346
	2	théorique	14.913	± 1.897			
	jeunes pins	observé	21.591	± 3.400	48	0.826	0.413
	2	théorique	18.122	± 0.912			
	vieux feuillus	observé	11.932	± 2.464	96	-3.323	0.001
	4	théorique	15.044	± 2.276			
	vieux pins	observé	12.216	± 2.658	96	-2.121	0.036
	4	théorique	11.684	± 1.278			

La figure 11 présente les différences entre les moyennes des pourcentages d'arbres attaqués observés (PAT observés) et théoriques (PAT théoriques), noté "résidu", pour les 12 parcelles étudiées.

Tout d'abord, il faut noter que les résidus obtenus pour toutes les parcelles voisines des parcelles de pin maritime témoins ne diffèrent pas significativement de 0, c'est-à-dire que les niveaux d'infestations observés sont similaires aux niveaux théoriques calculés par le modèle $PAT = f(CIR)$.

Les résidus obtenus pour les parcelles voisines de feuillus sont toujours inférieurs à ceux de leur parcelle témoin respective.

Les parcelles voisines de feuillus de Malakoff1 (vieux feuillus) et de Pontenx 8 (jeunes feuillus) présentent des résidus significativement inférieurs à 0 en utilisant l'ensemble des grappes de la parcelle pour calculer le résidu. Les parcelles voisines de vieux feuillus du Ménage et de Malakoff2 présentent des résidus significativement inférieurs à 0 en utilisant les 3 grappes les plus proches de la lisière pour calculer le résidu. Les niveaux d'infestation de ces parcelles sont donc inférieurs aux niveaux théoriques calculés par le modèle $PAT = f(CIR)$. Pour les parcelles voisines de feuillus de Pontenx 7 (jeunes feuillus) et du Bray (vieux feuillus), les résidus ne sont pas significativement différents de 0.

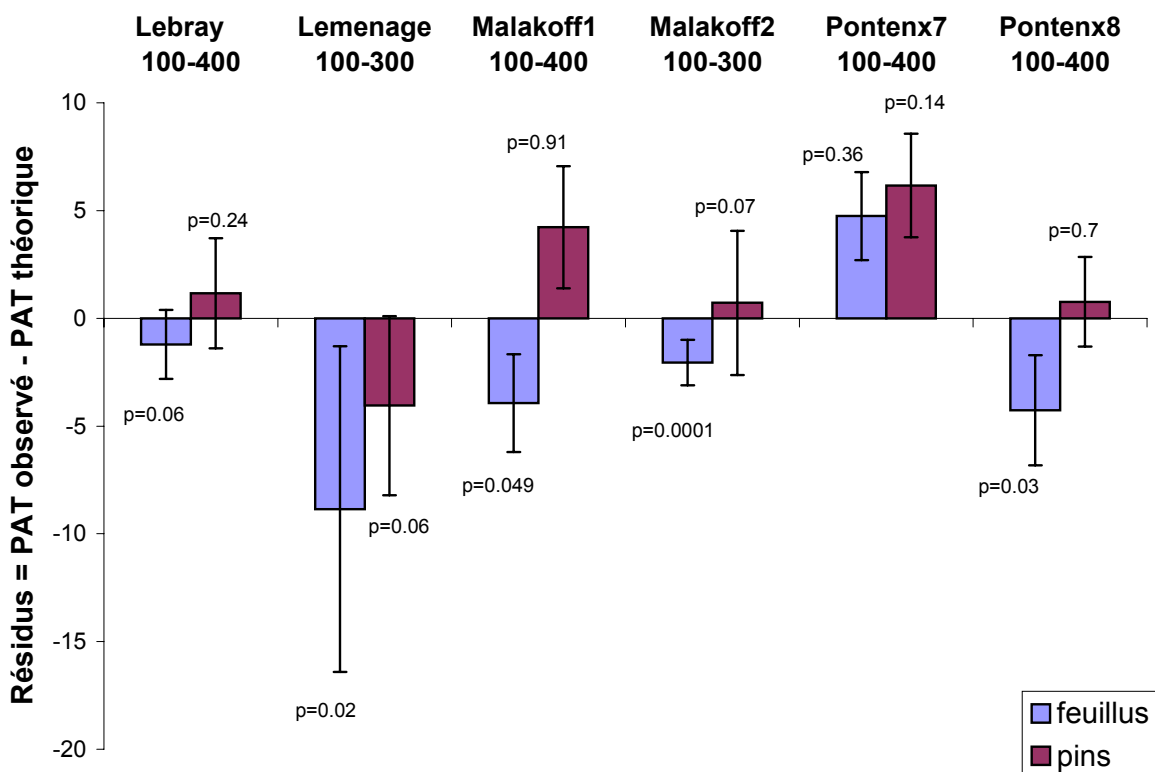


Figure 11. Variation du résidu = (PAT observé - PAT théorique) pour chaque site, en fonction du type de voisinage et du nombre de grappes utilisées pour calculer le résidu dans chaque parcelle. Les valeurs de P sont issues des tests t comparant PAT observé et PAT théorique, parcelle par parcelle.

La réduction du pourcentage d'arbres attaqués sur l'ensemble des parcelles voisines de feuillus est significative jusqu'à 400 m. Jactel *et al.* (2002) ont montré qu'il existe une réduction des niveaux de populations de ce ravageur au voisinage de feuillus, jusqu'à 800 m de la lisière des feuillus. Ces résultats ne sont pas en contradiction avec ceux de la présente étude car nous n'avons pas étudié l'influence des feuillus au-delà de 400 m du fait de la taille des parcelles du dispositif.

Les résultats obtenus en distinguant chaque parcelle ne sont pas aussi clairs que ceux obtenus en regroupant les parcelles en fonction de leur voisinage. En effet, pour certaines parcelles, le voisinage n'influe que peu sur les niveaux d'infestation des deux ravageurs. Ces résultats montrent qu'il est nécessaire de prendre en compte d'autres facteurs explicatifs. Ainsi, les autres peuplements de pins environnants pourraient aussi avoir un effet sur les niveaux de populations du ravageur dans la parcelle d'étude. Ainsi la présence à l'autre extrémité du transect d'une parcelle très fortement ou très peu infestée pourrait influencer l'abondance des populations de lépidoptères par des phénomènes de contagion ou de diversion. Cela souligne donc l'intérêt de prendre en compte la structure du paysage forestier pour comprendre la distribution spatiale des niveaux d'infestation et prédire ou expliquer leurs valeurs locales.

3 – EFFET DES LISIERES DE FEUILLUS SUR LES ATTAQUES DE PROCESSIONNAIRE DU PIN DANS LES PLANTATIONS DE PIN MARITIME

Les expérimentations concernant l'effet du voisinage des îlots de feuillus sur le niveau d'infestation de la processionnaire dans les plantations de pin maritime voisines ont montré l'existence d'une réduction des attaques essentiellement observable en bordure des peuplements. L'une des explications les plus probables de cet effet tient à l'existence d'une barrière physique à la localisation des arbres hôtes par masquage de la silhouette des arbres de bordure. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons conduit en 2004 une expérience complémentaire ayant comme objectif l'analyse de l'influence des haies de feuillus sur l'infestation des lisières de peuplements de pin maritime par la processionnaire du pin.

3.1. Matériel et Méthodes

Pour établir l'effet des haies sur le taux d'infestation de la processionnaire, nous avons recherché des peuplements de pin maritime infestés dont une des lisières était bordée, sur une partie de sa longueur, par un alignement d'essences feuillues. Une longueur équivalente sans haie a été retenue au titre de témoin sur la même lisière. Onze peuplements de ce type ont pu être identifiés. Le nombre de nids de processionnaire a été noté sur tous les pins situés derrière la haie, sur les deux premières lignes de la plantation (ou sur une profondeur équivalente de 10m environ) et sur le même nombre de pins situés dans la zone témoin sans haie. Au total, 2214 arbres ont ainsi été observés.

Pour chacun des sites, nous avons par ailleurs décrit la taille (hauteur, longueur, largeur), l'orientation et la composition spécifique des haies de feuillus (essences forestières), de même que l'âge, la densité et la hauteur du peuplement de pin maritime associé.

3.2. Résultats

Sur l'ensemble des peuplements observés, le nombre de nids moyens de processionnaire est toujours inférieur sur les arbres situés derrière la haie de feuillus (fig.12).

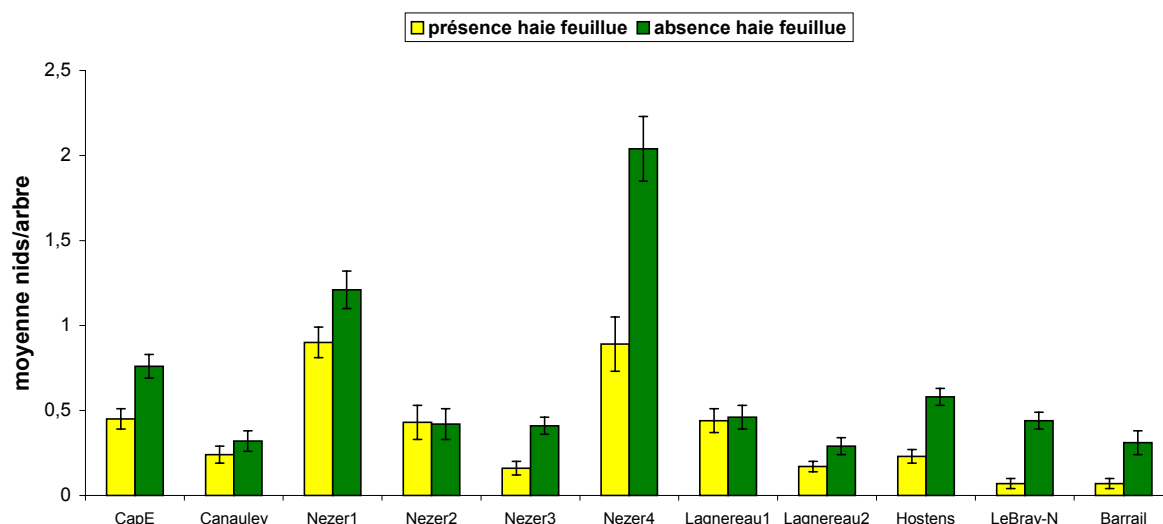


Figure 12. Comparaison du nombre moyen de nids de processionnaire par arbre sur les mêmes lisières de peuplements de pin maritime bordées ou non par une haie d'essence feuillue.

La différence entre nombre de nids moyens par arbre entre la partie de la lisière de pins situés derrière la haie et la partie de lisière témoin n'est cependant significative que dans 8 sites sur onze (tableau 8). Dans tous ces cas, la hauteur de la haie est supérieure ou égale à celle des pins situés derrière. A l'inverse, dans les sites où la hauteur de la haie est inférieure à celle des pins ($D_{\text{hauteur}} < 0$) la différence d'infestation est peu voire non significative. La composition en essences ou la largeur de la haie ne semble pas avoir d'influence sur le niveau d'attaque.

Tableau 8: Résultats des tests t comparant les nombres de nids de processionnaire par arbre sur les mêmes lisières de peuplements de pin maritime bordées ou non par une haie de feuillus.

Site	Hauteur haie (m)	Hauteur pins (m)	Δ hauteur	Largeur haie (m)	Composition en essences haie	N	t	P
Nezer4	15	15	0	13	chêne pédonculé	26	21,3	0,0001
Hostens	15	15	0	10	chêne pédonculé	168	5,7	0,0001
LeBray-N	15	8	7	30	chênes+bouleau	94	5,8	0,0001
CapE	12	8	4	8	chêne rouge	130	13,7	0,0003
Nezer3	7	7	0	30	aulnes+chênes	104	13,8	0,0003
Barrail	10	10	0	2	chênes+bouleau+aulnes	60	3,4	0,001
Nezer1	12	15	-3	24	aulnes	78	4,7	0,03
Lagnereau2	15	20	-5	10	chêne pédonculé	142	4,71	0,03
Canauley	6	8	-2	2	chêne pédonculé	90	0,9	0,34
Lagnereau1	8	12	-4	4	chêne pédonculé	64	0,04	0,84
Nezer2	10	10	0	35	aulnes	42	0,004	0,95

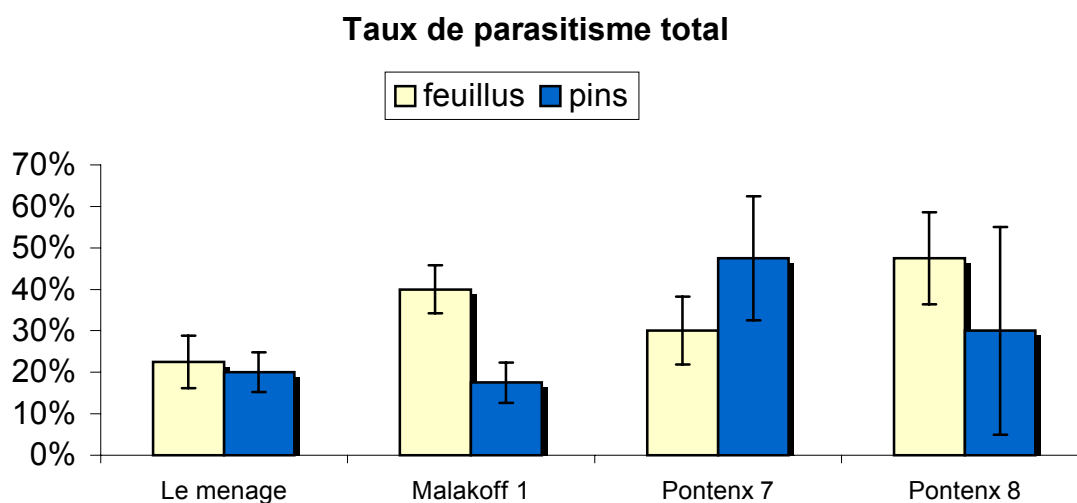
Ces résultats confirment donc l'hypothèse d'une barrière physique à la colonisation de l'arbre hôte, les feuillus pouvant constituer un écran qui masque la silhouette des pins.

4 – TEST DES MECANISMES ECOLOGIQUES RELIANT LA DIVERSITE DES ESSENCES FORESTIERES A LA SANTE DES FORETS: LE ROLE DES ENNEMIS NATURELS DANS LE CONTROLE DES POPULATIONS DE PYRALE DU TRONC

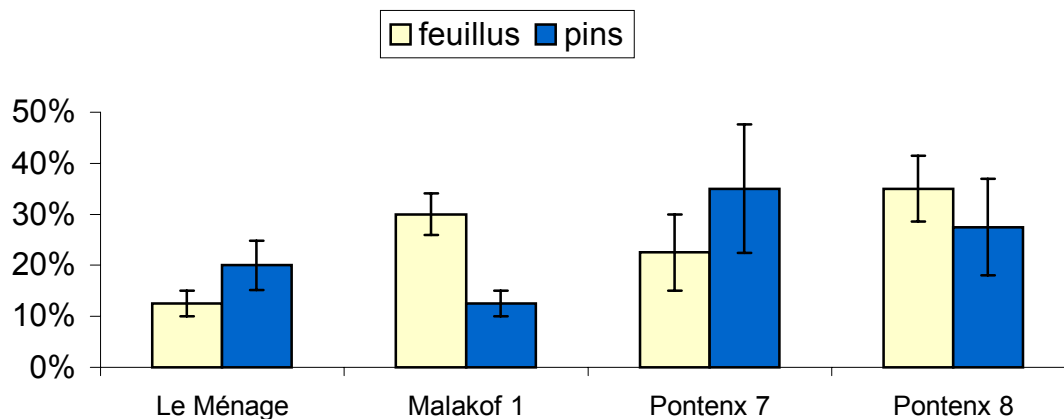
4.1. Mesure du taux de parasitisme de *Dioryctria sylvestrella* dans les peuplements de pin maritime en fonction du type de voisinage

En 2002, nous avons mesuré le taux de parasitisme des chenilles de la pyrale du tronc sur 4 des 6 paires de peuplements de pin maritime étudiés pour mesurer l'effet du voisinage des feuillus (Malakoff 1, Le Ménage, Pontenx 7 et Pontenx 8). Dans chaque grappe d'arbres, 10 attaques de l'année ont été disséquées afin de noter la présence de chrysalides de *V. robusta* ou de *M. sylvestrellae*. Quarante attaques récentes de *D sylvestrella* ont donc été analysées sur chacune de ces 8 parcelles, soit 240 attaques au total.

Le taux de parasitisme total apparaît systématiquement plus important au voisinage des îlots de feuillus (fig.13), à l'exception du site de Pontenx 7, déjà le seul pour lequel la proximité des feuillus n'avait pas entraîné de réduction significative des niveaux d'infestation de la pyrale du tronc (fig.11). Il semble par ailleurs que l'influence des feuillus soit similaire pour les deux espèces de parasitoïdes.



Taux de parasitisme par *M. sylvestrellae*



Taux de parasitisme par *V. robusta*

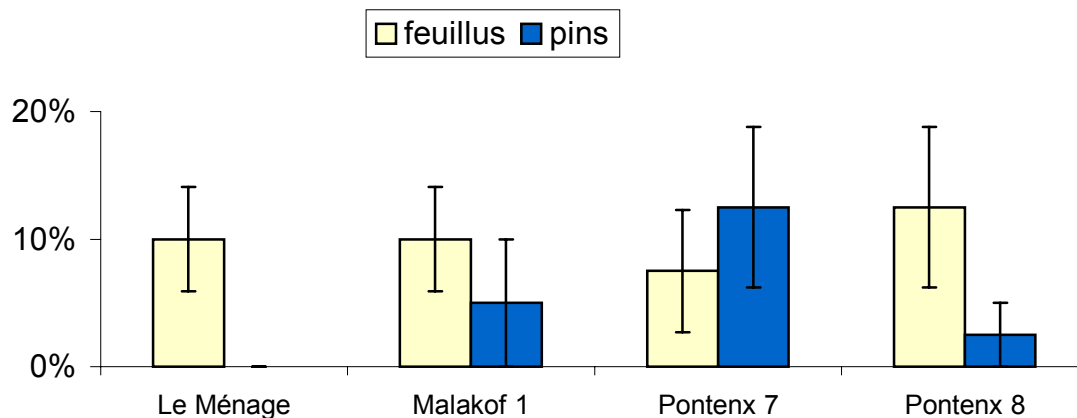


Figure 13. Taux moyens de parasitisme des chenilles de *Dioryctria sylvestrella* observés dans les plantations de pin maritime en fonction de leur type de voisinage (bois de feuillus vs. autres parcelles de pin).

Ce suivi du parasitisme semble donc indiquer que la présence de bois de feuillus permet d'améliorer l'efficacité du contrôle de la pyrale du tronc par ses parasitoïdes. Ces derniers pouvant être considérés comme des ennemis naturels spécialistes, il est peu probable que le bénéfice apporté par les essences feuillues corresponde à la présence d'autres espèces d'insectes herbivores constituant des hôtes de substitution. Nous avons donc émis l'hypothèse que les bois de feuillus abritaient davantage de plantes nectarifères capables de procurer une ressource alimentaire de complément aux femelles de parasitoïdes, améliorant de ce fait leur potentiel biotique.

4.2. Test d'alimentation au laboratoire des femelles de *Macrocentrus sylvestrellae*

A titre exploratoire, une centaine de nymphes de *M. sylvestrellae* ont été collectées sur des parcelles de pin maritime (8 ans), en juillet 2002, et placées en bocal d'élevage au laboratoire (20°C). Les femelles adultes, lors de leur émergence ont été divisées en 3 lots et soumis aux traitements suivants :

- lot Miel: élevage en présence d'eau miellée (10%) imbibée sur coton (26 femelles)
- lot Bruyère: élevage en présence de fleurs de bruyère cendrée (*Erica cinerea*) et d'eau imbibée sur un coton (27 femelles),
- lot Témoin: élevage en présence d'eau imbibée sur un coton (27 femelles).

Le taux de mortalité a ensuite été mesuré tous les deux jours. La durée de vie moyenne des femelles de *M. sylvestrellae* alimentées avec du miel s'est avérée très significativement supérieure à celles des femelles alimentées avec de l'eau, passant de 3 à 17 jours (fig.14). Ce résultat indique que le butinage de fleurs devrait également bénéficier à la fitness des parasitoïdes en forêt. Le fait que l'apport de bruyère ne change pas significativement la longévité des femelles indique que cette plante n'assure pas cette fonction d'apport de nectar pour l'espèce *M. sylvestrellae*.

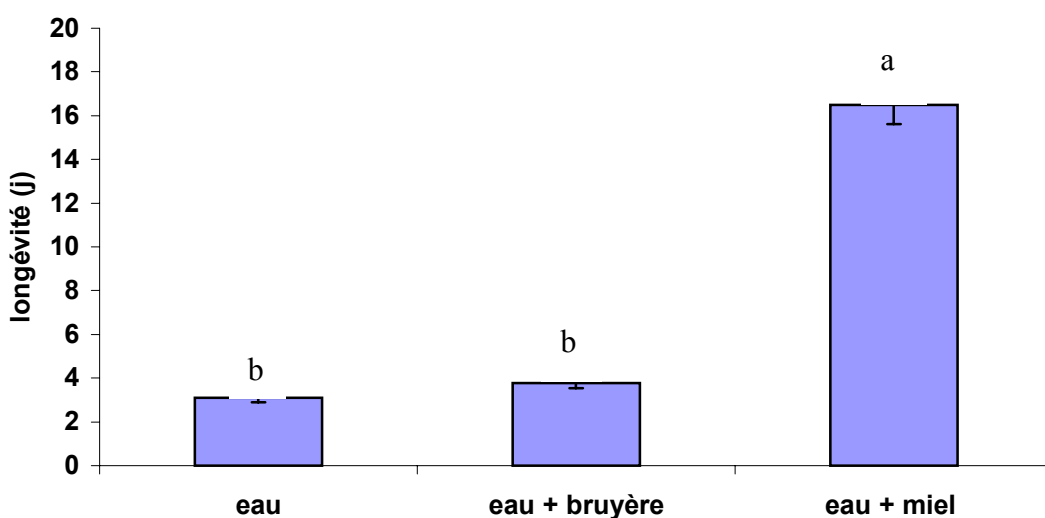


Figure 14 : Comparaison des durées de vie moyennes ($\pm$ es) des femelles de *Macrocentrus sylvestrellae* en fonction de leur alimentation. Les longévités moyennes présentant des lettres différentes sont significativement différentes (test Student-Newman-Keuls) au seuil $\alpha=0.05$.

Nous avons renouvelé l'expérience en 2003 avec 508 adultes femelles de *M. sylvestrellae* qui ont été mises en élevage après émergence avec différents régimes alimentaires comprenant de l'eau pure, de l'eau miellée, des plantes en fleurs à l'époque de l'émergence naturelle de l'insecte (bruyère élevée, bruyère à quatre angles, bourdaine, achillée mille feuilles, châtaignier) ainsi que des feuilles de chêne infectées de pucerons produisant du miellat.

Seule la durée de vie moyenne des femelles de *M. sylvestrellae* alimentées avec du miel ou du miellat de puceron s'est avérée significativement supérieure à celles des femelles alimentées avec de l'eau, passant de 5 à 13 et 17 jours respectivement (fig.15). La différence d'efficacité entre miel et miellat pourrait tenir à une valeur alimentaire supérieure du fait de la présence d'acides aminés dans le miellat. En revanche la présence d'aucune espèce de plante en fleurs n'a permis d'améliorer la durée de vie des parasitoïdes. Il semble donc que l'appareil buccal de *M. sylvestrellae* ne lui permette pas d'atteindre le nectar au fond des corolles et que l'insecte ne puisse en fait que lécher ou aspirer les gouttelettes de miel ou miellat. L'intérêt des boisements de feuillus consisterait donc à la possibilité d'héberger durablement des colonies de pucerons produisant un miellat bénéfique aux populations de parasitoïdes de la pyrale du tronc.

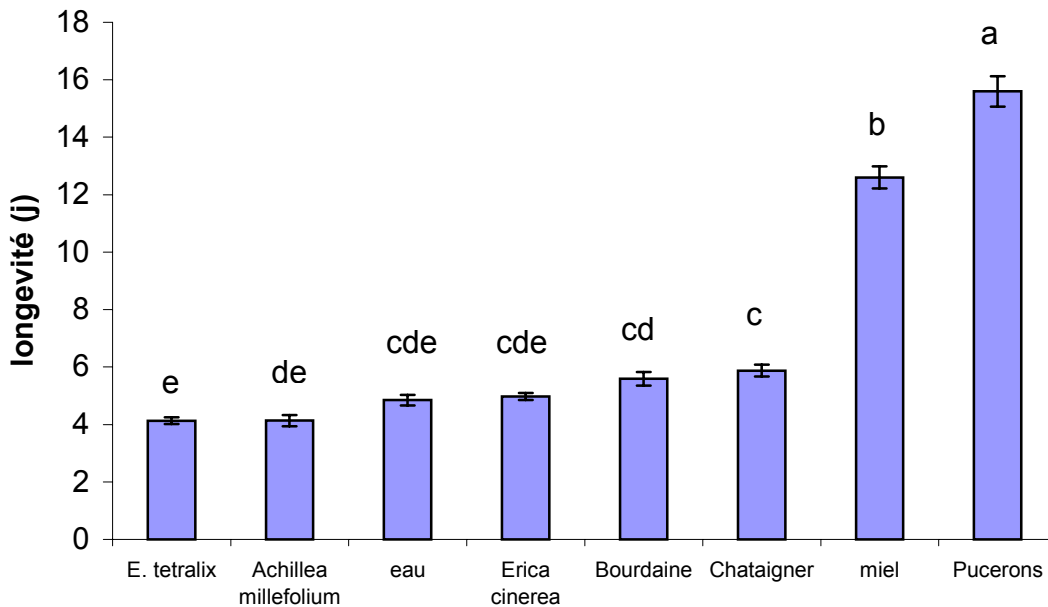


Figure 15 : Comparaison des durées de vie moyennes ($\pm$ es) des femelles de *Macrocentrus sylvestrellae* en fonction de leur alimentation. Les longévités moyennes présentant des lettres différentes sont significativement différentes (test Scheffé) au seuil $\alpha=0.05$.

L'augmentation de la longévité des adultes femelles de parasitoïdes doit leur permettre d'améliorer leur succès de ponte en assurant un meilleur calage phénologique avec la période de présence du stade de l'insecte à parasiter, en l'occurrence les larves néonates chez *D. sylvestrella*. Pour tester cette hypothèse, nous avons suivi les courbes d'éclosion de 74 femelles de *M. sylvestrellae* et de 45 adultes de *D. sylvestrella* en conditions identiques (température ambiante et lumière naturelle) au laboratoire.

En tenant compte d'un délai de deux semaines entre l'éclosion des femelles de la pyrale et l'éclosion de leur premières larves (Zocchi, 1961) on constate qu'en l'absence de toute alimentation complémentaire, les femelles de *M. sylvestrellae* sortent en "avance" d'une semaine par rapport à leur hôte (fig.16). Leur durée de vie au laboratoire étant d'environ 5 à 7 jours, il paraît possible de rattraper ce retard pour une majorité d'entre elles. Mais si les conditions climatiques deviennent défavorables et retardent davantage l'éclosion des chenilles, le risque de mauvaise coïncidence augmente. La possibilité de les alimenter sur miellat de puceron apparaît alors comme une assurance pour ajuster le processus de recherche et de parasitisme aux fluctuations temporelles de l'abondance de l'hôte.

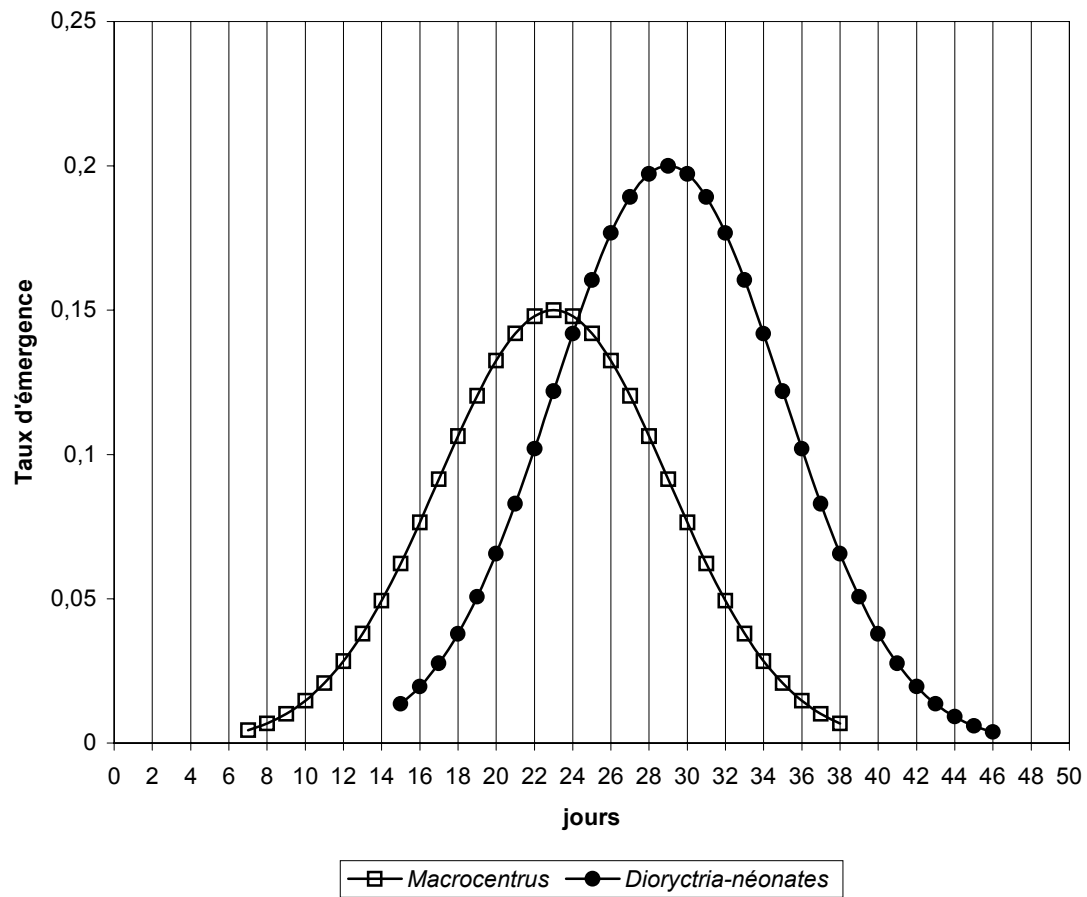


Figure 16. Courbe ajustée (au modèle Normal) des taux d'émergence journalier des femelles de *Macrocentrus sylvestrellae* et d'éclosion des jeunes chenilles de son hôte.

5. ROLE DE LA BIODIVERSITE VEGETALE DANS LA DIMINUTION DE L'IMPACT DE L'ARMILLAIRE DES RESINEUX SUR LE PIN MARITIME

L'Armillaire des résineux (*A. ostoyae*) provoque des dépérissements importants sur le pin maritime dans le massif landais. Des études préliminaires ont montré que les feuillus étaient résistants à *A. ostoyae* et que cette espèce d'armillaire était exclusive dans les peuplements de Pin maritime de deuxième ou troisième génération. A l'inverse, quand il y a eu recolonisation d'un taillis de feuillus dans une ancienne tache de mortalité de Pin maritime provoquée par *A. ostoyae*, cette dernière est en mélange avec deux autres espèces saprophytes voir parasite de faiblesse pratiquement incapables d'attaquer le pin maritime (*A. mellea* et *A. gallica*).

5.1. But de cette étude

Le but de cette étude est donc de montrer que l'introduction de feuillus dans des taches de mortalité à Armillaire des résineux favorise l'installation des espèces d'armillaire non pathogènes pour le pin maritime. Ces dernières rentrant en compétition avec l'espèce spécifique des résineux, permettraient sa régression et de ce fait, la diminution de son impact sur le pin maritime. Cette étude a été démarrée en 1992 et a fait l'objet d'un premier suivi de populations d'armillaire dont une partie, dans le cadre de projets déjà financés par le Gip-Ecofor de 1997 à 2000.

Ces suivis de populations ont été réalisés dans plusieurs types de parcelles :

- d'une part dans deux peuplements mélangés feuillus et résineux :
 - La Caguillouse à St Paul en Born : taillis de feuillus très ancien (Chêne+ Châtaignier) installé dans une ancienne tache de mortalité de pins maritimes où cohabitaient les 3 espèces d'armillaire (*A. ostoyae* + *A. mellea* + *A. gallica*). Des pins maritimes y ont été plantés en 1982.
 - Tarreire à Pontenx les Forges : feuillus et résineux en mélange plantés en 1982 dans une ancienne tache de mortalité de pins maritimes, où *A. ostoyae* était exclusive.
- d'autre part, dans deux îlots (sur quatre) de feuillus établis sur des anciennes taches de mortalité de Pin maritime provoquées par *A. ostoyae*, dans le dispositif expérimental "biodiversité" mis en place à Pontenx les Forges par le Laboratoire d'Entomologie Forestière en 1996. Ces parcelles de 4ha (La Burle) et de 1 ha (l'Usine) ont été plantées en feuillus en 1996 (sur ancienne pinède) : 6 espèces feuillues en mélange selon un dispositif en mosaïque à raison de 6-24 lignes de 17-35 plants par essence.
- Une parcelle témoin "pin maritime" avait également été prise en compte

Les analyses de ces populations d'Armillaire établies à 5-6 reprises dans la vie de ces peuplements, par l'identification des groupes d'incompatibilité somatique (GIS) à partir des prélèvements de carpophores ou de pièges ont montré

- soit le maintien du GIS d'origine (parcelle témoin Pin maritime);
- soit l'identification de nouveaux GIS à l'intérieur de l'espèce *A. ostoyae* au cours du temps (La Burle, L'usine, Tarreire, La caguillouse).
- soit l'identification de nouvelles espèces au cours du temps (*A. mellea* et *A. gallica* à Tarreire)
- soit la fluctuation d'espèces anciennement rencontrées (*A. gallica* et *A. mellea* à La Caguillouse).

Dans le cadre de ce contrat (2001-2003), il s'agissait de faire un premier sondage (10 ans après les premiers suivis) sur l'effet des îlots de biodiversité sur les dégâts d'*A.ostoyae* sur le pin maritime. Pour ce faire des jeunes pins maritimes ont été plantés dans les différents îlots de feuillus selon une maille de 10 m sur 8m. Deux parcelles témoins "pin maritime" ont été également prises en compte. Une dont le peuplement est âgé d'une quinzaine d'année (Le Porge), l'autre passée en coupe rase en 2000 et replantée en jeunes pins maritimes (Contis).

5.2. Résultats: Effet des îlots de biodiversité sur les dégâts d'*A.ostoyae* sur le pin maritime

Les plantations ont été réalisées en 2002 et 2003 :

2002 : plantation de pins à la Burle (jeune plantation de feuillus sur 4 ha), à la Caguillouse (ancienne chênaie + pins maritimes) et à Contis (parcelle témoin pin maritime en coupe rase)

2003 : plantation de pins à l'Usine (jeune plantation de feuillus sur 1 ha), à tarreire (peuplement mélangé feuillus+ pins maritimes) et au Porge (parcelle témoin pin maritime plus ancienne).

Les plantations n'ont pas pu être toutes réalisées en 2002 à cause d'une pénurie de plants en pépinière (gel de janvier 2002). Nous avons donc actuellement uniquement le résultat des mortalités de pins maritimes apparues dans les parcelles plantées en 2002. Elles sont respectivement de 0,4 % à la Burle, 6.25% à la Caguillouse et de 3,12 % dans la parcelle témoin Pin maritime. Les dégâts dans la parcelle témoin Pin maritime sont donc intermédiaires à ceux obtenus dans les parcelles où des feuillus ont été introduits. Cependant ces résultats ne sont que provisoires, ces parcelles devant être suivies pendant plusieurs années (3 ans minimum) et les résultats devant être cumulés avec ceux des parcelles plantées en 2003.

5.3. Perspectives

Le suivi des mortalités de pin maritime devrait permettre à plus long terme de connaître l'effet des îlots de biodiversité sur les dégâts de l'armillaire du pin.

Les jeunes pins maritimes plantés en 2002 puis 2003, sont également des pièges à Armillaire (principalement *A. ostoyae*) et devraient nous permettre de suivre l'évolution des populations de ce champignon au cours du temps par identification moléculaire.

