

## **BILISSE : La biodiversité des lisières forestières**

### **BILISSE: The biodiversity of forest edges**

Deconchat, Marc  
Ouin, Annie  
Andrieu, Emilie

UMR1201 Dynafor, INRA-INPT  
Castanet Tolosan  
*marc.deconchat@toulouse.inra.fr*

### **Synthèse du rapport final**

7 mars 2014

Numéro de contrat MEDDE/MAAF : 10-MBGD-BGF-4-CVS-084



## CONTEXTE GENERAL

Les gestionnaires forestiers sont conduits à considérer de plus en plus leurs forêts en fonction de leur intégration dans le paysage rural. Les lisières constituent une des interfaces majeures de cette intégration, sur laquelle ils ont assez peu porté leur attention. Dans la gestion courante des forêts, les lisières ne sont pas intégrées à l'espace de production proprement dit. Aujourd'hui, les lisières sont encore trop rarement perçues par les propriétaires forestiers privés comme des lieux de biodiversité ayant un lien fonctionnel avec le reste du peuplement. Mieux comprendre comment réduire les impacts négatifs des lisières sur la biodiversité, valoriser les aspects positifs, et mieux comprendre les liens avec les milieux ouverts adjacents, contribueraient à développer une gestion plus intégrée des forêts.

Les changements en cours dans les paysages ruraux influent fortement sur la biodiversité (LeRoux *et al.*, 2008), ils vont modifier en premier lieu les lisières, par l'extension ou la réduction des forêts. L'aménagement des paysages en relation avec la conservation de la biodiversité doit prendre en compte ces changements et pour cela nécessite une meilleure compréhension des processus écologiques à l'œuvre dans les lisières. Dans la littérature, de nombreux travaux se sont intéressés aux effets induits par les lisières, vues comme un facteur écologique, mais relativement peu de travaux récents les ont considérées sous l'angle d'un milieu particulier dont les caractéristiques influent à la fois sur la biodiversité qu'il héberge et les effets qu'il a sur les milieux adjacents.

Par leur rôle d'interface, les lisières peuvent être sources de services écosystémiques pour l'agriculture, la forêt ou d'autres activités économiques. Elles ont des effets considérés comme négatifs pour l'agriculture ou la foresterie, par exemple en étant source de ravageurs, mais elles sont aussi sources de services positifs comme la pollinisation (Steffan-Dewenter *et al.*, 1999) ou le contrôle biologique des insectes ravageurs des cultures et des forêts (Tschardt *et al.*, 2007).

## OBJECTIFS GENERAUX DU PROJET

L'objectif du projet était d'établir des références valables pour les forêts de plaines atlantiques concernant la variabilité des lisières, la biodiversité qu'elles abritent et des services écosystémiques qu'elles produisent. Cet objectif doit servir aux gestionnaires de la biodiversité, des forêts et des paysages ruraux pour mieux prendre en compte la question des lisières forestières dans leurs décisions.

Le projet comportait 3 volets distincts et complémentaires :

1. état et partage des connaissances, des questions scientifiques et des attentes des gestionnaires ;
2. analyse multitaxonomique de l'influence des caractéristiques de segments de lisières sur la biodiversité ;
3. expérimentation pour expliquer l'intensité de services écosystémiques rendus par les lisières.

Le volet 1 vise à établir les bases des connaissances sur le sujet et les partager avec les gestionnaires concernés. Le volet 2 aborde la question des relations entre les lisières et la biodiversité sous un angle original et qui a des répercussions finalisées. Il s'agissait en effet de caractériser les variations de l'effet de lisière sur la biodiversité selon des facteurs majeurs, mais aussi de quantifier cet effet de façon spatiale. Le volet 3 s'intéresse quant à lui aux effets de cette biodiversité sur des services rendus dans des milieux hors de la lisière. Le volet 2 porte sur la source de biodiversité, le volet 3 sur des répercussions de cette biodiversité.

