



CBGP

Centre de Biologie et de Gestion des Populations

Appel à proposition :

« Biodiversité et gestion forestière »

RAPPORT FINAL

**« Les forêts du Plateau de Sault (Aude): impact de la
gestion forestière sur la diversité spécifique et génétique des
Carabes (Coleoptera, Carabidae) »**

Carine Brouat, Jean-Pierre Rossi

Avril 2002

SOMMAIRE

Personnes impliquées dans le projet et répartition des tâches	3
CADRE GENERAL DU PROJET	4
<i>Les approches</i>	<i>5</i>
<i>Le site d'étude</i>	<i>5</i>
<i>Pourquoi les carabes comme modèle d'étude?</i>	<i>6</i>
I. DETERMINATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL: REPARTITION SPATIALE DES CARABES	7
<i>I.1. Analyse de la répartition spatiale</i>	<i>7</i>
<i>I.2. Présentation du dispositif d'échantillonnage validé</i>	<i>9</i>
II. APPROCHE ECOLOGIQUE	11
<i>II.1. Caractérisation des parcelles expérimentales</i>	<i>11</i>
<i>II. 2. Impact du mode de gestion des forêts sur la communauté de carabes</i>	<i>13</i>
III. APPROCHE GENETIQUE	16
<i>III.1. Présentation des marqueurs génétiques utilisés: les locus microsatellites</i>	<i>16</i>
<i>III.2. Structure génétique des populations de carabes</i>	<i>17</i>
<i>III.3. Impact de la gestion forestière sur la diversité génétique</i>	<i>18</i>
SYNTHESE	20
<i>Implications en terme de conservation, et perspectives</i>	<i>21</i>
BIBLIOGRAPHIE	22
TRAVAUX EFFECTUES DANS LE CADRE DU PROJET	24

PERSONNES IMPLIQUEES DANS LE PROJET ET REPARTITION DES TACHES

Equipe "Biosystématique et Ecologie", CBGP

Audiot P. (technicien): typages microsattellites.

Barrau E. (technicien): échantillonnage et préparation des récoltes.

Berthier Karine (CDD): typages microsattellites.

Brouat C. (chercheur): coordinatrice du projet.

Lesobre L. (stagiaire, DEA): échantillonnage, typages, analyses génétiques.

Meusnier S.(ingénieur): élaboration, mise en place et suivi du dispositif expérimental.

Mondor G. (technicienne): recherche des marqueurs microsattellites sur les carabes.

Rasplus J.-Y. (DR) : élaboration du projet.

Sennedot F. (stagiaire, DESU): échantillonnage, typages, analyses génétiques et spatiales.

Office National des Forêts

Noblecourt T. (Cellule d'études entomologiques, ONF Quillan): choix et caractérisation des parcelles forestières expérimentales.

Université Paris VI

Rossi J.-P. (chercheur, Université Paris VI) : analyse des données spatiales.

Autre partenaire

Chevallier H. (ingénieur ITEF, consultante indépendante): analyse phytoécologique des parcelles.

CADRE GENERAL DU PROJET

Les recherches théoriques et génétiques en conservation (Caughley, 1994) ont montré que la diversité biologique ne peut pas être conservée seulement dans des réserves (Hansen *et al.* 1991). En effet, les populations dans les réserves peuvent être soumises aux effets délétères de la dérive génétique et du hasard démographique, avec un risque d'extinction à long terme. Appliquer des principes écologiques pour gérer l'environnement en dehors des réserves est donc nécessaire pour préserver la diversité des populations naturelles (Harris, 1984; Hansen *et al.*, 1991).

Hors des réserves, les forêts tempérées sont souvent gérées pour la production de bois. Les forêts constituent des écosystèmes complexes, desquels dépendent de nombreuses espèces animales et végétales. Les pratiques sylviculturales peuvent avoir une influence sur la diversité biologique. L'impact de certaines pratiques, comme les plantations ou les coupes rases, est déjà connu pour certains groupes d'insectes ou d'oiseaux. Cependant, d'autres pratiques de gestion des forêts, moins intensives, sont largement appliquées en milieu tempéré. Dans le but de concilier les **impératifs socio-économiques** de la gestion forestière (tels que la production de bois) avec une volonté de **conserver les espèces naturelles**, il est nécessaire de développer des recherches concernant **l'impact des différentes formes de gestion sylvicole sur la diversité** spécifique et génétique des communautés et des populations forestières (Niemelä, 1997).

Dans cette optique, notre recherche s'est focalisée sur la comparaison de deux modes de gestion forestière largement appliqués en France: **la gestion en futaie régulière** (une seule classe d'âge pour les arbres sur la parcelle) et **la gestion en futaie irrégulière** (plusieurs classes d'âge par parcelle). La gestion en futaie régulière est souvent supposée moins favorable à la conservation de la biodiversité que la gestion en futaie irrégulière. De nombreuses études ont montré que la phase de régénération a un impact négatif fort et assez immédiat sur les espèces forestières (oiseaux, insectes, reptiles). Cependant, peu de données permettent de définir si la mise en régénération affecte les populations naturelles à plus long terme. Intuitivement, la gestion en futaie irrégulière paraît générer à l'échelle de la parcelle un milieu plus stable dans le temps que la gestion en futaie régulière, ainsi qu'une plus grande diversité de micro-habitats potentiellement exploitables par une plus grande diversité d'espèces. Cependant, très peu d'études scientifiques donnent des résultats objectifs sur l'impact relatif des deux modes de gestion sur la biodiversité.

Les approches

En prenant comme modèle d'étude une **communauté de carabes**, notre projet s'est basé sur deux approches:

- Une **approche écologique**: analyse comparative de la diversité des communautés et de l'abondance des carabes sur des parcelles expérimentales gérées en régulier ou en irrégulier.

- Une **approche génétique**: pour des espèces de carabes aux exigences écologiques différentes, analyse avec des marqueurs microsatellites de la diversité dans et entre des groupes d'individus de différentes forêts, en fonction du mode de gestion des forêts.