6 - BIBLIOGRAPHIE

- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agro-ecosystems. *Agricul Ecosys Environ* 74:19-31
- Andow DA (1991) Vegetational diversity and arthropod population response. *Ann Rev Entomol* 36: 561-586
- Bae WI, Shin SC, Kim ZS (1997) Difference in occurrence of pine needle gall midge and sucking insects in pure-pine and mixed-pine stands. *FRI J For Sci* 56:37-43
- Bain J (1981) Forest monocultures – how safe are they? An entomologists view. *N Z J For Sci* 26:37-42
- Baksha MW (2000) Sexual generation of the gall wasp, *Andricus quercuscalicis*, its parasitoids and their abnormal sex ratio. *Bangladesh J For Sci* 27:82-89
- Baliddawa CW (1985) Plant species diversity and crop pest control. An analytical review. *Insect Sci Appl* 6:479-487
- Barbosa P, Wagner MR (1988) Introduction to forest and shade tree insects. Academic Press, San Diego, California
- Barthod C (1994) Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées - 1ère partie. *Revue Forestière Française* 46:609-628
- Batzer HO, Benzie JW, Popp MP (1987) Spruce budworm damage in aspen/balsam fir stands affected by cutting methods. *North J Appl For* 4:73-75
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK
- Belanger RP, Malac BF (1980) Silviculture can reduce losses from the southern pine beetle. *USDA Agric. Handb.* 576 USDA, Washington DC
- Bergeron Y, Leduc A, Morin H, Joyal C (1995) Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Can J For Res* 25:1375-1384
- Berisford CW, Kulman HM (1967) Infestation rate and damage by the Nantucket pine tip moth in six loblolly pine stand categories. *Forest Sci* 13:429-438
- Bigger M (1985) The effect of attack by *Amblyopelta cocophaga* (Hemiptera: Coreidae) on growth of *Eucalyptus deglupta* in the Solomon Islands. *Bull Ent Res* 75:595-608
- Boatman N (1994) Field margins: integrating agriculture and conservation. British Crop Protection Council, Surrey, England.
- Brown BJ, Ewel JJ (1987) Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68:108-116
- Brown JH, Cruickshank VB, Gould WP, Husband TP (1988) Impact of gypsy moth defoliation in stands containing white pine. *North J Appl For* 5:108-111
- Brust GE, Stinner BR, McCartney DA (1986) Predation by soil inhabiting arthropods in intercropped and monoculture agroecosystems. *Agricul Ecosys Environ* 18:145-154
- Byers JA, Zhang QH, Schlyter F, Birgersson G (1998) Volatiles from non-host birch trees inhibit pheromone response in spruce bark beetles. *Naturwissenschaften* 85:557-561
- Cappucino N, Lavertu D, Bergeron Y, Regniere J (1998) Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia* 114:236-242
- Cappucino N, Martin MA (1997) The birch tube-maker *Acrobasis betulella* in a fragmented habitat: the importance of patch isolation and edges. *Oecologia* 110:69-76
- Cohen J (1969) Statistical power analysis for the behavioural sciences. Academic Press, New York
- Coulson RN, McFadden BA, Puley PE, Lovelady CN, Fitzgerald JW, Jack SB (1999) Heterogeneity of forest landscapes and the distribution of abundance of the southern pine beetle. *For Ecol Manag* 114:471-485
- Cromartie WJ (1981) The environmental control of insects using crop diversity. In: Pimentel D (ed) Handbook of pest management. Chemical Rubber Company in Agriculture, Boca Raton, Florida pp 223-251
- Demolin G (1962) Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa*. *CR Acad Sci D Nat* 255:2838-2839
- Dennis P, Fry GLA (1992) Field margins: can they enhance natural enemy populations densities and general arthropod diversity on farms? *Agricul Ecosys Environ* 40:95-115
- Dickens JC, Billings RF, Payne TL (1992) Green leaf volatiles interrupt aggregation pheromone response in bark beetles infecting pines. *Experientia* 48:523-524
- Dickson JG (1979) Seasonal population of insectivorous birds in mature bottomland hardwood forest in south Louisiana. In: Dickson JG, Connor RN, Fleet RR, Jackson JA, Kroll JC (eds) The role of insectivorous birds in forest ecosystems. Academic Press, New York, pp 261-269
- Duelli P (1997) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agricul Ecosys Environ* 62:81-91
- Duelli P, Studer M, Marchand I, Jakob S (1990) Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biol Conserv* 54:193-207
- Dufty AC, Senanayake FR, Jack JB (2000) Analogue forestry – A total ecosystem management approach that maximises biodiversity within plantation agriculture. *The Planter* 76:671-696

- DuMerle P, Mazet R (1983) Phénologies comparées du chêne pubescent, du chêne vert et de *Tortrix viridana* (Lepidoptera: Tortricidae). Mise en évidence chez l'insecte de deux populations sympatriques adaptées chacune à l'un des chênes. *Acta Oecol - Oec Appl* 4:55-74
- Elek JA (1997) Assessing the impact of leaf beetles in eucalyptus plantations and exploring options for their management. *Tasforests* 9:139-154
- Elton CS (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London
- Fabre JP (1988) Possibilités d'infestation par les pucerons *Cedrobium laportei* et *Cinara cedri* chez le genre *Cedrus*. *Ann For Sci* 45: 125-140.
- Fauss DL, Pierce WR (1969) Stand conditions and spruce budworm damage in a western Montana forest. *J For* 67:322-325.
- Finke DL, Denno RF (2002) Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83: 643-652
- Floater GJ, Zalucki MP (2000) Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: lessons for conservation and pest management. *J Appl Ecol* 37:87-99
- Folgarait PJ, Marquis RJ, Ingvarsson P, Bracker HE, Arguedas M (1995) Pattern of attack by insect herbivores and fungus on saplings in a tropical tree plantation. *Environ Entomol* 24:1487-1494
- Gagdil PD, Bain J (1999) Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. *New Forests*, 17: 227-238.
- Gantner M (2000) Aphidofauna of hazel bushes (*Corylus* L.) on a protected plantation, an unprotected plantation and in a forest. *Annales-Universitatis-Mariae-Curie-Sklodowska, Sectio-EEE, Horticultura*, 8:155-167
- Géri C (1980) Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers: cas de *Diprion pini* et dynamique des populations de la processionnaire du pin en Corse. Thesis, Université de Paris-Sud
- Gibson IAS, Jones TM (1977) Monoculture as the origin of major pests and diseases. In: Cherrett JM, GR Sagar (eds) *Origins of pest, parasite, disease and weed problems*. 8th Symposium of the British Ecological Society, Bangor, April 12-14 1976, Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp 139-161
- Gottschalk KW, Twery MJ (1989) Gypsy moth in pine-hardwood mixtures. In: Waldrop TA (ed) *Pine-hardwood mixtures: a symposium on management and ecology of the type*. USDA Forest Service General Technical Report SE 58, pp 50-58
- Greaves R (1966) Insect defoliation of eucalyptus regrowth in the Florentine Valley, Tasmania. *Appita* 19:119-126
- Gurevitch J, Hedges LV (1993) Meta-analysis: Combining the results of independent experiments. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New-York, pp 378-425
- Hanski I, Gilpin ME (1997) *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics & Evolution*. Academic Press, London
- Hassan E (1967). Untersuchungen über die Bedeutung der Kraut- und Strauchschicht als Nahrungsquelle für Imagines entomophager Hymenopteren. *Z Angew Entomol* 60:238-265
- Higashiura Y (1991) Pest control in natural and man-made forests in northern Japan. *For Ecol Manag* 39:55-64
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305
- Huber DPW, Borden JH (2001a) Angiosperm bark volatiles disrupt response of Douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae*, to attractant-baited traps. *J Chem Ecol* 27:217-233
- Huber DPW, Borden JH (2001b) Protection of lodgepole pines from mass attack by mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, with nonhost angiosperm volatiles and verbenone. *Entomol Exp Appl* 99:131-141
- Jactel H, Goulard M, Menassieu P, Goujon G (2002) Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *J Appl Ecol* 39:618-628
- Jactel H, Van Halder I, Menassieu P, Zhang QH, Schlyter F (2003) Non-host volatiles disrupt the response of the stenographer bark beetle, *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) to pheromone baited traps and maritime pine logs. *IPM Rev* (in press)
- Jones RE (2001) Mechanisms for locating resources in space and time: impacts on the abundance of insect herbivores. *Austral Ecol* 26:518-524
- Kareiva P (1983) Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Denno RF, Mc Clure MS (eds) *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, Academic Press, New-York, pp 259-289
- Katovich SA (1992) White pine weevil response to oak overstorey girdling – Results from a 16-year-old study. *North J Appl For* 9:51-54
- Keenan R, Lamb D, Sexton G (1995) Experience with mixed species rainforest plantations in North Queensland. *Commonw Forestry Rev* 74:315-321
- Kemp WP, Simmons GA (1978) The influence of stand factors on parasitism of spruce budworm eggs by

- Trichogramma minutum*. Environ Entomol 7:685-688
- Kemp WP, Simmons GA (1979) Influence of stand factors on survival of early instar spruce budworm. Environ Entomol 8:993-996
- Kitzberger P and Führer E (1993) Decline of silver fir regeneration caused by the silver fir woolly aphid. Allg Forst Zeit 48:1369-1372
- Koricheva J, Larsson S, Haukioja E (1998a) Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. Ann Rev Entomol 43:195-216
- Koricheva J, Larsson S, Haukioja E, Keinänen M (1998b) Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. Oikos 83:212-226
- Krebs CJ (1985) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. Ann Rev Entomol 45:175-201
- Landmann G (1998) Forest health, silviculture and forest management. In: Montoya R (ed) Problemas sanitarios en los sistemas forestales: de los espacios protegidos a los cultivos de especies de crecimiento rápido. Colección Técnica, Publicaciones del Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, pp 155-183
- Lanfranco D, Klasmer V, Botto E, Ide S (2000) Risk to South America radiata pine resources by the shoot moth, *Rhyacionia buoliana*. XXI International Congress of Entomology, Foz de Iguazú, Brasil. 20-26 August.
- Lawton JH, Strong DR (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. Am Nat 118:317-338
- Lechowicz MJ, Mauffette Y (1986) Host preferences of the gypsy moth in eastern North American versus European forests. Revue d'Entomologie du Québec 31:43-51
- Leius K (1967) Influence of wild flowers on parasitism of tent caterpillar and codling moth. Can Ent 99:444-446
- MacCann KS (2000) The diversity-stability debate. Nature 405:228-233.
- MacLean DA (1980) Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. For Chron 56:213-221
- MacLean JA (1989) Effect of red alder overstorey on the occurrence of *Pissodes strobi* during the establishment of a Sitka spruce plot. In: Alfaro RI, Glover SG (eds) Insects affecting reforestation: biology and damage, Proceedings of a meeting of the IUFRO working group on insects affecting reforestation, Forestry Canada, Vancouver, July 3-9 1988, Canada, pp 167-176
- Maltais J, Regnière J, Cloutier C, Hebert C, Perry DF (1989) Seasonal biology of *Meteorus trachynotus* (Hymenoptera: Braconidae) and of its overwintering host *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae). Can Ent 121:745-756
- May RM (1973) Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Mendel Z (1988) Effects of food, temperature and breeding conditions on the life span of adults of three co-habiting bark beetle (Scolytidae) parasitoids (Hymenoptera). Environ Entomol 17:293-298
- Mensah RK (1999) Habitat diversity: implications for the conservation and use of predatory insects of *Helicoverpa* spp. in cotton systems in Australia. Int J Pest Manage 45:91-100
- Michalski J, Arditi R (1999) The complexity-stability problem in food web theory. What can we learn from exploratory models? In: Blasco F, Weill A (eds) Advances in Environmental and Ecological Modelling, Elsevier, Paris pp 91-119
- Miller FD, Stephen FM (1983) Effects of competing vegetation on Nantucket pine tip moth (Lepidoptera: Tortricidae) populations in loblolly pine plantations in Arkansas. Environ Entomol 12:101-105.
- Mitter C, Futuyama DJ, Schneider JC, Hare JD (1979) Genetic variation and host plant relations in a parthenogenetic moth. Evolution 33:777-790
- Montagnini F, Gonzalez E, Porras C, Rheingans R (1995) Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. Commonw For Rev 74:306-314
- Montgomery ME, McManus ML, Berisford CW (1989) The gypsy moth in pitch pine-oak mixtures: predictions for the South based on experiences in the North. In: Waldrop TA (ed) Pine-hardwood mixtures: a symposium on management and ecology of the type. USDA Forest Service General Technical Report SE 58, pp 43-49
- Moore R, Warrington S, Whittaker JB (1991) Herbivory by insects on oak trees in pure stands compared with paired mixtures. J Appl Ecol 28:290-304
- Nichols DJ, Ofori D, Wagner MR, Bosu P, Cobbinah JR (1999) Survival, growth and gall formation by *Phytolyma lata* on *Milicia excelsa* established in mixed-species tropical plantations in Ghana. Agr Forest Entomol 1:137-141
- Parry WH (1981) Weevils (Coleoptera: Curculionidae) on foliage of Sitka spruce in north east Scotland. Scot For 35:96-101
- Phillips SW, Bale JS, Tatchell GM (1999) Escaping an ecological dead-end: asexual overwintering and morph determination in the lettuce root aphid *Pemphigus bursarius* L. Ecol Entomol 24:336-344

- Pimm SL (1991) The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, Chicago
- Pimm SL, Lawton JH (1978) On feeding on more than one trophic model. *Nature* 275:542-544
- Risch SJ (1981) Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62:1325-1340
- Risch SJ, Andow D, Altieri MA (1983) Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environ Entomol* 12:625-629
- Roberts H (1969) Forest insects of Nigeria with notes on their biology and distribution. Commonwealth Forest Institute, Dept For, Oxford 44:1-206
- Root RB (1973) Organisation of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol Monogr* 43:94-125
- Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (2000) MetaWin: statistical software for meta-analysis. Version 2.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Rosenthal R (1979) The "file drawer problem" and tolerance for null results. *Psychol Rep* 12:491-511
- Russell EP (1989) Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ Entomol* 18:590-599
- Ryan MA (1994) Damage to papaw trees by the banana-spotting bug, *Amblypelta lutescens lutescens* (Hemiptera: Coreidae), in North Queensland. *Int J Pest Manage* 40:280-282
- Satchell JE (1962) Resistance in oaks to defoliation by *Tortrix viridana*. *Ann Appl Biol* 50:431-442
- Sheehan W (1986) Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review. *Environ. Entomol.* 15: 456-461
- Schlyter F, Zhang QH, Andersson P, Byers JA, Wadhams L, Löfqvist J, Birgersson G (2000) Electrophysiological and behavioral responses of pine shoot beetles, *Tomicus piniperda* and *T. minor* (Coleoptera: Scolytidae), to non-host leaf and bark volatiles. *Can Ent* 132:965-981
- Schonrogge K, Walker P, Crawley MJ (2000) Parasitoid and inquiline attack in the gall of four alien, cynipid gall wasps: host switches and the effect on parasitoid sex ratios. *Ecol Entomol* 25:208-219
- Schowalter TD, Turchin P (1993) Southern pine beetle infestation development: interaction between pine and hardwood basal areas. *For Sci* 39:201-210
- Schwerdtfeger F (1981) Waldkrankheiten. Paul Parey Verlag, Hamburg and Berlin
- Simmons GA, Leonard DE, Chen CW (1975) Influence of tree species density and composition on parasitism of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Env Entomol* 4:832-836
- Sluss RR (1967) Population dynamics of the walnut aphid *Chromaphis juglandicola* in northern California. *Ecology* 48:41
- Smith IW, Marks GC, Featherston GR, Geary PW (1989) Effects of inter-planted wattles on the establishment of eucalyptus planted on forest sites affected by *Phytophthora cinnamomi*. *Aust For* 52:74-81
- Soria FJ, Villagran R, DelTio R, Ocete ME (1995) Incidencia de *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae) en alcornoques y encinares del parque natural Sierra Norte de Sevilla. *Bol San Veg Plagas* 21:195-201
- Speight MR, Wainhouse D (1989) Ecology and management of forest insects. Oxford Science Publication, Clarendon Press, Oxford
- Speight MR, Wylie FR (2001) Insect pests in tropical forestry. CABI Publishing, Oxon, UK
- Stadniskii GV (1978) Effect of the living ground vegetation on damage to Scots pine plantations by *Hylobius abietis*. *Lesnoi Zhurnal* 6:26-29
- Stary P (1982) The role of ash (*Fraxinus*) as a reservoir of aphid parasitoids with description of a new species in Central Europe. *Acta Entomol Bohemos* 79:97-107
- Stroyan HLG (1975) The life cycle and generic position of *Aphis tremulae* L. (Aphidoidea: Pemphiginae), with a description of the viviparous morphs and a discussion of spruce root aphids in the British Isles. *Biol J Linn Soc* 7:45-72
- Su Q, MacLean DA, Needham TD (1996) The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm. *Can J Forest Res* 26:1620-1628
- Sullivan BT, Pettersson EM, Seltmann EM, Berisford CW (2000) Attraction of the bark beetle parasitoid *Roptrocercus xylophagorum* (Hymenoptera: Pteromalidae) to host-associated olfactory cues. *Environ Entomol* 29:1138-1151
- Syme PD (1975) The effects of flowers on the longevity and fecundity of two native parasites of the European pine shoot moth in Ontario. *Environ Entomol* 4:337-346
- Taylor SP, Alfaro RI, DeLong C, Rankin L (1996) The effect of overstory shading on white pine weevil damage to white spruce and its effects on spruce growth rates. *Can J For Res* 26:306-312
- Thies C, Tscharntke T (1999) Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285:893-895
- Tilman D (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405:208-211
- Thomas MB, Wratten SD, Sotherton NW (1992) Creation of "island" habitats in farmland to manipulate

- populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *J Appl Ecol* 29:524-531
- Tonhasca A, Byrne DN (1994) The effect of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecol Entomol* 19: 239-244
- Tshernyshev WB (1995) Ecological pest management (EPM): General approaches. *J Appl Entomol* 119:379-381
- van Emden HF, Williams G (1974) Insect stability and diversity in agro-ecosystems. *Ann Rev Entomol* 19:455-475
- Warren LO (1963) Nantucket pine tip moth infestations. Severity of attacks as influenced by vegetative competition in pine stands. Arkansas Agriculture Experimental Station, Arkansas Farm Research, Nov-Dec 1963:4
- Watt AD (1992) Insect pest population dynamics: Effects of tree species diversity. In: Cannell MGR, Malcolm DC, Robertson PA (eds) *The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 267-275
- Wazihullah AKM, Islam SS, Rahman F, Das S (1996) Reduced attack of keora (*Sonneratia apetala*) by stem borer in mixed-species plantations in coastal Bangladesh. *J Trop For Sci* 8:476-480
- White JA, Whitham TG (2000) Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803
- Wilby A, Thomas MB (2002) Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecol Lett* 5:353-360
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73:1984-2000
- Wint W (1983) The role of alternative host-plant species in the life of a polyphagous moth, *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae). *J Appl Ecol* 52:439-450
- Witter JA, Waisanen LA (1978) The effect of differential flushing times among trembling aspen clones on tortricid caterpillar populations. *Environ Entomol* 7:139-143
- Wratten SD, van Emden, HF, Thomas, MB (1998) Within-field and border refugia for the enhancement of natural enemies. pp 375-404 in: Pickett, C.H. and Bugg, R.L.(Eds), *Enhancing the Natural Control of Arthropod Pests Through Habitat Management*. University of California Press
- Zach R, Falls JB (1975) Response of the ovenbird (Aves: Parulidae) to an outbreak of the spruce budworm. *Can J Zool* 53:1669-1672
- Zanuncio JC, Mezzomo JA, Guedes RNC, Oliveira AC (1998) Influence of strips of native vegetation on Lepidoptera associated with *Eucalyptus cloeziana* in Brazil. *For Ecol Manag* 108:85-90
- Zhang QH (2001) Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm non-host volatiles by conifer bark beetles. PhD thesis (Agraria 264). Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, Sweden
- Zhang QH, Liu GT, Schlyter F, Birgersson G, Anderson P, Valeur P (2001) Olfactory responses of *Ips duplicatus* from Inner Mongolia, China to nonhost leaf and bark volatiles. *J Chem Ecol* 27:995-1009
- Zhang QH, Schlyter F, Andersson P (1999) Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle, *Ips typographus*. *J Chem Ecol* 25:2847-2861
- Zoebelein G (1957) Die Rolle des Waldhonigtaus im Nahrungshaushalt forstlich nützlicher Insekten. *Forstwiss Centralbl* 76:24-34

Deuxième partie :

Biodiversité spécifique des îlots de feuillus en forêt des Landes de Gascogne

Luc Barbaro, Laurent Pontcharraud, Fabrice Vetillard, Dominique Guyon, Jacques Guinberteau, Jean François Cornic, Jean Timbal, Hervé Jactel

et la collaboration de F. Revers, L. Couzi, O. Le Gall, J. Nezan, C. Péré, C. Bessot, I. Van Halder

1. INTRODUCTION

La forêt de plantation de Pins maritimes des Landes de Gascogne, malgré son apparente monotonie, présente une triple originalité. Une originalité biogéographique d'abord, car elle se situe à un carrefour bioclimatique entre influences atlantique et medio-européenne. Une originalité historique ensuite, puisque c'est la plus grande (plus d'1 million d'ha) et une des plus intensives forêts de plantation en Europe, constituée par le boisement d'anciens marais et landes humides, mésophiles ou sèches, avec une histoire relativement récente (env. 150 ans) (GEREA 1985, 1990). Une originalité écologique enfin, puisque ces plantations sont monospécifiques, sur un substrat sableux assez homogène et à altitude égale, avec une faible variation des facteurs abiotiques, de la composition en essences des parcelles, et une relative homogénéité des pratiques sylvicoles sur l'ensemble du massif.

Une interrogation sur la durabilité des pratiques forestières dans cette forêt commence à émerger, par exemple dans le cadre de l'écocertification des bois pour la commercialisation dans l'Union Européenne. Il devient ainsi nécessaire de connaître et de pouvoir prédire l'évolution de la biodiversité à travers certains indicateurs sous différents scénarios d'évolution de la sylviculture. En particulier, le rôle des îlots et corridors feuillus au sein de la pinède cultivée sur la distribution spatiale des espèces et le fonctionnement de la forêt landaise (refuge d'organismes prédateurs, parasitoïdes ou antagonistes) a été mis en évidence (Jactel et al. 2002, première partie du présent travail). Cette seconde partie a donc pour objectif de préciser l'influence de l'âge, de la composition en essences de la parcelle et du paysage environnant sur la biodiversité à l'intérieur de la parcelle. La nécessité d'utiliser plusieurs groupes taxonomiques répondant à des échelles de temps et d'espace différentes et complémentaires pour évaluer la réponse de la biodiversité aux pratiques agricoles et sylvicoles est maintenant reconnue (Burel et al. 1998, Duelli et Obrist 1998, Atauri et Lucio 2001, Jeanneret et al. 2003). Les groupes taxonomiques indicateurs choisis ici sont les plantes vasculaires, les champignons supérieurs, les coléoptères carabiques, les araignées et les oiseaux nicheurs.

Les Coléoptères carabiques (*Coleoptera Carabidae*) sont des indicateurs privilégiés pour étudier les effets de la gestion des milieux naturels et anthropisés sur la biodiversité entomologique (Dufrêne & Lebrun, 1997). Des assemblages d'espèces distincts sont présents dans tous les types d'habitat, et leur rôle fonctionnel dans les systèmes écologiques, par exemple dans la régulation des populations d'insectes ravageurs, a été démontré (Di Pietro & Genin, 2001). La variabilité de taille, de morphologie, de régime alimentaire et de capacité de dispersion entre taches d'habitat favorable rendent les Carabiques très sensibles aux pratiques de gestion agricole ou sylvicole, ainsi qu'à la structure et à l'évolution des paysages (Burel & Baudry 1994, Jukes et al. 2001, Millan de la Peña et al. 2003).

Les araignées sont un autre groupe d'arthropodes prédateurs très sensibles à la structure de la végétation (Asselin & Baudry 1989, Frank & Nentwig 1995, Van der Merwe et al. 1996) capables de se disperser avec rapidité et à longue distance des habitats sources à des habitats nouvellement créés par les pratiques agricoles et sylvicoles (Asselin & Baudry 1989, Bishop & Riechert 1990, Duelli et al. 1990). Plantes vasculaires et champignons supérieurs sont eux très dépendants des facteurs stationnels tels que l'âge et la structure du peuplement forestier, la composition chimique du sol, la richesse de la strate arborée et le volume de bois mort (Ferris et al. 2000, Deconchat & Balent 2001).

Enfin, les oiseaux nicheurs constituent de bons indicateurs de réponse de la biodiversité aux modes de gestion forestière (Prodon 1988, Muller 1997), en particulier à la plantation de conifères (Bibby et al. 1989, Estades & Temple 1999, Lindenmayer et al. 2003) et à l'hétérogénéité du paysage (Balent & Courtiade 1992, Lescourret et Genard 1994). De plus, les premières études quantitatives des peuplements d'oiseaux nicheurs dans les Landes de Gascogne sont maintenant anciennes (Boutet et Petit 1985) et ce massif est généralement peu étudié par les ornithologues, malgré son originalité.

2. PROBLEMATIQUE

La forêt des Landes de Gascogne constitue ainsi une zone idéale pour y étudier la distribution des assemblages d'espèces en fonction du stade du cycle sylvicole, principal facteur structurant les communautés au niveau de la parcelle, de l'influence des îlots feuillus, des airals, des boisements mixtes et des ripisylves, facteurs de diversité au niveau de la parcelle et dans le paysage, enfin de l'hétérogénéité spatiale à l'échelle du paysage et de la fragmentation de la pinède cultivée par des taches et corridors de milieux naturels relictuels ou d'habitats secondaires (landes secondaires spontanées, pare-feux, pistes sableuses, chablis dus à la tempête de 1999).

Les principales questions de recherche examinées ici sont :

- les îlots feuillus abritent-ils plus de plantes, champignons, arthropodes prédateurs et oiseaux insectivores que les plantations de pins qui les entourent ?
- cela dépend-il de l'âge, de la structure du sous-bois et de la composition en essences de la parcelle ?
- quel est le rôle des facteurs spatiaux : surface, forme et isolation de l'îlot, hétérogénéité et fragmentation du paysage autour de l'îlot ?
- observe-t-on une différence selon les traits biologiques et le rôle fonctionnel des espèces (capacités de dispersion, régime alimentaire...) ?

3. SITES D'ETUDE

La forêt des Landes de Gascogne est située dans le sud-ouest de la France (Aquitaine), dans la sous-région climatique thermoatlantique, avec une température moyenne annuelle $> 12^{\circ}\text{C}$, 700 mm par an de précipitation moyenne annuelle et un déficit hydrique marqué en été (Ozenda 1994). Cette forêt est une plantation monospécifique gérée intensivement de Pin maritime *Pinus pinaster* sur sols sableux pauvres (podzols) à faible altitude (< 50 m a.s.l.). Les pratiques de sylviculture actuelles sont caractérisées par un cycle de rotation sylvicole court avec coupe rase tous les 40-50 ans, et diverses pratiques intensives : travail du sol, drainage, fertilisation, débroussaillage mécanique du sous-bois et désouchage mécanique.

Les sites d'étude ont été choisis afin de pouvoir comparer les assemblages d'espèces et l'abondance des individus de chaque espèce selon un gradient d'intensification de la gestion forestière allant des fragments de forêts mixtes subnaturelles (forêt de la dune ancienne et du bord des étangs arrière-littoraux) et de vieux îlots de feuillus plantés (airiaux) jusqu'aux plantations monospécifiques de Pin maritime.

Le dispositif d'échantillonnage se compose de 28 parcelles (Fig.1) :

- 8 parcelles de jeunes feuillus et 4 parcelles de jeunes pins plantés en 1994 selon un dispositif expérimental sur les communes de Biscarrosse et Pontenx (40). Les parcelles de feuillus se composent de mosaïques régulières de 6 espèces de feuillus (3 indigènes : Chêne pédonculé *Quercus robur*, Chêne tauzin *Quercus pyrenaica*, Bouleau verruqueux *Betula pendula* et 3 introduites : Chêne rouge *Quercus rubra*, Robinier *Robinia pseudoacacia* et Cerisier tardif *Prunus serotina*) de 1 et de 4 ha.
- 16 autres parcelles de feuillus ou de Pins maritimes de composition et d'âge variés correspondant à un gradient d'intensification croissant de la gestion forestière

Le site atelier, créé en 1994 par l'équipe entomologie forestière de l'INRA de Bordeaux avec le soutien financier du GIP ECOFOR, est unique en son genre en Europe. Il est constitué de deux dispositifs de 6 plantations artificielles (400 000 plants installés en 1995 et 1996) situées à la périphérie de deux zones de 1000 ha de peuplements purs de pin maritime. Toutes les plantations ont le même âge (7 ans en 2000) et la même densité (2m x 4m soit 1250 tiges/ha). Elles diffèrent d'abord par leur composition. Huit des 12 plantations sont formées d'un mélange de 6 essences feuillues: 3 indigènes, le chêne pédonculé (*Quercus robur*), le chêne tauzin (*Quercus toza*) et le bouleau (*Betula pendula*) et 3 exotiques, le chêne rouge (*Quercus rubra*), le robinier (*Robinia pseudacacia*) et le cerisier tardif (*Prunus serotina*). Ces plantations sont constituées en mosaïque de 12 placettes monospécifiques c'est à dire 2 répétitions de chaque essence. Les 4 autres plantations sont des peuplements purs de pin maritime et représentent les témoins.

Elles diffèrent ensuite par leur structure. Six des 12 plantations ont une surface de 1 ha (100m x 100m) et 6 ont une surface de 4 ha (200m x 200m). Leur hétérogénéité verticale est également variable puisque si les plantations de pins ont une hauteur régulière, les plantations de feuillus en mélange, de par la croissance plus ou moins rapide des essences utilisées, présentent une stratification plus complexe se traduisant par une plus forte rugosité de la canopée. La localisation des 6 parcelles de chacun des 2 dispositifs a été également contrôlée; elles sont situées aux extrémités d'un hexagone régulier de 1.8 km de côté (hexagone inscrit dans un cercle de 1.8 km de rayon, soit 1000 ha de surface).

Le réseau de parcelles de référence a été constitué pour positionner les plantations du site atelier dans un gradient de complexité de composition et de structure, inversement proportionnel, dans le massif des Landes de Gascogne, au gradient d'intensité de gestion. Les boisements les plus complexes sont localisés en forêt domaniale, sur la dune littorale, et représentent la référence sub-naturelle du syntaxon *Pino maritimi* –

Quercetum suberis ou *Pino maritimi* – *Quercetum ilicis* (Corine Biotope) avec un mélange de pins maritimes et de différents feuillus comme le chêne pédonculé, le chêne vert ou le chêne liège et le bouleau. Leur mode de gestion est le taillis sous futaie, dans un objectif de protection du cordon dunaire et d'accueil du public. Viennent ensuite des parcelles isolées dans le massif de pins, souvent reliques d'anciennes propriétés agricoles (l'airial), constituées d'un mélange de feuillus âgés, dominé par le chêne pédonculé et dont la gestion est de type taillis sous futaie, avec de très rares interventions, dans un objectif souvent cynégétique. Les jeunes plantations de feuillus en mélange réalisées par l'INRA constituent le stade suivant de moindre complexité. Les peuplements purs de pin maritime âgés sont plus simples de composition mais présentent une structure verticale (sous-bois arbustif souvent important lié à la faible densité du couvert arboré) et horizontale (existence de trouées) assez complexe. Les placettes monospécifiques des jeunes plantations de feuillus en mélange puis les jeunes plantations témoins de pin maritime représentent le terme du gradient de simplification et donc d'intensité de gestion avec un contrôle de la densité d'arbres, des interventions sylvicoles régulières (fertilisation et débroussaillage) qui seront plus intensives pour les pins maritimes (éclaircies) pour répondre à l'objectif classique de production de bois.

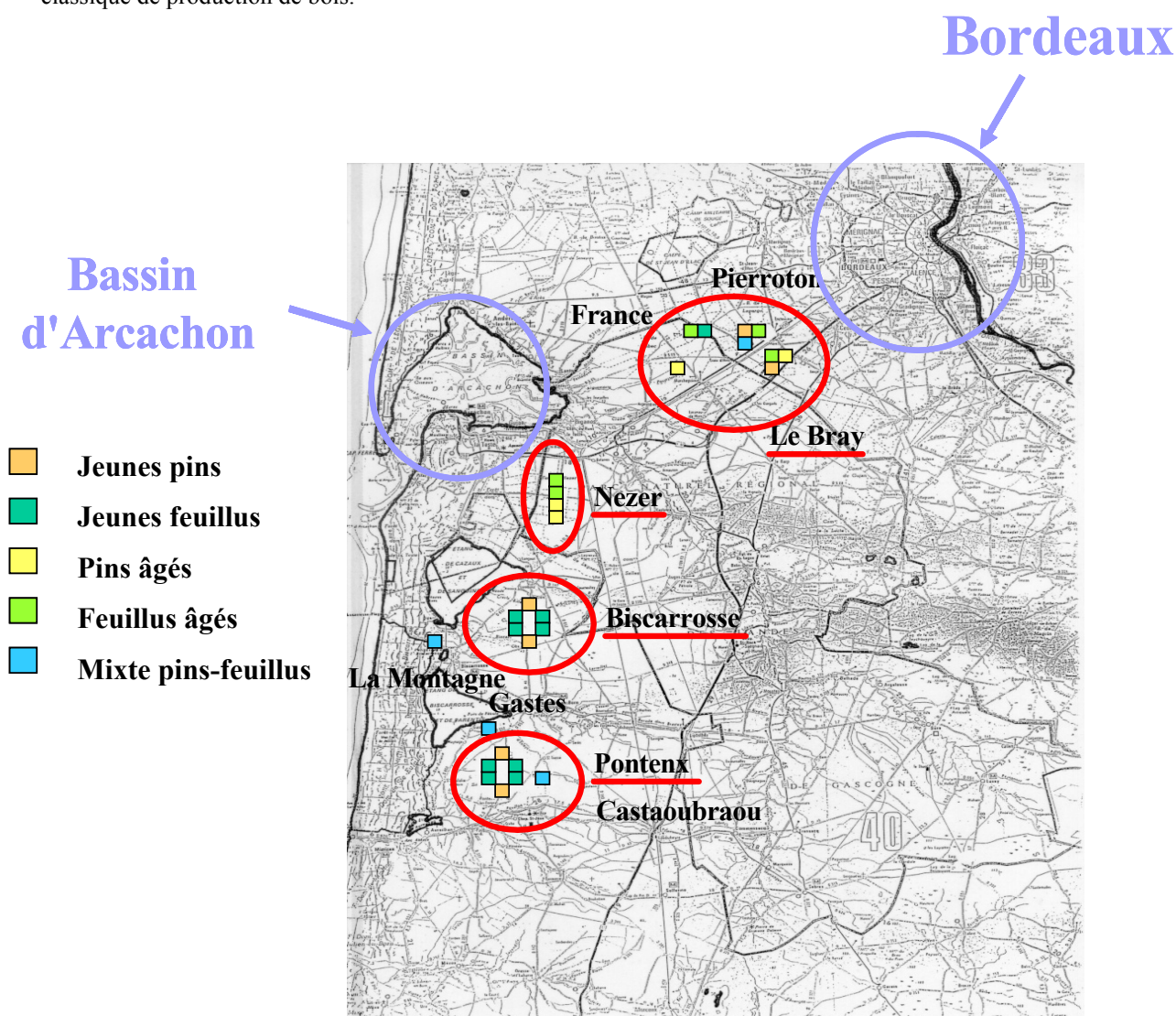


Fig. 1 : Localisation des sites d'étude et parcelles échantillonnées

4. ECHANTILLONNAGE DE LA BIODIVERSITE

4.1. Plantes vasculaires

Pour chaque parcelle, un relevé floristique est effectué sur une bande de 25 m², plus un inventaire complet sur la totalité de la parcelle, avec deux passages par an (printemps et été). Les relevés sont faits selon la méthode de Braun-Blanquet avec des coefficients d'abondance dominance de 1 à 5 plus la note R pour les espèces présentes une seule fois. Les espèces seront classées par strates verticales : bryophytes, herbacées et ligneux bas (0-30 cm), herbacées et ligneux moyens (30 cm à 2 m), ligneux de 2 à 7 m, ligneux > 7m.

notation de l'abondance-dominance		
notes	fréquence	recouvrement
R	1 ind	eps
+	2 à 10	eps
1	10 à 25	< 5 %
2	qq	5 à 25 %
3	qq	25 à 50 %
4	qq	50 à 75 %
5	qq	> 75 %

Pour le dispositif expérimental, un transect sur bande est effectué par essence et l'abondance moyenne est utilisée pour les analyses au niveau de la parcelle, selon le schéma suivant :

Robinia	Prun serot	Q. rubra	Q. robur
Q. toza	Quercus robur 	Robinia 	Betula pend
Prunus serotina 	Betula pend 	Quercus toza 	Quercus rubra 
chemin 			

4.2. Champignons supérieurs

Les assemblages de champignons sont échantillonnés par dénombrement direct des carpophores sur l'ensemble de la parcelle avec un code d'abondance précisé dans le tableau suivant. Durant la 1^{ère} campagne d'échantillonnage (automne 2001), les conditions climatiques se sont avérées extrêmement défavorables à la poussée fongique. Température excessive, quasi estivale, jusque très tard en saison, et sécheresse très accusée ; aucune chute de pluie notable et suffisante pour déclencher une vraie pousse ou « volée ». Conséquence : les inventaires ont eu lieu sur les 3 années du programme et non sur 1 seule année comme initialement prévu, ceci afin de s'affranchir de l'effet « année » et de gommer les aléas climatiques auxquels les champignons sont extrêmement dépendants.

Sur les sites ateliers de Pontenx et de Biscarosse, la fermeture prononcée des milieux par l'envahissement des sous-arbrisseaux, ajoncs notamment, ronces, touffes denses de molinie et avoine de Thore, ne crée pas des conditions favorables à l'expression de la fructification des champignons. La couverture végétale très dense des différents placeaux des sites ateliers est défavorable non seulement pour les fructifications mais aussi à la pénétration de l'eau en période de déficit.

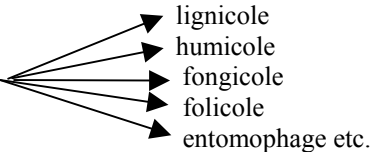
Ces résultats sont basés sur la fructification des espèces, elle-même très dépendante des conditions climatiques. Les notations présence-absence d'une espèce fongique étant basée sur les fructifications exprimées, la « non-fructification » d'une espèce ne signifie pas forcément son absence de l'écosystème et l'absence de rôle fonctionnel au sein de celui-ci. Sur la campagne 2001, 5 prospections mycologiques ont été réalisées sur le dispositif : 02 Mai 2001, 06 Septembre 2001, 16 Octobre 2001, 24 Octobre 2001, 14 Novembre 2001.