## QUELQUES ELEMENTS DE METHODOLOGIE

Dans la littérature, les lisières forestières sont étudiées soit comme une bande homogène de largeur prédéfinie sur le pourtour des bois, soit comme un facteur ponctuel affectant les conditions écologiques avoisinantes. Dans notre cas, nous avons choisi une approche différente où l'objet d'étude principale est un segment de lisière, c'est à dire une portion de lisière considérée comme homogène pour les facteurs écologiques, mais ayant une surface (longueur) suffisante pour être considérée comme une portion d'habitat. Peu d'études se sont intéressées à la variabilité des différentes lisières d'un paysage, en les considérant comme une juxtaposition de segments qui présentent des conditions écologiques homogènes dans le segment et variables entre segments. Au contraire, les lisières sont souvent présentées comme un type d'habitat indifférencié. Ces segments

ayant une longueur et une certaine largeur (DEI), on peut évaluer l'influence de leur morphologie sur la biodiversité (par exemple, la richesse varie-t-elle avec la longueur de lisière ?), ainsi que l'influence du contexte paysager. Ces approches, qui considèrent les segments de lisières comme des "habitats" différenciés sont peu fréquentes.

Les approches multitaxonomiques se développent depuis peu et sont considérées comme étant nécessaires pour mieux rendre compte des multiples facettes de la biodiversité et appréhender des relations fonctionnelles, notamment trophiques, entre les différentes espèces. De nombreuses questions méthodologiques et d'enjeux scientifiques restent attachées à l'interprétation de ces données multitaxonomiques. Le projet a cherché à construire un échantillonnage standardisé des mêmes groupes taxonomiques (Plantes, Rhopalocères, Apoïdes et Oiseaux) sur 3 sites et autour d'une question unique simple. Malgré les efforts dans ce sens, cette ambition s'est avérée bien plus difficile à atteindre que ce qui était envisagé. L'analyse des causes de ces difficultés a été exposée et discutée lors des séminaires organisés par l'animation du programme BGF autour des analyses multitaxonomiques (co-organisé par M. Deconchat et H. Jactel) et des analyses inter-sites.

Trois sites d'étude (Centre, Gascogne et Landes) ont été retenus dans les plaines de la zone atlantique afin de représenter une large part de la variabilité des conditions forestières dominantes de ces régions. Dans les 3 sites, les forêts retenues correspondent aux types de formations les plus fréquentes et représentatives des zones d'étude, choisies pour réduire autant que possible, en fonction des connaissances et des données disponibles, la variabilité intra type.

Les lisières sélectionnées se limitaient aux situations d'interfaces directes entre la forêt et un milieu ouvert (culture ou prairie au sens large incluant les zones pare feu qui peuvent être de grande surface), en excluant les lisières en contact avec un cours d'eau, avec un plan d'eau, avec une route ou un chemin, une habitation, etc. Les segments de lisières ont été choisis afin de limiter autant que possible la variabilité de l'âge des arbres (ou temps écoulé depuis la dernière exploitation) et en s'intéressant essentiellement à des peuplements forestiers ayant atteint un stade de maturité de développement (variable suivant le type forestier). Les milieux ouverts adjacents ont été choisis de manière à réduire la variabilité des pratiques de gestion qui leur sont appliquées dans une gamme compatible avec les possibilités d'analyse.

Des dispositifs d'échantillonnage adaptés à chaque groupe ont été mis en place de façon à relativiser leur diversité dans les milieux adjacents et dans les parties interne et externe des segments de lisières. Les analyses ont été conduites d'abord par groupe, afin de caractériser les effets de lisières par les communautés rencontrées, puis de mettre en évidence leur variabilité et en rechercher des facteurs corrélatifs. Un travail spécifique aussi été conduit sur les micro-habitats dans un des sites. Une d'analyse conjointe d'une partie des groupes a été tentée.