Une étude uniquement écologique peut conduire, dans le cas des carabes, à de mauvaises interprétations si elle est conduite sur peu d'années. En effet, des effectifs de piégeage différents peuvent impliquer soit des niveaux d'abondance contrastés, soit des différences en terme de mobilité des populations de carabes. Sous certaines conditions climatiques, on sait qu'une partie des populations peut rester dans des abris même pendant la période d'activité, et donc être **moins piégeable** (Firle *et al.*, 1998). Parce qu'elle apporte des informations sur la taille et le fonctionnement des populations, **l'approche génétique** sur un échantillon d'individus piégés permet de valider les résultats écologiques.

Le site d'étude

Le site d'étude choisi pour le projet est le plateau de Sault (pré-Pyrénées, Aude) (Figure 1). Le plateau représente une surface totale d'environ 65 600 ha, dont 37 800 ha sont forestiers. Le sapin est l'essence forestière dominante, mais on trouve aussi du hêtre, du pin sylvestre, ou des plantations d'épicéa ou de Douglas. Nous avons choisi nos parcelles expérimentales dans des **sapinières gérées en régulier et en irrégulier**. Toutes les forêts que nous avons étudiées sont équivalentes en ce qui concerne leur exposition (nord ou nord-ouest), leur altitude (entre 880 et 1080 m) et leur substrat (calcaire).

Le choix pour le projet de cette échelle spatiale fine est adapté à l'analyse comparative, qui nécessite de situer tout le dispositif d'échantillonnage dans un milieu relativement homogène (même altitude, même climat, même histoire du paysage). L'utilisation des marqueurs moléculaires hypervariables que sont les microsatellites rend réaliste une approche génétique des groupes d'individus à une échelle spatiale aussi fine (Estoup & Angers, 1998, Sunnucks, 2000), pour des individus relativement peu mobiles comme les carabes.

Pourquoi les carabes comme modèle d'étude?

Les carabes sont connus comme de bons **indicateurs** des **changements** de leur **habitat** (Niemelä *et al.*, 1993). A l'échelle locale, leur distribution est souvent liée à des caractéristiques du microhabitat (humidité du sol, épaisseur de litière). De nombreux carabes dispersent peu (ne volent pas), ce qui rend les populations particulièrement sensibles aux **perturbations** comme les feux (Greenberg & Thomas, 1995), ou les pratiques de gestion (Butterfield *et al.*, 1995; Beaudry *et al.*, 1997). Les carabes étant des **prédateurs** de la faune du sol, leur étude peut aussi fournir des informations sur la structure de **communautés** à des niveaux trophiques inférieurs (Day & Carthy, 1988). Enfin, leur **taxonomie** est relativement connue, et ils sont faciles à identifier et à échantillonner.

L'approche écologique sur le projet était centrée sur l'analyse de la communauté des grands carabes. Sur le plateau de Sault, on trouve six espèces qui appartiennent toutes au genre *Carabus* (cf. photos): *C. punctatoauratus*, *C. splendens*, *C. nemoralis*, *C. problematicus*, *C. purpurascens*, et *C. auratus*. Ces espèces sont plus ou moins sténotopes. *C. splendens* et *C. punctatoauratus* semblent strictement sylvicoles, alors que *C. purpurascens*, *C. problematicus* et *C. nemoralis* sont plus ubiquistes et peuvent localement coloniser des zones ouvertes. *C. auratus* est connu des milieux ouverts. Toutes ces espèces sont des prédateurs, de relativement grande taille, qui s'attaquent aux vers de terre et aux mollusques se rencontrant sous les mousses, les pierres ou dans le sol. Ces carabes constituent une communauté structurée où les exclusions compétitives peuvent exister.

L'approche génétique s'est focalisée sur deux espèces de *Carabus*, aux stratégies écologiques différentes:

- *C. punctatoauratus* est strictement sylvicole, et endémique des Pyrénées.
- *C. nemoralis* est une espèce largement répandue dans toute la France et qui semble pouvoir coloniser des habitats plus ouverts que les forêts où on la rencontre couramment.

Le choix de deux espèces appartenant à un même groupe taxonomique, mais aux exigences topiques différentes permettait une analyse comparative de l'effet des modifications de l'habitat forestier par les activités humaines sur la diversité.

**I. DETERMINATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL:
ANALYSE DE LA REPARTITION SPATIALE DES CARABES A L'ECHELLE
D'UNE PARCELLE FORESTIERE.**

Les carabes sont en général échantillonnés à l'aide de pièges "barber" (pots enfoncés dans le sol). Pour définir un dispositif de piégeage valide, qui permette de comparer des effectifs obtenus dans des environnements différents, il faut prendre en compte **l'organisation spatiale** des populations à l'échelle considérée (Legendre & Fortin, 1989).

En 1999, nous avons donc réalisé une étude préliminaire pour caractériser les **structures spatiales** de deux espèces de carabes, *C. nemoralis* et *C. punctatoauratus*, à l'échelle de parcelles forestières. Le but des expérimentations de 1999 était double. Il s'agissait de:

1. Définir les caractéristiques optimales d'une parcelle expérimentale (taille, densité de piégeage) permettant de décrire correctement les structures locales (agrégats) et l'activité des carabes en futaie régulière et irrégulière.

2. Tester l'existence d'une structuration spatiale des espèces étudiées à différentes échelles à l'intérieur d'une parcelle.

Les conclusions de cette étude nous ont permis d'établir une stratégie d'échantillonnage adaptée à nos objectifs.

1.1. Analyse de la répartition spatiale:

1.1.1. Matériel et méthodes

En **1999**, deux espèces de carabes aux exigences écologiques différentes, *C. nemoralis* et *C. punctatoauratus*, ont été échantillonnées dans 5 parcelles. Trois des parcelles se situaient dans la forêt domaniale de Callong-Mirailles (gérée de manière régulière), les 2 autres se trouvaient dans la forêt communale de Coudons (gérée de manière irrégulière). Chaque parcelle contenait 4 blocs de 17 pots pièges disposés géométriquement (Figure 2), de façon à permettre une description de la distribution spatiale à différentes échelles emboîtées.