Echelles semi-quantitatives utilisées dans les tableaux de relevés (Guinberteau 2002):

Echelle d'Abondance :

+	1 carpophore
++	de 2 à 5 carpophores
+++	de 5 à 10 carpophores
++++	> 10 carpophores
+++++	plusieurs dizaines de carpophores, répartis sur toute la surface

Statut biologique :

S	Saprophyte ou saprotrophe	
M	Mycorhizien / symbiotique	
P	Parasite	
P / S	Parasite / Saprophyte	

Echelle de Rareté :

TC	Très commun
C	Commun
AC	Assez commun
PC	Peu commun
AR	Assez rare
R	Rare
TR	Très rare

4.3. Araignées et Coléoptères carabiques

La méthode de piégeage utilisée est celle des pièges à fosse. Chaque parcelle est échantillonnée avec 6 pièges disposés en rectangle et espacés de 10 m. Un piège est composé d'un pot en verre de 50 cl de contenance et de 9 cm de diamètre rempli aux 2/3 d'un mélange de 2/3 d'eau et d'1/3 d'ammonium quaternaire, produit assurant une bonne conservation des échantillons. Chaque piège est couvert d'une petite plaque de bois surélevée afin de protéger les pièges de la pluie. Les pièges ont été installés entre fin avril et début mai 2001 et relevés tous les mois jusqu'à mi-octobre (début juin, début juillet, début août, début septembre et mi-octobre). Une partie des parcelles de l'échantillon a également fait l'objet de piégeages complémentaires, entre juin 1997 et janvier 2002, par bandes collantes fixées sur le tronc d'arbres âgés et D-vac (aspiration de la canopée de la strate arbustive). Les échantillons ont été triés et dénombrés par groupe au laboratoire et les *Carabidae* identifiés au niveau spécifique avec Jeannel (1941-1942) et Hůrka (1996), tandis que les araignées étaient identifiées par J.F. Cornic

(INRA Avignon). La nomenclature et l'ordre taxonomique des espèces suivent le travail de Tessier (2000) et Coulon et al. (2000) pour les carabiques et de Hänggi et al. (1995) pour les araignées.

4.4. Oiseaux nicheurs

La méthode employée pour échantillonner les oiseaux nicheurs est celle des Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) avec 2 passages de 20 minutes chacun, un en début de printemps (fin mars à mi-mai) et l'autre en fin de printemps et début d'été (mi-mai à fin juin). La notation utilisée pour l'indice d'abondance est la suivante : 1 pour un couple ou un mâle chanteur vu ou entendu, 0.5 pour un cri entendu ou un individu vu seul (Prodon 1988, Muller 1997). L'indice d'abondance est plafonné à 5, étant donné que distinguer plus de 5 chanteurs différents au cours d'un même point d'écoute devient difficile (phénomène de « saturation » de l'observateur). Pour les espèces uniquement migratrices dans la région, ou nichant hors des zones échantillonnées mais les utilisant comme zone d'alimentation (Hérons, Rapaces, Laridés, Martinet noir et Hirondelles), on note 0.5 quel que soit le nombre d'individus observés (hors preuve de nidification dans l'habitat considéré). Pour certaines espèces non-nicheuses mais observées en nombre important en stationnement migratoire pré- ou post-nuptial dans certains des habitats échantillonnés, cela permet d'estimer leur fréquence. C'est en particulier le cas du Pipit farlouse *Anthus pratensis* et du Traquet motteux *Oenanthe oenanthe*.

5. ANALYSE DES DONNEES

5.1. Variables stationnelles

Sur chacune des parcelles échantillonnées ont été notés le type de peuplement, l'âge, la hauteur moyenne de la strate arborée (mesurée sur 10 arbres par un télémètre à ultrasons) et le pourcentage de recouvrement du sol nu et des strates herbacées, arbustives et arborée. Le mode de gestion est également précisé, ainsi que les interventions sylvicoles récentes et la présence d'habitats particuliers à proximité de la parcelle (lagune, fossé de drainage, pare-feux, etc...).

5.2. Outils d'analyse spatiale

L'objectif principal de l'analyse spatiale est de fournir les variables explicatives de composition et de structure du paysage sur la répartition des espèces indicatrices de la biodiversité. Le principal outil utilisé est le logiciel SIG *ArcView* 3.2a en 2002. Les couvertures et les différents travaux faits initialement sur *ArcInfo* ont été convertis pour être utilisés sur ce logiciel. L'extension Spatial Analyst 2.0 nous a essentiellement servi à convertir les fichiers Shape en grilles pour pouvoir travailler sur du format raster.

FRAGSTATS 2.0 permet d'extraire à partir de données images des indices quantitatifs de fragmentation ou d'hétérogénéité du paysage, incluant une variabilité des mesures d'aires, de densité et taille de taches et une variabilité des mesures de lisières, de mesures de formes, de mesures de noyaux, de mesures de diversité. La version raster calcule également différentes mesures de plus proches voisins que ne fait pas la version vecteur. Il n'y a pas d'option de choix d'échelle et les données doivent être prétraitées si l'on souhaite travailler à différentes échelles. Nous avons choisi ici une distance de 500 m à partir de la lisière de la parcelle comme échelle locale pour l'analyse paysagère.

Nous avons aussi utilisé un script "*Mesures spatiales*" développé en langage *Avenue* par Agnès Biau, David Caruhel et Julie Vallée (DESS SIGMA, 2002) puis modifié par A. Ouin et C. Monteil (ENSAT). Ce script permet de faciliter l'analyse spatiale d'une matrice polygonale en automatisant et regroupant sous un noyau unique les différentes procédures existantes. L'analyse porte sur une classe d'occupation du sol particulière sur laquelle différentes mesures vont être effectuées (cf Pontcharraud 2002).

Les indices sont donc issus de données vecteur (script "*Mesures spatiales*") ou de données raster (FRAGSTATS 2.0), avec pour unité élémentaire un pixel de 2,5 m de côté. La nomenclature utilisée est issue du document guide pour l'utilisation de FRAGSTATS (McGarigal et Marks, 1994). Les notations utilisées sont comme suit :

$i = 1, \dots, m$ ou m' : Types d'occupation.

$j = 1, \dots, n$: Taches.

p_i : Proportion de type d'occupation.

p_{ij} : Périmètre de la tache ij .

- a_{ij} : Aire de la tache ij en m^2 .
 m : Nombre de type de taches total présent dans le paysage.
 n_i : Nombre de taches dans le paysage du type d'occupation i .
 A : Aire totale de la zone.
 h_{ij} : Distance entre deux taches de même type d'occupation.
 N' : Nombre total de taches dans le paysage qui ont un voisin de même type.

5.2.1. Indices d'hétérogénéité

L'équitabilité de Shannon (Shannon evenness index : Pielou, 1975) : sa valeur oscille entre 0 et 1. Une valeur proche de 1 indique la dominance d'un type d'occupation.

$$SHEI = \frac{-\sum_{i=1}^m (p_i * \ln p_i)}{\ln m}$$

L'indice de diversité de Shannon (Shannon diversity index) : basé sur la théorie de l'information (Shannon et Weaver, 1949). La valeur de cet indice représente la somme des informations par individu (tache).

$$SHDI = -\sum_{i=1}^m (p_i * \ln p_i)$$

Indice de forme (shape index) : au niveau paysage ou de la tache, est différent que l'on travaille sur du raster ou du vecteur. Pour du vecteur, proche de 0 quand la forme est circulaire et proche de 0 pour du raster quand la forme est proche du carré.

$$SHAPE = \frac{0.25 p_{ij}}{\sqrt{a_{ij}}}$$

Moyenne de dimension fractale de taches pondérée par l'aire (area-weighted mean patch fractal dimension) : calculé à l'échelle de la classe ou du paysage, pondérée par leur taille.

$$AWMPFD = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \left[\left(\frac{2 \ln(0.25 p_{ij})}{\ln a_{ij}} \right) \left(\frac{a_{ij}}{A} \right) \right]$$

5.2.2. Indices de fragmentation

La proportion (p_i) : c'est la proportion du paysage occupée par le i ème type d'occupation.

$$p_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} (100)$$

Densité de taches (Patch density, PD) : Nombre de taches par unité d'aire.

$$PD = \frac{n_i}{A} (10000) (100)$$

5.2.3. Indices de connectivité

Distance au plus proche voisin (mean nearest-neighbor distance) : correspond à la distance avec une autre tache de même type (même occupation du sol). Cette valeur est nulle s'il n'y a pas de tache de même type dans la zone considérée. Cette distance est calculée de lisière à lisière de tache. Sur une zone, cette distance correspond à la somme des distances divisée par le nombre de taches avec un voisin de même type.

$$MNN = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^{n'} h_{ij}}{N'}$$

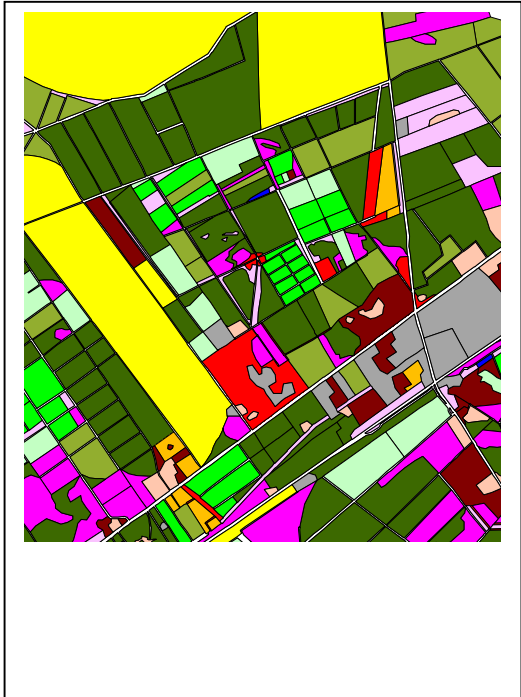
Proportion (cas des pins de hauteur comprise entre 7 et 15 m)	
élevée	faible
Densité de taches pour 100 ha	
faible	élevée
Indice de forme	
faible	fort
Indice d'équitabilité de Shannon	
fort	faible
Indice de diversité de Shannon	
faible	élevé
Moyenne des dimensions fractales pondérées par l'aire	
faible	élevée
Distance au plus proche voisin	
élevée	faible
 	

Fig. 2 : Schématisation de la variation de quelques indices obtenus avec le programme Fragstats

5.2.4. Indices de composition

Le rôle de l'échelle étant très important pour les espèces, nous avons choisi d'utiliser des variables à différentes échelles. Ces échelles sont définies lors de la saisie de paramètres avant l'exécution du script "Mesures spatiales". Les zones créées le sont à partir de zones tampons autour des parcelles où des inventaires ont été réalisés. Un rayon est donc saisi et nous avons choisi des zones de 500, 1500 et 3000 m de rayon autour des parcelles considérées.

$$\text{Indice d'isolement} : \sum e^{-a_{.dij}} \times A_j$$

a : constante ; d_{ij} : distance lisière à lisière entre le polygone considéré (i) et un autre polygone de même classe d'occupation (j) ; A_j : aire du polygone j .

Indice de proximité : $\Sigma(A_i/D_{ij}^2)$

Avec A_i : aire du polygone i ; D_{ij} : distance lisière à lisière entre le polygone considéré (j) et un autre polygone de même classe d'occupation du sol (i).

Enfin, un indice de richesse relative des types d'occupation a été calculé en plus par le rapport du nombre de types d'occupation du sol dans la zone considérée (m) par le nombre de type d'occupation du sol possible ($m_{\max}$).

$$RPR = \frac{m}{m_{\max}}(100)$$

Tableau 1: Ensemble des indices obtenus en vecteur grâce au script "Mesures spatiales".

	Description	Limites
Aire	Aire de la parcelle considérée	0 à infini
Périmètre	Périmètre de la parcelle considérée	0 à infini
Indice de forme		> 1 à infini
5 plus proches voisins à une distance de centroïde à centroïde	5 plus proches polygones de même type pour chaque distance et de type différents choisis pour une des distances	0 à d la valeur nulle est notée 10e^34
5 plus proches voisins à une distance de lisière à lisière	5 plus proches polygones de même type pour chaque distance et de type différents choisis pour une des distances	0 à d la valeur nulle est notée 10e^34
Occupation du sol à une distance d	Proportion de chaque occupation du sol pour chaque distance choisie	0 à 100
Nombre de polygones de même type à la distance d	Pour chaque distance	0 à infini
Nombre de polygones adjacents		1 à infini
Indice d'isolement	Indice d'isolement calculé sur le rayon maximum et à partir des distances lisière à lisière	
Indice de proximité	Indice de proximité calculé sur le rayon maximum et à partir des distances lisière à lisière	0 au rayon maximum

5.3. Outils statistiques

L'analyse de la structure du paysage a été réalisée par une Analyse en Composantes Principales sur matrice de corrélations. Les analyses des assemblages d'espèces de chaque groupe ont été faits par Analyse Factorielle des Correspondances. Les couplages entre AFC sur les tableaux de composition spécifique et ACP sur les variables stationnelles et spatiales ont été réalisés par Analyse de co-inertie (Dolédéc & Chessel 1994), le nombre de variables explicatives étant trop grand par rapport au nombre de parcelles échantillonnées pour pouvoir utiliser l'Analyse Canonique des Correspondances (Prodon & Lebreton 1994). Les comparaisons de richesse des groupes taxonomiques ont été réalisés par matrices de corrélations de Pearson, ainsi que les corrélations de richesse et d'abondance des groupes avec les variables explicatives quantitatives. L'ANOVA à un facteur a été utilisée pour les variables qualitatives, et la régression multiple pas à pas (mixte ou non) pour rechercher la meilleure combinaison de variables permettant de modéliser la réponse de la richesse de chaque groupe taxonomique et l'abondance de chaque espèce aux facteurs stationnels et spatiaux. Toutes les analyses ont été réalisés avec les logiciels ADE-4 (laboratoire de Biométrie de Lyon), SAS et Systat.

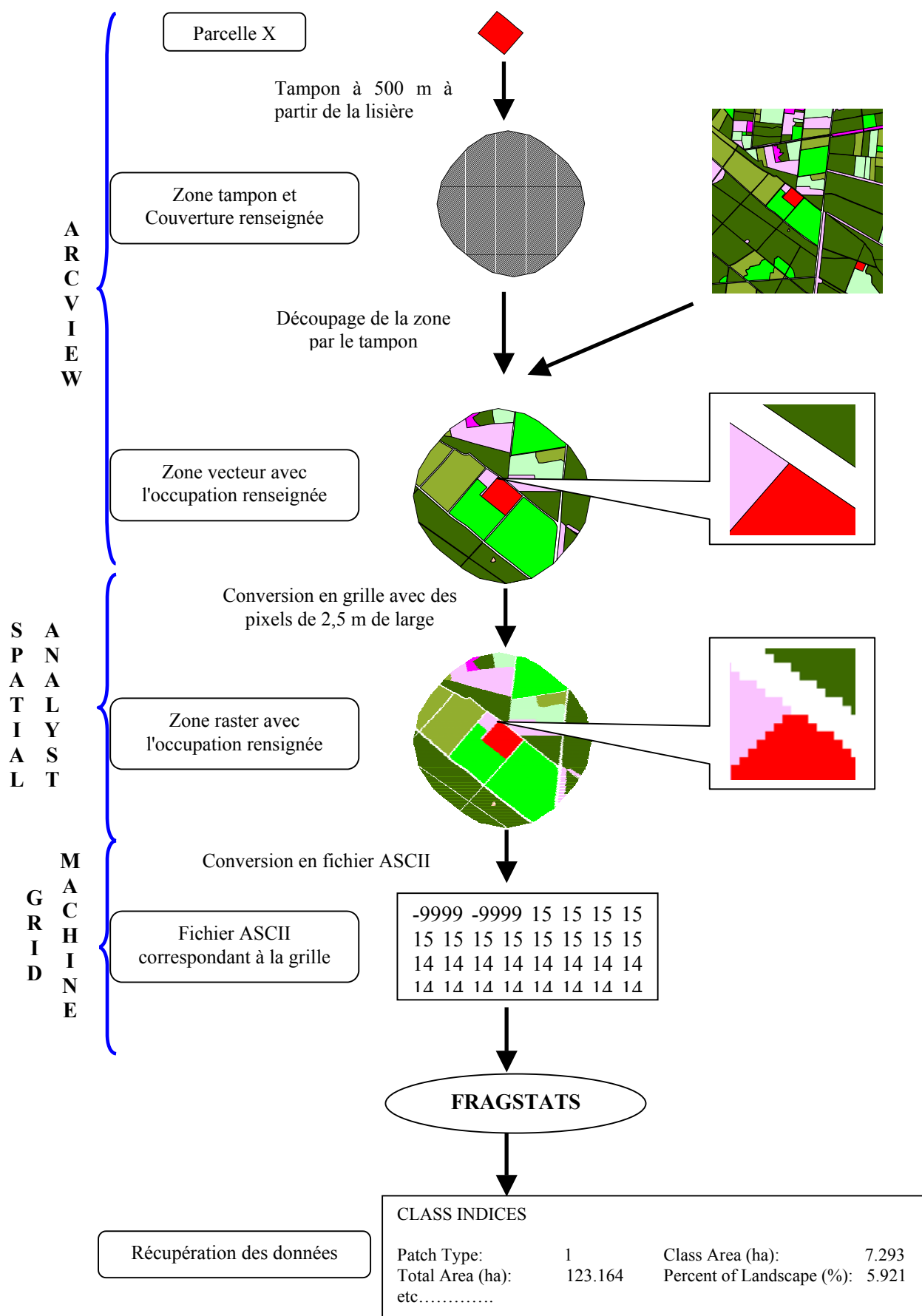


Fig. 3 : Schéma de préparation des données pour des zones de 500 m autour d'une parcelle ISLANDES.

6. RESULTATS

6.1. Analyse de la structure du paysage

6.1.1. Structure du paysage à l'échelle de la zone d'étude

On entendra ici par échelle de la zone d'étude, la zone d'étude en entier ou mosaïque. La description s'est donc faite sur les quatre zones d'étude : Biscarrosse, Pontenx, Nezer et la zone du Bray. Les différentes zones ont été analysées pour l'année 2000.

6.1.1.1. Fragmentation des mosaïques

Proportions d'occupation du sol (pi)

La première approche que l'on peut avoir pour décrire la composition du paysage est la mesure des aires. La principale des informations nous est apportée par la proportion de chaque type d'occupation du sol et par zone. A noter que ces proportions sont calculées à partir des images vecteurs.

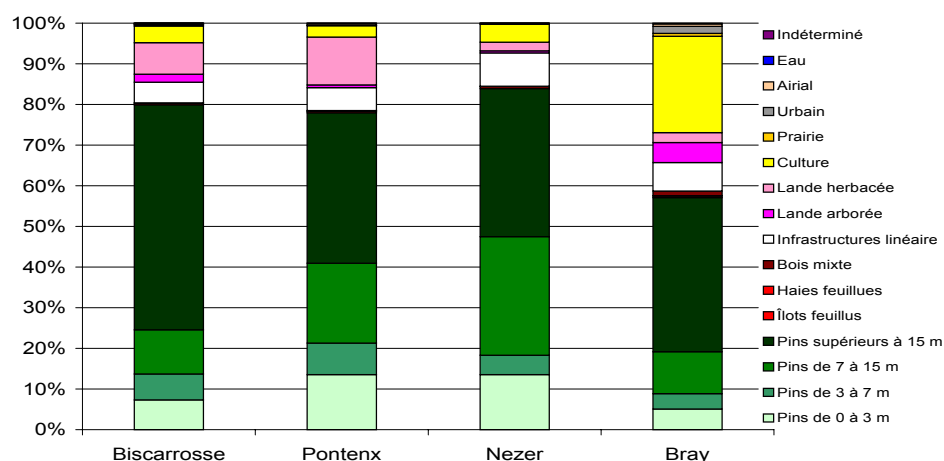


Fig. 4 : Proportions d'occupation du sol sur les différentes zones d'étude (2000).

Il apparaît donc que l'ensemble des quatre zones sont dominées par les peuplements de pin maritime.

Tableau 2: Proportions de peuplements de pin maritime sur les différentes zones d'étude (2000).

	Biscarrosse	Pontenx	Nezer	Bray
Proportions de pins maritime	79,9 %	78,0 %	83,9 %	61,3 %

On peut ainsi parler ici de matrice sylvicole pour les paysages des quatre zones d'étude. Le pin maritime domine largement sur les autres types d'occupation. Cependant, la zone du Bray possède un pourcentage de peuplements de pins maritime un peu plus faible et ceci est dû au fait que la surface agricole y est plus importante. De plus, cette zone se trouve sur la frange nord-est du massif landais. On peut également expliquer ce phénomène par la présence proche de la ville de Bordeaux et de l'axe principal vers l'océan. De même la répartition est assez dominante pour les pins supérieurs à 15 mètres.

Les paysages sont donc en majorité fermés. En effet, si l'on considère l'agrégation des pins de 0 à 3 m, pins de 3 à 7 m, landes herbacées, landes arborées, cultures, prairies, infrastructures linéaires et arials en espaces ouverts, leur pourcentage oscille entre 33 et 42% pour les zones autres que celle du Bray. Grâce aux grandes surfaces de culture, la zone du Bray atteint un pourcentage de 51% d'espaces ouverts.

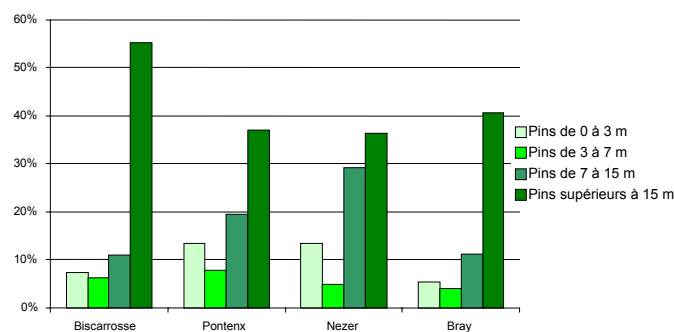


Fig. 5 : Répartition des hauteurs de pins sur les différentes zones d'étude.

Les feuillus

Si l'on considère les classes agrégées : îlots feuillus, haies feuillues, bois mixtes et airials, on peut noter une très faible représentation sur les différentes zones d'étude :

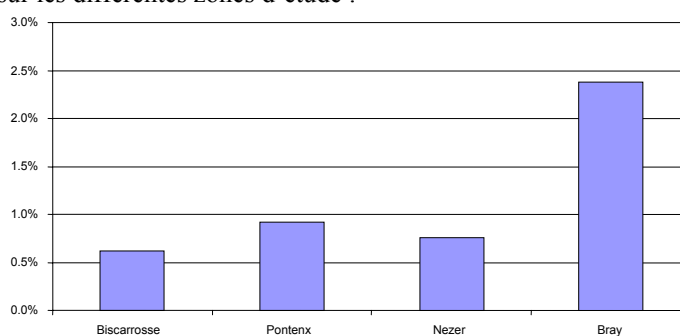


Fig. 6: Proportions de feuillus sur les différentes zones d'étude.

La zone du Bray se différencie encore mais ici par sa plus grande représentativité en feuillus.

Densité de polygones

La densité de polygones (vecteur) ou taches (raster) est un bon indicateur de la fragmentation de la zone.

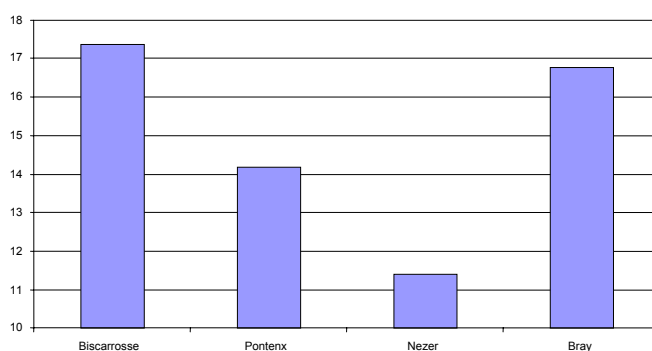


Fig. 7 : Densité de taches pour 100 ha sur les différentes zones d'étude.

Les zones du Bray et de Biscarrosse semblent donc être plus fragmentées que les autres. Par contre, la zone de Nezer paraît très peu découpée.

6.1.1.2. Hétérogénéité des mosaïques

Cet indice fait ressortir que la zone de Biscarrosse paraît beaucoup plus homogène que les autres. Par contre, pour la zone du Bray, cette diversité est bien supérieure et ceci est dû au fait que les classes autres que les peuplements de pins sont plus représentées que dans les autres zones. On peut parler de dominance d'un type de paysage dans les trois autres zones d'étude. En effet, le calcul des dominances révèlent les mêmes tendances. La diversité est donc directement influencée par la dominance d'un type d'occupation du sol.

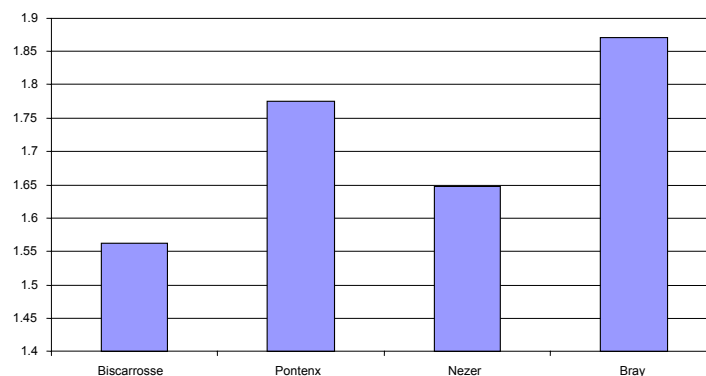


Fig. 8 : Indices de diversité de Shannon pour les différentes zones d'étude.

De même, la richesse relative exprimée en pourcentage d'un maximum contenant 22 classes d'occupation nous indique une richesse plus importante pour le site du Bray. L'hétérogénéité y est donc plus importante que dans les autres zones. Cependant, la zone de Nezer paraît être beaucoup plus homogène quant à ses types d'occupation. En effet, certaines classes y sont absentes alors qu'elles se rencontrent dans les autres secteurs.

La complexité de structure peut être analysée grâce aux différents indices de forme. Un bon indicateur de cette complexité est la moyenne de la dimension fractale pondérée par l'aire de polygone.

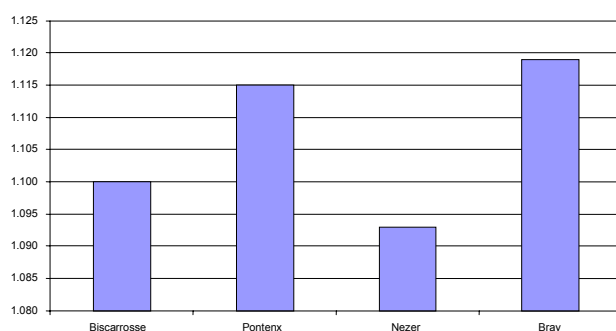


Fig. 9 : Moyennes des dimensions fractales pondérées par l'aire sur les différentes zones d'étude.

Le secteur géographique qui semble être le plus complexe quant à sa structure est la zone du Bray qui possède du petit parcellaire découpé, de grandes parcelles de culture de forme quasi circulaires. Le secteur de Nezer paraît donc être plus simplifié et plus géométrique comme paysage.

6.1.1.3. Connectivité des mosaïques

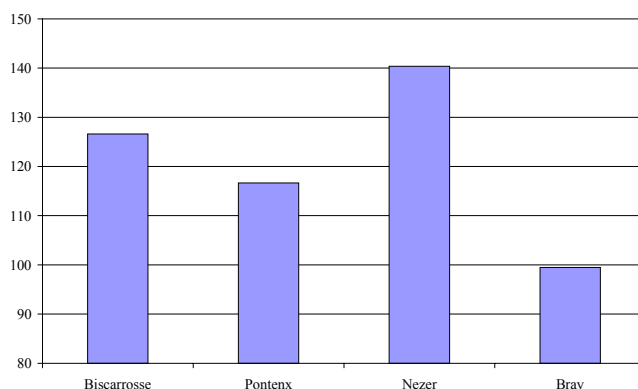


Fig. 10: Moyenne des distances au plus proche voisin.

Il s'agit de la distance moyenne du plus proche voisin de même type. La faible distance moyenne au plus proche voisin observée sur la zone du Bray nous permet de vérifier après l'observation d'une richesse relative importante que les parcelles de type différent sont plutôt regroupées sur l'ensemble de la zone. En effet, quelque soit le type de parcelle, elle sera relativement proche d'une parcelle de même type. Ce n'est pas le cas de

la zone de Nezer où les différents types d'occupation sont relativement bien réparties sur l'ensemble de la zone. Les distances entre parcelles de même type sont donc accrues.

6.1.2. Description de structure à l'échelle locale autour des parcelles (500m)

6.1.2.1. Fragmentation autour des parcelles (500m)

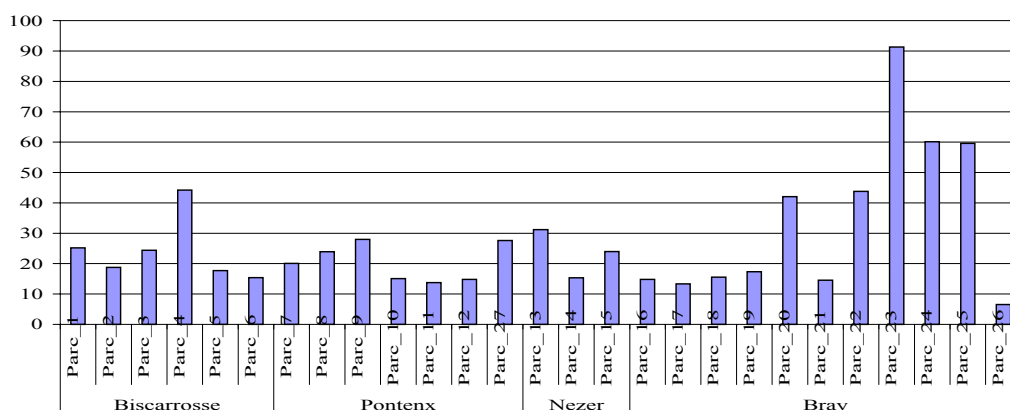


Fig. 11 : Densité de taches pour 100 ha dans l'environnement proche des parcelles (500m)

Cette densité de taches est à relativiser étant donné que cette densité est fortement influencée par le découpage par une zone tampon. Cependant, elle permet de voir que les densités les plus importantes se trouvent à proximité des parcelles de la zone du Bray comme ce qui avait été vu auparavant mais que la zone de Biscarrosse qui était également dense en taches sur l'ensemble de la zone, ressemble plus aux zones de Nezer et de Pontenx. Ceci est dû au fait que les parcelles ISLANDES ne se trouvent pas dans les parties très découpées mais dans la zone centrale constituée de grandes parcelles de pin.

6.1.2.2. Hétérogénéité autour des parcelles (500m)

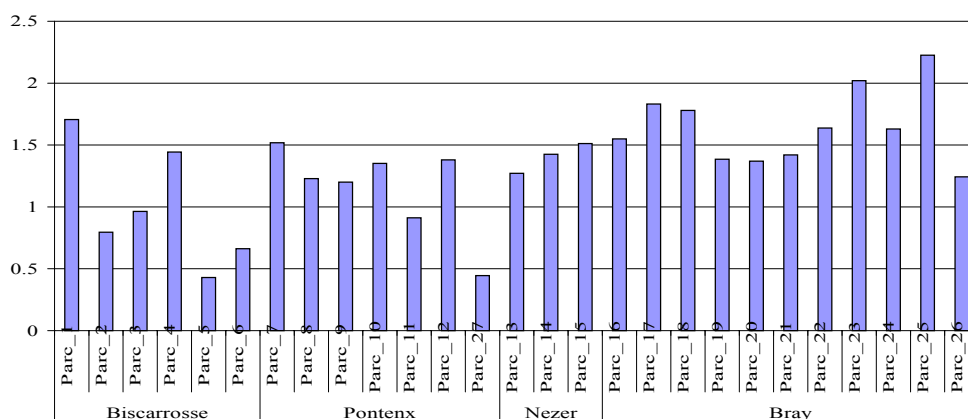


Fig. 12 : Indice de diversité de Shannon autour des parcelles (500m)

La diversité peut varier énormément à l'intérieur d'une même zone d'étude. En effet, sur les zones de Pontenx et Biscarrosse, la variabilité entre les environnements de parcelle est grande : moins de 0,5 à plus de 1,5. La zone du Bray paraît beaucoup plus constante sur les différentes parcelles. La diversité y est très importante comme pour la zone de Nezer. Les zones qui étaient apparues avec de plus grandes dimensions fractales à l'échelle de la zone étaient les zones de Pontenx et du Bray. On peut donc remarquer que localement, ces dimensions peuvent varier énormément et c'est notamment le cas pour la zone de Pontenx qui possède des parcelles avec des dimensions fractales très faibles mais fortement augmentée avec la parcelle 27. Il n'y a donc pas d'homogénéité de structure sur l'ensemble de la zone.

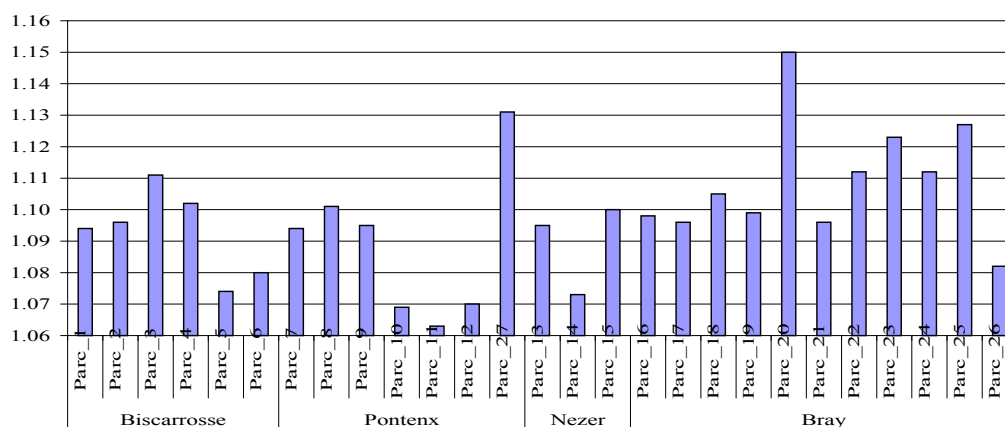


Fig. 13 : Moyenne des dimensions fractales pondérées par l'aire autour des parcelles (500m)

6.1.2.3. Connectivité autour des parcelles (500m)

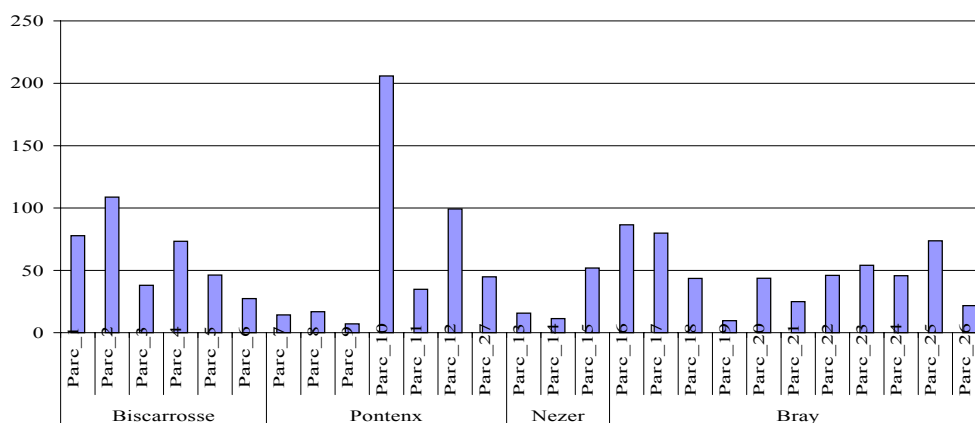


Fig. 14 : Moyenne de la distance au plus proche voisin (en m) autour des parcelles (500m)

Cette variable va être influencée par le type de parcelles étudiées. Toutefois, dans notre cas, les parcelles centrales considérées sont de type différent (pins et feuillus). La parcelle 10 notamment qui possède une valeur bien supérieure aux autres est une parcelle de feuillus très isolée. Par contre la parcelle 9 est une parcelle de pins entourée de plantations, la distance est donc très faible.

6.1.3. Ordination des paysages sur les gradients de fragmentation et d'hétérogénéité

Dans un rayon de 500 m autour des parcelles de l'échantillon, 29 indices de mesure de la fragmentation, de l'hétérogénéité et de la connectivité ont été calculés avec FRAGSTATS (Pontcharraud 2002). Une ACP normée a été réalisée sur ce tableau, qui montre deux gradients principaux structurant les paysages autour des parcelles (Fig. 15) :

- (i) un gradient de fragmentation décroissant opposant des indices comme le nombre de parcelles, la densité de parcelles aux 100ha, la longueur et la densité de lisières ou les indices de forme de paysage aux indices relatifs à la taille moyenne des taches, qui augmente de manière inverse sur ce gradient,
- (ii) un gradient d'hétérogénéité spatiale décroissante opposant tous les indices de diversité spatiale au pourcentage de contagion, que l'on peut également interpréter comme un gradient d'imbrication de la pinède cultivée avec d'autres types d'occupation du sol (feuillus, cultures).

Quatre grands patterns de structure du paysage peuvent être ainsi différenciés en forêt landaise : des grandes parcelles dans des paysages homogènes (ex : Castaubraou, Biscarrosse), des grandes parcelles dans des paysages hétérogènes (Pontenx, Le Bray, France), des petites parcelles dans des paysages hétérogènes

(Pierroton), et des petites parcelles en paysages homogènes (St Alban), ce « grain » de la matrice paysagère pouvant varier en quelques kilomètres.