Le projet comportait un volet d'expérimentation pour tester de façon plus directe le rôle fonctionnel des lisières, en se focalisant sur les processus en jeu: la prédation des ravageurs des cultures et des arbres forestiers par les oiseaux et les flux de pollen via les pollinisateurs agissant sur les rendements agricoles.

## RESULTATS OBTENUS

### Volet 1: Résultats marquants

#### 1. Une littérature abondante pour des points de vue multiples

Le nombre de publications scientifiques consacrées aux lisières, à leur biodiversité et aux services écosystémiques associés augmente ces dernières années. La variabilité des lisières et de leurs effets apparaissent comme étant des facteurs à mieux prendre en considération. Les résultats donnent parfois l'impression de divergences mais il s'agit surtout de différences dans les analyses, selon les différents points de vue utilisés pour appréhender les lisières, soit comme pourtour des fragments forestiers, comme milieu de transition ou comme habitats.

#### 2. Des lisières plus riches que les milieux adjacents, d'après l'analyse de la littérature

Les résultats des méta-analyses, rassemblant plus de 250 études individuelles publiées dans les journaux scientifiques, tous biomes confondus, confirment donc que les lisières, zones de transition entre la forêt et le milieu ouvert, sont plus riches en diversité végétale et animale que le milieu forestier. Dans une certaine mesure, ils mettent fin à la controverse quant au rôle positif ou négatif des lisières sur la diversité biologique: elles sont bien en général une source de richesse en espèces, sortes de hot-spots de biodiversité, et doivent être prises en compte à leur juste valeur dans les plans de gestion des espaces naturels à l'échelle du paysage.

## Volet 2: Résultats marquants

### 3. Un effet de lisière sur la végétation qui suggère d'approfondir la notion de contraste entre milieu forestier et non forestier

Nous avons identifié des patrons de réponse diversifiés des communautés végétales aux effets de lisière. Cette variabilité dépend à la fois de la région d'étude (et de la taille du pool régional d'espèces associé) et du contraste entre milieux forestiers et non forestiers, c'est-à-dire du régime de perturbation des habitats ouverts. Nos résultats soulignent l'importance de la prise en compte explicite des types de lisières (eg. à fort ou faible contraste avec le milieu ouvert adjacent) pour éclairer les variations de diversité végétale observées et proposer des mesures de gestion des lisières adaptées.

### 4. Un effet de lisière très contrasté sur les communautés d'oiseaux

Pour les oiseaux, nous avons observé une grande diversité dans les réponses aux effets de lisières, en particulier pour les espèces forestières. Les lisières forestières intérieures sont les habitats les plus importants en terme de conservation, tant pour l'abondance et la richesse totale des assemblages d'oiseaux que pour les espèces partageant certains traits de vie (espèces insectivores et cavernicoles). Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse d'une plus grande disponibilité des ressources dans les lisières forestières que dans les milieux adjacents pour la plupart des espèces.

### 5. L'intérêt des lisières forestières en milieu tempéré pour les pollinisateurs est confirmé dans deux cultures à pollinisation entomophile (colza et vergers).

Les lisières forestières sont des sources de pollinisateurs pour les cultures entomophiles étudiées. Elles abritent des sites de nidification et d'accouplement des abeilles terricoles, dominantes dans les assemblages observés.

### 6. L'effet de la lisière sur les assemblages d'abeille varie dans le temps

L'importance relative de la lisière forestière comparée à d'autres lisières varie avec la saison ; la lisière forestière est une source de pollinisateurs importants au début du printemps pour les cultures comme le colza et le pommier.