Le piégeage a été effectué durant une partie de la phase d'activité des insectes, de mai à juillet 1999. Des pièges à interception (pots en plastique enfoncés dans le sol) sans attractifs ont été utilisés. Ils ont été relevés hebdomadairement (soit en tout 12 à 13 visites). Les

individus capturés ont été identifiés à l'espèce, sexés et relâchés à environ 1 mètre de leurs pièges d'origine. Pour chaque individu, on a noté le numéro du piège dans lequel il a été récolté, et la date de prélèvement.

Afin de définir si les populations de Carabes étaient agrégées ou non, nous avons utilisé plusieurs méthodes d'analyse des données de piégeage:

- Le calcul d'indices de distance définis pour l'analyse spatiale (méthode SADIE, Perry, 1998).
- Les techniques de géostatistique: réalisation et analyse de variogrammes.

Ces différentes méthodes ont été appliquées aux différentes parcelles, et aux différentes dates de prélèvement.

1.1.2. Résultats

Pour les deux espèces de carabes étudiées, la répartition spatiale des individus à l'échelle de la parcelle est globalement aléatoire (Tableau 1). Les individus des deux espèces n'ont donc pas de comportement grégaire, et il ne semble pas y avoir sur les parcelles des endroits qui soient plus favorables à *C. nemoralis* ou à *C. punctatoauratus*. Les niveaux d'agrégation ne sont pas différents en futaie régulière ou en futaie irrégulière, il semble donc que le même dispositif de piégeage puisse être mis en place dans des forêts gérées différemment.

A certaines dates cependant, (fin mai pour *C. nemoralis*, de façon plus variable dans le temps pour *C. punctatoauratus*), les individus s'agrègent. La localisation des agrégats change au cours du temps (Figure 3). L'analyse conjointe des variogrammes et des indices de distance permet de visualiser cette variation, et aussi de définir la taille des agrégats, de l'ordre de 40 mètres. Ces changements dans la répartition spatiale des individus pourraient correspondre à des périodes particulières, concernant la recherche ou l'attraction de partenaires sexuels par exemple.

Chez *C. punctatoauratus*, espèce forestière spécialiste, la répartition agrégée, quoique relativement rare, est deux fois plus fréquente que chez *C. nemoralis*, espèce généraliste. Ceci pourrait traduire une différence de comportement des deux espèces, en terme de cycle de vie (période de reproduction plus allongée dans le temps chez *C. punctatoauratus*), ou en terme d'écologie (agrégation des proies de *C. punctatoauratus*). Nous ne pouvons formuler que des hypothèses, compte tenu du manque de données précises sur le cycle de vie (période

d'émergence, de reproduction) et le comportement (nourriture, attraction sexuelle) des deux espèces.

1.1.2. Conclusions

Les résultats obtenus contredisent largement les données de la littérature. En effet on considère souvent que les carabes ont des distributions de type agrégé (Desender, 1988; Niemela, 1990). Cette divergence s'explique simplement par la nature des méthodes d'investigation employées. Nous avons utilisé une approche récente (Perry, 1998) qui tient explicitement compte de la position des points d'échantillonnage. De cette façon nous avons réellement analysé le mode de distribution spatiale des carabes. A l'opposé, les analyses classiques (indice d'agrégation basé sur le rapport variance/moyenne par exemple) ne reposent que sur les distributions de fréquence des effectifs observés. Ces méthodes se réfèrent explicitement à la distribution de Poisson en tant que loi de probabilité des effectifs dans les unités d'échantillonnage sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire (voir par exemple la revue par Elliot, 1971), et ont tendance à surestimer le niveau d'agrégation (Sennedot, 2001; un manuscrit en cours). Nous montrons ici qu'en utilisant la totalité de l'information spatiale l'agrégation est rare dans le cas des espèces que nous avons étudiées.

Etant donné le **faible niveau d'agrégation spatiale** des carabes en futaie régulière et irrégulière, et la **variation de la localisation des agrégats au cours du temps**, la répartition spatiale des pièges n'a que peu d'influence sur le nombre d'individus piégés pendant la durée totale de la saison d'activité des carabes. L'absence de patrons de distribution spatiaux significatifs et/ou stables permet de simplifier considérablement les stratégies d'échantillonnage à mettre en œuvre pour estimer la densité-activité des populations. Dans ce cas seul le nombre de pièges demeure important tandis que la position des pièges les un par rapport aux autres n'a pas d'impact sur les performances du plan, les populations pouvant être considérées comme non-autocorrélées (Burgess *et al.*, 1981). Par conséquent un dispositif relativement simple a été adopté à l'issue de la première année d'échantillonnage.

1.2. Présentation du dispositif d'échantillonnage validé

Le dispositif mis en place pour le projet, et validé par l'analyse de la répartition spatiale des individus de deux espèces de carabes, consiste **en deux lignes parallèles de 10 pièges**

chacune, distantes de 10 m. Ce dispositif a pu être mis en place dans **26 parcelles** (Tableau 2; Figure 1):

Quatorze de ces parcelles sont gérées en **futaie irrégulière**. Il s'agit dans ce cas de peuplements composés de bouquets de sapins, les bouquets correspondant à des classes d'âges différentes, de la plantule à l'arbre adulte.

Douze autres parcelles ont été choisies en futaie régulière. Chacune de ces douze parcelles représente un des stades de la gestion en futaie régulière:

1. Quatre parcelles au **stade de régénération**, où la plupart des arbres adultes ont été exploités. Ce stade correspond à une ouverture maximale du milieu.
2. Quatre parcelles au **stade de perchis-gaulis** qui regroupe des arbres jeunes de 40 à 60 ans. C'est le stade de fermeture maximale du milieu.
3. Quatre parcelles de **futaie adulte**: les arbres ont alors entre 60 et 120 ans.