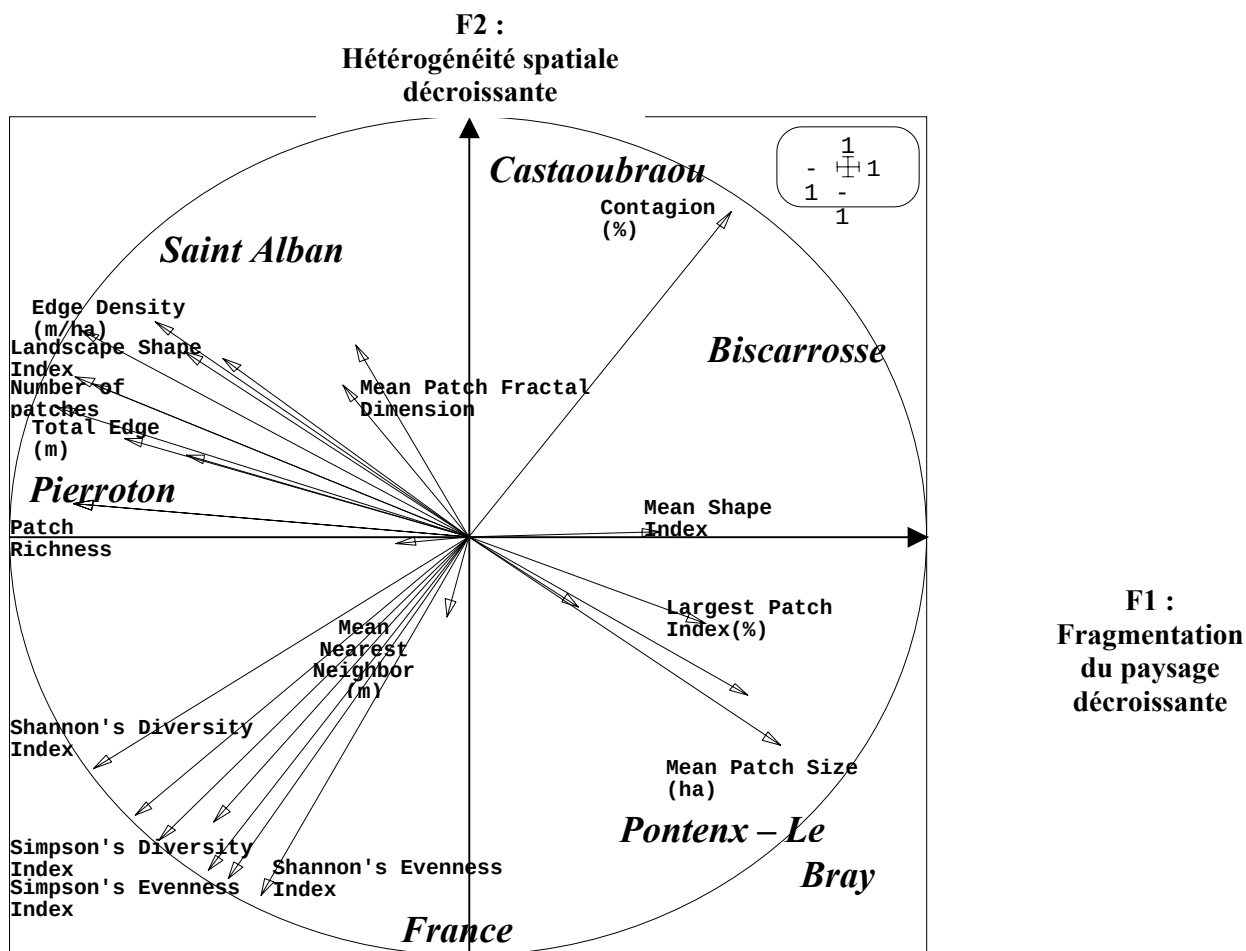


Fig. 15 : Plan factoriel F1/F2 d'une ACP normée (matrice des corrélations) du tableau des valeurs de 28 indices Fragstats autour des 27 parcelles Islesdes. Le positionnement des paysages d'étude est indiqué en italique.

6.1.4. Discussion

Bien que le paysage landais paraisse assez homogène *a priori*, des différences notables ont été observées grâce aux mesures de fragmentation, d'hétérogénéité et de connectivité. Il ressort de cette analyse que les quatre zones sont fortement dominées par le pin maritime et en particulier par les pins âgés (supérieurs à 15 m). Les paysages sont relativement fermés mais la zone du Bray est relativement différente des autres car elle est plus ouverte et moins dominée par le pin maritime. Les feuillus sont faiblement représentés sur les différentes zones d'étude avec une plus forte représentation sur la zone du Bray. La fragmentation est plus importante sur les zones de Biscarrosse et du Bray. L'hétérogénéité est également la plus importante pour cette dernière. Par contre, la zone de Nezer paraît très homogène et peu diversifiée. Quant à la connectivité, elle est maximale également pour la zone du Bray alors que la zone de Nezer présente les plus fortes distances au plus proche voisin.

La fragmentation comme à l'échelle de la zone d'étude est plus importante autour des parcelles du Bray. L'environnement des parcelles de la zone de Biscarrosse ont une fragmentation comparable à ceux des zones de Pontenx et Nezer. La fragmentation est donc non homogène sur l'ensemble de la zone de Biscarrosse. L'hétérogénéité est très variable d'un environnement de parcelle à l'autre sauf pour la zone du Bray où l'hétérogénéité est plus importante que sur les autres zones d'étude. Enfin, la connectivité présente également de grandes variabilités autour des parcelles.

L'échelle s'est avérée être un facteur primordial pour l'analyse paysagère des zones considérées. En effet, par exemple la zone de Biscarrosse n'est pas homogène en terme de structure sur l'ensemble de la mosaïque. Elle possède des sous régions très fragmentées comparativement à une sous-région très peu fragmentée. Si la cartographie de la zone avait été faite sur une zone étendue plus restreinte, ces sous-régions fragmentées n'auraient pas été prises en compte et la zone d'étude aurait été considérée comme peu fragmentée. A l'échelle de l'environnement proche de la parcelle (500 m), le paysage semble donc peu fragmenté ou du moins comparable aux zones de Nezer et Pontenx.

Etant donné l'échelle considérée, les espèces vont donc réagir différemment. Les oiseaux ont une grande capacité de dispersion comparés aux carabiques par exemple. C'est pourquoi les échelles utilisées pour ces deux types d'indicateurs de la biodiversité devraient être spécifiques. On pourrait même imaginer une analyse paysagère pour chaque espèce, suivant son mode de dispersion. De même, les types de milieux étant perçus différemment par les groupes d'espèces, il est envisageable d'utiliser une typologie des éléments du paysage particulière à chaque espèce ou groupe d'espèce ayant des traits biologiques semblables.

Dans la forêt landaise, le mode de gestion sylvicole est incontestablement le facteur principal de la modification du paysage. Ces modifications sont généralement brutales car l'on peut passer d'un paysage de vieux pins à une coupe rase en une année. Ces coupes rases peuvent cependant être laissées en lande pendant 3-4 ans. L'homogénéité des peuplements de pins en forêt landaise est donc un facteur augmentant ces changements rapides de la structure du paysage. En effet, si un ensemble de plusieurs parcelles sont d'âge équivalent, elles seront coupées avec très peu de temps d'intervalle voir en même temps.

On peut ainsi prédire un fort changement de la structure du paysage dans l'environnement proche de la parcelle 27 sur la zone de Pontenx. L'indice de diversité de Shannon y est très faible ($<0,5$) et le type d'occupation est uniquement des Pins de 7 à 15 m. Vers l'âge de cinquante ans, ces parcelles seront sûrement coupées la même année ou à un ou deux ans d'intervalle. Il s'en suivra une parcelle de feuillus isolée au milieu de grandes coupes rases. Ces changements représenteront des perturbations pour les espèces en défavorisant certaines au bénéfice d'autres.

L'analyse paysagère à l'échelle locale des parcelles ISLANDES a seulement été faite seulement dans un rayon de 500 m avec Fragstats. On peut imaginer faire les mêmes calculs sur des rayons de taille différente comme 1500 et 3000 m et obtenir les mêmes indices. L'opération consisterait à découper la zone avec des zones tampon de largeur définie comme effectuée à 500m. On pourrait ainsi observer des variations des mesures d'hétérogénéité et de fragmentation en fonction de l'échelle, spatiale mais aussi temporelle.

6.2. Richesse comparée et valeur indicatrice des différents taxa

La richesse spécifique totale de chaque groupe, représentative du pool d'espèces régional est présenté dans le tableau 3. Les groupes les plus riches sont les champignons supérieurs et les araignées, mais la difficulté de détermination et/ou d'échantillonnage les rend plus délicats d'utilisation que les plantes vasculaires, oiseaux nicheurs ou coléoptères carabiques, de richesse inférieure.

Tableau 3: Richesse totale des différents groupes taxonomiques échantillonnés

Groupe taxonomique	Nombre d'espèces
Plantes (sans Bryophytes)	112
Champignons supérieurs	160
Orthoptères	26
Odonates	58
Lépidoptères rhopalocères	66
Coléoptères Carabiques	91
Araignées	155 (113)
Oiseaux (nicheurs)	81
Oiseaux (y compris non-nicheurs)	120

(pour les araignées le chiffre entre parenthèse désigne le nombre de taxa identifiés à l'espèce sur le nombre total de taxa récoltés, pour les orthoptères et les rhopalocères, le chiffre est indicatif, pour les odonates cf Van Halder et al. 2002, pour les oiseaux cf Barbaro et al. 2003b)

6.2.1. Effets des variables stationnelles

Les seuls groupes corrélés sont les plantes et les araignées ($r^2 = 0.317$, $p < 0.01$). Les richesses des autres taxa ne sont pas significativement corrélés, oiseaux et carabiques ayant une relation négative (Tab 4).

Tableau 4: matrice de corrélation de Pearson entre richesses spécifiques des différents groupes

	Plant richness	Carabid richness	Bird richness	Spider richness
Plant richness	1.000			
Carabid richness	0.135	1.000		
Bird richness	0.313	-0.229	1.000	
Spider richness	0.563	0.069	0.300	1.000

L'espèce d'arbre a un effet significatif sur la richesse botanique (F-value = 33.78, $r^2 = 0.652$, $p < 0.0001$), les feuillus ayant en moyenne deux fois plus d'espèces que les pins (en moyenne 32.1 contre 16.3). La richesse en araignées est aussi plus grande dans les feuillus (F-value = 3.67, $r^2 = 0.149$, $p < 0.07$), avec 40.0 espèces en moyenne contre 33.5 pour les pins.

L'âge de la parcelle a un effet positif sur la richesse en oiseaux ($r^2 = 0.209$, $p < 0.03$) et en araignées ($r^2 = 0.196$, $p < 0.04$), tandis que la hauteur de la strate arborée est également positivement corrélée à la richesse en oiseaux ($r^2 = 0.361$, $p < 0.003$) et négativement à celle en carabiques ($r^2 = 0.205$, $p < 0.04$). La surface de la parcelle n'a pas d'effet significatif. L'augmentation du taux de recouvrement de la strate arbustive diminue la richesse en araignées ($r^2 = 0.160$, $p < 0.06$), mais les recouvrements du sol nu et de la strate herbacée n'ont pas d'effet significatif. Cependant, la richesse en carabiques augmente avec le taux de sol nu.

Tableau 5: matrice de corrélation de Pearson entre richesses spécifiques et variables stationnelles

	Stand age	Stand Area	Tree height	% Shrubs	% Grass	% Bare soil
Plant richness	0.334	-0.365	0.031	0.059	-0.247	-0.056
Carabid richness	-0.327	-0.143	-0.453	0.007	-0.042	0.338
Bird richness	0.457	0.251	0.601	-0.265	-0.089	-0.063
Spider richness	0.443	0.103	0.245	-0.400	0.205	-0.343

6.2.2 Effets des variables de paysage

La richesse en oiseaux est positivement corrélée à l'indice d'hétérogénéité spatiale de Shannon ($r^2 = 0.236$, $p < 0.02$, Fig. 16) et au pourcentage de cultures dans un rayon de 500 m autour des parcelles ($r^2 = 0.313$, $p < 0.006$), et négativement avec l'augmentation de la distance aux feuillus les plus proches ($r^2 = 0.155$, $p < 0.07$, Fig. 16). La richesse en carabiques augmente avec le recouvrement des pins matures 500 m autour des parcelles ($r^2 = 0.132$, $p < 0.09$). Les autres groupes n'ont pas de relation significative mais plantes et araignées semblent plus liées à la composition du paysage (pourcentage de pins, feuillus et cultures) que les oiseaux et les carabiques qui semblent liées à la fois à composition et à la structure : fragmentation (densité de lisières), hétérogénéité (indice de Shannon), et connectivité (distance aux feuillus les plus proches).

Tableau 6: matrice de corrélation de Pearson entre richesses spécifiques et variables de paysage

	Patch size	Edge	Shannon	Dist. Oak	% Pine	% Oak	% Heath	% Crop
Plant richness	-0.002	-0.056	-0.110	-0.054	0.088	-0.211	-0.214	0.213
Carabid richness	0.061	-0.118	0.125	0.165	0.363	-0.159	-0.227	-0.244
Bird richness	-0.050	0.216	0.486	-0.394	-0.312	0.246	-0.064	0.560
Spider richness	0.049	-0.062	-0.038	-0.070	0.202	-0.221	-0.279	0.084

6.2.3. Effets combinés des variables stationnelles et spatiales

La richesse de tous les groupes peut être corrélée à une combinaison de variables stationnelles et spatiales par régression multiple pas à pas (Tab 7). Le modèle le plus significatif est obtenu pour la richesse en oiseaux avec une combinaison de la structure de la végétation intra-parcelle (hauteur de la strate arborée et recouvrement de la strate arbustive) et de variables spatiales mesurant la fragmentation (taille moyenne des taches) et l'hétérogénéité (indice de Shannon et % de cultures). Pour la richesse en carabiques, les variables utilisées sont hauteur de la strate arborée, l'indice de Shannon et le pourcentage de pins. Pour les plantes, c'est la surface de la parcelle, la distance aux feuillus les plus proches et la composition du paysage (pourcentage de pins, feuillus et cultures). Enfin, pour les araignées, c'est le recouvrement de la strate arbustive et le pourcentage de feuillus 500 m autour de la parcelle. La significativité est plus faible pour les plantes et les araignées que pour les oiseaux et les carabiques.

Tableau 7: Modèles de régressions multiples pas à pas

	Model	r^2	$P <$
Plant richness	33.17 - 0.01 Stand area - 0.01 Dist. Oak + 0.13 Pine cover - 5.78 Oak cover + 0.56 Crop cover	0.560	0.03
Carabid richness	- 1.01 - 0.18 Tree height + 3.94 Shannon index + 0.08 Pine cover	0.545	0.002
Bird richness	- 2.00 + 0.48 Tree height - 0.08 Shrub cover + 1.88 Patch size + 8.25 Shannon index + 0.41 Crop cover	0.772	0.0001
Spider richness	45.08 - 0.32 Shrub cover - 1.01 Oak cover	0.289	0.04

L'utilisation d'un modèle mixte permet de tester si l'inclusion de la variable "espèce d'arbre" augmente la significativité par rapport aux modèles précédents. Seule la richesse botanique est mieux prédite si cette variable est ajoutée (F-value = 7.48, $r^2 = 0.871$, $p < 0.003$).

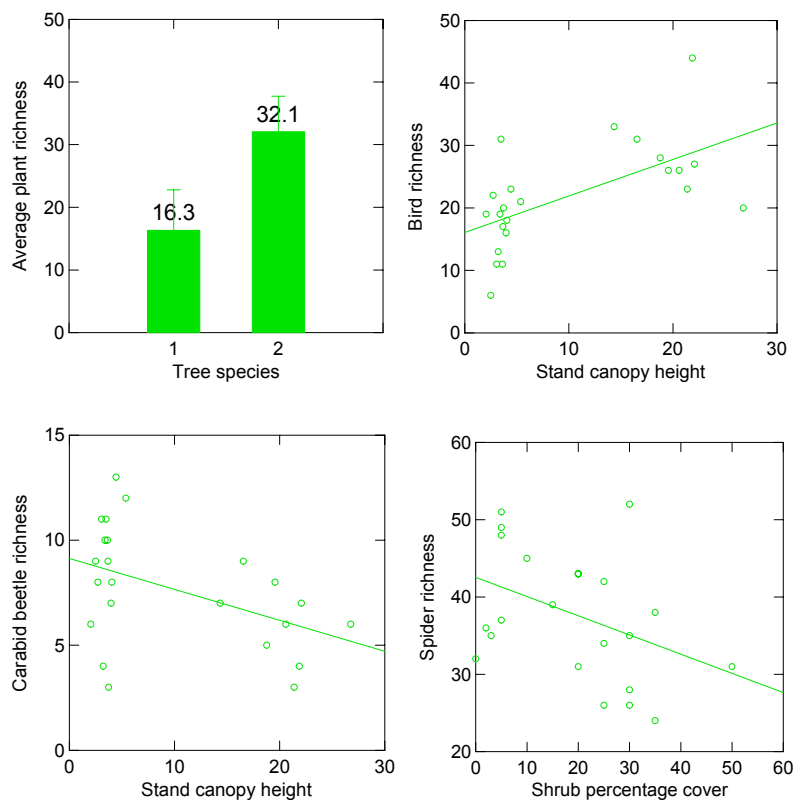
6.2.4. Valeur indicatrice des différents taxa

Tableau 8: Modèle mixte avec une combinaison de 5 variables (espèce d'arbre, hauteur de la strate arborée, indice de Shannon, pourcentage de pins et feuillus 500 m autour des parcelles)

	F-value	r^2	$P <$
Plant richness	7.12	0.718	0.002
Carabid richness	4.99	0.595	0.006
Bird richness	4.13	0.548	0.02
Spider richness	2.94	0.464	0.05

Le même modèle mixte avec une combinaison de 5 variables obtenues par photographies aériennes a été utilisé pour prédire la richesse des différents taxa. Tous les taxa sont significativement corrélés à cette combinaison, la réponse la plus significative étant obtenue pour les plantes et les carabiques. Une nette chute de significativité n'est observée que pour les oiseaux, ceux-ci étant liés aussi au recouvrement de la strate arbustive et au pourcentage de cultures autour des parcelles, non pris en compte ici.

Si plantes et araignées peuvent être considérés comme de bons indicateurs des variables stationnelles de composition et structure, les oiseaux et les carabiques sont eux liés à la fois à l'âge du peuplement et à la structure du paysage environnant. L'influence des feuillus joue donc à la fois à l'échelle de la parcelle (plantes, araignées) mais également à celle du paysage environnant (oiseaux, carabiques), et les réponses à la structure du peuplement forestier et du paysage des différents taxa sont distinctes, complémentaires et généralement non corrélées, ce qui est concordant avec les résultats d'autres études similaires (Burel et al. 1998, Duelli & Obrist 1998, Estades & Temple 1999, Jonsson & Jonsel 1999, Jeanneret et al. 2003).



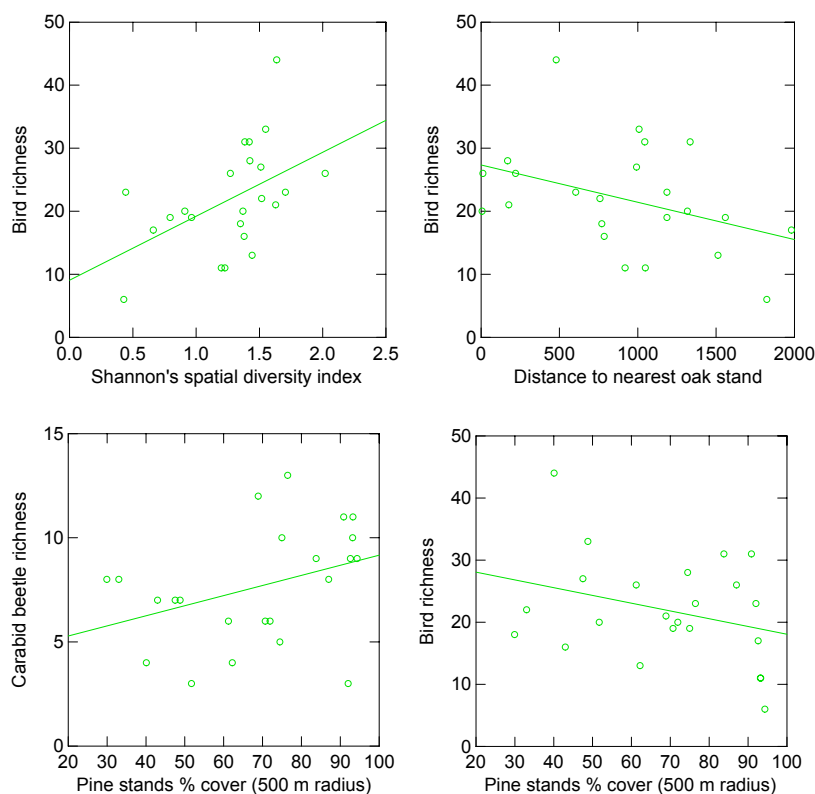


Fig. 16 : Réponses significatives des richesses spécifiques des taxa aux différentes variables

6.3. Les communautés végétales et macrofongiques

6.3.1. Organisation des communautés végétales

Les communautés végétales sont organisées sur un double gradient de succession forestière (âge et hauteur de la parcelle) et de composition en essences de la parcelle (feuillus versus pins), comme le montre la fig. 17 et le tableau en Annexe 1. L'effet de l'essence forestière sur la richesse spécifique est également sensible sur la composition spécifique, seul un petit nombre d'espèces pouvant se maintenir en pinède de plantation âgée en raison notamment du débroussaillage intensif du sous-bois au rouleau landais, du travail du sol préparatoire aux semis, de la fertilisation et du drainage (Timbal & Maizeret 1998). Par exemple, en lande humide on passe ainsi d'un groupement original et floristiquement assez riche (*Arrhenathero thorei* – *Ericetum ciliaris*) à un groupement plus mésophile et banalisé, dominé par la Molinie et caractérisé par l'apparition des Ronces *Rubus fruticosus* et *R. ulmifolius* (Timbal 2002). Un certain nombre d'espèces caractéristiques des landes humides disparaissent ainsi des parcelles soumises à la sylviculture (*Serratula tinctoria*, *Gentiana pneumonanthe*, *Succisa praemorsa*, *Allium ericetorum*,...) tandis que l'abondance d'autres espèces y diminue de manière importante (*Erica tetralix*, *E. ciliaris*, *Schoenus nigricans*,...). En lande mésophile, c'est la Fougère-aigle *Pteridium aquilinum* qui est favorisée aboutissant à des cortèges très pauvres floristiquement. Pour les communautés végétales, l'interaction entre le mode de gestion, le stade de la succession forestière et les conditions abiotiques rendent délicate l'interprétation des patterns observés et nécessiteraient des recherches supplémentaires, en privilégiant l'approche expérimentale. Cependant, le rôle des îlots feuillus et des habitats linéaires (lisières, fossés, pare-feux, ripisylves) sur la distribution de la biodiversité végétale dans le paysage landais est certainement essentiel, comme le montre les corrélations entre les 36 espèces de plantes les plus abondantes et les principales variables stationnelles et spatiales (Tab 9).

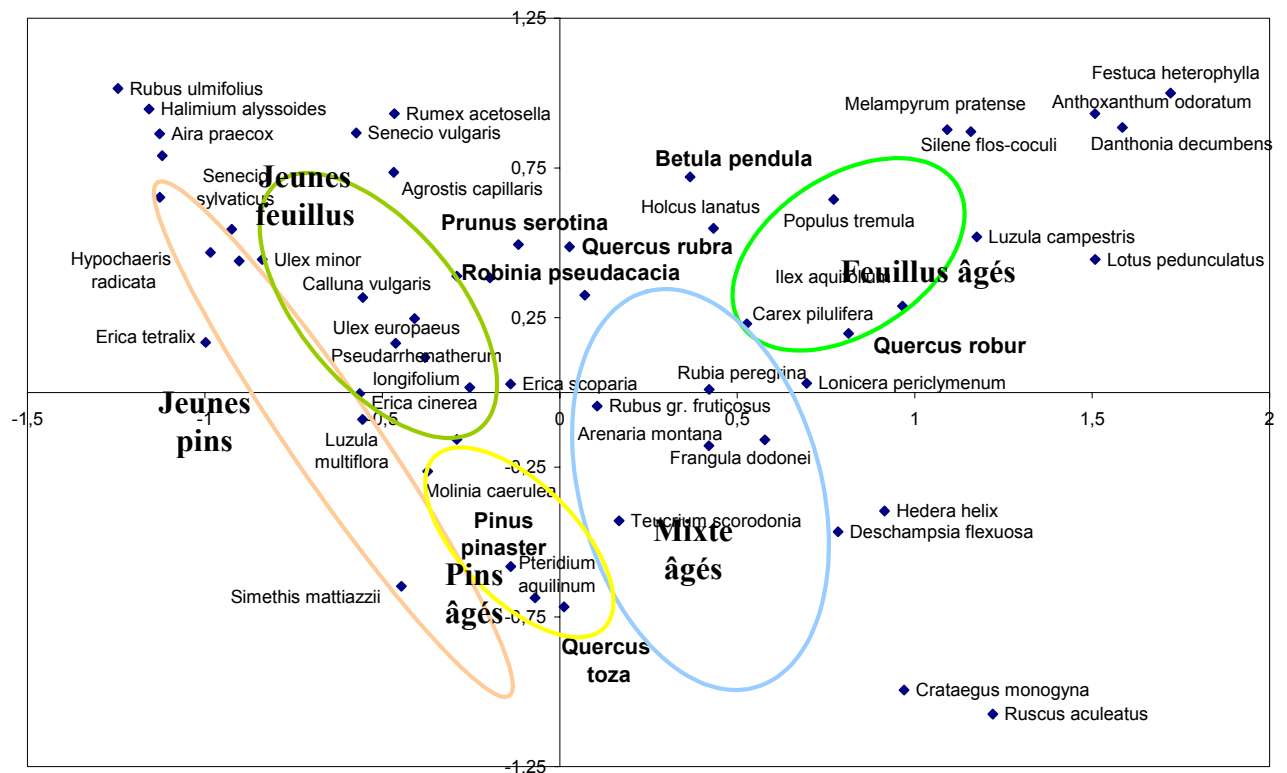


Fig. 17 : plan factoriel F1/F2 de l'AFC sur les communautés végétales

Les variables les mieux corrélées à l'abondance des principales espèces sont les variables stationnelles, en particulier la hauteur de la strate arborée et le recouvrement de la strate arbustive (Tab 9). Les variables de paysage sont peu corrélées à l'exception de l'indice de forme périmètre / surface, qui est une mesure de l'indentation des lisières et de la densité des microhabitats, et qui est corrélée à 8 espèces plus abondantes dans les îlots feuillus : la Flouve odorante *Anthoxanthum odoratum*, la Canche flexueuse *Deschampsia flexuosa*, la Fétuque hétérophylle *Festuca heterophylla*, la Bourdaine *Frangula dodonei*, le Lierre *Hedera helix*, le Houx *Ilex aquifolium*, le Chèvrefeuille *Lonicera periclymenum* et la Garance voyageuse *Rubia peregrina* (Tab 9 et Annexe 1). Lierre et Chèvrefeuille sont également corrélés positivement au pourcentage de feuillus dans un rayon de 500 m et négativement à la distance aux feuillus les plus proches (Tab 9).

Tableau 9: Matrice des corrélations de Pearson entre abondance de 36 espèces de plantes et 12 variables stationnelles et spatiales (en gras $r > 0.4$)

	HAU	BUISS	HERB	SOLNU	PATSIZ	EDGE	SHANN	FORM	DISFEU	PIN500	FEU500	CULT500
<i>Agrostis capillaris</i>	-0.292	0.339	-0.32	0.189	0.031	-0.159	0.19	-0.024	-0.096	-0.335	-0.142	0.125
<i>Agrostis curtisii</i>	-0.078	0.303	0.125	0.219	0.264	-0.301	0.091	-0.062	-0.118	0.019	-0.219	-0.138
<i>Aira praecox</i>	-0.4	0.51	-0.288	0.384	0.078	-0.212	0.128	-0.141	-0.081	-0.159	-0.203	-0.21
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0.55	-0.359	-0.186	-0.323	-0.025	0.065	0.294	0.52	-0.146	-0.066	0.01	0.103
<i>Arenaria montana</i>	0.382	-0.236	0.114	-0.325	-0.117	0.115	-0.226	0.113	-0.374	0.224	-0.129	-0.198
<i>Betula pendula</i>	0.314	-0.091	-0.241	-0.06	-0.167	0.172	0.325	0.337	-0.253	-0.312	0.47	0.79
<i>Calluna vulgaris</i>	-0.345	0.66	-0.196	0.109	0.037	-0.211	-0.252	0.07	0.237	-0.126	0.01	0.236
<i>Carex pilulifera</i>	0.43	-0.349	-0.215	-0.311	-0.001	0.107	-0.172	0.088	-0.2	0.28	-0.132	-0.02
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.47	-0.435	0.3	-0.31	-0.262	0.176	-0.124	0.65	-0.255	0.015	-0.098	-0.191
<i>Erica cinerea</i>	-0.56	0.77	-0.14	0.48	0.218	-0.42	-0.09	-0.32	0.011	-0.163	-0.303	-0.178
<i>Erica scoparia</i>	-0.075	0.359	-0.45	0.279	0.261	-0.151	-0.004	-0.125	0.145	0.042	-0.087	0.48
<i>Erica tetralix</i>	-0.42	0.23	0.005	-0.159	-0.232	0.064	-0.332	-0.059	0.51	0.286	-0.167	-0.014
<i>Festuca heterophylla</i>	0.44	-0.226	-0.041	-0.289	-0.039	0.043	0.246	0.464	-0.055	-0.028	-0.03	-0.083
<i>Frangula dodonei</i>	0.71	-0.55	-0.116	-0.284	-0.009	0.178	0.309	0.444	-0.21	-0.005	0.203	0.248
<i>Halimium alyssoïdes</i>	-0.386	0.67	-0.5	0.52	0.44	-0.48	0.072	-0.218	-0.009	-0.47	-0.2	-0.206
<i>Hedera helix</i>	0.89	-0.47	0.095	-0.326	-0.41	0.58	0.158	0.57	-0.46	-0.027	0.56	0.3
<i>Holcus lanatus</i>	0.254	-0.123	-0.365	-0.079	0.021	-0.055	0.198	0.207	-0.208	0.095	-0.236	-0.148
<i>Ilex aquifolium</i>	0.58	-0.373	-0.37	-0.297	0.006	0.126	0.211	0.41	-0.206	-0.049	0.092	0.364
<i>Lonicera periclymenum</i>	0.75	-0.329	-0.058	-0.307	-0.344	0.44	0.397	0.45	-0.46	-0.099	0.58	0.44
<i>Luzula campestris</i>	0.45	-0.45	-0.388	-0.203	0.122	0.009	0.115	0.229	-0.12	0.076	-0.163	0.09
<i>Melampyrum pratense</i>	0.246	-0.387	-0.46	-0.096	0.175	-0.028	0.099	0.115	-0.115	-0.089	-0.085	0.345
<i>Molinia caerulea</i>	-0.071	0.057	0.34	0.022	-0.46	0.374	-0.212	-0.066	-0.049	0.41	0.034	-0.036
<i>Phytolacca americana</i>	-0.43	0.167	0.046	-0.062	-0.002	-0.066	-0.069	-0.297	0.179	0.142	-0.206	-0.119
<i>Potentilla erecta</i>	0.143	-0.069	0.347	0.016	-0.29	0.108	-0.069	0.004	-0.312	0.41	0.03	0.131
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	0.07	0.164	0.228	-0.013	-0.119	0.06	0.4	0.098	-0.336	-0.293	0.288	0.44
<i>Pteridium aquilinum</i>	0.2	-0.279	0.46	-0.058	0.023	0.105	-0.166	-0.17	-0.202	-0.011	0.391	-0.027
<i>Rubia peregrina</i>	0.47	-0.042	0.066	-0.204	-0.32	0.393	-0.086	0.41	-0.251	-0.015	0.388	0.44
<i>Rubus gr. fruticosus</i>	0.307	-0.183	-0.102	-0.079	-0.057	0.241	0.164	-0.257	-0.144	0.192	0.227	0.275
<i>Rubus ulmifolius</i>	-0.339	0.59	-0.5	0.69	0.257	-0.315	0.067	-0.169	0.036	-0.312	-0.17	-0.044
<i>Rumex acetosella</i>	-0.121	-0.091	-0.49	0.098	0.292	-0.165	0.137	-0.097	0.035	-0.21	-0.197	0.251
<i>Salix acuminata</i>	0.009	0.273	0.036	0.052	-0.219	0.233	-0.064	0.145	0.144	-0.186	0.44	0.79
<i>Senecio sylvaticus</i>	-0.231	0.253	0.02	0.211	0.214	-0.274	0.108	-0.271	-0.079	-0.196	-0.211	-0.222
<i>Simethis mattiazii</i>	0.224	-0.255	0.52	-0.16	-0.288	0.338	-0.23	-0.202	-0.197	0.51	0.199	-0.224
<i>Teucrium scorodonia</i>	0.356	-0.35	0.331	-0.285	-0.202	0.129	-0.299	0.307	-0.356	0.203	-0.14	-0.223
<i>Ulex europaeus</i>	-0.45	0.57	-0.165	0.308	0.4	-0.5	0.085	-0.3	-0.061	-0.4	-0.323	-0.029
<i>Ulex minor</i>	-0.59	0.58	-0.285	0.4	0.02	-0.209	0.032	-0.084	0.268	-0.024	-0.231	-0.131

6.3.2. Distribution de la biodiversité macro-fongique

Sur les 2 Sites-Ateliers de Pontenx et de Biscarrosse, un très petit nombre d'espèces a été noté (en dehors des conditions défavorables de la saison automnale), ce qui signifie une faible diversité fongique à ce stade de maturité du peuplement, dûe probablement au stade encore très juvénile du peuplement (année de plantation : 1994). On ne constate pas à ce stade, de profondes différences en terme de diversité spécifique entre essences de feuillus. Ce qui paraît a priori fort étonnant, quand on sait par ailleurs que des essences telles que le Robinier (fixateur d'azote) ou le *Prunus serotina* (à endomycorhizes) n'abritent pas du tout les mêmes espèces fongiques, que les chênes ou le bouleau. L'effet « spécificité d'hôte » ou particularisme n'est pas encore exprimé à ce stade de l'évolution de ces écosystèmes feuillus de 7 ans d'âge. Si nous prenons le cas du Bouleau, il est surprenant que nous n'ayons noté aucun *Paxillus*, *Leccinum* (spécifique du bouleau), *Tricholoma*, ou *Lactarius* bétulicoles. On constate une « pollution fongique » encore forte provenant du « précédent cultural et forestier » (pinède et souches de *Pinus pinaster*) : le cortège fongique exprimé à ce stade est entièrement caractéristique de la pinède et des souches résiduelles. De plus au sein de l'écotone pinède, de nombreux semis ou régénération de jeunes pins mycorhizés précocement contribuent à « la pollution fongique » de ces îlots de feuillus. Par exemple, pour les ectomycorhiziens : *Amanita citrina*, *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma geaster*, pour les saprotrophes-lignicoles : *Paxillus panuoides*, *Gymnopilus penetrans*, *Callistosporium xanthophyllum*, *Hypholoma fasciculare*. On constate que l'on est au tout début de l'installation des premiers mycorhiziens des stades juvéniles du peuplement (« Early Stage Fungi ») : e.g. *Laccaria laccata*, *Telephora terrestris*, *Scleroderma citrinum*.

Sur le réseau de parcelles de référence, la diversité fongique est nettement plus conséquente, en relation avec la diversité des hôtes et l'âge des peuplements (Annexe 2). Certains peuplements sont très décevants quant à leur mycoflore, comme la chênaie mixte sur la dune ancienne en forêt usagère de Biscarosse N°24 (seulement 27 espèces de *Mycota* notées), où l'on s'attendait à y trouver une forte diversité fongique et des espèces caractéristiques de ces milieux littoraux en dune boisée, habituellement beaucoup plus diversifiés. L'historique de cette vieille chênaie régénérée sur vieille pinède incendiée, dans cette partie de dune ancienne littorale peut être informative sur cette pauvreté fongique. A l'opposé la vieille chênaie de référence N° 23, de Castaoubraou (Pontenx) à dominance de chênes tauzin (*Quercus pyrenaica*) possède la plus grande richesse et diversité en espèces fongiques. On peut y dénombrer 58 espèces pour le moment. De plus, on notera des espèces peu courantes et remarquables au sein du massif forestier landais : *Russula violeipes*, *Pluteus cinereus* fo. *evenosus*, *Cortinarius bolaris*, *Lyophyllum semitale*, *Nyctalis agaricoides* et *parasitica*, *Xerocomus parasiticus* sur *Scleroderma citrinum*, *Clavulinopsis helvola* et *Clavulinopsis* sp. (taxon à l'étude et à préciser), *Cyathipoda macropus*.

La parcelle N°22 de Gastes (Lac de Parentis - Biscarosse) en queue d'étang, montre sur 2 relevés à des dates différentes, respectivement 33 et 35 espèces, ce qui dénote une bonne diversité fongique pour une saison globalement très pauvre. Les espèces révélées sont surtout caractéristiques de la chênaie – bétulaie hydromorphe, avec en marge un manteau de la saulaie-aulnaie qui possède ses espèces propres (*Lactarius lacunarum* et *Lactarius omphaliformis*, *Inocybe paludinella*, caractéristique des milieux temporairement exondés). On peut y souligner la présence de *Tricholoma fulvum* (= *T. flavobrunneum*) espèce hygrophile ectomycorhizienne du bouleau, *Hygrophorus cossus*, *Lactarius camphoratus*, *Cortinarius bolaris*, *Amanita asteropus* (espèces toutes quercilicoles, cette dernière étant remarquablement xero-thermophile, estivale, caractéristique des chênaies atlantiques en sous étage des vieilles pinèdes), *Boletus aestivalis* (Cèpe d'été), et les 2 espèces de *Nyctalis* (*agaricoides* et *parasiticus*), pour ne citer que les plus remarquables. Quelques espèces signalent la présence des quelques vieux pins au sein de cette chênaie : *Russula torulosa*, *Russula drimeia*, et fo. *melina*, *Suillus bovinus*, *Gomphidius roseus*, *Lactarius deliciosus* et *L. hepaticus*, *Callistoporum xanthophyllum* sur bois ou souche de pin.

La chênaie-bétulaie N° 21 de Pierroton, constitue également un écosystème mélangé, assez riche sur le plan de la diversité fongique (40 espèces). Cela peut s'expliquer aisément par la quantité de biomasse ligneuse laissée en l'état, suite aux chablis et vieillissement de l'écosystème. Cette parcelle devrait s'avérer beaucoup plus riche dans un contexte climatique plus favorable. On notera la présence de certaines espèces bétulicoles comme *Cortinarius violaceus*, *Russula ochroleuca* et *Paxillus involutus* toutefois non exclusives du bouleau, *Lactarius tabidus* et nombreuses Apphyllophorales ou polypores des troncs de bouleau comme par ex. : *Piptoporus betulinus*, *Lenzites betulinus*, *Daedaleopsis confragosa*. Comme espèces potentiellement antagonistes de l'Armillaire on pourra noter la présence du *Gymnopilus spectabilis* et *Hypholoma fasciculare*. Enfin, la parcelle N° 15 de Malakoff, qui représente un vieux peuplement mixte de référence (chênaie-pinède), n'a révélé que 28 espèces, ce qui est également assez faible en regard d'une année normale.