### 7. L'effet de la lisière sur les assemblages d'abeille varie dans l'espace

L'abondance et la richesse spécifique des abeilles dans les champs de colza sont négativement affectées par la distance à la lisière forestière. La profondeur de l'effet de lisière dépend des capacités de vol des espèces. Par ailleurs, pour des raisons micro-climatiques et trophiques, l'effet de lisière forêt-colza dépend de son orientation : la réponse des abeilles est inversée sur les lisières froides. Enfin, le contraste entre les communautés de lisière et de champ n'est pas plus fort pour la culture annuelle, fortement perturbée (colza) que pour la culture pérenne (verger).

### 8. Les papillons sont plus abondants dans les lisières de milieu ouvert que dans les milieux ouverts

Dans les trois régions étudiées, les papillons sont plus abondants dans les milieux ouverts que dans les milieux boisés (lisières côté bois ou centre de bois), d'une manière générale, ce qui est cohérent avec l'écologie de la plupart d'entre eux. Au sein des milieux ouverts, la lisière côté milieu ouvert présente une abondance en papillons plus forte, la richesse de la communauté n'est significativement plus forte que pour la région Centre. Bien qu'aucune espèce de lisière, *stricto sensu*, n'ait été identifiée, les lisières de milieu ouvert semblent "concentrer" les Rhopalocères des milieux adjacents. Cette relation est modulée par le type de gestion de la parcelle adjacente.

### 9. Certains types de dendro-microhabitats sont plus présents en lisière qu'à l'intérieur des bois

La comparaison de la densité en dendro-microhabitats entre la lisière et l'intérieur des bois montre que certains types de dendro-microhabitats (bois apparent, coulée de sève) sont plus abondants dans les lisières forestières. La gestion plus récurrente des lisières par rapport à l'intérieur du bois est certainement source de micro-habitats favorables à la biodiversité. Cependant, d'autres types de micro-habitats tel que les chandelles sont plus abondants à l'intérieur des bois.

## Volet 3: Résultats marquants

### 10. Une méthode originale pour évaluer la prédation des chenilles par les oiseaux

Les niveaux d'insectivorie avienne ont été évalués par la fréquence des attaques d'oiseaux sur des chenilles en plasticine. Cette méthode permet d'évaluer l'importance relative de la prédation par les oiseaux insectivores en fonction du type d'habitat (lisière vs intérieur forestier). Elle permet de quantifier l'effet de lisière sur les niveaux de prédation exercée par les oiseaux insectivores en forêt, et de montrer l'impact de la structure et de la composition du paysage sur un service écosystémique majeur rendu par les oiseaux forestiers en régulant les populations d'insectes.

### 11. Un effet de lisière positif sur l'insectivorie avienne

Le taux de prédation des chenilles-leurres était nettement plus fort en lisière forestière qu'en intérieur, avec un effet très marqué en début de printemps, puis tendant à s'atténuer avec l'avancement de la phénologie saisonnière. Les feuilles de chêne adjacentes aux chenilles-leurres prédatées étaient significativement plus attaquées par les herbivores que les feuilles prises sur des rameaux témoins, suggérant que les oiseaux utilisent l'herbivorie comme un indice visuel de présence des proies d'autant plus fortement que la détectabilité des proies diminue avec l'ombre.

### 12. La diversité fonctionnelle des oiseaux augmente la prédation en lisières

Nous avons testé l'hypothèse d'un lien entre l'insectivorie mesurée par les taux de prédation des chenilles-leurres et la diversité fonctionnelle des communautés d'oiseaux. La diversité fonctionnelle a été calculée par des indices mesurant la composition en traits de vie pondérés par l'abondance des différents traits dans les communautés d'oiseaux, à partir de 7 traits biologiques et écologiques. L'équitabilité fonctionnelle des communautés d'oiseaux augmente avec la magnitude de l'insectivorie dans les lisières forestières.

### 13. Des lisières agissant à la fois comme corridor et comme barrière aux flux de pollen

Sur les deux lisières étudiées, nous n'avons détecté aucun flux de pollen entre le milieu ouvert (parcelle cultivée) et le milieu fermé (bois). La majorité des flux observés se situaient le long de la lisière (bidirectionnels), celle-ci agissant aussi comme source vers la parcelle cultivée.