Les pièges ont été relevés toutes les deux semaines, de mai à septembre 2000 et 2001. Cette période correspond à la phase d'activité des carabes, qui passent le reste de l'année dans des abris.

Chaque individu capturé a été identifié, sexé, noté puis relâché, sauf 20 individus par parcelles des espèces *C. nemoralis* et *C. punctatoauratus*, qui ont été conservés en alcool pour les analyses génétiques.

II. APPROCHE ECOLOGIQUE

II.1. Caractérisation des parcelles expérimentales

Afin de comprendre à quels facteurs biotiques ou abiotiques réagit la communauté de carabes, il était nécessaire de caractériser de manière précise les parcelles expérimentales selon plusieurs critères. La constitution d'une base de données historiques et écologiques sur les forêts étudiées du pays de Sault a donc été entreprise.

II.1.1 Base de données historiques

Par une analyse minutieuse des plans et des aménagements archivés à l'Office National des Forêts de Quillan, et par la réalisation d'enquêtes auprès des agents et techniciens de la division ONF de Quillan, nous avons reconstitué l'histoire des parcelles depuis environ 1850.

Les informations recherchées ont été les suivantes:

- mode de gestion le plus ancien, connu pour la parcelle.
- nature du peuplement forestier précédent (sapin, taillis, hêtre, autre).
- Date depuis laquelle est appliquée la gestion actuelle.
- Date de la coupe la plus récente sur la parcelle.
- Date de la dernière mise en régénération des parcelles régulières.
- Date éventuelle à laquelle le peuplement sur la parcelle a été rasé (accident, coupe rase...)

II.1.2. Base de données abiotiques

La consultation de cartes topographiques et des derniers aménagements des parcelles, ainsi que des relevés sur le terrain, ont permis de réunir les informations suivantes:

- altitude de la parcelle
- surface de la parcelle
- situation topographique
- mode de gestion actuel
- analyse pédologique

II.1.3. Base de données écologiques

L'analyse écologique des parcelles a été réalisée de deux manières, par une **analyse du peuplement forestier**, puis par une **analyse phytoécologique**, correspondant à une description exhaustive de la composition de la flore sur les différentes parcelles.

L'analyse du **peuplement**, conduite par le personnel de terrain de l'ONF de Quillan, a permis de réunir les informations suivantes:

- surface terrière globale sur la parcelle.
- surface terrière en sapin par rapport à la surface terrière global (estimation du degré de mélange du peuplement).
- diamètre et hauteur de l'arbre moyen.
- surface terrière des différentes classes de diamètre sur la parcelle.
- pourcentage de couvert forestier.

L'analyse **phytoécologique** des parcelles a été réalisé sur quatre jours, au printemps 2000. Les paramètres relevés cherchaient à mettre en évidence les éléments de la station qui pourraient influencer la présence, le déplacement, le développement des populations de Carabes: ouverture du milieu (pourcentage de recouvrement de chaque strate de végétation), relief au sol (cailloux, litière, mousse).

Sur les parcelles forestières étudiées, cette étude montre que les conditions pédologiques sont relativement homogènes. L'humus est en général de type mésomull ou oligomull, sur un sol à texture argilo-limoneuse. Une seule parcelle forestière présente un humus plus acide, du type eumoder (parcelle Cd04), sur un horizon A à texture plus sableuse.

En ce qui concerne la végétation, les parcelles étudiées sont aussi très homogènes. La flore est plutôt neutrophile et mésophile, avec une tendance plus acidifile pour les parcelles Cd04 et Ce42 (Figure 4). La flore trouvée sur les parcelles en régénération ne reflète pas un milieu plus sec, le cortège d'espèces reste forestier, mais il est complété par un cortège d'espèces de milieu ouvert. Le recouvrement de la strate herbacée est très faible dans les parcelles de futaie régulière au stade perchis-gaulis, sinon il est globalement équivalent dans les autres parcelles (Chevallier, 2000).

II. 2. . *Impact du mode de gestion des forêts sur la communauté de carabes*

Sur les six espèces de carabes présentes sur le Plateau de Sault, deux ne sont présentes que de manière anecdotique dans les forêts échantillonnées (*C. auratus* et *C. problematicus*: un ou deux individus observés sur les deux années d'échantillonnage). Ces deux espèces ont donc été exclues de l'analyse.

C. nemoralis, *C. purpurascens* et *C. punctatoauratus* sont présents dans toutes les parcelles expérimentales, quoique plus ou moins abondants. *C. splendens* est par contre absent dans trois forêts, la Benague (Ba11, Ba05, Ba02), Belcaire (Bc06, Bc47) et Coudons (Cd04, Cd08) au sud du dispositif. Son absence dans ces forêts ne reflète pas des différences en terme de gestion, mais sans doute plutôt des microclimats particuliers: dans les Pyrénées, *C. splendens* est généralement trouvé dans des forêts à relativement basse altitude (< 1000 m). Toutes les parcelles de notre dispositif qui ne contiennent pas *C. splendens* sont exposées au Nord, et à plus de 1000 m d'altitude.

II.2.1. *En futaie régulière:*

La comparaison des parcelles représentant les différents stades de gestion en futaie régulière est basée sur une année de piégeage (2000).

Par des analyses de variance non paramétriques sur le nombre d'individus piégés par parcelle, nous avons montré des réponses contrastées des différentes espèces aux différents stades de la gestion en futaie régulière (un manuscrit soumis):

- **Le stade de perchis-gaulis** paraît assez **défavorable** aux espèces **généralistes**. *C. nemoralis* est quasiment absent de ces parcelles, et *C. purpurascens* est moins présent en perchis-gaulis qu'en futaie mature (Tableau 3). Le perchis-gaulis correspond au stade le plus fermé de la futaie régulière. Par contre, ce stade n'est pas défavorable aux espèces forestières spécialistes, *C. splendens* et *C. punctatoauratus*, qui paraissent bien adaptées à l'environnement généré par un peuplement forestier très fermé, avec peu de végétation au sol.