6.4. Les assemblages de coléoptères carabiques

6.4.1. Caractéristiques générales du peuplement en carabiques

Le nombre total d'espèces observées est de 66, dont 54 piégées qui feront l'objet des analyses (Tab. 10), 3 espèces observées visuellement dans les parcelles ISLANDES (*Cicindela campestris*, *Calosoma sycophanta* et *Stenolophus teutonus*, les 2 dernières à 1 ex.) et 9 espèces de *Lebiinae* corticoles ou floricoles capturés par bandes collantes, D-vac ou tente malaise non prises en compte dans l'analyse car l'effort d'échantillonnage n'était pas le même selon les parcelles. Certaines de ces espèces étant des prédateurs corticoles potentiels, nous indiquons ici à titre indicatif les effectifs capturés et les essences sur lesquelles elles ont été capturées : *Lebia marginata* (4, chênes), *Paradromius linearis* (20, chênes, ajoncs et bruyères), *Dromius agilis* (3, pin maritime), *D. meridionalis* (1, pin maritime), *D. quadrimaculatus* (14, chêne pédonculé), *Philorhizus spilotus* (8, pin maritime), *P. bifasciatus* (71, pin maritime et chêne pédonculé), *P. melanocephalus* (1, chêne pédonculé), *P. vectensis* (3, chêne pédonculé). Le cas de *Pseudomasoreus canigoulensis* est intéressant (espèce à répartition restreinte et mal connue) car 1 ind. a été piégé par piège à fosse dans une parcelle de chênes rouges (Tab. 10) et 1 autre piégé par bande collante également sur un chêne rouge à Malakoff.

Tableau 10: Liste des espèces de carabiques capturées par piège à fosse dans 31 parcelles Islandes

(Fréquence = nombre de parcelles, Abondance = nombre d'individus, les espèces en italique sont considérées comme rares ou en diminution)

	Fréquence	Abondance
<i>Carabus purpurascens</i>	30	1450
<i>Harpalus rufipalpis</i>	14	241
<i>Carabus problematicus</i>	23	235
<i>Notiophilus rufipes</i>	11	135
<i>Notiophilus biguttatus</i>	16	125
<i>Steropus madidus</i>	9	68
<i>Calathus erratus</i>	4	59
<i>Poecilus kugelanni</i>	4	58
<i>Pseudophonus rufipes</i>	7	30
<i>Carabus nemoralis</i>	13	26
<i>Anisodactylus binotatus</i>	7	26
<i>Notiophilus 4-punctatus</i>	9	22
<i>Calathus fuscipes</i>	4	20
<i>Amara lunicollis</i>	5	16
<i>Harpalus latus</i>	10	16
<i>Harpalus smaragdinus</i>	1	12
<i>Nebria salina</i>	5	10
<i>Notiophilus germinyi</i>	5	8
<i>Harpalus rubripes</i>	5	7
<i>Amara aenea</i>	3	6
<i>Nebria brevicollis</i>	2	5
<i>Harpalus affinis</i>	4	5
<i>Harpalus attenuatus</i>	5	5
<i>Trechus quadristriatus</i>	2	4
<i>Pseudophonus griseus</i>	2	4
<i>Cicindela hybrida</i>	1	3
<i>Odontonyx rotundatus</i>	3	3
<i>Calathus melanocephalus</i>	1	3
<i>Syntomus foveatus</i>	1	3
<i>Leistus fulvibarbis</i>	2	2
<i>Calathus cinctus</i>	1	2
<i>Amara convexior</i>	2	2
<i>Badister meridionalis</i>	2	2
<i>Leistus spinibarbis</i>	1	1
<i>Clivina collaris</i>	1	1
<i>Tachys bistriatus</i>	1	1
<i>Tachyura parvula</i>	1	1
<i>Trepanedoris doris</i>	1	1
<i>Poecilus versicolor</i>	1	1
<i>Melanius minus</i>	1	1
<i>Agonum viridicupreum</i>	1	1
<i>Anchomenus dorsalis</i>	1	1
<i>Platyderus ruficollis</i>	1	1
<i>Calathus rotundicollis</i>	1	1
<i>Amara montivaga</i>	1	1
<i>Amara lucida</i>	1	1
<i>Percosia equestris</i>	1	1
<i>Harpalus distinguendus</i>	1	1
<i>Harpalus neglectus</i>	1	1
<i>Harpalus pumilus</i>	1	1
<i>Acupalpus brunnipes</i>	1	1
<i>Drypta dentata</i>	1	1
<i>Masoreus wetterhalli</i>	1	1
<i>Pseudomasoreus canigoulensis</i>	1	1
Nombre total d'individus		2634

Le peuplement est peu équilibré, puisque l'espèce la plus commune, *Carabus purpurascens* représente plus de la moitié (57,5 %) des individus capturés et les 8 espèces les plus communes 91 % des individus (dans l'ordre : *Carabus purpurascens*, *Harpalus rufipalpis*, *Carabus problematicus*, *Notiophilus rufipes*, *Notiophilus biguttatus*, *Steropus madidus*, *Calathus erratus* et *Poecilus kugelanni*). La sous-famille la mieux représentée est celle des *Harpalinae* (13 espèces) dont 9 espèces du genre *Harpalus*. 21 espèces n'ont été capturées qu'à un exemplaire, et 18 peuvent être considérées comme rares et/ou en diminution récente en Europe du Nord (Desender & Turin 1989, Eversham & Telfer 1994, Dufrêne & Lebrun 1997, Desender & Bosmans 1998, Coulon et al. 2000, Tessier 2000).

6.4.2. Organisation des communautés de carabiques au niveau de la parcelle

Les communautés de coléoptères carabiques s'organisent en fonction du type de peuplement (jeunes feuillus JF, jeunes pins JP, pins âgés VP, feuillus âgés VF, boisement mixte pins-feuillus PF), qui est une combinaison de l'âge de la parcelle, de la hauteur de la végétation et de la composition en essences. L'abondance cumulée des individus capturés par parcelle est maximale dans les boisements mixtes (PF, Fig.18), ce qui correspond également à la plus faible diversité spécifique, une seule espèce, *Carabus purpurascens*, représentant l'essentiel des individus capturés (Fig.19). Les plus grandes richesses et diversités spécifiques se trouvent dans les jeunes peuplements, feuillus (JF) ou surtout pins (JP), où l'on trouve aussi le plus grand nombre d'individus macroptères, donc à fort pouvoir de dispersion (Fig.20).

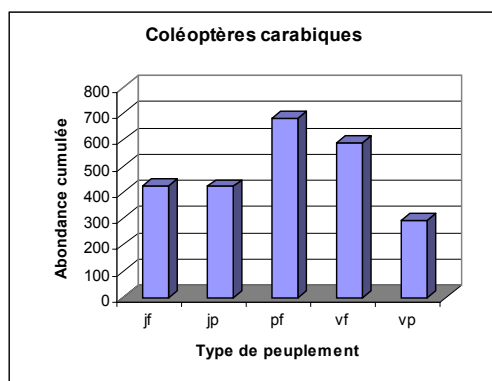


Fig.18 : Abondance cumulée des individus de carabiques par type de peuplement

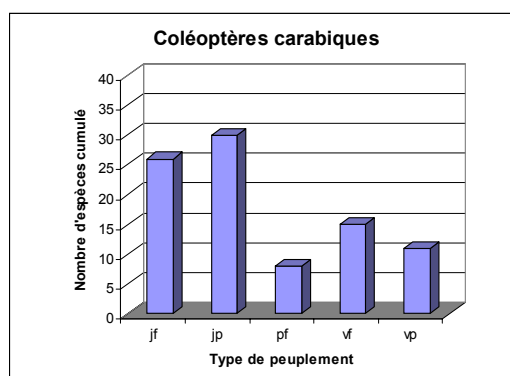


Fig.19 : Richesse cumulée en carabiques par type de peuplement

L'Analyse Factorielle des Correspondances portant sur la distribution de 27 espèces de carabiques dans les 27 parcelles Islandes montre la prédominance de l'âge de la parcelle, les espèces des milieux ouverts (*Poecilus kugelanni*, *Harpalus* spp.) étant à gauche de l'axe 1 et les espèces des milieux forestiers et en particulier des îlots feuillus à droite (*Notiophilus* spp., *Steropus madidus*) (Fig.21). Cet axe montre une relation exponentielle entre l'ordination des parcelles et leur âge (Fig.22), que l'on peut donc considérer comme le plus important facteur d'organisation des communautés au niveau de la parcelle.

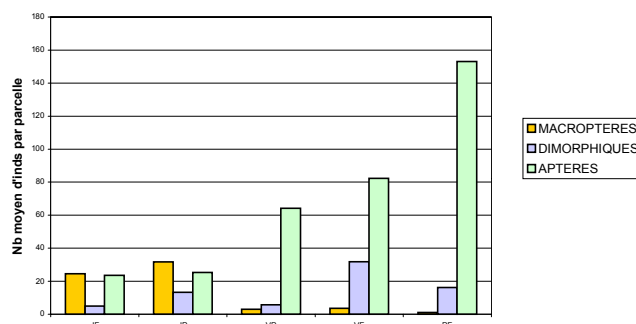


Fig.20 : Nombre d'individus macroptères, dimorphiques et aptères par type de peuplement

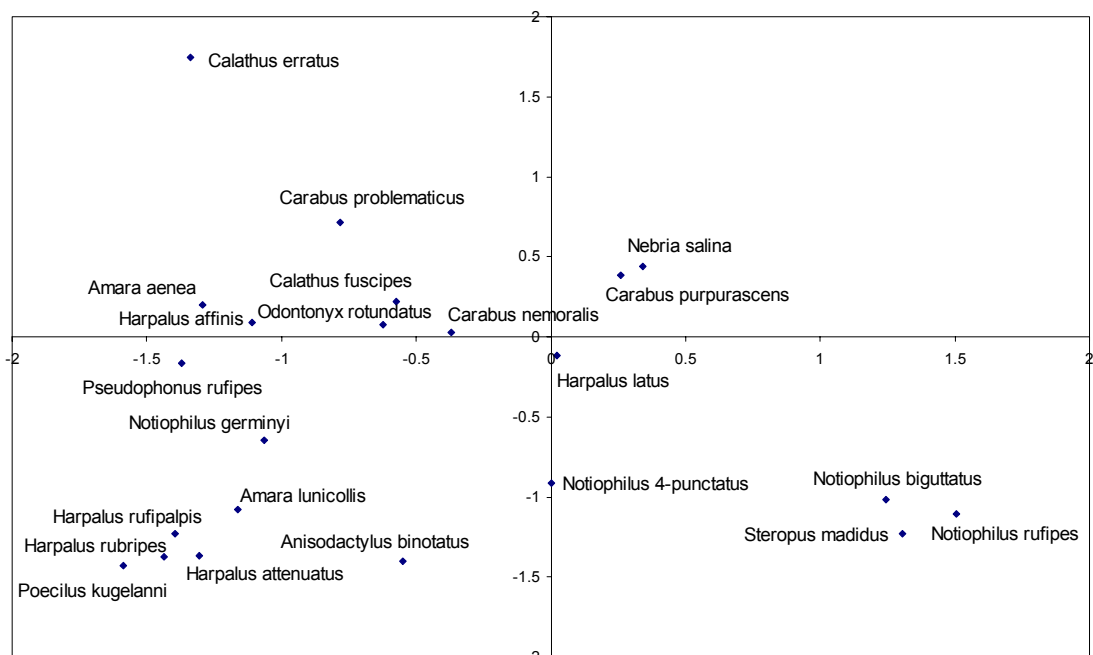


Fig. 21. Ordination par AFC des 22 espèces de carabiques les plus abondantes

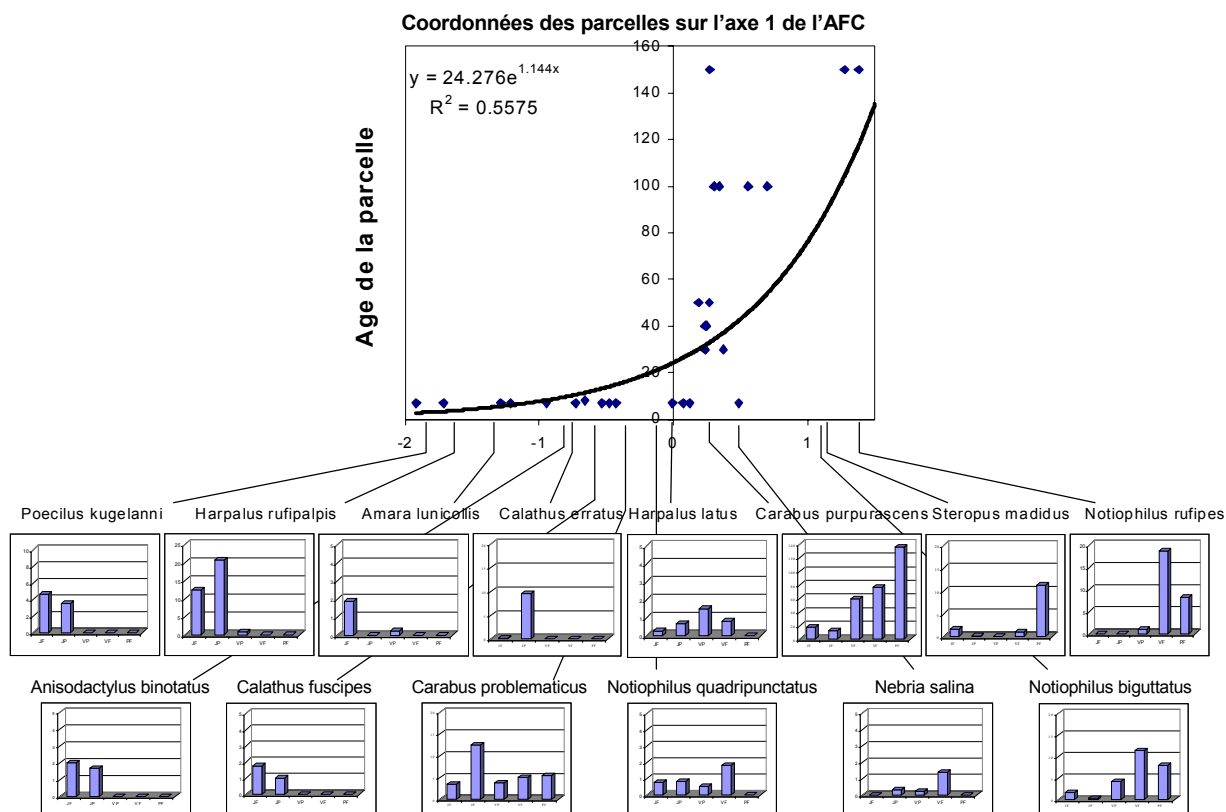


Fig.22. Organisation des communautés de carabiques sur le 1^{er} facteur de l'AFC et distribution des principales espèces par type de peuplement

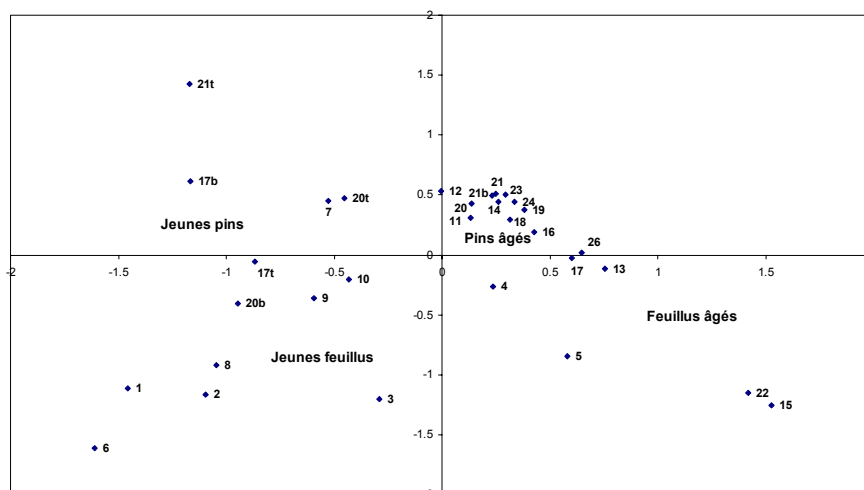


Fig. 23 Ordination dans l'AFC carabiques des 31 parcelles ISLANDES

Les forêts de plantation des Landes de Gascogne possèdent une diversité en carabiques assez importante et héberge un certain nombre d'espèces peu communes. C'est surtout le cas des jeunes peuplements, qu'ils soient plantés de pins ou de feuillus, où domine une végétation de lande atlantique, sèche ou humide, qui recolonise spontanément et temporairement après une coupe rase. L'âge et la structure de la végétation de la parcelle sont plus importants pour les carabiques que la composition floristique. Le peuplement carabidologique des jeunes plantations ouvertes est en effet très caractéristique, les espèces suivantes ayant des effectifs relativement élevés : *Carabus problematicus*, *Poecilus kugelanni*, *Calathus erratus*, *Amara lunicollis*, *Harpalus smaragdinus* et *H. rufipalpis*. La moitié des espèces (26 sur 54) n'ont été capturées qu'en jeunes plantations.

Dans notre échantillon, de forts effectifs de *H. rufipalpis* sont toujours associés à un nombre élevé d'individus d'autres espèces, en particulier *Poecilus kugelanni*, *Amara lunicollis*, *Anisodactylus binotatus*, *Pseudophonus rufipes* et divers *Harpalus* spp. et à la plus grande richesse spécifique (8 à 13 espèces par parcelle). La présence de cette espèce pourrait donc être un bon indicateur de la richesse en carabiques d'une parcelle. De plus, ce peuplement est important en terme de conservation, certaines espèces présentes en jeunes plantations étant rares ou menacées dans le Nord de l'Europe (Desender & Bosmans, 1998). Il est également intéressant sur le plan biogéographique puisque beaucoup de ces espèces sont très rares ou n'ont pas été trouvées récemment dans le département voisin du Lot-et-Garonne, comme *Harpalus rufipalpis*, *Amara lunicollis*, *Poecilus kugelanni* ou *Notiophilus hypocrita* (Tessier, 2000).

Une autre caractéristique des jeunes plantations est d'héberger à la fois des espèces xérophiles comme *Poecilus kugelanni*, *Calathus erratus* ou plusieurs *Harpalus* et hygrophiles comme *Clivina collaris*, *Trepanes doris*, *Melanius minor*, *Agonum viridicupreum* ou *Acupalpus brunneipes*. Ceci s'explique sans doute par le fait que ces milieux sablonneux sont à la fois très humides, voire inondés en hiver et au début du printemps, tandis qu'ils deviennent très secs en été et au début de l'automne (Desender & Bosmans, 1998). Il est aussi intéressant de noter que plusieurs espèces des landes les plus sèches se retrouvent sur le milieu dunaire, comme *Calathus erratus*, *Harpalus neglectus* ou *Masoreus wetterhalli* (Thomas & Dauphin, 2001). Ceci pourrait indiquer une colonisation des milieux préforestiers par des espèces du littoral à la faveur des coupes rases et pistes forestières sableuses leur permettant de pénétrer assez loin à l'intérieur des terres. Beaucoup de ces espèces sont d'ailleurs macroptères et possèdent un pouvoir de dispersion élevé. Dans d'autres groupes, comme les Orthoptères, on retrouve aussi des espèces typiques du littoral en jeune plantation sur sol sableux, assez loin du littoral, comme *Oedaleus decorus* à Cestas-33 ou *Platycleis affinis* à Biscarrosse-40.

En comparaison, les îlots de feuillus âgés sont relativement pauvres en espèces caractéristiques (*Leistus spinibarbis*, *Platyderus ruficollis*, *Calathus piceus*, *Badister bipustulatus* et *Pseudomasoreus canigoulensis*), représentées à chaque fois par un ou quelques individus. Les espèces qui y sont dominantes sont très répandues, comme *Carabus purpurascens*, *Nebria salina*, *Steropus madidus* ou *Notiophilus rufipes*. L'isolement et la faible surface de ces îlots explique peut-être cette faible richesse en carabiques, d'autant que beaucoup d'espèces forestières sont aptères ou brachyptères et possèdent un faible pouvoir de dispersion. Enfin, les pinèdes âgées sont les parcelles les plus pauvres en espèces, la seule espèce un peu plus abondante dans les pins âgés étant *Harpalus latus*. Il est vrai que la rapidité des rotations sylvicoles y laisse peu de temps à une faune de carabiques forestiers de se développer.

6.4.3. Effets de la structure du paysage sur des espèces indicatrices

Le tableau 11 montre les corrélations des variables de structure du paysage avec le nombre d'individus capturés par parcelle des espèces du genre *Carabus* de la zone d'étude. Ces espèces de grande taille sont des prédateurs généralistes, aptères ou brachyptères, que l'on qualifie généralement d'ubiquistes forestiers. *C. purpurascens* et *C. problematicus* sont respectivement la 1^{ère} et la 3^{ème} espèce les plus abondantes de l'échantillon, tandis que *C. nemoralis* est beaucoup moins abondant. Malgré leur caractère ubiquiste, les deux premières espèces montrent des relations significatives avec la structure du paysage environnant. Elles sont toutes deux plus abondantes quand la distance aux feuillus les plus proches est plus faible, quand les pourcentages de feuillus à 500 m, 1500 m et 3000 m augmentent et quand la richesse relative des types de parcelles différentes représentés dans un rayon de 1500 m est plus grande (Fig. 24). De plus *C. problematicus* est moins abondant quand le pourcentage de pins dans le paysage environnant dépasse 70 % et est plus abondant quand le pourcentage de cultures augmente (Fig. 24). Les deux sont donc plus abondantes dans des paysages plus hétérogènes tandis que *C. nemoralis* lui, est quasi absent dans les paysages où les milieux ouverts non cultivés dépassent 25 % de la surface.

Par opposition aux espèces précédentes, quatre espèces spécialistes des milieux ouverts montrent des corrélations avec d'autres variables descriptives du paysage environnant (Tab 12). Elles sont macroptères ou dimorphiques (pouvoir de dispersion plus élevé) et beaucoup sont phytophages, comme les *Harpalus* spp. A part *H. rufipalpis*, elles sont beaucoup moins abondantes dans notre échantillon que les espèces précédentes et certaines sont considérées comme menacées en Europe du Nord (e.g. *Poecilus kugelanni* ou *H. rufipalpis*). *Calathus fuscipes* est plus abondant dans les paysages avec une surface importante de milieux ouverts non cultivés (jeunes plantations de pins < 3 m, landes, pare-feux et pistes forestières). *Anisodactylus binotatus* et *H. rufipalpis* augmentent avec la distance aux feuillus, et le premier est plus abondant dans les paysages dominés par les pins matures dans un rayon de 3000 m. Enfin, *Poecilus kugelanni*, *A. binotatus* et *H. rufipalpis* montrent tous trois une relation négative avec l'augmentation de la richesse relative des types de tache dans le paysage environnant, et seraient donc plutôt défavorisées par des paysages plus hétérogènes (Tab 12).

Tableau 11: Corrélations entre abondance des 3 *Carabus* (n = 23) et variables descriptives de la structure du paysage

Variable	Carabus purpurascens			Carabus problematicus			Carabus nemoralis		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p
Indice de forme	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
Nb de polygones adjacents	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
Distance feuillus + proches	0.201	5.290	0.032	0.216	5.801	0.025	-	-	NS
% Feuillus à 500 m	0.336	10.638	0.004	0.260	7.379	0.013	-	-	NS
% Milieux ouverts à 500 m	-	-	NS	-	-	NS	0.171	4.337	0.050
Rich type taches à 500 m	-	-	NS	0.339	10.773	0.004	-	-	NS
% Pins > 3m à 1500 m	-	-	NS	0.332	10.435	0.004	-	-	NS
% Feuillus à 1500 m	0.383	13.042	0.002	0.412	14.744	0.001	-	-	NS
% Milieux ouverts à 1500 m	-	-	NS	-	-	NS	0.169	4.283	0.051
% Cultures à 1500 m	-	-	NS	0.470	18.644	0.000	-	-	NS
Rich type taches à 1500 m	0.223	6.038	0.023	0.425	15.550	0.001	-	-	NS
% Pins > 3m à 3000 m	-	-	NS	0.220	5.918	0.024	-	-	NS
% Feuillus à 3000 m	0.252	7.056	0.015	0.605	32.156	0.000	-	-	NS
% Milieux ouverts à 3000 m	-	-	NS	-	-	NS	0.180	4.600	0.044
% Cultures à 3000 m	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
Rich type taches à 3000 m	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS

Tableau 12: Corrélations entre abondance de 4 carabiques de milieux ouverts (n = 23) et variables descriptives de la structure du paysage

Variable	Calathus fuscipes			Poecilus kugelanni			Anisodactylus binotatus			Harpalus rufipalpis		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p
Distance feuillus + proches	-	-	NS	-	-	NS	0.43	16.11	0.001	0.21	5.59	0.028
% Milieux ouverts à 500 m	0.26	7.34	0.013	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
% Milieux ouverts à 1500 m	0.39	13.30	0.002	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
Rich type taches à 1500 m	-	-	NS	-	-	NS	0.21	5.58	0.028	-	-	NS
% Pins > 3m à 3000 m	-	-	NS	-	-	NS	0.19	4.82	0.040	-	-	NS
Rich type taches à 3000 m	-	-	NS	0.42	15.49	0.001	-	-	NS	0.29	8.08	0.010

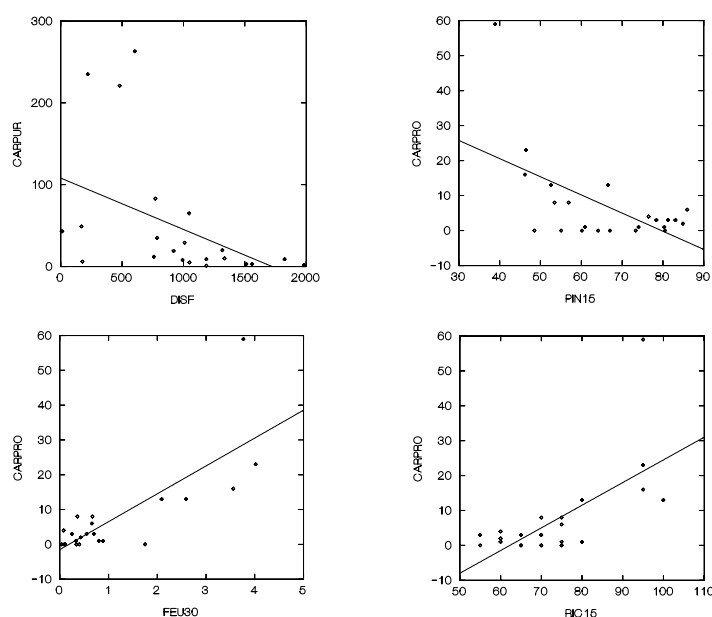


Fig.24 : Relations entre variables de structure du paysage et abondance de *Carabus purpurascens* et *C. problematicus*

6.4.4. Réponse des espèces à la combinaison de variables stationnelles et spatiales

Tableau 13. Modèles de régression multiple pas à pas pour 8 espèces de carabiques

Espèce	r ²	p	Modèle
<i>Carabus purpurascens</i>	0.53	0.001	HAU+SHANDIV+FEU500
<i>Carabus problematicus</i>	0.60	0.001	HAU+PATSIZ+EDGE+FORM+DISFEU
<i>Carabus nemoralis</i>	0.87	0.000	BUISS+PATSIZ+EDGE+PIN500
<i>Notiophilus rufipes</i>	0.44	0.004	SOLNU+FORM+CULT500
<i>Calathus fuscipes</i>	0.34	0.021	BUISS+PIN500+CULT500
<i>Anisodactylus binotatus</i>	0.51	0.001	PATSIZ+ SHANDIV+DISFEU
<i>Pseudophonus rufipes</i>	0.54	0.001	HAU+BUISS+PATSIZ+SHANDIV
<i>Harpalus rufipalpis</i>	0.29	0.017	BUISS+DISFEU

Nous avons réalisé des régressions multiples pas à pas entre l'abondance des principales espèces de carabiques et une combinaison de 12 variables (4 de structure des peuplements, 4 de structure du paysage issues de Fragstats et 4 de composition du paysage environnant les parcelles issues du script "mesures spatiales"). Huit espèces permettent d'obtenir des modèles significatifs (Tab. 13), toutes à l'exception d'*Anisodactylus binotatus*

utilisant une combinaison de variables stationnelles (hauteur de la strate arborée et recouvrement de la strate buissonnante) et de paysage (indices de fragmentation : PATSIZ, EDGE, FORM, d'hétérogénéité SHANDIV, de connectivité DISFEU ou de composition FEU500, PIN500, CULT500).

On peut remarquer que les réponses des espèces sont très variables et dépendant de multiples facteurs en interaction : par exemple *Carabus purpurascens* recherche les parcelles les plus âgées dans des paysages où le pourcentage de feuillus est le plus élevé tandis que *C. problematicus* apprécie les parcelles les plus jeunes dans des paysages fragmentés où l'influence des feuillus est moins notable. Un certain nombre d'espèces de milieux ouverts comme *Anisodactylus binotatus* ou *Harpalus rufipalpis* montrent une relation positive avec la distance aux feuillus, ce qui suppose une plus grande abondance dans les paysages dominés par les pins, ce qui confirme les résultats du chapitre précédent. Une espèce forestière comme *Notiophilus rufipes* préfère les grands îlots feuillus à faible recouvrement de sol nu dans les paysages où les cultures sont rares. Pour les carabiques, on voit ainsi que les effets de la fragmentation du paysage de pinède cultivée parsemée d'îlots feuillus sont particuliers à chaque espèce.

6.5. Les assemblages d'araignées

6.5.1. Caractéristiques générales du peuplement

Les données de piégeage ont permis d'identifier 5813 individus de 113 espèces, sur 10012 individus capturés. Les autres individus n'ont pu être identifiés au niveau spécifique (genre ou famille selon le cas), totalisant un minimum de 155 taxa. La phénologie des captures montre un net maximum en mai (3368 ind.) puis en juin (1586 ind.). Seulement 6 espèces n'ont été capturées qu'entre juillet et septembre, et seules 2 espèces, *Atypus affinis* et *Agroeca proxima* montrent un léger maximum de capture en septembre (Annexe 3).

L'espèce la plus abondante, tous types de parcelles confondues est *Pardosa lugubris* (2030 ind.), suivie par *Aulonia albimana* (759 ind.), *Zodarion italicum* (514 ind.), *Zelotes pedestris* (363 ind.), *Trochosa terricola* (358 ind.) et *Phrurolithus festinus* (233 ind.). Ces 6 espèces représentent 73.2 % des individus identifiés à l'espèce. Les espèces les plus fréquentes sont *Aulonia albimana* et *Phrurolithus festinus*, présentes dans toutes les parcelles, puis *Zodarion italicum* (27 parcelles sur 28), *Trochosa terricola* (27 parcelles), *Zelotes pedestris* et *Phrurolithus minimus* (25 parcelles) et *Episinus truncatus* (23 parcelles).

Les espèces dominantes du peuplement arachnologique en forêt des Landes de Gascogne sont toutes des espèces liées au milieu ouverts, pelouses sèches, landes, vignes ou de lisière, mais aucune n'est véritablement forestière, en raison sans doute du caractère fortement fragmenté de la forêt landaise (Bolaños 2002, Hanggi et al. 1995).

6.5.2. Richesse et abondance par type de peuplement forestier

Le nombre d'espèces moyen par type de peuplement forestier est maximum dans les feuillus âgés et minimum dans les jeunes pins, les autres types montrant des richesses intermédiaires (Fig.25). Cependant la parcelle la plus riche en espèces (52) est une plantation de jeunes feuillus en mélange de 4 ha dominée par une végétation de lande basse xérophile environnée de coupes rases sur la commune de Pontenx-40. Le nombre moyen d'individus capturés par parcelle est maximal dans les boisement âgés mixtes ou feuillus, la parcelle ayant permis de capturer le plus d'individus étant une vieille futaie de Chênes tauzins *Quercus toza* de 5 ha, également sur la commune de Pontenx-40. Cette parcelle a permis de capturer 1343 ind, dont 915 *Pardosa* spp. et 250 *Zelotes* spp.

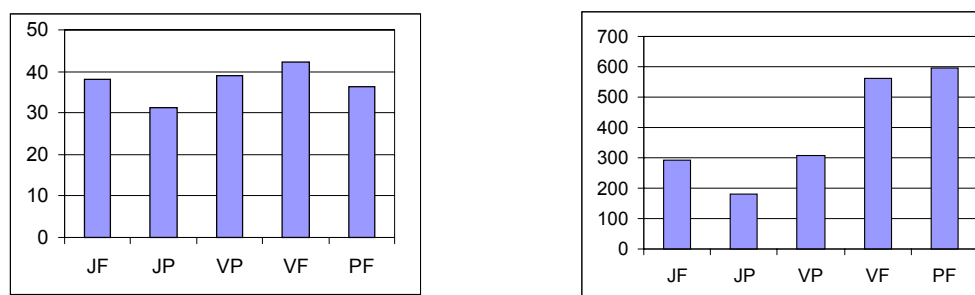


Fig. 25 : Richesse spécifique et abondance moyenne en araignées par type de peuplement (n = 28)

Enfin, le nombre d'espèces et surtout le nombre d'individus moyens par parcelle sont plus élevés dans les peuplements âgés que dans les jeunes peuplements (39 esp contre 35 et 493 ind. contre 240) et dans les peuplements feuillus ou mixtes que dans les pins (39 esp contre 34 et 443 ind. contre 226). La richesse et l'abondance des araignées est donc influencée à la fois par l'âge et la composition en essences de la parcelle.

6.5.3. Composition spécifique des assemblages d'araignées en forêt landaise

L'AFC réalisée sur la distribution des 53 espèces d'Araignées les plus abondantes dans les 28 parcelles Islandes montre une bonne discrimination des types de peuplements forestiers sur l'axe 1, opposant les espèces des jeunes feuillus et des jeunes pins à celles des bois feuillus et mixtes âgés sur le gradient de succession forestière également mis en évidence pour les autres groupes taxonomiques (Fig. 26). L'axe 2 oppose quant à lui les espèces liées aux pins âgés aux autres espèces. Trois groupes d'espèces composés d'assemblages spécifiques se distinguent : les jeunes peuplements pins ou feuillus avec par exemple *Haplodrassus signifer*, *Micaria scintillans*, *Phaeocedus braccatus*, *Xerolycosa nemoralis* ou *Pterotricha exornata*, les pins âgés avec *Pirata latitans*, *P. hygrophilus*, *Trochosa terricola*, *Scotina celans* et *Neon reticulatus*, enfin les feuillus âgés avec *Dysdera erythrina*, *D. fuscipes*, *Pardosa lugubris*, *Poecilochroa dimidiata* et *Haplodrassus silvestris* (Fig. 26 et Tab 16).

Sur le plan écologique, le peuplement arachnologique de la succession forestière dans les Landes de Gascogne semble très particulier, les premiers stades étant occupés par des espèces xérophiles présentes également dans les garrigues méditerranéennes (*Alopecosa albofasciata*, *Hogna radiata*), les pelouses sèches (*Haplodrassus signifer*, *Phaeocedus braccatus*, *Zelotes latreillei*, *Phrurolithus festivus*, *Drassodes pubescens*, *Episinus truncatus*, *Zelotes praeficus*, *Ozyptila atomaria*) ou les dunes côtières (*Micaria scintillans*, *M. pulicaria*, *Xerolycosa miniata*, *Haplodrassus dalmatensis*, *Arctosa perita*, *Scotina gracilipes*, *Pardosa nigriceps*, *Drassodes lapidosus*, *Agroeca proxima*). Peu d'espèces sont effectivement liées aux pinèdes âgées (*Neon reticulatus*) mais un groupe d'espèces hygrophiles y est bien représenté (*Pirata latitans*, *P. hygrophilus*, *Pocadicnemis juncea*, *Scotina palliardi*, *Zora spinimana*). Enfin, il existe un groupe d'espèces caractéristiques des îlots feuillus, en particulier des chênaies thermophiles (*Dysdera erythrina*, *D. fuscipes*, *Xysticus luctator*, *Haplodrassus silvestris*, *Ozyptila blackwalli*).