### 14. Le service de pollinisation, mesuré en termes de rendement, n'est pas meilleur en bord de verger qu'au milieu de la parcelle dans les deux vergers étudiés.

Dans 2 vergers du plan d'échantillonnage des abeilles, la production quantitative (nombre de pommes par branche, poids des pommes) et qualitative (nombre de pépins par pomme, indice d'asymétrie du fruit) de pommes a été mesurée pour 2 modalités de pollinisation (manuelle, libre). Même si les pollinisateurs sont plus abondants en lisière qu'en verger, on n'observe pas de différence significative de rendement en fonction de la position.

## IMPLICATIONS PRATIQUES, RECOMMANDATIONS, REALISATIONS PRATIQUES, VALORISATION

- Implications pratiques :

La biodiversité dans les lisières est différente de celle qu'on observe dans les milieux adjacents, ce qui était déjà connu, cette biodiversité varie fortement entre les lisières, vues comme des habitats. Une attention particulière doit donc être portée à ces milieux d'interface, tant dans la gestion forestière que dans celle des parcelles agricoles.

Les caractéristiques de la partie forestière des lisières semblent être plus importantes pour plusieurs groupes d'espèces que la partie externe. C'est donc sur cette partie, soumise au gestionnaire forestier, que doivent se concentrer les recommandations de gestion.

Les caractéristiques des lisières peuvent influencer sur des espèces jouant potentiellement des rôles importants pour des services écosystémiques, mais les résultats ne sont pas univoques. Il est encore difficile à ce stade de proposer des aménagements ou des modes de gestion des lisières pour favoriser les services écosystémiques de régulation et de pollinisation.

- Recommandations :

Les lisières participent à la diversité des paysages et leur constitution doit être prise en considération dans les politiques d'aménagement des paysages visant à une meilleure gestion de la biodiversité.

Le rôle de corridor des lisières devrait être mieux pris en compte, conjointement à leurs rôles d'interface et d'habitat.

Les approches multi-taxonomiques et multi-sites sont bien adaptées pour rendre compte de la variabilité des réponses, entre groupes et selon les conditions. Cependant elles requièrent des précautions particulières comme la construction de l'échantillon très en avance par rapport aux échantillonnages afin de s'assurer de la comparabilité entre sites, des tests préalables des dispositifs d'échantillonnage adaptés à chaque groupe mais compatibles entre eux pour des comparaisons. Cela peut nécessiter un temps important de concertation et de comparaisons sur des dispositifs préliminaires. Le partage du travail entre plusieurs équipes, ayant des attentes et des cultures différentes, complique la démarche et les difficultés qui en découlent doivent être anticipées et discutées. L'intrication avec d'autres projets est un atout en termes de logistiques, mais introduit des contraintes supplémentaires parfois difficiles à rendre compatibles avec les attendus du projet principal. Il est donc préférable de la limiter.

## **PARTENARIATS MIS EN PLACE, PROJETS, ENVISAGES**

Le partenariat entre les 3 laboratoires impliqués dans le projet Bilisse s'est renforcé significativement à cette occasion. Les équipes sont impliquées conjointement dans plusieurs autres projets concernant la biodiversité forestière. L'expérience acquise en commun sera utile pour mettre en place plus rapidement des dispositifs plus performants.

On peut notamment signaler l'implication des unités Dynafor et de Biogéco dans les projets Smallforest (Eranet Biodiversa) et Fundiv Europe (Europe) comportant un volet important sur la biodiversité des lisières et des services écosystémiques associés. Ces projets s'articulent en partie avec ce qui a été conduit dans Bilisse tout en abordant d'autres aspects complémentaires, comme les capacités de régulation des pullulations de limaces dans les cultures par les carabes passant par les lisières et la réduction de l'intensité d'herbivorie sur les chênes en lisière.