- **Le stade de régénération** a un **impact négatif** sur l'espèce forestière spécialiste *C. splendens* (Tableau 3). Pour *C. punctatoauratus* en revanche, qui est aussi une espèce connue comme forestière spécialiste, les résultats sont moins clairs (Tableau 3): il semble que les populations de cette espèce réagissent beaucoup moins rapidement que celles de *C. splendens* à la coupe des arbres sur la parcelle: en fait, nous montrons que **plus la coupe définitive** sur les parcelles en régénération est **ancienne**, **moins** *C. punctatoauratus* est **abondant** (Figure

5). L'observation de la même relation entre l'âge de la régénération et le nombre des individus capturés sur ces parcelles permet de montrer que les espèces généralistes pourraient aussi être défavorisés par des temps de régénération très longs (Figure 5).

La comparaison des abondances relatives des différentes espèces de carabes suivant les stades de la gestion en futaie régulière montre que les carabes sont sensibles aux modifications de leur habitat générées par la gestion. L'impact négatif clair de certains stades de la gestion en futaie régulière sur des espèces aux exigences écologiques différentes pourrait impliquer des abondances de carabes moindres en futaie régulière mature qu'en futaie irrégulière.

II.2.2. Comparaison futaie régulière/irrégulière

Nous avons comparé les niveaux d'abondance des carabes en futaie mature régulière et en futaie irrégulière. Ces analyses (anovas à mesures répétées) ont été effectuées sur les données de deux années d'échantillonnage sur les parcelles, 2000 et 2001.

Le seul résultat significatif que nous avons obtenu est un **effet de l'année d'échantillonnage** sur le nombre d'individus capturés pour *C. punctatoauratus*, *C. splendens* et *C. purpurascens* (Tableau 4). Ainsi, il y a **autant de carabes** des différentes espèces **en futaie mature régulière qu'en futaie irrégulière**, et que les forêts soient domaniales, privées ou communales (résultats non montrés).

La variation inter-annuelle du nombre d'individus capturés sur les mêmes parcelles pour trois espèces de carabes est sans doute imputable à des différences en terme de climat entre 2000 et 2001. L'année 2000, qui correspond globalement à des effectifs de captures plus forts, a été une année très pluvieuse. Il est possible que des conditions climatiques moins favorables en 2001 aient eu un impact sur la survie des carabes et leur reproduction (Niemelä *et al.*, 1989; Haila *et al.*, 1994), mais aussi sur leur activité. En effet, l'échantillonnage par piégeage est biaisé, puisqu'il ne permet d'accéder qu'aux individus de la population qui se déplacent (Greenslade, 1964; Baars, 1979). Or, on sait que certaines conditions environnementales (la température moyenne, ou le degré d'humidité au printemps) favorisent des comportements d'immobilité chez les carabes (Firle *et al.*, 1998). Les différences inter-annuelles ne sont pas toujours du même ordre sur toutes les parcelles considérées, et varient sans doute avec l'altitude ou l'exposition des parcelles (Figure 6). Nos résultats montrent ainsi la **nécessité de conduire des échantillonnages sur plusieurs années** (deux ans est un

minimum!) **pour des analyses comparatives sur des communautés d'insectes**. Ils soulignent aussi l'importance d'une **approche génétique**, par rapport à une approche écologique uniquement basée sur des données de piégeage.

D'après nos premières analyses écologiques, les gestions en futaie régulière et en futaie irrégulière ont des impacts équivalents sur l'abondance et la diversité des populations de carabes. Des analyses plus fines sur différents paramètres du milieu (richesse floristique, structure du peuplement, intensité des coupes...) sont nécessaires pour expliciter la réponse des carabes à des variables environnementales plus précises que le mode de gestion. Pour des problèmes de temps, ces analyses n'ont pas pu être réalisées dans les trois ans de financement du projet, mais elles sont en cours. Elles permettront de valoriser le travail de description des caractéristiques biotiques et abiotiques du milieu que nous avons réalisé sur les parcelles expérimentales

III. APPROCHE GENETIQUE

Notre but était d'établir si les caractéristiques génétiques des populations de carabes dans des forêts gérées en régulier ou en irrégulier validaient ou affinaient les résultats écologiques obtenus en terme de comparaison d'effectifs d'individus piégés. Si un environnement est défavorable pour une espèce, on s'attend à y trouver des populations de plus petites tailles, des niveaux de consanguinité plus forts, des taux d'immigration plus faibles, et donc une diversité génétique moindre que dans des environnements favorables.

III.1. Présentation des marqueurs génétiques utilisés: les locus microsatellites:

Compte tenu de l'échelle spatiale locale sur laquelle nous avons travaillé pour le projet, nous avons choisi d'étudier les populations des différentes parcelles forestières avec des marqueurs microsatellites. Les microsatellites sont des marqueurs incontournables pour étudier la structure génétique des populations à des échelles spatiales relativement fines. Ce sont des zones de répétition en tandem de motifs de 1 à 6 paires de base dans l'ADN. La forte variabilité dans le nombre des unités répétées en fait des marqueurs polymorphes de choix, avec de nombreux allèles et une forte hétérozygotie. De plus, ils sont codominants, mendéliens, et sont considérés comme neutres. Ils présentent donc l'avantage par rapport aux allozymes d'accéder à une précision plus fine de la variabilité génétique, et d'être moins soumis aux pressions de sélection.

Le développement de marqueurs microsatellites a été initié au sein du laboratoire en 1998, sur trois espèces de carabes des forêts du pays de Sault. En 2000 et 2001, nous avons optimisé ces marqueurs de façon à mettre au point 10 marqueurs polymorphes sur *C. nemoralis* (Brouat *et al.*, sous presse), 8 sur *C. punctatoauratus* et 4 sur *C. splendens*. Pour des raisons de temps, nous avons décidé ensuite de nous focaliser sur deux espèces de carabes, et nous les avons choisi comme ayant des exigences écologiques contrastées: *C. nemoralis*, espèce généraliste, et *C. punctatoauratus*, forestière spécialiste.