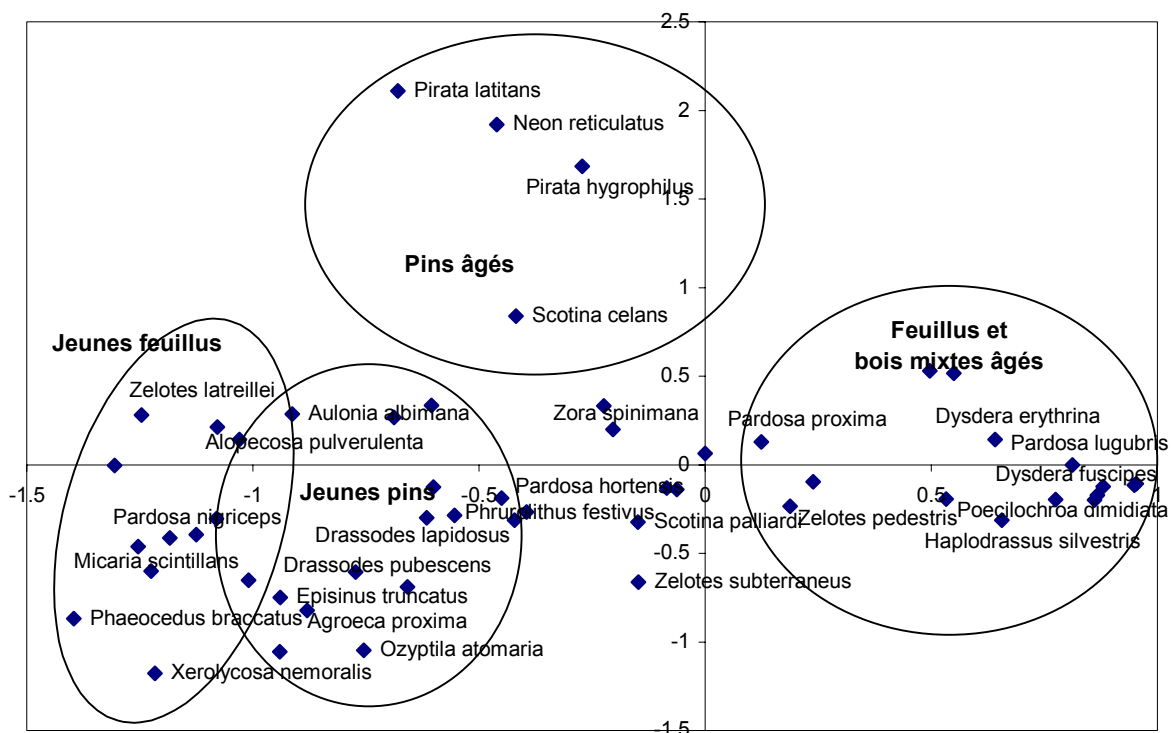


Fig. 26 : Plan factoriel F1/F2 d'une AFC sur la distribution de 53 espèces d'Araignées dans 28 parcelles

6.5.4. Réponse des espèces à la combinaison de variables stationnelles et spatiales

Les réponses individuelles des espèces d'araignées les plus abondantes aux variables stationnelles et spatiales prises séparément sont synthétisées dans le Tab 14. La hauteur de la strate arborée est la variable stationnelle la plus souvent corrélée, positivement avec les espèces forestières comme *Pardosa lugubris* ou *Zelotes apricorum* et négativement pour les espèces de milieux ouverts comme *Xerolycosa nemoralis* ou *Pardosa nigriceps*. Les recouvrements de la strate buissonnante et du sol nu sont également importantes pour certaines espèces, tandis que parmi les variables de paysage, l'indice de forme et la distance aux feuillus sont les plus souvent corrélées, respectivement à des spécialistes des feuillus comme *Poecilochroa dimidiata*, et à des espèces de milieux ouverts comme *Pardosa nigriceps* ou *Zelotes praeficus* (Tab 14).

Comme pour les carabiques, les modèles de régressions multiples montrent une réponse des araignées aux variables environnementales très particulière à chaque espèce, et combinant des effets de parcelle et de paysage (Tab. 15). L'importance de la combinaison de l'influence combinée des strates sol nu, herbacée, buissons et arbres est à souligner, beaucoup plus marquée que pour les carabiques. Les variables de paysage les plus souvent utilisées sont l'indice de forme de la parcelle FORM, le pourcentage de feuillus à 500 m autour des parcelles FEU500, la distance aux feuillus les plus proches DISF et l'hétérogénéité spatiale SHANDIV. Pour les espèces forestières, l'influence des feuillus à la fois à l'échelle de la parcelle et du paysage environnant sur un groupe à longue distance et rapidité de dispersion (Asselin & Baudry 1989, Bishop & Riechert 1990) comme les araignées semble particulièrement prépondérante. Celles-ci semblent capables de coloniser des îlots feuillus même complètement isolés dans une matrice de pins homogène comme à Castaoubraou, à l'instar des oiseaux et à l'inverse des carabiques. Enfin, pour les espèces de milieux ouverts (*Alopecosa pulverulenta*, *Drassodes pubescens*, *Xerolycosa nemoralis*, *Zelotes praeficus*), on notera l'influence du sol nu (sable) et comme pour les carabiques de milieux ouverts, une diminution d'abondance en se rapprochant des îlots feuillus, peut être en relation avec une prédation accrue par les oiseaux.

Tableau 14: Matrice des corrélations de Pearson entre les abondances de 20 espèces d'araignées et 12 variables stationnelles et spatiales. Les corrélations > 0.4 sont en gras

	HAU	BUISS	HERB	SOLNU	PATSIZ	EDGE	SHANN	FORM	DISFEU	PIN500	FEU500	CULT500
ALOPUL	-0.304	0.038	0.209	-0.127	-0.18	0.126	0.01	-0.151	0.262	0.003	-0.106	0.043
AULALB	-0.178	0.142	0.27	0.112	0.124	-0.184	-0.236	-0.214	0.112	0.148	-0.282	-0.214
DRAPUB	-0.253	-0.185	0.191	0.253	0.05	-0.053	0.115	-0.231	0.073	0.373	-0.183	-0.101
EPITRU	-0.386	0.135	0.041	-0.277	0.203	-0.258	-0.355	-0.251	0.413	0.206	-0.044	-0.258
HAPSIG	-0.377	0.048	0.207	-0.097	0.1	-0.067	0.095	-0.273	0.244	0.098	-0.188	-0.073
PARLUG	0.612	-0.47	0.045	-0.321	-0.131	0.146	-0.218	0.458	-0.233	0.162	-0.053	-0.02
PARNIG	-0.45	0.151	0.192	-0.02	-0.015	-0.157	-0.237	-0.188	0.496	0.104	-0.272	-0.25
PHRFES	-0.087	-0.077	0.157	0.098	-0.071	-0.037	-0.082	0.099	0.164	0.082	-0.137	-0.224
PHRMIN	0.006	0.007	-0.128	-0.037	0.154	-0.119	-0.152	-0.41	0.113	0.044	0.009	-0.306
PIRLAT	0.348	-0.203	0.206	-0.057	-0.235	0.381	-0.063	-0.189	-0.203	0.093	0.154	-0.006
POEDIM	0.432	-0.332	0.19	-0.239	-0.118	0.004	0.053	0.725	-0.096	-0.097	-0.089	-0.114
SCOCEL	0.354	-0.263	0.17	-0.204	-0.192	0.213	0.114	-0.158	-0.234	0.083	-0.039	-0.17
SCOGRA	-0.224	0.092	0.13	-0.06	0.069	-0.163	0.167	-0.123	0.056	-0.262	-0.184	-0.146
TROTRE	-0.24	-0.007	0.341	-0.228	0.091	-0.11	-0.344	-0.384	0.412	0.385	-0.267	-0.192
XERNEM	-0.53	0.367	0.037	0.433	0.264	-0.373	-0.133	-0.391	0.371	0.068	-0.275	-0.231
ZELAPR	0.666	-0.62	0.324	-0.45	-0.211	0.258	-0.089	0.415	-0.349	0.29	0.077	-0.072
ZELPED	0.325	-0.284	0.132	-0.212	-0.067	0.102	-0.4	0.209	-0.048	0.29	-0.15	-0.088
ZELPRA	-0.42	-0.195	0.352	-0.05	0.198	-0.18	-0.4	-0.277	0.626	0.422	-0.244	-0.041
ZODITA	0.448	-0.255	-0.005	-0.099	-0.083	0.148	0.098	-0.12	-0.249	0.299	0.081	-0.195
ZORSPI	0.36	-0.358	0.306	-0.394	-0.036	-0.071	0.047	0.305	-0.177	0.092	-0.129	-0.215

Tableau 15. Modèles de régression multiple pas à pas pour 12 espèces d'araignées

Espèce	r ²	p	Modèle
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	0.29	0.068	HAU+SOLNU+PATSIZ
<i>Drassodes pubescens</i>	0.47	0.013	SOLNU+SHANDIV+PIN500+FEU500
<i>Pardosa lugubris</i>	0.86	0.000	HAU+BUISS+HERB+SHANDIV+FORM+DISFEU+FEU500
<i>Pirata latitans</i>	0.48	0.011	HAU+HERB+EDGE+FORM
<i>Poecilochroa dimidiata</i>	0.73	0.000	BUISS+EDGE+FORM+CULT500
<i>Scotina celans</i>	0.68	0.002	HAU+BUISS+PATSIZ+FORM+PIN500+FEU500
<i>Trochosa terricola</i>	0.42	0.012	HERB+FORM+DISFEU
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	0.41	0.004	SOLNU+DISFEU
<i>Zelotes apricorum</i>	0.66	0.000	HAU+BUISS+FEU500
<i>Zelotes pedestris</i>	0.33	0.015	HAU+SHANDIV
<i>Zelotes praeficus</i>	0.74	0.000	BUISS+HERB+SOLNU+ FORM+DISFEU+FEU500
<i>Zodarion italicum</i>	0.35	0.011	HAU+FORM

Tableau 16: Composition spécifique des assemblages d'araignées par type de peuplements (JF = jeunes feuillus, JP = jeunes pins, VP = pins âgés, VF = feuillus âgés, PF = mixte pins-feuillus âgés) : abondance moyenne des 60 espèces les plus répandues (en gras = espèces dominantes, en italique = espèces exclues de l'AFC, cf Fig. 1).

	JF	JP	VP	VF	PF		
Spécialistes des jeunes peuplements	<i>Alopecosa albofasciata</i>	0.5					
	<i>Zelotes callidus</i>	0.63					
	<i>Walckenaeria acuminata</i>	0.38					
	<i>Haplodrassus signifer</i>	2.9	1.29				
	<i>Micaria scintillans</i>	1.38	0.57				
	<i>Phaeocedus braccatus</i>	1.25	0.14				
	<i>Xerolycosa miniata</i>	0.13	0.43				
	<i>Pterotricha exornata</i>	0.25	1.57				
	<i>Haplodrassus dalmatensis</i>		0.71		0.2		
	<i>Arctosa perita</i>		0.86				
	<i>Zelotes latreillei</i>	2.1	0.29	0.5			
	<i>Scotina gracilipes</i>	2.5	0.14	0.5	0.4		
	<i>Xerolycosa nemoralis</i>	11	7.4	0.5	0.75		
Généralistes des jeunes peuplements	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	3.9	1.14	2.25	0.4	0.5	
	Phrurolithus festivus	12	7	3.5	11.4	4.8	
	<i>Myrmarachne formicaria</i>	0.63	0.14	0.25	0.4	0.5	
	<i>Pardosa nigriceps</i>	3.1	0.71		0.2	0.25	
	<i>Drassodes lapidosus</i>	0.5	0.29		0.4		
	<i>Agroeca proxima</i>	0.38	0.29		0.2		
	Episinus truncatus	4.9	5.1	1.25	1.6	1.5	
	<i>Zelotes praeficus</i>	3.9	5	0.5	0.6	1	
	<i>Drassodes pubescens</i>	1.88	2.6	1	1	0.5	
	<i>Ero furcata</i>	0.13	0.29		0.2		
	<i>Ozyptila atomaria</i>	0.25	0.57	0.25		0.5	
	<i>Hogna radiata</i>	0.5	1.14			0.25	
	<i>Micaria pulicaria</i>	0.25	0.29	0.5			
	Généralistes des pins âgés	<i>Pirata latitans</i>	1.38	0.14	22.3	0.2	
		Trochosa terricola	14	9.7	27.5	6.4	9.8
<i>Pirata hygrophilus</i>		0.13	0.14	5	0.2	0.25	
<i>Scotina celans</i>		1	0.14	3.5	1.2	0.5	
Aulonia albimana		44	12	58.8	6.6	12	
<i>Pocadicnemis juncea</i>		0.5	0.43	1.25	0.6	0.25	
<i>Walckenaeria furcillata</i>		0.38	0.29	1.75	0.8	0.75	
<i>Neon reticulatus</i>				0.75		0.25	
Généralistes des feuillus âgés	<i>Scotina palliardi</i>	0.63	0.14	0.25	2		
	<i>Zora spinimana</i>	0.38	1.14	2.75	3.2		
	Zodariion italicum	13	11	18.5	39.8	15	
	<i>Pardosa hortensis</i>	0.75	0.14	0.75	0.8	0.25	
	Pardosa lugubris	0.75	1.43	32.5	211	208	
	<i>Pardosa proxima</i>	0.38	0.14	0.75	1.2	1	
	Zelotes apricorum	0.75	2.6	5	6.2	4.3	
	Phrurolithus minimus	3.3	1.57	2	2.8	3.8	
	Zelotes pedestris	8.3	3	6.5	16.2	42	
	<i>Zelotes subterraneus</i>	0.25	0.86	0.5	1.2	1.25	
	<i>Callilepis nocturna</i>	0.38	0.14		0.4	0.5	
	<i>Agraeцина striata</i>	0.75		0.25	1	2.3	
	<i>Ozyptila praticola</i>			0.25	0.8		
	<i>Callilepis schuszteri</i>			0.25	1.6	0.75	
	<i>Dysdera erythrina</i>			0.75	3	0.25	
Spécialistes des feuillus âgés	<i>Agroeca inopina</i>			0.5	0.2	1.25	
	<i>Zelotes petrensis</i>	1			8.6		
	<i>Zelotes pusillus</i>	0.13			0.6		
	<i>Xysticus luctator</i>				2.8	2	
	<i>Haplodrassus silvestris</i>				3.4		
	<i>Dysdera fuscipes</i>				0.6	1.25	
	<i>Poecilochroa dimidiata</i>				6.4	1.5	
	<i>Zelotes lutetianus</i>				1.2	1	
	<i>Atypus affinis</i>				0.8	3.3	
<i>Pardosa pullata</i>	0.13	0.43			15		
<i>Ozyptila blackwalli</i>					11		

6.6. Les oiseaux nicheurs

6.6.1. Organisation des communautés d'oiseaux nicheurs au niveau de la parcelle

Une Analyse Factorielle des Correspondances portant sur la distribution de 56 espèces d'oiseaux nicheurs dans 30 parcelles Islandes montre une organisation des peuplements proche de celle des coléoptères carabiques. Les espèces des milieux ouverts herbacés et cultivés sont en bas à gauche (Alouette des champs *Alauda arvensis*, Linotte mélodieuse *Carduelis cannabina*, Pipit rousseline *Anthus campestris*, Bruant jaune *Emberiza citrinella*), les espèces des milieux ouverts buissonnants, landes et jeunes plantations sont en haut à gauche (Alouette lulu *Lullula arborea*, Tarier pâtre *Saxicola torquata*, Fauvettes pitchou *Sylvia undata* et grisette *S. communis*), les espèces liées aux boisements de pins en haut (Engoulevent d'Europe *Caprimulgus europaeus*, Coucou gris *Cuculus canorus*, Mésange huppée *Parus cristatus*, Grive draine *Turdus viscivorus*) et à droite de l'axe 1 se trouvent celles liées aux boisements âgés et en particulier aux îlots feuillus en bas à droite (Torcol fourmilier *Jynx torquilla*, Pic epeichette *Dendrocopos minor*, Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus*, Gobemouche gris *Muscicapa striata*) (Fig.27).

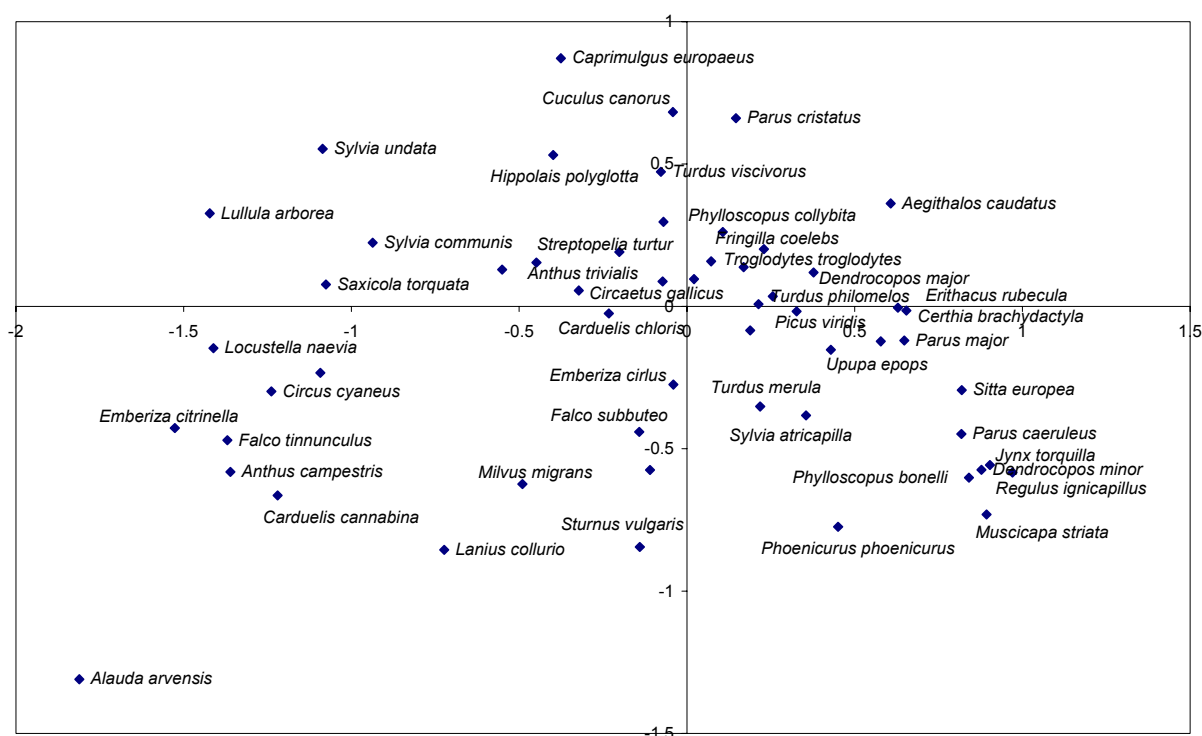


Fig.27. Ordination des 56 espèces d'oiseaux sur les deux premiers axes de l'AFC

Le premier axe montre une relation exponentielle avec la hauteur moyenne de la végétation ($r^2 = 0.87$, $n = 30$), et l'abondance de plusieurs espèces montre une corrélation avec la hauteur de la végétation (Tab. 17). D'autres montrent une corrélation significative avec l'âge de la parcelle, positive (e.g. Huppe fasciée *Upupa epops*, $n = 30$, $r^2 = 0.26$, F-ratio = 9.81, $p < 0.004$), ou négative (e.g. Tarier pâtre *Saxicola torquata*, $n = 30$, $r^2 = 0.30$, F-ratio = 12.15, $p < 0.002$). Enfin le type de peuplement est également corrélé avec plusieurs espèces, en particulier les Piciidés, les Turdidés, les Sylvidés et les Paridés (Tab. 17). On peut définir ainsi des groupes d'espèces indicatrices de chaque type de peuplement ou de combinaison de types de peuplement (Tab 18). Comme pour les carabiques, les variables stationnelles sont ainsi le facteur explicatif majeur de l'organisation des communautés d'oiseaux nicheurs dans la forêt landaise, et en particulier la hauteur de la strate arborée. Enfin, la richesse en espèces augmente avec la hauteur et la complexité de la végétation, les peuplements feuillus et surtout mixtes pins-feuillus âgés étant les plus riches (Fig. 28).

Tableau 17: Corrélation entre abondance de 29 espèces d'oiseaux et variables stationnelles
(n = 30, (+) = relation positive, (-) = relation négative)

Espèce	Hauteur moyenne vegetation			Type de peuplement		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p
<i>Upupa epops</i>	0.19	6.36	0.018 (+)	-	-	NS
<i>Jynx torquilla</i>	0.24	8.72	0.006 (+)	0.44	4.92	0.005
<i>Picus viridis</i>	0.27	10.32	0.003 (+)	0.35	3.29	0.027
<i>Dendrocopos major</i>	0.39	17.93	0.000 (+)	0.34	3.28	0.027
<i>Dendrocopos minor</i>	0.38	16.82	0.000 (+)	0.66	12.28	0.000
<i>Alauda arvensis</i>	0.15	4.90	0.035 (-)	-	-	NS
<i>Anthus campestris</i>	0.13	3.99	0.056 (-)	-	-	NS
<i>Troglodytes troglodytes</i>	0.49	26.75	0.000 (+)	0.67	12.48	0.000
<i>Erithacus rubecula</i>	0.64	50.15	0.000 (+)	0.64	11.15	0.000
<i>Luscinia megarhynchos</i>	-	-	NS	0.38	3.84	0.015
<i>Saxicola torquata</i>	0.38	17.02	0.000 (-)	0.39	3.93	0.013
<i>Turdus merula</i>	0.31	12.76	0.001 (+)	0.39	3.96	0.013
<i>Turdus philomelos</i>	0.20	7.10	0.013 (+)	0.34	3.27	0.027
<i>Sylvia atricapilla</i>	-	-	NS	0.41	4.35	0.008
<i>Sylvia communis</i>	0.15	4.89	0.036 (-)	-	-	NS
<i>Sylvia undata</i>	0.46	23.61	0.000 (-)	0.50	6.16	0.001
<i>Locustella naevia</i>	0.14	4.38	0.046 (-)	-	-	NS
<i>Phylloscopus bonelli</i>	0.25	9.11	0.005 (+)	0.34	3.28	0.027
<i>Phylloscopus collybita</i>	0.27	10.40	0.003 (+)	0.36	3.56	0.020
<i>Regulus ignicapillus</i>	0.45	23.18	0.000 (+)	0.59	8.80	0.000
<i>Muscicapa striata</i>	0.26	10.04	0.004 (+)	0.47	5.46	0.003
<i>Parus caeruleus</i>	0.39	18.18	0.000 (+)	0.75	18.88	0.000
<i>Parus major</i>	0.57	37.71	0.000 (+)	0.71	15.45	0.000
<i>Aegithalos caudatus</i>	0.29	11.14	0.002 (+)	-	-	NS
<i>Sitta europea</i>	0.78	98.89	0.000 (+)	0.76	20.01	0.000
<i>Certhia brachydactyla</i>	0.65	52.06	0.000 (+)	0.65	11.80	0.000
<i>Fringilla coelebs</i>	0.41	19.22	0.000 (+)	0.61	9.83	0.000
<i>Carduelis cannabina</i>	0.13	4.27	0.048 (-)	-	-	NS
<i>Emberiza citrinella</i>	-	-	NS	0.30	2.72	0.052

Tableau 18: Espèces indicatrices des types de peuplement ou de combinaison de types de peuplement

Jeunes pins	Jeunes peuplements	Peuplements âgés	Feuillus âgés	Boisements mixtes
<i>Locustella tachtée</i>	Tarier pâtre	<i>Rougegorge</i>	Torcol fourmilier	Roitelet triple-bandeau
<i>Locustella naevia</i>	<i>Saxicola torquata</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Jynx torquilla</i>	<i>Regulus ignicapillus</i>
Bruant jaune	Fauvette pitchou	Mésange charbonnière	Pic épeichette	
<i>Emberiza citrinella</i>	<i>Sylvia undata</i>	<i>Parus major</i>	<i>Dendrocopos minor</i>	
		<i>Sittelle torchepot</i>	Pouillot de Bonelli	
		<i>Sitta europea</i>	<i>Phylloscopus bonelli</i>	
		Grimpereau des jardins	Gobemouche gris	
		<i>Certhia brachydactyla</i>	<i>Muscicapa striata</i>	
			Mésange bleue	
			<i>Parus caeruleus</i>	

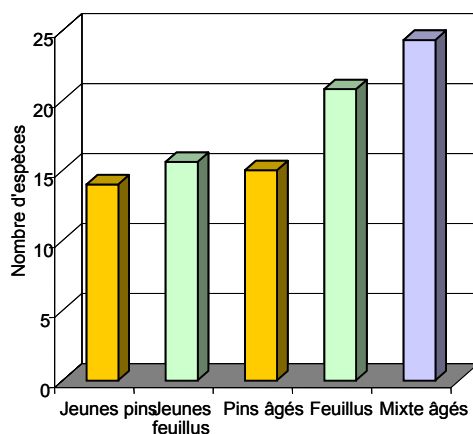


Fig. 28 : Richesse spécifique en oiseaux nicheurs par type de peuplement

6.6.2. Effets de la structure du paysage sur des espèces indicatrices

Le tableau 19 montre les corrélations entre indice de forme, nombre de polygones adjacents à la parcelle, distance aux feuillus les plus proches et abondance de 26 espèces d'oiseaux. L'indice de forme de la parcelle est significativement corrélé à l'abondance des espèces caractéristiques des îlots feuillus ou plus abondante dans ceux-ci (Huppe, Torcol, Pic épeichette, Rougequeue à front blanc, Pouillot de Bonelli, Roitelet triple-bandeau, Gobemouche gris et Mésange bleue), ainsi qu'à celle d'espèces répandues dans tous les types de peuplements âgés mais également plus abondantes dans les feuillus (Merle noir, Mésange charbonnière, Sittelle et Grimpereau des jardins). Le nombre de polygones adjacents à la parcelle est corrélé positivement à toutes les espèces de Pics et à la Huppe et à la plupart des espèces des îlots feuillus. Parmi celles-ci, beaucoup d'espèces seraient donc favorisées par la multiplication des effets de lisière, notamment car ce sont des espèces cavernicoles nichant dans les îlots feuillus et s'alimentant dans les milieux ouverts ou semi-ouverts adjacents (e.g. Huppe, Torcol, Pic vert, Rougequeue à front blanc ou Gobemouche gris). Enfin, il est intéressant de noter que l'influence de la distance aux feuillus est surtout sensible sur des espèces ubiquistes très répandues, pas strictement liées aux feuillus, mais qui seraient donc tout de même plus abondantes à proximité des feuillus, indépendamment du type de peuplement (Pic épeiche, Troglodyte, Rougegorge, Grives musicienne et draine, Pouillot véloce, Geai et Pinson). Certains patrons de distribution spatiale non détectables avec les variables stationnelles sont donc décelables en prenant en compte les variables de structure du paysage (Fig.29).

Tableau 19: Corrélations entre abondance de 26 espèces d'oiseaux et variables de structure du paysage (n = 27, (+) = relation positive, (-) = relation négative)

Espèce	Indice de forme			Nombre de polygones			Distance aux feuillus		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	P	r ²	F-ratio	p
<i>Milvus migrans</i>	0.16	4.89	0.036 (+)	-	-	NS	-	-	NS
<i>Pernis apivorus</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.16	4.59	0.042 (-)
<i>Columba palumbus</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.20	6.24	0.019 (-)
<i>Upupa epops</i>	0.48	22.63	0.000 (+)	0.52	26.56	0.000 (+)	-	-	NS
<i>Jynx torquilla</i>	0.35	13.43	0.001 (+)	0.37	14.48	0.001 (+)	-	-	NS
<i>Picus viridis</i>	-	-	NS	0.17	5.18	0.032 (+)	-	-	NS
<i>Dendrocopos major</i>	-	-	NS	0.24	8.07	0.009 (+)	0.15	4.32	0.048 (-)
<i>Dendrocopos minor</i>	0.52	27.15	0.000 (+)	0.46	21.05	0.000 (+)	-	-	NS
<i>Troglodytes troglodytes</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.47	21.74	0.000 (-)
<i>Prunella modularis</i>	0.46	21.54	0.000 (+)	0.28	9.63	0.005 (+)	-	-	NS
<i>Erithacus rubecula</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.33	12.02	0.002 (-)
<i>Saxicola torquata</i>	-	-	NS	0.14	3.96	0.058 (-)	-	-	NS
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	0.27	9.12	0.006 (+)	0.36	13.92	0.001 (+)	-	-	NS
<i>Turdus merula</i>	0.16	4.76	0.039 (+)	-	-	NS	-	-	NS
<i>Turdus philomelos</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.26	8.99	0.006 (-)
<i>Turdus viscivorus</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.20	6.35	0.019 (-)
<i>Phylloscopus bonelli</i>	0.32	11.51	0.002 (+)	0.19	5.79	0.024 (+)	-	-	NS
<i>Phylloscopus collybita</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.22	7.10	0.013 (-)
<i>Regulus ignicapillus</i>	0.59	36.48	0.000 (+)	0.40	16.31	0.000 (+)	0.20	6.10	0.021 (-)
<i>Muscicapa striata</i>	0.27	9.18	0.006 (+)	0.27	9.46	0.005 (+)	-	-	NS
<i>Parus caeruleus</i>	0.23	7.38	0.012 (+)	0.32	11.50	0.002 (+)	-	-	NS
<i>Parus major</i>	0.15	4.44	0.045 (+)	0.15	4.53	0.043 (+)	0.19	5.95	0.022 (-)
<i>Sitta europea</i>	0.27	9.06	0.006 (+)	0.32	11.73	0.002 (+)	0.20	6.32	0.019 (-)
<i>Certhia brachydactyla</i>	0.15	4.29	0.049 (+)	0.15	4.32	0.048 (+)	-	-	NS
<i>Garrulus glandarius</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.14	3.95	0.058 (-)
<i>Fringilla coelebs</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.21	6.82	0.015 (-)

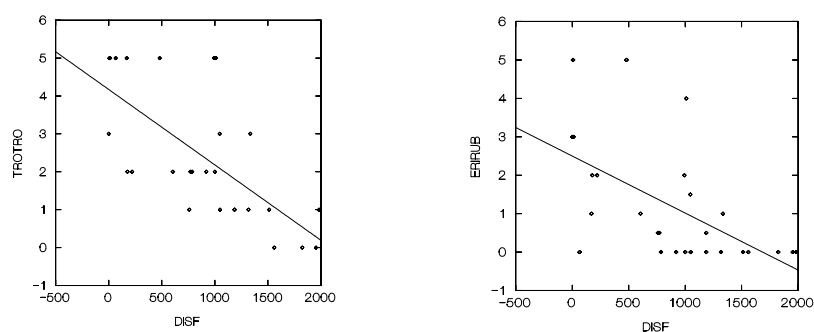


Fig 29 : Distribution d'abondance du Troglodyte (TROTRO) et du Rougegorge (ERIRUB) en fonction de la distance aux feuillus les plus proches (n = 27)

En considérant les îlots feuillus séparément du reste de l'échantillon, l'abondance de 9 espèces est significativement corrélée aux indices d'isolement, d'agrégation et de proximité de ces îlots avec d'autres îlots au niveau du paysage (Tab. 20). Une seule de ces espèces, le Pouillot de Bonelli *Phylloscopus bonelli*, est réellement caractéristique des îlots feuillus dans la forêt landaise (mais présent également dans quelques vieilles pinèdes avec sous-étage de feuillus, comme en forêt dunaire). Une autre, la Mésange huppée *Parus cristatus* est considérée comme caractéristique des pins. Elle est en fait également abondante dans les îlots feuillus, où quelques Pins maritimes sont presque toujours présents, et où elle trouve les arbres à bois tendre (Bouleaux notamment) où cette espèce est capable de creuser des cavités. En outre, la disponibilité alimentaire est sans doute plus importante dans ces îlots que dans les pins adjacents, hypothèse également valable pour d'autres espèces très répandues dans la pinède landaise, comme le Pipit des arbres *Anthus trivialis* ou le Verdier d'Europe *Carduelis chloris* (Tab. 20).

Tableau 20: Corrélations entre indices d'isolement, d'agrégation et de proximité et abondance de 9 espèces d'oiseaux dans les îlots feuillus (n = 15)

Espèce	Indice d'isolement			Indice d'agrégation			Indice de proximité		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	P	r ²	F-ratio	p
<i>Anthus trivialis</i>	0.30	5.44	0.036 (+)	-	-	NS	-	-	NS
<i>Turdus merula</i>	-	-	NS	0.27	4.68	0.050 (+)	-	-	NS
<i>Turdus philomelos</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.31	5.93	0.030 (+)
<i>Turdus viscivorus</i>	-	-	NS	0.25	4.36	0.057 (+)	-	-	NS
<i>Phylloscopus bonelli</i>	0.26	4.63	0.051 (+)	-	-	NS	-	-	NS
<i>Phylloscopus collybita</i>	0.26	4.46	0.055 (+)	-	-	NS	-	-	NS
<i>Parus cristatus</i>	0.44	10.11	0.007 (+)	-	-	NS	-	-	NS
<i>Aegithalos caudatus</i>	-	-	NS	-	-	NS	0.85	71.44	0.000 (+)
<i>Carduelis chloris</i>	0.36	7.29	0.018 (+)	-	-	NS	-	-	NS

L'influence de la distribution spatiale des îlots feuillus dans le paysage est donc semble-t-il plus marquée sur les espèces d'oiseaux répandues dans tous les types de peuplement de la forêt landaise que sur celles des îlots feuillus elles-mêmes, plus dépendantes des caractéristiques de forme et de structure interne de l'îlot. En plus du fait que les îlots abritent un assemblage d'espèces absent de la pinède, et que la plupart des espèces répandues y sont plus abondantes que dans les pins, ceux-ci semblent également avoir une influence sur la distribution spatiale de beaucoup d'espèces dans le paysage.

Tableau 21: Corrélations entre variables de structure du paysage et 6 espèces d'oiseaux de milieux ouverts (n = 27, * = variable corrélée négativement)

Variable	Milvus migrans			Falco subbuteo			Alauda arvensis			Anthus campestris		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p
% Pins 500 m *	0.21	6.54	0.017	-	-	NS	-	-	NS	0.22	6.96	0.014
% Cult 500 m	0.44	19.53	0.000	0.27	9.39	0.005	0.28	9.83	0.004	0.14	4.11	0.053
% Pins 1500 m *	0.19	5.94	0.022	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
% Cult 1500 m	0.23	7.64	0.011	-	-	NS	0.26	8.62	0.007	-	-	NS
% Pins 3000 m *	0.17	5.06	0.034	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS
% Cult 3000 m	0.28	9.68	0.005	-	-	NS	-	-	NS	-	-	NS

Variable	Anthus trivialis			Emberiza cirrus		
	r ²	F-ratio	p	r ²	F-ratio	p
% Pins > 3 m à 500 m *	-	-	NS	-	-	NS
% Cultures à 500 m	0.20	6.27	0.019	0.29	10.17	0.004
% Pins > 3 m à 1500 m *	-	-	NS	-	-	NS
% Cultures à 1500 m	0.27	9.08	0.006	-	-	NS
% Pins > 3 m à 3000 m *	0.21	6.71	0.016	-	-	NS
% Cultures à 3000 m	0.25	8.12	0.009	-	-	NS

Enfin, comme pour les carabiques, 6 espèces de milieux ouverts ou semi-ouverts montrent des corrélations avec d'autres variables que celles liées à l'influence des feuillus : ce sont les pourcentages de cultures (relation positive) ou de pins (relation négative) aux 3 distances considérées. Il s'agit de 2 espèces de rapaces, le Milan noir *Milvus migrans* et le Faucon hobereau *Falco subbuteo*, nichant toutes deux dans les arbres mais s'alimentant dans ou au-dessus des milieux agricoles et de 4 espèces de passereaux insectivores en période de nidification, s'alimentant et nichant au sol, l'Alouette des champs *Alauda arvensis*, les Pipits des arbres *Anthus trivialis* et rousseline *A. campestris* et le Bruant zizi *Emberiza cirrus*. Ces espèces sont plus abondantes dans les paysages comprenant de 10 à 40 % de milieux cultivés et sont donc sans doute favorisées par la fragmentation de la forêt landaise par les milieux ouverts.

6.6.3. Réponse des espèces à la fragmentation et à l'hétérogénéité du paysage

Neuf des indices de structure du paysage ont été sélectionnés afin de chercher à établir des modèles de régression multiple pas à pas par espèce pour les oiseaux (Tab 22), sept issus de Fragstats : le nombre de taches (parcelles) NUMPAT, la taille moyenne des taches en ha PATSIZ, un indice de forme du paysage SHAPEIND, la dimension fractale moyenne des taches PATFRAC, la distance moyenne au plus proche voisin NEARNEIG, l'indice de diversité spatiale de Shannon SHANDIV et le pourcentage de contagion CONTAG ; et deux issus de l'ACP précédente : les coordonnées des parcelles sur les deux premiers axes de l'ACP, soit des variables synthétiques tenant compte à la fois de la fragmentation et de l'hétérogénéité du paysage.

Les réponses individuelles des espèces montrent que les indices corrélés avec le plus grand nombre d'espèces sont respectivement PATSIZ, SHANDIV, NUMPAT et F1ACP ou diverses combinaisons de ces indices. Huit espèces qui ne montraient pas une distribution d'abondance significative en fonction de l'habitat « stationnel » (i.e. la parcelle où le point d'écoute a été effectué) pour un échantillon de 201 points d'écoute (Barbaro et al. 2003b) ont un indice d'abondance corrélé à un ou plusieurs indices de fragmentation/hétérogénéité du paysage, ce sont trois rapaces (Circaète, Faucons hobereau et crécerelle), deux Columbiformes (Pigeon ramier, Tourterelle des bois) et trois passereaux de milieux ouverts (Pipit rousseline, Bergeronnette grise, Pie-grièche écorcheur).

Ainsi, **cinq groupes principaux de réponses d'espèces** aux indices de paysage peuvent être mis en évidence (Tab 22) :

- **des espèces de milieux ouverts corrélées avec la taille moyenne des parcelles PATSIZ** (Tarier pâtre, Etourneau) ou avec une combinaison de la taille moyenne des parcelles et de l'hétérogénéité spatiale des types de parcelles SHANDIV, NUMPAT ou F1ACP (Alouette des champs, Pipit rousseline, Rouge queue noir). La fragmentation des milieux ouverts par les plantations de pins pourrait donc leur être défavorable.
- **des espèces forestières plus abondantes en vieux peuplements feuillus** ou mixtes sont corrélées au nombre de parcelles dans le paysage NUMPAT (Pigeon ramier, Rougegorge, Roitelet triple-bandeau, Gobemouche gris, Sittelle, Grimpereau des jardins) ou à F1ACP (Torcol, Pic épeichette, Pouillot de Bonelli et Accenteur mouchet, ainsi que le Pouillot véloce, a priori abondant dans tous les types de peuplement) car les feuillus sont plus abondants dans les paysages les plus fragmentés et les plus hétérogènes.
- **des espèces répandues partout mais plus abondantes en feuillus** ou à proximité (cf chap précédent) sont corrélées à l'hétérogénéité spatiale du paysage forestier SHANDIV (Huppe, Troglodyte, Merle, Grive musicienne, Pinson)

- **des espèces corrélées à l'indice de forme global du paysage** (Pic épeiche, Chardonneret) **ou à la dimension fractale des taches** PATFRAC (Circaète, Tourterelle des bois), ces deux dernières sans doute favorisées par les effets de lisière entre habitats forestiers et ouverts où le premier recherche des reptiles et la seconde des insectes et des graines en marchant)
- **des espèces à réponse complexe incluant plusieurs indices**, véritables indicateurs de l'hétérogénéité du paysage car nécessitant une mosaïque où coexistent plusieurs habitats forestiers, semi-ouverts ou ouverts : Milan noir, Faucons hobereau et crécerelle, Pipit des arbres, Bergeronnette grise, Pie-grièche écorcheur, Corneille, Linotte).