Les laboratoires partenaires du projet Bilisse ont obtenu un financement du MEDDTL dans le cadre du programme DIVA pour un projet portant sur la connectivité des paysages, les pratiques agricoles et les papillons de jour (projet LEVANA). Ce projet prend explicitement en compte les lisières forestières comme un élément du paysage participant à la connectivité des paysages agricoles et contribuant à la trame verte des territoires ruraux.

Aucun nouveau projet sur la thématique des lisière n'a été proposé à l'appel BGF 2014 en faisant le choix de d'abord mieux exploiter et valoriser ce qui a été acquis par le projet Bilisse.

## LISTE DES OPERATIONS DE VALORISATION ET DE TRANSFERT ISSUES DU CONTRAT

Publications scientifiques	
Publications scientifiques parues	<p><b>Barbaro L., Giffard B., Charbonnier Y., van Halder I., Brockerhoff E.G., 2014</b> Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. <i>Diversity and Distributions</i>, 20: 149-159.</p> <p><b>Bailey S., Requier F., Nusillard B., Roberts S.P.M., Potts S.G., Bouget C., 2014.</b> Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. <i>Ecology and Evolution</i>, 4, 4: 370–380</p>
Publications scientifiques à paraître	<p><b>Alignier A., Alard D., Chevalier R., Corcket E.</b> Can the contrast between forest and adjacent open habitats explain the edge effects on plant diversity? <i>Acta Botanica Gallica, Online (Mai)</i>, 8 p. DOI: 10.1080/12538078.2014.902771.</p> <p><b>Bailey, S., Dufrêne, M., Roche, P., Bouget, C.</b> Are arthropod-mediated ecosystem services or dis-services driven by landscape forest cover or distance to forest edge in agricultural landscapes? Soumis à <i>Agriculture, Ecosystems and Environment</i></p> <p><b>Bailey S., Requier F., Lagarde, N., Nusillard B., Bouget C.</b> Effets des éléments boisés sur les abeilles sauvages dans différents paysages agricoles. Étude des lisières forêt-colza et forêt-verger. Geode Toulouse, Quae editions, <i>in press</i></p> <p><b>Terraube J., Archaux F., van Halder I., Deconchat M., Jactel H., Barbaro L.</b> Contrasted responses of bird assemblages to forest edges: the conservation value of local habitat complexity in mosaic landscapes. (<i>en révision avant re-soumission</i>).</p>
Publications scientifiques prévues	<p><b>Ouin A., Andrieu E. et al.</b> : Edge effect on biodiversity of plants and pollinators.</p> <p><b>Andrieu A. et al.</b> : Modulation of pollen fluxes by edges.</p> <p><b>Bailey et al.</b> Do field margin-center contrasts for wild bee populations vary with crop types? <i>Ecological Entomology or Agricultural and Forest Entomology</i></p> <p><b>Bailey et al.</b> Habitat spatio-temporal complementation: how do wild bees use three different crop edges? An approach at plot scale. <i>Basic and Applied Ecology</i></p> <p><b>Chevalier R., Alignier A. et al.</b> Effet de l'exposition des lisières forestières sur la biodiversité floristique. Étude des lisières entre forêt ancienne et champ de colza dans le Gâtinais oriental (45).</p> <p><b>Roume A., Cabanettes, A., Deconchat, M., Larrieu, L., Ouin, A.</b> How do edges contribute to tree microhabitats offer in small forests?</p> <p><b>Jactel H., Alignier A., Barbaro L., van Halder I., Deconchat M.</b> Higher biodiversity at forest edge: a quantitative review of evidence. <i>Oikos</i></p> <p><b>Deconchat et al.</b> Intérêts et limites des approches multi-taxonomiques pour les indicateurs de biodiversité forestière</p>