III.2. Structure génétique des populations de carabes

Les marqueurs mis au point sur *C. nemoralis* (4 à 23 allèles / locus, moyenne = 12.2) et *C. punctatoauratus* (4 à 25 allèles / locus, moyenne = 15.4) ont tous été utilisés pour le typage de 600 individus environ pour chaque espèce: 20 individus environ pour chacune des 26 parcelles expérimentales du plateau de Sault (Tableaux 5 et 6). Les analyses montrent qu'il n'y a pas de déséquilibre de liaison entre les locus que nous avons utilisés pour chaque espèce.

Plusieurs logiciels nous ont permis d'analyser les données de **génétique des populations** de ces deux espèces, dont:

- GENEPOP (Raymond & Rousset, 1995), pour estimer les paramètres génétiques classiques, tester des écarts éventuels à la panmixie, l'existence de déséquilibres de liaison, voir si les groupes d'individus prélevés sur chaque parcelle sont différents génétiquement, et si la différenciation génétique s'explique par l'isolement géographique (test de Mantel).

- KINSHIP (Queller & Goodnight, 1989), pour estimer les taux d'apparentement entre les individus échantillonnés sur une même parcelle.

III.2.1. Paramètres génétiques intra-parcelles

Les différents paramètres génétiques calculés par parcelle sont présentés dans les tableaux 5 (*C. nemoralis*) et 6 (*C. punctatoauratus*).

L'analyse génétique montre l'existence de quelques écarts significatifs à l'équilibre de Hardy-Weinberg, pour *C. nemoralis* et *C. punctatoauratus*. Ces écarts sont généralement faibles, chaque fois dus à un ou deux locus au maximum, et toujours dans le sens d'un déficit en hétérozygotes.

Une possibilité est que les déficits en hétérozygotes observés dans certaines parcelles traduisent un dysfonctionnement des populations. Par exemple, pour des raisons écologiques, des parcelles pourraient être moins favorables que d'autres, et donc abriter de petites populations consanguines.

III.2.2. Différenciation génétique entre les parcelles

Pour *C. nemoralis* (F_{st} moyen = 0.008, de -0.01 à 0.03) et *C. punctatoauratus* (F_{st} moyen = 0.017, de -0.009 à 0.07), il existe une différenciation génotypique significative entre

les parcelles ($P < 0.05$). **A l'échelle locale du plateau de Sault**, on peut donc trouver, **avec les marqueurs microsatellites**, des **différences génétiques** entre les groupes d'individus collectés sur des parcelles forestières différentes.

Pour *C. nemoralis*, **la différenciation génétique entre parcelles n'est pas corrélée à la distance géographique** (test de Mantel: $P = 0.08$, Figure 7a). Des parcelles proches géographiquement ne sont pas plus semblables génétiquement que des parcelles éloignées. Ceci traduit l'existence de flux de gènes à l'échelle du plateau de Sault, entre les différentes parcelles : tout se passe comme si on n'avait qu'une seule population sur toute l'aire d'échantillonnage.

Pour *C. punctatoauratus* en revanche, il y a un **isolement génétique par la distance géographique** (test de Mantel: $P = 0.000$, Figure 7b). La corrélation entre les distances génétiques et géographiques est encore significative lorsqu'on ne prend en compte que les parcelles au Nord du plateau de Sault, dans un massif forestier continu (sans les forêts de Benague et Belcaire, test de Mantel: $P = 0.000$). Ceci suggère l'existence de **barrières à la migration de *C. punctatoauratus*** dans les forêts du plateau de Sault. *C. punctatoauratus* pourrait être une espèce plus sensible à la fragmentation de son habitat que *C. nemoralis*.

III.3. Impact de la gestion forestière sur la diversité génétique

Par des analyses de variance non paramétriques sur les paramètres génétiques (présentés dans les tableaux 5 et 6), nous avons montré des réponses contrastées de *C. nemoralis* et *C. punctatoauratus* aux différents stades de la gestion en futaie régulière:

- Pour *C. nemoralis*, espèce généraliste, on détecte une tendance à un *Fis* plus fort dans les parcelles en **perchis-gaulis** par rapport aux parcelles en régénération ($P = 0.10$, Figure 8). Le déficit en hétérozygote plus fort dans les parcelles en perchis-gaulis pourrait indiquer la présence de petites populations relativement consanguines sur ces parcelles, et donc un **milieu relativement défavorable** à *C. nemoralis*. Ceci va dans le même sens que les résultats de l'approche écologique, qui montraient une abondance moindre des espèces généralistes comme *C. nemoralis* dans les milieux très fermés de perchis-gaulis.

- Pour *C. punctatoauratus*, espèce forestière, nous montrons que les groupes d'individus sur les parcelles en **régénération** se caractérisent à la fois par une **hétérozygotie moyenne observée (H_o) plus faible** ($P = 0.03$), et un ***Fis* plus fort** ($P = 0.04$) que les groupes d'individus sur les parcelles de gaulis-perchis (Figure 9). L'hétérozygotie moyenne observée plus faible dans les parcelles en régénération traduit une **diversité génétique moindre**. Le *Fis*

plus fort peut refléter des **populations relativement petites et consanguines**. Dans l'analyse écologique, nous avons montré un impact clair du stade de régénération uniquement sur une des espèces forestières, *C. splendens*. En revanche, l'impact de la régénération ne se traduisait pas sur les niveaux d'abondance de *C. punctatoauratus*, au moins en ce qui concernait les parcelles en régénération relativement jeunes (Figure 5). Notre analyse des paramètres génétiques montre qu'en fait les populations de *C. punctatoauratus* semblent bien affectées par les coupes de régénération.