Tableau 22: Modèles de régressions multiples pas à pas entre IPA des espèces et 9 indices Fragstats (SHANDIV, SHAPEIND, NUMPAT, PATSIZ, PATFRAC, F1ACP, F2ACP, NEARNEIG, CONTAG) (n = 27). * = espèces non significativement corrélées au type d'habitat (n = 201). Habitat : type d'habitat où l'espèce est significativement plus abondante (n = 201, Barbaro et al. 2003b).

Espèce	Habitat	r ²	p	Modèle
Milan noir	PH, BF	0.58	0.000	SHANDIV+SHAPEIND+PATSIZ+F2ACP
Circaète jean-le-blanc*	(GI, LH, P1)	0.25	0.031	PATFRAC+F2ACP
Faucon hobereau*	(GI, LB, PF, PH)	0.39	0.009	SHANDIV+PATSIZ+CONTAG
Faucon crécerelle*	(PH, LH, P2)	0.61	0.000	PATSIZ+NEARNEIG+CONTAG
Pigeon ramier*	(GI, PH, CR)	0.32	0.002	NUMPAT
Tourterelle des bois*	(P6, GI)	0.14	0.053	PATFRAC
Huppe fasciée	GI, CH	0.25	0.034	SHANDIV+CONTAG
Torcol fourmilier	PH, GI	0.28	0.004	F1ACP
Pic épeiche	GI, P7, PI	0.16	0.038	SHAPEIND
Pic épeichette	BF, GI, PH	0.30	0.003	F1ACP
Alouette des champs	LB, P1, P2	0.47	0.000	PATSIZ+F1ACP
Pipit rousseline*	(LH, LB, CR)	0.33	0.009	PATSIZ+SHANDIV
Pipit des arbres	LB, P1, PF	0.36	0.015	PATSIZ+SHANDIV+NEARNEIG
Pipit farlouse	PF, LB	0.18	0.029	F2ACP
Bergeronnette grise*	(PH, GI)	0.60	0.000	PATSIZ+F1ACP+NEARNEIG
Troglodyte mignon	(P7, GI, BF)	0.18	0.026	SHANDIV
Accenteur mouchet	PH, GI	0.20	0.019	F1ACP
Rougegorge familier	BF, P7, GI, PI	0.34	0.001	NUMPAT
Rougequeue noir ?	(BF, GI)	0.32	0.010	PATSIZ+NUMPAT
Tarier pâtre	LB, P2, P1, LH	0.41	0.000	PATSIZ
Merle noir	PH, GI, BF, PI	0.21	0.017	SHANDIV
Grive musicienne	BF, PH	0.17	0.035	SHANDIV
Pouillot de Bonelli	GI, PI	0.22	0.014	F1ACP
Pouillot véloce	P7	0.22	0.014	F1ACP
Roitelet triple-bandeau	GI, P7	0.47	0.000	NUMPAT
Gobemouche gris	RF, PI, BF, GI	0.25	0.032	NUMPAT+SHAPEIND
Sittelle torchepot	GI	0.25	0.007	NUMPAT
Grimpereau des jardins	GI, P7, PI	0.13	0.061	NUMPAT
Pie-grièche écorcheur*	PF, LB, P2, PH	0.52	0.001	PATSIZ+SHANDIV+CONTAG
Corneille noire	PH, BF, LH, PI	0.39	0.010	PATSIZ+SHANDIV+SHAPEIND
Etourneau sansonnet	PH, GI, BF	0.21	0.017	PATSIZ
Pinson des arbres	P7, RF, GI	0.19	0.086	SHANDIV+NEARNEIG
Linotte mélodieuse	PH, P2, CR, LB	0.64	0.000	PATSIZ+F1ACP+NUMPAT+F2ACP
Chardonneret élégant	PH	0.15	0.044	SHAPEIND
Verdier d'Europe	PH	0.15	0.044	CONTAG

6.7. Réponses comparées des assemblages d'espèces

Afin de quantifier l'influence des variables combinées de parcelle et de paysage sur les assemblages d'espèces (oiseaux, carabiques, araignées, plantes), nous avons procédé à une série d'analyse de co-inertie entre les 4 tableaux de composition spécifique traités par AFC (voir paragraphes précédents) et le même tableau de 12 variables stationnelles et spatiales traité par ACP sur matrice de corrélations (Dolédec & Chessel 1994). Les résultats des 4 analyses de co-inertie et les poids canoniques des variables sur chaque axe sont présentés dans le Tableau 23. Seules les analyses oiseaux et plantes montrent un test de permutation proche de la significativité, en raison du faible nombre de parcelles, mais pour les araignées et les carabiques les corrélations sont encore importantes pour les deux axes pris séparément.

Tableau 23: Résultats des analyses de co-inerties et poids canoniques des 12 variables stationnelles et spatiales sur les deux premiers facteurs

	Birds		Carabids		Spiders		Plants	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Canopy height	-0.537	0.093	-0.518	0.512	0.562	-0.071	-0.539	-0.107
Shrub layer cover	0.231	-0.341	0.005	-0.389	-0.46	-0.1	0.452	-0.128
Grass layer cover	0.092	0.421	0.217	0.313	-0.04	0.263	-0.097	0.546
Bare soil cover	-0.158	-0.249	-0.051	-0.395	-0.36	-0.232	0.358	-0.122
Mean patch size	0.413	-0.241	0.303	-0.018	-0.18	0.217	0.196	-0.182
Edge density	-0.391	-0.008	-0.364	-0.157	0.23	-0.352	-0.286	0.147
Shannon index	-0.121	-0.337	-0.16	-0.166	-0.06	-0.409	-0.11	-0.462
Shape index	-0.289	-0.302	-0.231	0.373	0.378	0.372	-0.332	-0.192
Dist nearest oak stand	0.320	-0.012	0.506	0.242	-0.3	0.279	0.232	0.065
Mature pine cover	0.002	0.397	0.184	0.019	0.052	0.107	-0.068	0.445
Deciduous stand cover	-0.308	-0.179	-0.271	-0.098	0.085	-0.543	-0.216	-0.101
Crop cover	0.078	-0.428	-0.128	-0.267	0.065	0.015	-0.142	-0.377
Correlations	0.83	0.77	0.73	0.70	0.85	0.83	0.80	0.82
Co-inertia	1.41		2.08		1.80		1.38	
RV coefficient	0.53		0.32		0.53		0.49	
Monte-Carlo test	0.014		NS		NS		0.038	

Pour les oiseaux (Fig 30), la structure de l'AFC de départ est bien conservée, et montre l'importance de la hauteur de la strate arborée (Canopy height) et des indices de fragmentation (Mean patch size et Edge density) sur l'axe 1 et du recouvrement des strates buissonnantes et herbacées (Shrub and Grass layer) et du pourcentage de pins et de cultures (Mature pine cover) dans le paysage environnant pour l'axe 2 (Tab 23 et Fig. 31).

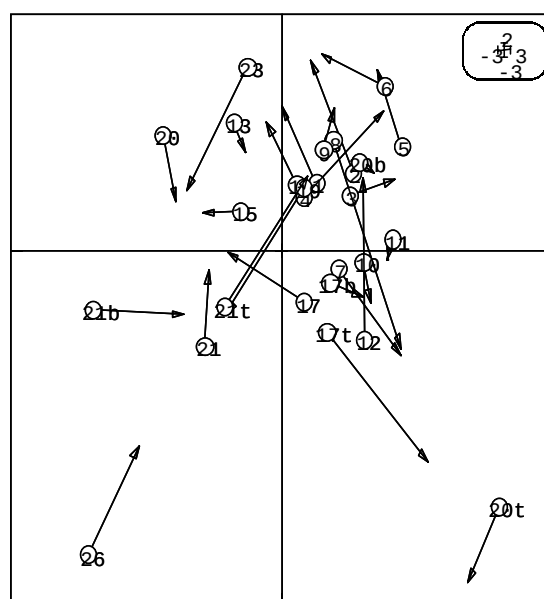


Fig. 30 Différences entre la position des 27 parcelles ISLANDES prédites par les variables environnementales et leur compositions spécifiques dans l'analyse de co-inertie oiseaux

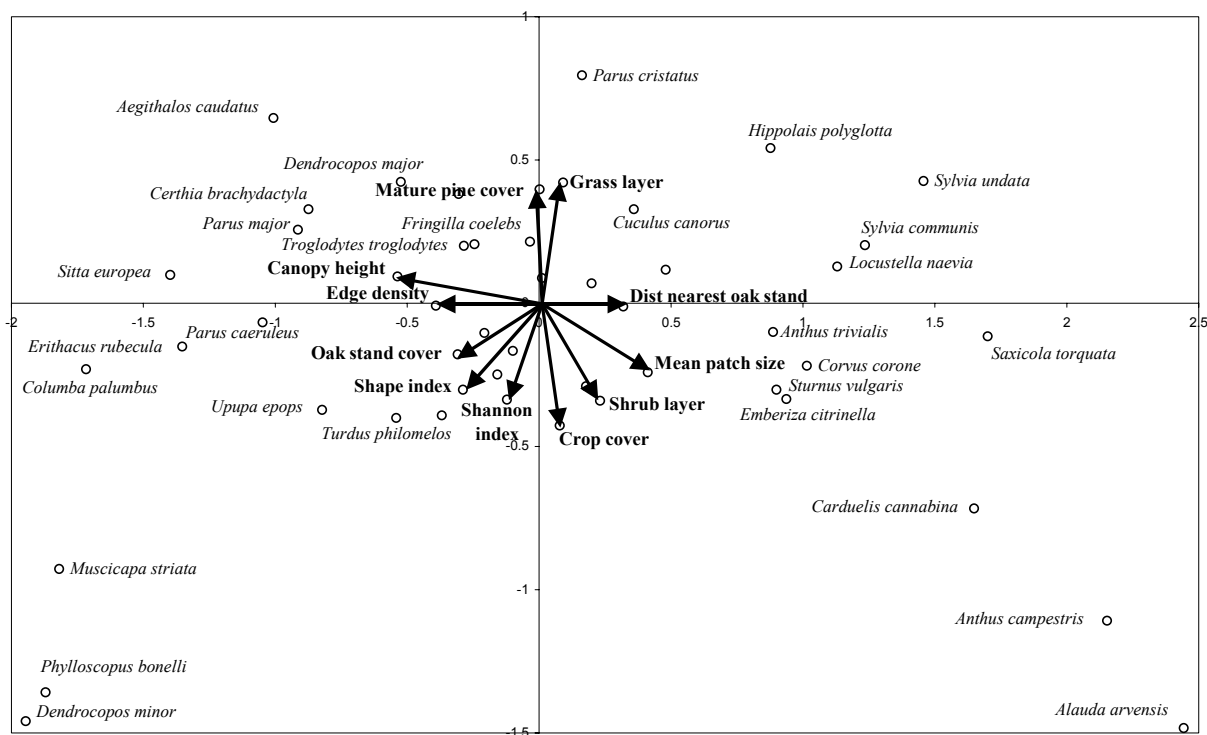


Fig. 31 Ordination de 39 espèces d'oiseaux et poids canoniques des 12 variables environnementales dans l'analyse de co-inertie oiseaux

Pour les carabiques, la structure est moins bien conservée, certaines parcelles montrant une nette dichotomie entre la composition en espèces et les variables environnementales associées, par exemple les parcelles 26 et 23 (Fig. 32). Néanmoins, à quelques exception près (*Carabus nemoralis*, *Steropus madidus*), l'ordination des espèces est globalement respectée et les variables les plus importantes sont la hauteur de la strate arborée et la distance aux feuillus les plus proches sur l'axe 1 et la structure de la végétation à l'échelle parcelle sur l'axe 2, en particulier le taux de sol nu (Fig. 33).

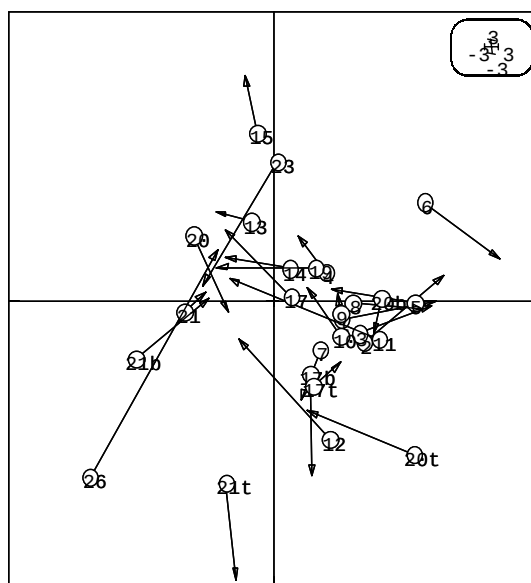


Fig. 32. Différences entre la position des 27 parcelles ISLANDES dans l'analyse de co-inertie carabiques

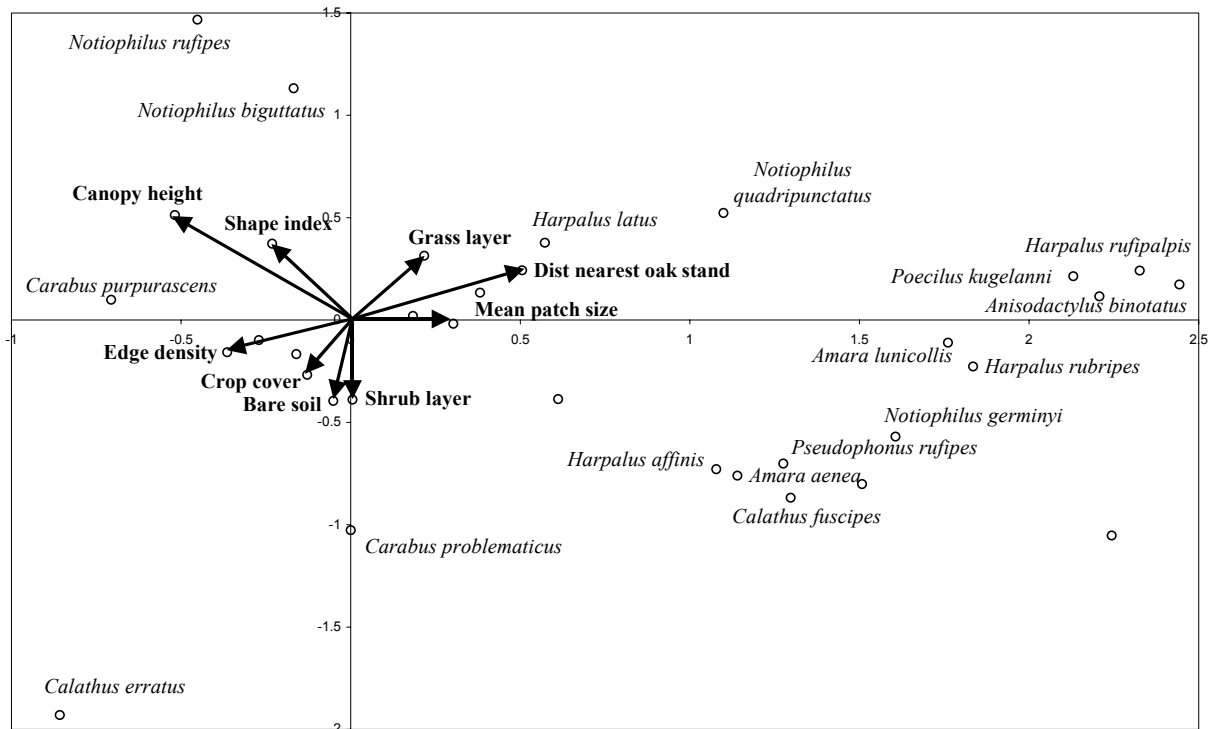


Fig. 33 Ordination de 22 espèces de carabiques et poids canoniques des 12 variables environnementales dans l'analyse de co-inertie carabiques

Pour les araignées, la structure est globalement conservée (Fig. 34) mais les assemblages d'espèces des parcelles situées aux extrémités des axes sont mal corrélés aux variables environnementales correspondantes (parcelles 12, 21t, 21b, 20). Les variables les mieux corrélées avec les axes sont ici encore la hauteur de la strate arborée et le recouvrement de la strate buissonnante pour l'axe 1, le pourcentage de feuillus à 500 m autour des parcelles et l'indice de Shannon sur l'axe 2 (Fig 35 et Tab 23).

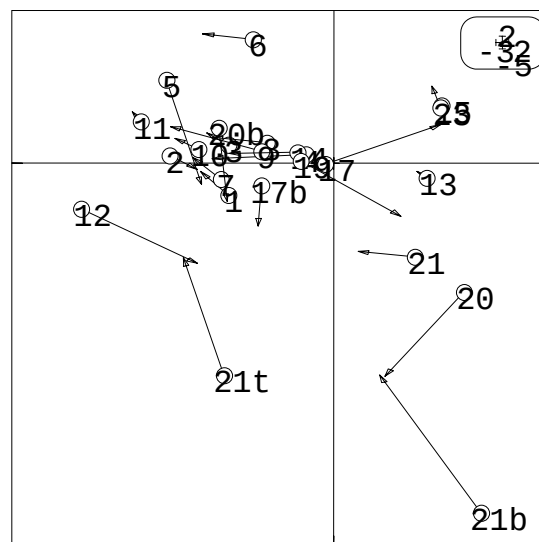


Fig. 34 Différences entre la position de 24 parcelles ISLANDES dans l'analyse de co-inertie araignées

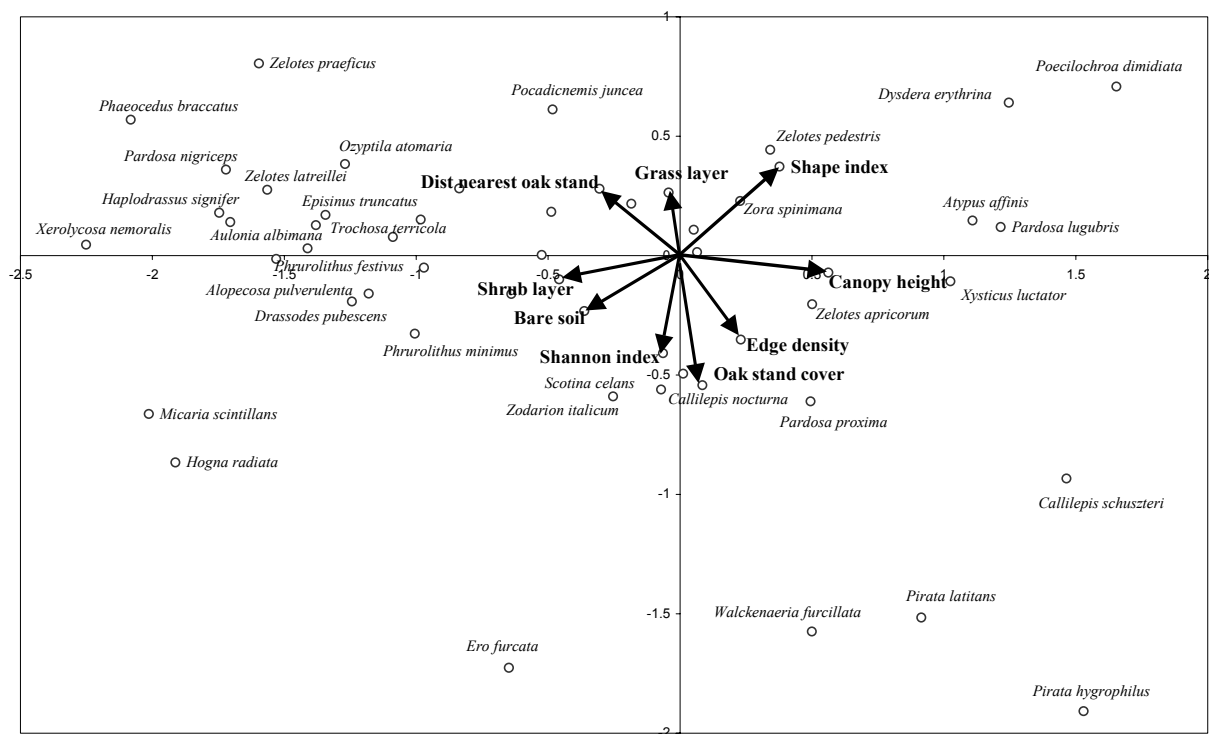


Fig. 35 Ordination de 44 espèces d'araignées et poids canoniques des 12 variables environnementales dans l'analyse de co-inertie araignées

Enfin, les assemblages de plantes (Tab 23) semblent répondre aux mêmes variables stationnelles et spatiales que les assemblages d'araignées, ce qui rejoint les résultats observés au niveau de la richesse spécifique (cf chapitre 6.2.). Ainsi, cette série d'analyses de co-inertie confirme d'une part la variabilité des réponses des différents taxa prédateurs aux variables stationnelles et spatiales, mais aussi des tendances communes :

- (i) importance de la hauteur de la strate arborée, donc de l'âge de la parcelle pour tous les groupes, et du problème de confusion de facteurs entre gestion et composition en essences de la parcelle;
- (ii) combinaison de variables décrivant la structure interne du peuplement et de variables de paysage dès les premiers axes d'ordination, quoique de manière moins marquée pour les araignées;
- (iii) importance de la fragmentation, de l'hétérogénéité spatiale et des effets de lisière, pour tous les groupes et en particulier pour les oiseaux et les carabiques;
- (iv) importance de la distribution des îlots feuillus dans le paysage et de leur connectivité, pour tous les groupes et en particulier pour les carabiques et les araignées.

7. DISCUSSION

7.1. Valeur indicatrice des différents taxa

Cette étude a permis de démontrer d'une part que l'utilisation conjointe de différents groupes taxonomiques était intéressante, voire indispensable dans les analyses des relations entre biodiversité et gestion forestière, d'autre part que tous n'avaient pas la même valeur indicatrice. La complexité des réponses et l'absence de corrélations entre celles des différents taxa reflète la complexité des facteurs explicatifs en jeu. Ceux-ci sont d'ordre biogéographique (pool d'espèces aptes à coloniser les îlots feuillus dans un paysage dominé par les plantations de pins depuis des décennies), historique (ancienneté de l'isolation), sylvicole (modes de gestion du sous-bois mais aussi des habitats relictuels non-forestiers comme les bords de piste, les zones humides, les landes ou les parefeux), abiotiques (degré d'humidité stationnelle notamment) ou spatiaux (connectivité des habitats entre eux en fonction des capacités de dispersion des espèces, degré de fragmentation de la pinède par d'autres occupations du sol).

Si les oiseaux et les plantes se sont avérés d'excellents indicateurs, robustes et rapidement échantillonnables, et montrant de nettes réponses aux variables stationnelles et spatiales, champignons supérieurs et araignées se sont avérés plus délicats d'utilisation. D'abord la difficulté d'échantillonnage est grande pour les champignons supérieurs, ou aucune méthode standardisée ne semble exister, et l'observateur extrêmement tributaire des conditions météorologiques automnales. Ensuite, araignées et champignons supérieurs se distinguent par un grand nombre d'espèces rendant encore plus grande la complexité des réponses et la difficulté d'identification, requérant le plus souvent l'aide d'un spécialiste.

Les Coléoptères carabiques sont un bon compromis entre la rapidité d'échantillonnage et la (relative) facilité d'identification liée à un faible nombre d'espèces. Leurs réponses aux facteurs étudiés sont assez nettes, tant à l'échelle de la parcelle que du paysage, et peuvent être aisément comparées à une abondante littérature. Le seul problème rencontré avec les carabiques est le faible nombre d'espèces caractéristiques des îlots feuillus et des parcelles forestières âgées en général, pour ces espèces à faible capacité de dispersion dans un habitat si isolé à l'échelle du paysage et de la région d'étude. Ce problème pourra être résolu à l'avenir par l'utilisation de pièges à bandes collantes permettant de capturer les carabiques *Lebiinae*, prédateurs corticoles, qui viendront compléter les assemblages de carabiques mis en évidence ici par type de peuplement. Enfin, l'utilisation d'un groupe d'insectes phytophages comme les Lépidoptères Rhopalocères permettrait de mieux comprendre les relations entre diversité floristique et biodiversité à l'échelle du paysage.

7.2. Influence de la succession forestière

Le stade de la succession forestière (ou du cycle sylvicole) s'est avéré être le facteur explicatif le plus important de la dynamique de la biodiversité en forêt landaise, à la fois au niveau de la richesse spécifique, de la composition des assemblages d'espèces que des réponses individuelles des espèces. Ce facteur, essentiellement lié à la rotation des coupes rases, et pouvant être approché de manière simple par l'âge de la parcelle (ou le temps passé depuis la coupe) ou mieux la hauteur moyenne de la canopée, gouverne à la fois la composition spécifique à l'échelle de la parcelle et l'organisation spatiale et temporelle de la mosaïque paysagère.

Ce travail a montré que les milieux ouverts incluant les premiers stades de la sylviculture du pin étaient les plus riches en espèces pour les carabiques, et qu'ils abritaient une bonne partie des espèces rares de plantes, d'araignées et d'oiseaux du paysage forestier landais. D'un point de vue biogéographique et historique, on peut émettre l'hypothèse que cette richesse actuelle est due à l'adaptation d'un certain nombre d'espèces de la lande pâturée, qui était le paysage dominant jusqu'au XIX^{ème} siècle, aux habitats secondaires constitués par les parcelles de pins maritimes âgés de moins de 10 ans. Le maintien du régime de coupe actuel, en favorisant la fragmentation d'une pinède de plantation pauvre en espèces (35 à 45 % de la surface des 4 paysages étudiés est occupée par des milieux ouverts) par des milieux ouverts beaucoup plus riches, est le facteur-clé permettant de maintenir la biodiversité actuelle dans le paysage landais.

A l'autre extrémité du cycle sylvicole, les parcelles de pins âgées hébergent un certain nombre d'espèces généralistes forestières, en particulier quand un sous-étage de feuillus est présent, mais le déficit en classes d'âges de plus de 50 ans, le débroussaillage systématique des sous-bois et la fragmentation des parcelles sont autant de facteurs expliquant le déficit en espèces observé dans les classes 10-30 ans et l'absence d'espèces réellement forestières dans le massif. Ainsi, c'est la présence d'autres types de peuplements au voisinage des

parcelles de pins qui fait augmenter localement la biodiversité, que ce soit des milieux ouverts, des zones humides ou des îlots de feuillus.

7.3. Influence des îlots feuillus : effet parcelle ou effet paysage ?

Pour tous les groupes taxonomiques étudiés et à tous les niveaux d'organisation de la biodiversité (espèces, assemblages, richesse spécifique) et d'échelles spatiales (parcelle, paysage, région), la présence et la distribution des îlots de feuillus dans le paysage s'avère être le second facteur-clé déterminant l'organisation de la biodiversité dans le paysage landais. En particulier, la présence de feuillus âgés à l'échelle de la parcelle a un impact positif très net sur la richesse et la composition floristique et macrofongique, mais également sur la biomasse totale des invertébrés en général et des araignées et des carabiques en particulier, et sur la richesse et la composition en araignées et en oiseaux nicheurs, avec la présence d'assemblages particuliers aux îlots feuillus pour ces deux derniers groupes malgré leur faible surface et leur isolation dans le paysage. Cependant, la présence de feuillus dans la parcelle a peu d'impact sur la richesse en carabiques du sol, qui est maximale en milieux ouverts, et en l'absence d'assemblages d'espèces réellement caractéristiques au niveau régional.

Cet effet stationnel des feuillus se double d'un effet spatial : le pourcentage de feuillus dans un rayon de 500 m autour de la parcelle et la distance aux feuillus les plus proches, indépendamment du type de parcelle considérée, sont en effet corrélés à beaucoup de paramètres de biodiversité, comme la richesse en plantes et en araignées, la composition des assemblages d'oiseaux, de carabiques et d'araignées, et l'abondance de plusieurs espèces généralistes forestières (Chèvrefeuille, Pigeon ramier, Pic vert, Troglodyte, Rouge-gorge, Grives musicienne et draine, Pouillot véloce, Sittelle, Pinson, *Carabus purpurascens*, *C. problematicus*, *Pardosa lugubris*, *Zelotes apricorum*) et de quelques oiseaux spécialistes des feuillus dans la zone étudiée (Torcol, Pic épeichette, Mésange bleue).

De plus, la plupart des espèces spécialistes des îlots feuillus (par exemple : Huppe, Torcol, Pic épeichette, Rougequeue à front blanc, Mésange bleue, Pouillot de Bonelli, Roitelet triple-bandeau pour les oiseaux, *Notiophilus rufipes* pour les carabiques, *Poecilochroa dimidiata* pour les araignées) sont corrélées à l'indice de forme de la parcelle (ratio périmètre / surface) plutôt qu'à la présence de feuillus aux alentours indiquant que pour ces espèces les caractéristiques internes de l'îlot sont plus importantes que le paysage environnant, tandis que pour les généralistes c'est l'inverse. Il est probable que ces îlots qui ont toujours existé sous cette forme dans le paysage landais jouent un rôle dans le cycle biologique de beaucoup d'espèces généralistes forestières qui se dispersent ensuite à partir d'eux dans le paysage : par exemple comme refuge en hiver et ressource alimentaire pour les passereaux sédentaires comme le Troglodyte, ou zones de reproduction et/ou d'hivernation pour certains carabiques (*Carabus purpurascens*, *Nebria brevicollis*).

Enfin, un effet négatif de la proximité de feuillus semble exister pour un certain nombre d'espèces de carabiques et d'araignées typiques des landes ouvertes (*Harpalus rufipalpis*, *Anisodactylus binotatus*, *Poecilus kugelanni* pour les carabiques, *Episinus truncatus*, *Pardosa nigriceps*, *Zelotes praeficus* pour les araignées). Trois hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène : un artefact d'échantillonnage si toutes les landes ouvertes échantillonnées avaient été situées loin des îlots feuillus, ce qui n'est pas le cas, un effet de la fragmentation des milieux ouverts dans les paysages les plus fragmentés qui sont aussi les plus riches en feuillus, enfin une prédation plus grande de ces espèces à proximité des feuillus en raison de l'abondance plus grande des prédateurs, notamment d'oiseaux insectivores s'alimentant sur ce type de proies. Ces deux dernières hypothèses ne sont d'ailleurs pas antinomiques et seraient très proches de celles avancées pour expliquer une abondance plus faible d'insectes défoliateurs à proximité des feuillus (cf 1^{ère} partie).

7.4. Les effets de paysage : hétérogénéité ou fragmentation ?

L'analyse de la structure du paysage a montré que le paysage landais était organisé selon un double gradient de fragmentation (taille moyenne des parcelles, densité de lisières) et d'hétérogénéité spatiale (indice de Shannon mesurant l'imbrication d'habitats différents au sein de la pinède). Ces variables se sont avérées importantes pour la richesse et la composition spécifique en oiseaux, et dans une moindre mesure pour la composition en plantes et en araignées, tandis que l'hétérogénéité spatiale semble avoir un effet négatif sur la richesse en carabiques, beaucoup plus élevée en milieux ouverts (cf paragraphe précédent). Beaucoup d'espèces de milieux ouverts s'avèrent en effet sensibles à la fragmentation de leur habitat par la pinède (Faucon crécerelle, Alouette des champs, Pipit rousseline, Tarier pâle, Pie-grièche écorcheur, Linotte, *Carabus nemoralis*) tandis que les effets de lisière et d'hétérogénéité favorisent plutôt les espèces liées aux feuillus, du fait de la corrélation entre

hétérogénéité et présence de feuillus dans les paysages étudiés (Huppe, Torcol, Pic épeichette, Accenteur mouchet, Merle, Grive musicienne, Pouillot de Bonelli, Gobemouche gris, Sittelle, *Carabus purpurascens*). Pour les plantes et les araignées, plus sensibles aux échelles stationnelles et à fort pouvoir de dispersion, c'est plutôt la présence de tel ou tel habitat, donc la composition du paysage qui joue à cette échelle tandis qu'oiseaux et carabiques sont plus sensibles à la structure du paysage, les premiers en raison de la taille des domaines vitaux dépassant le plus souvent la seule parcelle dans la forêt fragmentée des Landes de Gascogne et les seconds en raison du degré de connectivité entre habitats pouvant faire obstacle à la dispersion pour les espèces aptères.

Les perspectives de recherche issues du présent travail sont maintenant de mieux définir les niveaux de fragmentation et d'hétérogénéité optimaux pour la biodiversité dans le massif landais, sachant que ceux-ci ne sont pas perçus de la même manière par tous les groupes taxonomiques, et à l'intérieur de ceux-ci par les groupes fonctionnels d'espèces en fonction de leurs aptitudes à la dispersion, donc de leurs traits biologiques. De plus, même si l'hétérogénéité spatiale semble globalement avoir un effet positif soit directement (oiseaux), soit par le biais de la composition de la mosaïque paysagère (plantes, araignées, probablement champignons), celle-ci peut à partir d'un seuil donné être perçue comme de la fragmentation de l'habitat par certains groupes d'espèces (oiseaux, carabiques et araignées de milieux ouverts) ayant une valeur patrimoniale élevée. D'une manière générale, d'une part la diversification des types de peuplement forestier et des modes d'exploitation forestière (développement des feuillus par plantations, coupes de régénération, en haies ou sous-étage et gestion plus douce de la végétation du sous-bois), d'autre part la conservation, voire la restauration des habitats subnaturels "interstitiels" à la pinède sont les deux voies à privilégier pour le gestionnaire soucieux de favoriser la biodiversité dans le massif landais.

8. REFERENCES

- Asselin A., Baudry J. 1989 Les aranéides dans un espace agricole en mutation. *Acta Oecologica*. 10 : 143-156.
- Atauri J.A., de Lucio J.V. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159.
- Balent G., Courtiade B. 1992. Modelling bird communities / landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* 6 : 195-211.
- Battisti A., Bernardi M., Ghirlado C. (2000) Predation by the Hoopoe (*Upupa epops*) on pupae of *Thaumetopoea pityocampa* and the likely influence on other natural enemies. *BioControl*. 45 : 311-323.
- Baudry J., Burel F., Aviron S., Martin M., Ouin A., Pain G., Thenail C. 2003. Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecology* 18:303-314.
- Berg A. 1997. Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study* 44: 355-366.
- Bibby C.J., Aston N., Bellamy P.E. 1989 Effects of broadleaved trees on birds of upland conifer plantations in North Wales. *Biological Conservation* 49 : 17-29.
- Bishop L., Riechert S.E. 1990 Spider colonization of agroecosystems: mode and source. *Environmental Entomology* 19 : 1738-1745.
- Boutet, J.Y., Petit P. 1985 Première approche de l'écologie des oiseaux des Landes de Gascogne. In : *La Grande Lande. Histoire naturelle et géographie historique*. CNRS / Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne : 483-495.
- Burel, F., Baudry, J. 1994 Reaction of ground beetles to vegetation changes following grassland dereliction. *Acta Oecologica*, 15 : 401-415.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. et Lefeuvre, J.C. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 19 : 47-60.
- Coulon J., Marchal P., Pupier R., Richoux P., Allemand R., Genest L.C. & Clary J. 2000 *Coléoptères de Rhône-Alpes : Carabiques et Cicindèles*. Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, Société Linnéenne de Lyon : 193 p.
- Deconchat M., Balent G. 2001 Vegetation and bird community dynamics in fragmented coppice forests. *Forestry* 74 : 105-118.
- Desender, K., Bosmans, R. 1998 Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on set-aside fields in the campine region and their importance for nature conservation in Flanders (Belgium). *Biodiv. Conserv.* 7 : 1485-1493.
- Desender, K., Turin, H. 1989 Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four West-European countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). *Biol. Conserv.*, 48 : 277-94.
- Di Pietro, F., Genin, A. 2001 Les bordures de champ : diversité, déterminants agricoles et paysagers, effets sur la biodiversité et sur la lutte intégrée en zone de grande culture. *Actes des Journées IALE France, Rouen, oct. 2001*.
- Dolédec, S., Chessel, D. 1994. Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31: 277-294.
- Duelli P., 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., Studer M., Marchand I., Jakob S. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54 : 193-207.