Au même titre que les niveaux d'abondance, l'analyse des paramètres génétique ne montre **aucune différence entre les populations de futaie régulière mature et de futaie irrégulière**. D'autres analyses plus fines sur différents paramètres du milieu (richesse floristique, structure du peuplement, intensité des coupes...) qui pourraient avoir un impact sur la diversité génétique des populations de carabes sont en cours.

SYNTHESE

Les données écologiques et génétiques que nous avons analysés montrent un **effet négatif de certains stades de la gestion en futaie régulière** (stade de régénération pour les espèces forestières, stade de perchis-gaulis pour les espèces généralistes) sur les populations de carabes qui vivent dans les forêts. Ces résultats confirment que les carabes réagissent bien à des modifications de leur habitat, et sont de bons modèles pour étudier l'impact de ces modifications sur la diversité des populations naturelles.

Cependant, **l'impact négatif de certains stades de la gestion en futaie régulière ne paraît pas durable à long terme**, puisque aucune différence en terme du nombre d'individus capturés ou de diversité génétique des populations, n'a pu être mise en évidence entre les parcelles de futaie régulière mature et les parcelles de futaie irrégulière. Ceci implique d'abord que les carabes sont capables de **recoloniser** assez rapidement (en moins de 50 ans) un habitat qui leur était auparavant défavorable. Les carabes sont souvent considérés comme de faibles disperseurs, mais des études ont montré que les individus de certaines espèces (dont *C. nemoralis*, et *C. auronitens*, espèce très proche de *C. punctatoauratus*) couvrent des distances de plusieurs dizaines de mètres en une nuit (Mascanzoni, 1986; Kennedy, 1994; Riecken & Raths, 1996; Vainikainen, 1998).

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer que la gestion en futaie régulière des forêts du plateau de Sault ne soit pas plus défavorable, sur le long terme, que la gestion en futaie irrégulière.

D'abord, les carabes pourraient ne pas être sensibles à des différences fines de structure de la canopée comme celles constatées entre des parcelles matures de futaie régulière et des parcelles de futaie irrégulière. Dans une étude similaire sur des forêts d'Amérique du Nord, Werner et Raffa (2001) ont montré qu'une seule espèce, sur les 21 espèces de Carabidae étudiées, était significativement favorisée par un mode de gestion forestière par rapport à un autre. Une étude sur les salamandres, qui sont pourtant sensiblement affectées par la gestion des forêts, montre qu'elles sont en revanche relativement indifférentes par rapport au mode de gestion appliqué (Harpole & Haas, 1999).

Ensuite, la gestion des forêts de montagnes comme celles du plateau de Sault, n'est souvent pas aussi tranchée que celle des forêts de plaine. Les temps de rotation sont souvent plus longs en montagne, du fait des difficultés d'accès à certaines parcelles, ou du rôle anti-érosion de certains peuplements sur des pentes raides. Les forêts gérées en futaie irrégulière

tendent donc à avoir une structure régulière, les arbres adultes étant longtemps laissés sur pied avant d'être exploités. Les milieux générés par la gestion en futaie irrégulière pourraient donc être équivalents (en terme de structure de la canopée, et donc de diversité des microhabitats) à ceux trouvés dans des futaies régulières matures.

Enfin, l'absence de différence en terme d'abondance ou de diversité génétique des populations de carabes entre futaie régulière mature et futaie irrégulière pourrait refléter des histoires forestières différentes. La diversité (Terrell-Nield, 1990) et l'abondance (Desender *et al.*, 1999) de certaines espèces de carabes est corrélée positivement à l'âge des forêts. Toutes nos parcelles expérimentales gérées en futaie régulière sont connues pour être des sapinières depuis au moins deux siècles. En revanche, certaines parcelles gérées en futaie irrégulière (Bc47, Ee08, So12, So29) sont dans des forêts communales ou privées, qui étaient à l'origine des taillis de hêtre ou des prés. Des analyses complémentaires sur les paramètres descriptifs de l'histoire de la gestion dans les forêts du plateau de Sault sont nécessaires pour tester cette hypothèse.

Implications en terme de conservation, et perspectives

Les forêts du pays de Sault que nous avons étudié constituent un massif forestier relativement continu. Il nous semble **dangereux de conclure de manière définitive** dans le sens d'un impact équivalent des gestions en futaie régulière et irrégulière sur les populations de carabes, avant d'avoir effectué une analyse comparative similaire sur des forêts plus fragmentées. En empêchant la dispersion des individus, la **fragmentation** des forêts gérées en futaie régulière en une mosaïque de parcelles isolées pourrait conduire à une réduction de la diversité et de l'abondance des carabes et mettre en danger les espèces forestières à la fois généralistes et spécialistes. Les habitats forestiers sont souvent fragmentés en Europe (e.g., Hansen *et al.*, 1991; Desender *et al.*, 1999; Lauga-Reyrel & Deconchat, 1999; Heliölä *et al.*, 2001). Réaliser des études comparatives sur la façon dont les populations d'insectes sont affectées par la sylviculture à l'échelle du paysage (Weslien & Schroeder, 1999) nous semble une perspective nécessaire à notre travail.

BIBLIOGRAPHIE

- Baars M.A. 1979. Catches in pitfall traps in relation to mean densities of Carabid beetles. *Oecologia* 41: 25-46.
- Beaudry S., Duchesne L.C., Côté B. 1997. Short-term effects of three forestry practices on carabid assemblages in a jack pine forest. *Canadian Journal of Forestry Research* 27: 2065-2071.
- Brouat C., Mondor G., Audiot P., Sennedot F., Lesobre L., Rasplus J.-Y. 2002. Isolation and characterisation of microsatellite loci in the ground beetle *Carabus nemoralis* (Coleoptera, Carabidae). *Molecular Ecology Notes*, sous presse.
- Burgess T.M., Webster R., McBratney A.B. 1981. Optimal interpolation and isorythmic mapping of soil properties. 4. Sampling strategy. *Journal of Soil Science* 32:643-659.
- Butterfield J., Luff M.L., Baines M., Eyre M.D. 1995. Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79: 63-77.
- Caughley G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- Chevallier H. 2000. *Description du milieu: analyse phytoécologique*. Rapport, Saillagouse, France.
- Day K.R., Carthy J. 1988. Changes in Carabid communities accompanying a rotation in Sitka Spruce. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 407-415.
- Desender K. 1988. Spatial distribution of Carabid beetles in a pasture. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol* 25:101-113.
- Desender K., Erynk A., Tack G. 1999. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology* 29: 139-156.
- Elliot J.M. 1971. *Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biol. Ass. Publ., The Ferry House, Ambleside, UK.
- Estoup A., Angers B. 1998. Microsatellite and minisatellites for molecular ecology: theoretical and experimental consideration. In *Advances in Molecular Ecology* (ed. G.R. Carvalho), 55-86. IOS Press.
- Firle S., Bonmarco R., Ekbom B., Natiello M. 1998. The influence of movement and resting behavior on the range of three carabid beetles. *Ecology* 79: 2113-2122.
- Greenberg C., Thomas M.C. 1995. Effects of forest management practices on terrestrial coleopteran assemblages in sand pine scrub. *Florida Entomologist* 78: 271-285.
- Greenslade P.J.M. 1964. The distribution, dispersal and size of a population of *Nebria brevicollis* (F.), with comparative studies on three other carabidae. *Journal of Animal Ecology* 33: 311-333.
- Haila Y., Hanski I.K., Niemelä J., Punttila P., Raivio S., Tukka H. 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 31: 187-202.
- Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J., Ohmann J.L. 1991. Conserving biodiversity in managed forests. Lessons from natural forests. *BioScience* 41: 382-392.
- Harpole D.N., Haas C.A. 1999. Effects of seven silvicultural treatments on terrestrial salamanders. *Forest Ecology and Management* 114: 349-356.
- Harris L.D. 1984. *The fragmented forest*. University of Chicago Press, Chicago.
- Heliölä J., Koivula M., Niemelä J. 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15: 370-377.

- Kennedy P.J. 1994. The distribution and movement of ground beetles in relation to set-aside arable land. In *Carabid beetles: Ecology and Evolution* (eds. K. Desender, M. Dufrêne, M. Loreau, M.L. Luff, J.-P. Maelfait), 439-444. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lauga-Reyrel F., Deconchat M. 1999. Diversity within the *Collembola* community in fragmented coppice forests in south-western France. *European Journal of Soil Biology* 35: 177-187.
- Legendre P., Fortin M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Mascanzoni D., Wallin H. 1986. The harmonic radar: a new method of tracing insects in the field. *Ecological Entomology* 11: 387-390.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Niemelä J. 1990. Spatial distribution of Carabid beetles in the southern Finnish taiga: the question of scale. In *The role of ground beetles in ecological and environmental studies* (ed. N.E. Stork), 143-155. Intercept Ltd, Andover.
- Niemelä J. 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11: 601-610.
- Niemelä J., Haila Y., Halme E., Pajunen T., Punttila P. 1989. The annual activity cycle of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Annales Zoologici Fennici* 26: 35-41.
- Niemelä J., Langor D., Spence J.R. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology* 7: 551-557.
- Perry J.N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79:1008-1017.
- Queller D.C., Goodnight K.F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43: 258-275.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dume G. 1993. *Flore forestière française. Guide écologique illustré*. IDF, France.
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- Riecken U., Raths U. 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici* 33: 109-116.
- Sennedot F. 2001. *Etude de l'organisation spatiale et de la structure génétique à une échelle spatiale fine chez C. nemoralis et C. punctatoauratus (Coleoptera, Carabidae)*. Rapport de stage, DESU, Université Montpellier II.
- Sunnucks P. 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 199-203.
- Terrell-Nield C. 1990. Is it possible to age woodlands on the basis of their carabid diversity? *The Entomologist* 109: 136-145.
- Vainikainen V., Itämies J., Pulliainen E., Tunkkari P. 1998. Mobility, population size and life time pattern of *Carabus glabratus* (Coleoptera, Carabidae) under extreme northern forest conditions. *Entomologica Fennica* 9: 217-224.
- Werner S.M., Raffa K.F. 2000. Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management* 139: 135-155.
- Weslien J., Schroeder L.M. 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management* 115: 267-275.

TRAVAUX EFFECTUES DANS LE CADRE DU PROJET

Articles

Un article publié

Brouat C., Mondor G., Audiot P., Sennedot F., Lesobre L., Rasplus J.-Y. 2002. Isolation and characterisation of microsatellite loci in the ground beetle *Carabus nemoralis* (Coleoptera, Carabidae). *Molecular Ecology Notes*: sous presse.

Un article soumis

Brouat C., Rasplus J.-Y. Impact of forest management practices on carabid species in fir forests. Soumis à *Forest Ecology and Management*.

Deux articles en préparation

Brouat C., Rasplus J.Y. Genetic structure based on microsatellites of populations of two sympatric carabid species with contrasting habitat requirements.

Rossi J.-P., Sennedot F., Meusnier S., Noblecourt T., Brouat C., Rasplus J.-Y. Spatial structure of carabid populations.

Rapports de stage

Loïc Lesobre. 2000. *Impact de la gestion forestière sur la diversité spécifique et génétique d'une communauté de Carabus (Plateau de Sault, Aude)*. DEA Biodiversité, Université Paris VI.

Florent Sennedot. 2001. *Etude de l'organisation spatiale et de la structure génétique à une échelle spatiale fine chez Carabus nemoralis et Carabus punctatoauratus (Coleoptera, Carabidae)*. DESU, Université Montpellier II.

Communications orales

Brouat C., Meusnier S., Rasplus J.-Y. 2001. Forêt, impact de l'homme et diversité d'une communauté de carabes. Journées Forestières d'Axat, Aude, France.

Brouat C., Rasplus J.-Y. 2002. Gestion forestière et diversité d'une communauté de carabes. Séminaire du programme "Biodiversité et gestion forestière" du GIP-ECOFOR, Paris, France.