- Dufrène, M., Lebrun, P. 1997 *Les Coléoptères Carabides*. Système d'informations sur la biodiversité en Wallonie : <http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/especes/cew/cew93/carabides.html>
- Edenius L., Sjöberg K. 1997. Distribution of birds in natural landscape mosaics of old-growth forests in northern Sweden: relations to habitat area and landscape context. *Ecography* 20: 425-431.
- Estades, C.F. 2001. The effect of breeding-habitat patch size on bird population density. *Landscape Ecology* 16 : 161-173.
- Estades, C.F., Temple, S.A. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9 : 573-585.
- Eversham, B., Telfer, M. 1994 Conservation value of roadside verges for stenotopic heathland Carabidae: corridors or refugia? *Biodiv. Conserv.* 3 : 538-45.
- Ferris R., Peace A.J., Newton A.C. 2000. Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Forest Ecol. Manage.* 131 : 255-267.
- 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.
- Frank, T., Nentwig W. 1995. Ground dwelling spiders (Araneae) in sown weed strips and adjacent fields. *Acta Oecologica* 16: 179-193.
- GEREA, 1985. *Intérêt écologique et fragilité des zones humides des Landes de Gascogne*. Ministère de l'Environnement / Ministère de l'Agriculture / Conseil Régional d'Aquitaine, 96 p.
- GEREA, 1990. *Impacts du défrichement sur l'environnement dans le massif forestier des Landes de Gascogne*. Ministère de l'Environnement / Ministère de l'Agriculture : 104 p.
- Hänggi A., Stöckli E., Nentwig W. 1995. *Habitats of central European spiders*. Centre suisse de cartographie de la faune – Miscellanea Faunistica Helvetiae : 460 p.
- Hobson K.A., D.A. Kirk & A.R. Smith, 2000. A multivariate analysis of breeding bird species of western and central Canadian boreal forests : stand and spatial effects. *Ecoscience* 7 : 267-280.
- vom Hofe H., Gerstmeier R. 2001. Ecological preferences and movement patterns of carabid beetles along a river bank. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 56: 313-320.
- Huhta E. & Jokimäki J., 2001. Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines : the impact of fragmentation caused by forestry. *Ecography* 24:431-440.
- Hůrka, K. 1996 *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlin : 565 p.
- Jeannel, R. 1941-1942 *Faune de France : Coléoptères Carabiques*. Tomes 39 et 40 : 1173 p.
- Jeanneret, P., Schüpbach, B., Pfiffner, L., Walter T. 2003. Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18 : 253-263.
- Jokimäki J., Huhta E., Mönkkönen, M. & Nikula, A., 2000. Temporal variation of bird assemblages in moderately fragmented and less-fragmented boreal forest landscapes : a multi-scale approach. *Ecoscience* 7 : 256-266.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8 : 1417-1433.
- Judas, M., Dornieden K., Strothmann, U., 2002. Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level. *Journal of Biogeography* 29 : 491-508.
- 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. *Forest Ecol. Manage.* 148 : 271-286.
- Larsson, T. B., 2001. Biodiversity evaluation tools for european forests. *Ecological Bulletins* 50 : 237 p.
- Lescourret, F., Genard, M. 1994 Habitat, landscape and bird composition in mountain forest fragments. *J. Env. Manage.* 40 : 317-328.
- Lindenmayer, D.B., Mc Intyre, S., Fischer, J. 2003. Birds in eucalytus and pine forests : landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. *Biological Conservation* 110 : 45-53.
- Mac Garigal K, Marks B., 1994. *Fragstats : spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Oregon State University, 67 p.
- Magura T., Kődöböcz V., Tothmérész B., 2001. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography* 28 : 129-138.
- Mazerolle M.J., Villard M.A., 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* 6:117-124.
- Millan de la Peña N., Butet A., Delettre Y., Morant P., Burel F., 2003. Landscape context and carabid beetles (*Coleoptera Carabidae*) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 94 : 59-72.
- Muller, Y. 1997 Les oiseaux de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord. *Ciconia* 21 : 1-347.
- Oliver, I., Mac Nally R., York, A. 2000. Identifying performance indicators of the effects of forest management on ground-active arthropod biodiversity using hierarchical partitioning and partial canonical correspondence analysis. *Forest Ecology and Management* 139 : 21-40.
- Ozenda, P. 1994. *Végétation du continent européen*. Delachaux et Niestlé, Lausanne : 271 p.
- Pontcharraud, L. 2002 *Structure du paysage et biodiversité en forêt landaise*. Rapport de DESS Sigma, INRA Bordeaux - ENSAT / Université Toulouse Le Mirail : 59 p.
- Prodon, R. 1988. *Dynamique des systèmes avifaune-végétation après déprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes siliceuses*. Thèse, Université Paris 6.
- Prodon, R. 1992. Animal communities and vegetation dynamics : measuring and modelling animal community dynamics along forest successions. In : Teller, A., Mathy, P., Jeffers, J.N.R (eds) *Responses of forest ecosystems to environmental changes*. Elsevier Applied Science, London : 126-141.
- Prodon, R., Lebreton, J. D. 1994. Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*, 44: 69-91.

- Sawchik J., Dufrêne M., Lebrun P. 2003. Estimation of habitat quality based on plant community, and effects of isolation in a network of butterfly habitat patches. *Acta Oecologica* 24: 25-33.
- Schtickzelle N., Baguette M. 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 72: 533-545.
- Simberloff D. 1999 The role of science in the preservation of forest biodiversity. *For. Ecol. Manag.* 115: 101-111.
- Tessier, F. 2000 Catalogue des Coléoptères Carabiques du Lot et Garonne. *Bull. Soc. linn. Bordeaux* 28 : 56 p.
- Thomas, H., Dauphin, P. 2001 Données entomologiques de plages et de dunes littorales au sud des Landes (40). *Bull. Soc. linn. Bordeaux* 29 : 115-128.
- Timbal J. 2002 Influence de la sylviculture sur la composition floristique des landes humides de Gascogne. *Actes du Colloque "Landes et Directive Habitats"*, Limoges, 12-14 sept. 2002.
- Timbal J., Maizeret C. 1998 Biodiversité végétale et gestion durable de la forêt landaise : bilan et évolution. *Rev. For. Fr.* 5 : 403-424.
- Van Halder I., Archimbaud C., Jourdain B. 2002. Les libellules en Gironde, résultats de 4 années de prospection. *Le Courbageot* 19 : 11-24.
- Van der Merwe M., Dippenaar-Schoeman A.S., Scholtz C.H. 1996. Diversity of ground-living spiders at Ngome State Forest, Kwazulu/Natal : a comparative survey in indigenous forest and pine plantations. *Afr. J. Ecol.* 34 : 342-350.
- Van Wilgenburg S.L., Mazerolle D.F. & Hobson K.A., 2001. Patterns of arthropod abundance, vegetation and microclimate at boreal forest edge and interior in two landscapes: implications for forest birds. *Ecoscience* 8 : 454-461.

9. ANNEXES

	JF4	JF1	JP	VP	VF	PF
Richesse	30.8	30.5	17.3	16.3	32.5	31.5
Abondance	21.8	20.9	15.7	22.7	29.4	33.1
<i>Filago minima</i>	0.21	0	0	0	0	0
<i>Luzula forsteri</i>	0.21	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0.21	0	0.06	0	0	0
<i>Juncus articulatus</i>	0.08	0.31	0	0	0	0
<i>Juncus bufonius</i>	0	0.21	0	0	0	0
<i>Erica ciliaris</i>	0	0.21	0.06	0	0	0
<i>Aira praecox</i>	0.06	0.42	0.13	0	0	0
<i>Halimium alyssoides</i>	0.29	0.78	0.38	0	0	0
<i>Rubus ulmifolius</i>	0.35	0.31	0.5	0	0	0
<i>Phytolacca americana</i>	0.41	0.42	0	0	0	0
<i>Conyza canadensis</i>	0.28	0.21	0.13	0	0	0
<i>Erica tetralix</i>	0.13	0.33	0.31	0	0	0
<i>Ulex europaeus</i>	2.12	1.21	1.25	1.13	0.75	0.63
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	1.38	0.79	0.22	1.13	0.44	1.25
<i>Agrostis capillaris</i>	1.02	0.56	0.75	0	0.63	0.13
<i>Robinia pseudacacia</i>	0.39	0.35	0	0	0.13	0.25
<i>Senecio vulgaris</i>	0.21	0.21	0	0	0	0.13
<i>Hypochaeris radicata</i>	0.23	0.35	0.25	0.13	0	0
<i>Rumex acetosella</i>	0.1	0.52	0.09	0	0.25	0
<i>Calluna vulgaris</i>	1.04	1.6	0.94	0.44	0.38	0.75
<i>Erica cinerea</i>	0.77	0.85	0.69	0.63	0.13	0.5
<i>Salix acuminata</i>	0.07	0.42	0	0	0	0.31
<i>Senecio sylvaticus</i>	0.15	0.49	0	0.06	0	0
<i>Ulex minor</i>	0.5	1.04	1.06	0.25	0.19	0.13
<i>Luzula multiflora</i>	0.11	0.06	0.13	0	0	0.13
<i>Potentilla erecta ssp erecta</i>	0.17	0.08	0.13	0.25	0.13	0.13
<i>Pinus pinaster</i>	0.52	0.43	2	3.5	0.63	1.75
<i>Molinia caerulea ssp caerulea</i>	2.13	2.56	2.75	4.25	1	2.5
<i>Agrostis curtisii</i>	0.25	0.46	0.16	0.5	0.19	0.19
<i>Simethis mattiazzii</i>	0.4	0.23	0.34	1	0.06	0.13
<i>Solidago virgaurea</i>	0.21	0.1	0	0.25	0.13	0
<i>Hieracium umbellatum</i>	0.08	0.1	0	0.13	0.13	0.06
<i>Pteridium aquilinum</i>	2.13	1.42	1.38	3.25	0.56	3
<i>Betula pendula</i>	0.33	0.33	0	0	0.94	0.63
<i>Carex pilulifera</i>	0.31	0.1	0	0	0.5	0.38
<i>Hedera helix</i>	0	0	0	0.38	0.75	1
<i>Holcus lanatus</i>	0.16	0	0.31	0	0.63	0.13
<i>Luzula campestris</i>	0.03	0.06	0	0	0.75	0.25
<i>Quercus robur</i>	0.44	0.34	0	1	4	3.25
<i>Rubus gr. fruticosus</i>	0.71	0.44	0.31	0.88	0.88	0.63
<i>Frangula dodonei</i>	0.17	0.19	0.25	1.25	1.75	1
<i>Lonicera periclymenum</i>	0.5	0.38	0.19	0.88	2.75	2.75
<i>Erica scoparia</i>	0.42	0.6	0.5	0.63	0.5	0.75
<i>Quercus rubra</i>	0.33	0.33	0	0	0.25	0.38
<i>Quercus toza</i>	0.33	0.33	0.03	0	0	0.81
<i>Rubia peregrina</i>	0.21	0	0	0	0.06	0.5
<i>Teucrium scorodonia</i>	0.47	0.04	0.13	0.63	0.38	0.88
<i>Ilex aquifolium</i>	0	0.1	0	0	0.75	0.5
<i>Prunus serotina</i>	0.52	0.48	0	0	0.19	0.88
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.29	0	0	0	0.38	0.88
<i>Arenaria montana</i>	0.23	0	0	0.13	0.25	0.38
<i>Danthonia decumbens</i>	0	0	0	0	0.5	0
<i>Poa pratensis</i>	0	0	0	0	0.25	0
<i>Quercus suber</i>	0	0	0	0	0.25	0
<i>Rumex sanguineus</i>	0	0	0	0	0.25	0
<i>Solidago gr canadensis</i>	0	0	0	0	0.5	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	0	0.25	0
<i>Melampyrum pratense</i>	0	0	0	0	0.63	0.13
<i>Festuca heterophylla</i>	0	0	0	0	1.13	0.06
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0	0	0	0	1.5	0.19
<i>Betula pubescens</i>	0	0	0	0	0.13	0.25
<i>Crataegus monogyna</i>	0	0	0	0	0.06	0.38
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0.19	0.5
<i>Ruscus aculeatus</i>	0	0	0	0	0.06	0.56
<i>Arbutus unedo</i>	0	0	0	0	0	0.5
<i>Hypericum pulchrum</i>	0	0	0	0	0	0.19
<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0.25
<i>Osmunda regalis</i>	0	0	0	0	0	0.13

Annexe 1 : Composition spécifique des communautés végétales par type de peuplement

	7	13	14	15	21	21b	22	23	24	abo	frq
Amanita asteropus							3			3	2
Amanita citrina	1			3	3		2		1	10	6
Amanita rubescens					1		1	1		3	4
Amanita muscaria					1					1	2
Amanita pantherina								1		1	2
Amanitopsis vaginata var. fulva		1		1	1	5	3	3	1	15	8
Leucocoprinus brebissonii	1				1					2	3
Agaricus cupreobrunneus					1					1	2
Boletus aestivalis							1			1	2
Boletus edulis					1					1	2
Xerocomus badius					2				3	5	3
Xerocomus ripariellus							1			1	2
Xerocomus subtomentosus							1	3		4	3
Xerocomus parasiticus								3		3	2
Gomphidius roseus							1			1	2
Chroogomphus rutilus								1		1	2
Paxillus panuoides	1									1	2
Paxillus involutus					3		2			5	3
Hygrophoropsis aurantiaca		2	3		4		3		1	13	6
Lactarius tabidus					2					2	2
Lactarius quietus					2		3	2	2	9	5
Lactarius plumbeus = L. turpis					2					2	2
Lactarius chrysorrheus						2		3		5	3
Lactarius camphoratus						2	2	3		7	4
Lactarius deliciosus							4			4	2
Lactarius hepaticus							1			1	2
Lactarius lacunarum							2			2	2
Lactarius omphaliformis							2			2	2
Lactarius uvidus								2		2	2
Suillus bovinus				5			3	3		11	4
Russula amoenolens				1						1	2
Russula nigricans		4			3		4	3		14	5
Russula drimeia			1	2	2		3			8	5
Russula drimeia var. melina							2			2	2
Russula amara					2					2	2
Russula ochroleuca					3					3	2
Russula vesca				3				1		4	3
Russula fragilis				3			1		2	6	4
Russula emetica var. sylvestris				3		1		1	4	9	5
Russula exalbicans						1				1	2
Russula delica							1			1	2
Russula delica var. chloroides								3		3	2
Russula krombholtzii								1		1	2
Russula densifolia								1		1	2
Russula chamaeleontina								1		1	2
Russula violeipes								1		1	2
Russula torulosa							1			1	2
Russula adusta									1	1	2
Russula turci									1	1	2
Cortinarius semisanguineus									3	3	2
Cortinarius mucifloides				1						1	2
Cortinarius bolaris				1			3	3		7	4
Cortinarius cinnamomeus				1						1	2
Cortinarius hinnuleus						1				1	2
Cortinarius violaceus					1					1	2
Cortinarius paleaceus		2						1		3	3
Cortinarius infractus							1			1	2
Cortinarius obtusus							3			3	2
Cortinarius torvus								1		1	2
Cortinarius (Scauri) sp.								1		1	2
Inocybe cf. gausapata								1		1	2
Inocybe obscura								1	1	2	3
Inocybe paludinella							1			1	2
Inocybe lacera				1						1	2
Hebeloma crustuliniforme							1			1	2
Hebeloma mesophaeum				1						1	2
Hygrocybe sp.				2						2	2
Tricholoma flavum							4			4	2
Tricholoma sulfureum				1			2	4		7	4
Tricholomopsis decorum									1	1	2
Collybia butyracea					2					2	2
Collybia fusipes								2		2	2
Collybia maculata						3				3	2
Collybia dryophila		2							2	4	3
Megacollybia platyphylla						2	3		1	6	4
Tephroclybe rancida					1					1	2
Clitocybe gibba				4				2	1	7	4
Clitocybe odora								3		3	2
Laccaria laccata	4	1		1				1		7	5
Laccaria amethystina				1	1	1	1	4		8	6
Mycena filipes				1				1		2	3
Mycena rorida					2					2	2
Mycena galericulata							1	1		2	3
Mycena galopus					1					1	2

Mycena inclinata								2		2	2
Mycena pura								2		2	2
Mycena urania				1	1					2	3
Mycena vulgaris			1							2	3
Mycena seynii										1	2
Mycena sanguinolenta										1	2
Mycena epipterygia										1	2
Marasmius bulliardii	1									1	2
Marasmiellus ramealis				1		1				2	3
Pluteus cervinus				2	2		1			5	4
Pluteus chrysophaeus				1						1	2
Pluteus cinereus fo. evenosus								1		1	2
Pholiotina togularis				2						2	2
Gymnopilus spectabilis					2					2	2
Gymnopilus penetrans	2	2	1		3	3			1	12	7
Clitopilus prunulus							1			1	2
Psathyrella candolleana							1	3		4	3
Psathyrella piluliformis				4	1	1				6	4
Hypholoma fasciculare	3			3	3		2		1	12	6
Hypholoma sublateralitium								1		1	2
Cystoderma amianthinum					1					1	2
Lycoperdon echinatum					1					1	2
Lycoperdon perlatum			1		1			3		5	4
Lycoperdon umbrinum							1			1	2
Scleroderma aerolatum								3	3	6	3
Scleroderma citrinum	1			2				2		5	4
Scleroderma geaster	1				2					3	3
Scleroderma verrucosum		1							1	2	3
Ramaria cinerea							1			1	2
Ramaria stricta					3		1	1	2	7	5
Piptoporus betulinus		2			4	1	2			9	5
Stereum hirsutum		1			3			2		6	4
Phellinus nigricans					1					1	2
Lenzites betulinus					4					4	2
Daedaleopsis confragosa		1			3		2			6	4
Coriolus versicolor					2	2		1		5	4
Chlorociboria aeruginascens					1					1	2
Oligoporus sp.					2					2	2
Tremella mesentericum					4	2				6	3
Cantharellus tubaeformis				1		3		3		7	4
Cantharellus cibarius				1			2			3	3
Cantharellus lutescens							4			4	2
Craterellus cornucopioides								2		2	2
Polyporus lentus				2						2	2
Ganoderma adspersum				1						1	2
Clavulinopsis helvola				3				3		6	3
Crepidotus variabilis						1				1	2
Omphalina fibula			3						2	5	3
Galerina sp.	1		1							2	3
Phallus impudicus			1							1	2
Cordyceps militaris			1				1	3		5	4
Armillaria ostoyae	2									2	2
Callistosporium xanthophyllum	2						1			3	3
Entoloma nidorosum							2			2	2
Entoloma sericeum	2									2	2
Fuligo septica	1									1	2
Pisolithus tinctorius	1							1	4	6	4
Telephora terrestris	3									3	2
Calodon nigrum							2			2	2
Phellodon tephroleucus							1			1	2
Coltricia perennis							1			1	2
Hydnellum spongiosipes							3			3	2
Hydnum repandum							1	2		3	3
Hygrophorus cossus							3			3	2
Leccinum scabrum							1			1	2
Nyctalis agaricoides							2	4		6	3
Nyctalis parasiticus							2	2		4	3
Postia tephroleuca							1			1	2
Lyophyllum semitale								1		1	2
Anthurus archeri							1			1	2
Phaeolus schweinitzii							1			1	2
Fistulina hepatica							2			2	2
Merulius tremellosus							1			1	2
Otidea onotica							2			2	2
Cyathipoda macropus							1			1	2
Helvella lacunosa							2		1	3	3
Abondance cumulée	27	19	13	60	86	32	106	115	45	503	
Nombre d'espèces	16	11	9	32	43	17	57	60	27		160
nb d'esp rares	1	0	0	5	6	1	15	18	6		

Annexe 2 : Abondance de 160 espèces de champignons dans 9 parcelles ISLANDES (feuillus âgés sauf 7 : jeunes feuillus et 14 : pins âgés, en gras espèces rares ou peu communes)

	mai	juin	juillet	août	sept	total
<i>Atypus affinis</i>	4	2		3	8	17
<i>Dysdera crocata</i>	2					2
<i>Dysdera erythrina</i>	15	3	1			19
<i>Dysdera fuscipes</i>	5		3			8
<i>Harpactea hombergi</i>	1	1				2
<i>Alopecosa aculeata</i>		1				1
<i>Alopecosa albofasciata</i>	4					4
<i>Alopecosa cuneata</i>	2					2
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	41	4	5	2		52
<i>Arctosa leopardus</i>		1				1
<i>Arctosa perita</i>	4	1		1		6
<i>Aulonia albimana</i>	452	223	33	32	19	759
<i>Hogna radiata</i>	2	4	6	1		13
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>		4				4
<i>Pardosa hortensis</i>	7	3	4	1		15
<i>Pardosa lugubris</i>	1315	472	172	61	10	2030
<i>Pardosa nigriceps</i>	17	12	1	2		32
<i>Pardosa prativaga</i>	1					1
<i>Pardosa proxima</i>	6	9	2			17
<i>Pardosa pullata</i>	63	1				64
<i>Pirata hygrophilus</i>	19	3	2			24
<i>Pirata latitans</i>	70	26	3	3		102
<i>Pirata tenuitarsis</i>	1					1
<i>Trochosa spinipalpis</i>					1	1
<i>Trochosa terricola</i>	102	152	38	16	50	358
<i>Xerolycosa miniata</i>		4				4
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	19	79	22	19	4	143
<i>Dolmedes fimbriatus</i>	1	1				2
<i>Pisaura mirabilis</i>		1				1
<i>Oxyopes heterophthalmus</i>	1					1
<i>Oxyopes lineatus</i>			1			1
<i>Calilepis concolor</i>	5					5
<i>Calilepis nocturna</i>	2	6				8
<i>Calilepis schuszteri</i>	4	8				12
<i>Drassodes cupreus</i>		1				1
<i>Drassodes lapidosus</i>	6	2				8
<i>Drassodes pubescens</i>	28	10	4	2		44
<i>Drassodes signifer</i>	32					32
<i>Drassodes silvestris</i>	15	1		1		17
<i>Gnaphosa alacris</i>	1					1
<i>Haplodrassus dalmatensis</i>	6		1			7
<i>Haplodrassus umbratilis</i>	3					3
<i>Micaria pulicaria</i>	2	3	1			6
<i>Micaria scintillans</i>	2	13				15
<i>Phaeocedus braccatus</i>	1	6	3	1		11
<i>Poecilochroa dimidiata</i>	34	4				38
<i>Pterotricha exornata</i>	17					17
<i>Zelotes apricorum</i>	54	11	15	11	1	92
<i>Zelotes callidus</i>	5					5
<i>Zelotes fuscomicans</i>		5				5
<i>Zelotes gallicus</i>	2		7			9
<i>Zelotes latreillei</i>	11	5	5			21
<i>Zelotes lutetianus</i>	10					10
<i>Zelotes pedestris</i>	279	76	8			363
<i>Zelotes petrensis</i>	50				1	51
<i>Zelotes praeficus</i>	16	41	16	2		75
<i>Zelotes pusillus</i>		3	1			4
<i>Zelotes subterraneus</i>	7	5	9			21
<i>Agroeca brunnea</i>		2				2
<i>Agroeca inopina</i>	6			2		8
<i>Agroeca proxima</i>	1				5	6
<i>Agroecina striata</i>	16	5				21
<i>Clubiona terrestris</i>				1		1
<i>Phrurolithus festivus</i>	80	97	33	21	2	233
<i>Phrurolithus minimus</i>	24	33	12	4	1	74
<i>Scotina celans</i>	14	15	2			31
<i>Scotina gracilipes</i>	20	5				25

Scotina paillardi	7	7	2	1		17
Zora nemoralis	1					1
Zora spinimana	23	14		1		38
Anyphaena accentuata			1			1
Diaea dorsata	2					2
Oxyptila atomaria		2	3	2	2	9
Oxyptila blackwalli	38	1		5	1	45
Oxyptila praticola	1	3	1			5
Oxyptila trux	1					1
Philodromus rufus	1					1
Synaema globosum	1					1
Xysticus erraticus		3				3
Xysticus luctator	18	4				22
Xysticus robustus	1		1			2
Zodarium italicum	305	136	49	7	17	514
Diplocephalus	1					1
Enoplognatha thoracica	4					4
Episinus angulatus	2					2
Episinus truncatus	5	31	49	8	1	94
Episinus tuberculatus			1			1
Steatoda phalerata						0
Ero furcata	1	1			2	4
Pachygnatha degeeri	1					1
Agelena labyrinthica		1				1
Tegenaria agrestis	1				1	2
Nesticus cellulanus	2					2
Cercidia prominens	1			1		2
Nuctenea umbratica	1					1
Diplostyla concolor						0
Lepthyphantes tenuis	1					1
Linyphia marginata	1					1
Oreonetides abnormis	1					1
Pocadicnemis juncea	16					16
Trichoncus affinis	1					1
Trichoncus hackmani	1					1
Walckenaeria acuminata			2		1	3
Walckenaeria furcillata	9	10				19
Walckenaeria monocephala	3					3
Walckenaeria unicornis	1					1
Euophrys aequipes	1					1
Euophrys frontalis	1					1
Heliophanus flavipes	1					1
Myrmarachne formicaria	4	5	2			11
Neon reticulatus	2	2				4
Neon valentulus		1				1
Saitis barbipes		1				1
Total	3368	1586	521	211	127	5813

Annexe 3 : Nombre d'individus par espèce d'araignée capturés par mois de piégeage pour les 113 taxa identifiés au niveau spécifique (ordre taxonomique)

Troisième partie

CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS AUX GESTIONNAIRES

Protection sanitaire des forêts de plantation par conservation ou restauration de la biodiversité

L'analyse quantitative des données de la littérature portant sur les relations entre diversité des essences forestières et sensibilité des peuplements aux insectes ravageurs nous a donc permis de clarifier le débat et d'apporter des preuves objectives aux affirmations suivantes:

1. Globalement, le risque d'infestation d'une essence forestière par un insecte ravageur est significativement plus élevé quand cette essence est conduite en peuplements purs qu'en peuplements mélangés.
2. La seule exception majeure à cette règle est observée lorsque trois conditions sont réunies: 1) l'insecte ravageur est polyphage, 2) le peuplement mélangé associe plusieurs essences hôtes de ce ravageur et l'essence forestière de production est moins sensible que les essences associées dans le mélange et 3) les populations du ravageur passent à l'état épidémique. Un phénomène de contagion provoque alors le transfert des populations du ravageur qui se sont multipliées sur une essence associée vers l'essence de production, cette dernière étant alors soumise à une pression d'inoculum plus forte et donc des dégâts plus importants qu'en peuplement pur.
3. Trois grands mécanismes écologiques permettent d'interpréter l'amélioration de la résistance des forêts aux insectes ravageurs obtenue grâce à l'augmentation de la diversité des essences forestières: 1) la réduction de l'accessibilité des arbres hôtes par diminution de la ressource et par l'existence de barrières physiques, chimiques ou temporelles à la colonisation; 2) l'augmentation de l'impact des ennemis naturels, favorisés par l'existence de proies de substitution, de ressources alimentaires de complément, de sites de ponte ou d'abris; 3) la présence d'essences forestières hôtes plus sensibles permettant de faire diversion aux attaques du ravageur (dans le cas des polyphages).

Il est probable que la plupart de ces résultats et mécanismes, démontrés à l'échelle du peuplement, puissent aussi s'appliquer à l'échelle de la mosaïque forestière, là où la diversité des essences peut être distribuée dans des parcelles différentes. Pour autant, peu d'expérimentations ont permis de le vérifier jusqu'à présent. Les études menées sur la processionnaire du pin et la pyrale du tronc apportent donc des informations originales sur la relation biodiversité – santé des forêts à l'échelle du massif:

4. La présence des bois de feuillus en mélange induit une réduction significative des pourcentages d'arbres attaqués par la pyrale du tronc et des niveaux de défoliation par la processionnaire dans les plantations de pin maritime voisines. La portée de cette diminution semble de l'ordre de 150m à l'intérieur du peuplement voisin pour la processionnaire et de plus de 400m pour la pyrale du tronc. Elle semble plus

importante dans le cas des boisements de feuillus âgés mais peut être néanmoins observée au voisinage de plantations nouvelles (10 ans) d'essences feuillues.

5. Dans le cas de la processionnaire du pin, une réduction similaire des niveaux d'infestation est observée dans les peuplements purs de pin maritime bordé par une haie d'essences feuillues quand cette dernière présente une hauteur égale ou supérieure à celle des pins.
6. Les deux types de mécanismes proposés pour expliquer l'effet de la biodiversité sur la résistance des forêts aux ravageurs oligophages à l'échelle du peuplement semblent bien impliqués dans ces effets de voisinage.
Pour la processionnaire du pin, la proximité de feuillus en lisière pourrait limiter l'accès aux pins situés en bordure de plantations, les plus souvent exposés aux attaques du défoliateur, par limitation de l'effet silhouette. Les boisements de feuillus pourraient également constituer des refuges aux ennemis naturels, notamment les oiseaux insectivores comme la Huppe qui trouvent davantage de sites de nidification dans les vieux chênes.
Pour la pyrale du tronc, l'effet de voisinage des feuillus pourrait aussi correspondre à un renforcement de l'impact des ennemis naturels. Le taux de parasitisme des chenilles de pyrale du tronc est en effet plus important dans les plantations de pins voisines. Dans le cas de *M. sylvestrellae*, nous avons pu montrer que le miellat de pucerons constitue une nourriture de complément, riche en glucides et acides aminés, permettant de multiplier par 3 à 5 la longévité des adultes femelles et donc d'améliorer leur succès de ponte sur les chenilles de *D. sylvestrella*. Les bois de feuillus pourraient donc abriter les plantes ou essences forestières naturellement infectées de pucerons producteurs de ce miellat.
7. Ce n'est donc pas seulement le mode de gestion sylvicole qui détermine la sensibilité des peuplements de pin maritime à la pyrale du tronc et à la processionnaire du pin mais également la nature des parcelles qui les environnent. L'aménagement de la forêt, au sens de la planification raisonnée de l'installation et de l'exploitation des essences forestières dans le temps (moyen terme, durée d'une rotation) et dans l'espace (les unités de gestion dans un massif, assimilables aux éléments d'un paysage forestier), exerce donc une influence tangible sur la dynamique des infestations de ces deux importants insectes ravageurs. Il semble alors possible de proposer l'adaptation de cet aménagement forestier comme nouvelle piste de réflexion pour la mise en œuvre d'une lutte intégrée contre les insectes ravageurs, fondée sur la préservation ou la restauration de la biodiversité. Dans le contexte des forêts de plantation de conifères, cette stratégie pourrait se baser sur le maintien de communautés végétales riches, intégrant les essences feuillues indigènes, dans les zones interstitielles de la matrice paysagère où les conditions stationnelles ou les conditions d'accès rendent moins rentable la production forestière. A plus court terme, dans le cas de la processionnaire du pin, le maintien ou la plantation de haies de feuillus peuvent également être recommandés. S'agissant d'obtenir un effet de barrière physique à la colonisation, il conviendrait alors de privilégier l'utilisation d'essences à croissance aussi sinon plus rapide que le pin maritime, comme le bouleau ou le robinier.

Influence de la gestion sylvicole et de l'aménagement forestier sur la biodiversité des plantations de pin maritime

1. Le stade de la succession forestière (ou du cycle sylvicole) s'est avéré être le facteur explicatif le plus important de la dynamique de la biodiversité en forêt landaise. Ce facteur, essentiellement lié à la rotation des coupes rases, et pouvant être approché de manière simple par la hauteur moyenne de la canopée, gouverne à la fois la composition spécifique à l'échelle de la parcelle et la diversité de la mosaïque paysagère.

Les milieux ouverts incluant les premiers stades de la sylviculture du pin sont les plus riches en espèces pour les carabiques, et ils abritent une bonne partie des espèces rares de plantes, d'araignées et d'oiseaux du paysage forestier landais. Le maintien du régime de coupe actuel, en favorisant la fragmentation d'une pinède de plantation pauvre en espèces par des milieux ouverts beaucoup plus riches, est le facteur-clé permettant de maintenir la biodiversité actuelle dans le paysage landais.

A l'autre extrémité du cycle sylvicole, les parcelles de pins âgées hébergent un certain nombre d'espèces généralistes forestières, surtout quand un sous-étage de feuillus est présent.

2. Pour tous les groupes taxonomiques étudiés et à tous les niveaux d'organisation de la biodiversité (espèces, assemblages, richesse spécifique) et d'échelles spatiales (parcelle, paysage, région), la présence et la distribution des îlots de feuillus dans le paysage s'avère être le second facteur-clé déterminant l'organisation de la biodiversité dans le paysage landais.

En particulier, la présence de feuillus âgés à l'échelle de la parcelle a un impact positif très net sur la richesse et la composition en plantes vasculaires, champignons supérieurs, araignées et oiseaux nicheurs. Elle a peu d'impact sur la richesse en carabiques du sol, qui est maximale en milieux ouverts.

Cet effet stationnel des feuillus se double d'un effet spatial: le pourcentage de feuillus dans un rayon de 500 m autour de la parcelle et la distance aux feuillus les plus proches, indépendamment du type de parcelle considérée, augmentent en général le niveau de biodiversité pour tous les groupes taxonomiques étudiés.

Un effet négatif de la proximité de feuillus est observé pour un certain nombre d'espèces de carabiques et d'araignées caractéristiques des landes ouvertes. Il peut être attribué soit à une fragmentation plus importante des milieux ouverts soit à une prédation plus grande de ces espèces à proximité des feuillus en raison de l'abondance plus grande des prédateurs, notamment d'oiseaux insectivores. Ces deux hypothèses paraissent corroborer les explications données pour expliquer une abondance plus faible d'insectes défoliateurs à proximité des feuillus (cf 1^{ère} partie).

3. L'ensemble de ces effets se traduit aux échelles supérieures par une relation étroite entre la biodiversité des groupes étudiés et la fragmentation (taille moyenne des parcelles, densité de lisières) ou l'hétérogénéité (imbrication d'habitats différents au sein de la pinède) des paysages landais.

Beaucoup d'espèces de milieux ouverts s'avèrent sensibles à la fragmentation (de leur habitat par la pinède) alors qu'elle semble favoriser les espèces liés aux feuillus, notamment en raison des effets de lisière.

L'hétérogénéité spatiale semble avoir un effet négatif sur la richesse en carabiques, car elle réduit la connectivité des milieux ouverts. A l'inverse elle favorise la diversité des oiseaux qui pourraient bénéficier de la complémentarité des habitats nécessaires à la nidification et à l'alimentation.

4. D'une manière générale, la diversification des types de peuplement forestier et des modes d'exploitation forestière (développement des feuillus par plantations d'îlots ou de haies, gestion plus douce de la végétation du sous-bois), et la conservation, voire la restauration des habitats subnaturels "interstitiels" à la pinède (landes) apparaissent comme les deux voies à privilégier pour le gestionnaire soucieux de favoriser la biodiversité dans le massif landais.

Quatrième partie

PUBLICATIONS ET RAPPORTS EN RELATION AVEC LE PROJET ISLANDES

1. Articles dans revues scientifiques

- Barbaro L., Pontcharraud L., Vetillard F., Guyon D., Jactel H. 2004. Comparative responses of bird, carabid and spider assemblages to stand and landscape structure in *Pinus pinaster* plantations (submitted in *Ecography*).
- Jactel H., Goulard M., Menassieu P., Goujon G. 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology*, 39: 618-628.
- Jactel H., Rossi JP., Barbaro L., Piou D., Vetillard F., Barthelemy B., Menassieu P. 2004. Landscape diversity reduce processionary moth infestations in pine plantations. (submitted in *CJFR*).

2. Chapitres d'ouvrage, revues et synthèses

- Carnus J. M., Parrotta J., Brockerhoff E.G., Arbez M., Jactel H., Kremer A., Lamb D., O'Hara K., Walters B. 2003. *Planted forests and biodiversity*. Contribution to the Third Session of the United Nations Forum on Forests in Geneva, Switzerland, 26 May – 6 June 2003. *IUFRO Occasional Paper 15*.
- Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P. 2004. *A test of the biodiversity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors*. In: The functional significance of forest diversity (eds Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D), Springer Verlag. (in press).

3. Communications dans des colloques et conférences internationales

- Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P. 2002. *Population dynamics of insect herbivores: effects of tree species diversity*. In: The functional significance of forest diversity, European Science Foundation and LINKECOL Conference, 14-15 juin 2002, Weimar, Germany.
- Jactel H. 2003a. *Effets de la diversité des essences forestières sur les insectes ravageurs: une méta-analyse*. Colloque du Réseau Interactions Arthropodes – Plantes. 30-31 janvier 2003, Versailles.
- Jactel H., Barbaro L. 2003. *Biodiversity indicators at stand and landscape scales in pine plantation forests*. IUFRO Conference Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - from ideas to operability. 12 - 15 November 2003, Florence, Italy.
- Jactel H., Rossi JP., Barbaro L., Piou D., Vetillard F., Barthelemy B., Menassieu P. 2004. Landscape diversity reduce processionary moth infestations in pine plantations. IUFRO Conference Forest Diversity and Resistance to Native and Exotic Pest Insects. Hanmer Springs, New Zealand, August 10-13 2004.

4. Articles de vulgarisation

- Barbaro L., Nezan J., Bakker M., Revers F., Couzi L., Vetillard F., Le Gall O. 2003b. Distribution par habitats des oiseaux nicheurs à enjeu de conservation en forêt des Landes de Gascogne. *Le Courbageot* 21/22 : 12-23.

5. Rapports diplômants

- Barthélémy B. 2002. *Diversité des essences forestières à l'échelle du paysage et résistance des plantations de Pin maritime à Dioryctria sylvestrella et Thaumetopoea pityocampa*. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ENITA Bordeaux : 49 p.
- Calestrémé M. 2002. *Biodiversité et santé des forêts : effets de la distance aux îlots feuillus et de la structure du paysage sur l'infestation des plantations de Pin maritime par Dioryctria sylvestrella et Thaumetopoea pityocampa*. Mémoire de Maîtrise de BPE, Université Bordeaux I : 17 p.
- Gervais L. 2003. *Essai sur l'efficacité du piégeage sexuel de Thaumetopoea pityocampa selon l'architecture du piège et la dose de phéromone dans le cadre du programme européen PROMOTH*. Rapport de maîtrise BPE, INRA – Université Toulouse III : 15 p.

- Jactel H. 2003b. *Sylviculture, Aménagement et Santé des Forêts. Le cas exemplaire de Dioryctria sylvestrella, insecte ravageur des plantations de pin maritime*. Rapport d'Habilitation à Diriger les Recherches, Université d'Orléans.
- Péré C. 2003. *Résultats du premier essai de piégeage de masse contre la Pyrale du tronc (Dioryctria sylvestrella) à l'aide de la phéromone de synthèse*. Rapport de maîtrise BPE, INRA – Université Bordeaux I : 12 p.
- Pontcharraud L. 2002. *Structure du paysage et biodiversité en forêt landaise*. Mémoire de DESS SIGMA, ENSAT et Université Toulouse Le Mirail : 65 p.
- Tavernier A. 2001. *Utilisation de pièges à phéromones sexuelles pour la lutte contre la Pyrale et la Processionnaire du Pin en forêt de Pin maritime*. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ENITA Bordeaux : 79 p.

6. Séminaires

- Barbaro L., Jactel H., Tavernier A., Menassieu P., Vetillard F., Balent G., Cornic J.F., Couzi L., Goulard M., Guinberteau J., Guyon D., Lung B., Revers F., Timbal J. 2002. *Les îlots de feuillus en forêt des Landes de Gascogne : effet sur la biodiversité et l'état sanitaire des plantations de Pin maritime*. Séminaire GIP ECOFOR Biodiversité et Gestion Forestière, ENGREF Paris, Février 2002.
- Barbaro L., Pontcharraud L., Guyon D., Vetillard F., Cornic J.F., Timbal J., Nezan J., Le Mouel S. 2003a. *Structure du paysage et biodiversité en forêt landaise*. Séminaire de l'UMR BIOGECO, INRA Pierroton, mai 2003.
- Jactel H. 2002a. *Are plantation forests with increased biodiversity more resistant to pest outbreaks?* New Zealand Forest Health Research Collaborative meeting, Auckland, May 2002.
- Jactel H. 2002b. *Effects of tree species diversity on insect herbivores dynamics: a meta-analysis*. University of Canterbury, Plant and Microbial Sciences Dept., June 2002.
- Jactel H. 2002c. *Forest diversity and resistance to pest insects*. University of Canterbury, School of Forestry, June 2002.