Colloques	
Participations passées à des colloques	<p>Alignier A., <b>Chevalier R.</b>, <b>Alard D.</b>, <b>Corcket E.</b>, 2013. Effets de lisière sur la diversité des communautés végétales dans différents paysages forestiers. ECOVEG 9, Tours - France, 3-6 Mars 2013. <i>Communication orale</i>.</p> <p><b>Bailey S.</b>, Lagarde N., Nusillard B., Moliard C., Roche P., <b>Bouget C.</b>, 2011. Effets des éléments boisés sur les populations d'abeilles sauvages dans différents paysages agricoles : Etude des lisières forêt-colza et forêt-verger. Abeilles et paysages 11/10/2011-11/10/2011, GEODE-Toulouse.</p> <p><b>Bailey S.</b>, 2011. Effets des forêts sur les populations d'abeilles sauvages et la régulation de l'efficacité de la pollinisation dans différents paysages à dominante agricole. Rencontre Apoidea-Gallica 22-23/01/2011, Orsay, 10p.</p> <p><b>Bailey S.</b>, <b>Bouget C.</b>, 2011. Abeilles et forêts. Ateliers REGEFOR "Les services écosystémiques rendus par les forêts" 14-16/06/2011, Nancy, 8 p.</p> <p><b>Bailey S.</b>, Lagarde N., Nusillard B., Moliard C., Roche P., <b>Bouget C.</b>, 2011. Effets des éléments boisés sur les abeilles pollinisatrices dans les paysages agricoles. Cas des lisières forêt-verger. 5<sup>e</sup> rencontres annuelles du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF), Le Teich (33), 13/10/2011</p> <p><b>Bailey S.</b>, Lagarde N., Nusillard B., Moliard C., Roche P., <b>Bouget C.</b>, 2011. Effets des éléments boisés sur les populations d'abeilles sauvages dans différents paysages agricoles : étude des lisières forêt-colza et forêt-verger. Abeilles et paysages, GEODE, Toulouse, 11/10/2011</p> <p><b>Bailey S.</b>, Lagarde N., Nusillard B., Moliard C., Roche P., <b>Bouget C.</b>, 2012. Comment la distance à la lisière forestière et son orientation influencent les abeilles présentes dans le colza ? 6<sup>e</sup> rencontres annuelles du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF), Epernay (51), 25-27/09/2012</p> <p><b>Baltzinger M.</b>, 2011. Pollination services are not sensitive to forest edge proximity at a local scale. Poster, Alternet Summer School "Biodiversity and Ecosystem Services: An Interdisciplinary Perspective", 7-16 September 2011, Peyresq, France</p> <p><b>Bailey S.</b>, Lagarde N., Nusillard B., Moliard C., Roche P., <b>Bouget C.</b>, 2012. Effects of woody elements on wild bee population in Brassica napus fields. 3rd European Congress of Conservation Biology, Glasgow (Scotland), 28/08-01/09/2012</p> <p><b>Barbaro L.</b>, 2013 Les traits de vie comme indicateurs de réponses multi-taxa à la fragmentation des paysages forestiers. Atelier scientifique 'Intérêts et limites des approches multi-taxonomiques de la biodiversité', programme BGP, GIP Ecofor, Maison de la Forêt, Bordeaux, 26 juin 2013.</p> <p><b>Barbaro L.</b>, Brockerhoff E., <b>Charbonnier Y.</b>, Giffard B., <b>van Halder I.</b> 2012 Edge effects on bird functional diversity and avian insectivory in mosaic forest landscapes: a transcontinental comparison. 2d International Conference on Biodiversity in Forest Ecosystems and Landscapes, IUFRO, Cork, 28th-31st August 2012.</p> <p><b>Chevalier et al.</b> 2011 « Entre champ de colza et forêt : la flore des lisières. Premiers résultats d'une étude menée dans le Gâtinais du Loiret (45) » 6<sup>èmes</sup> Rencontres Botaniques du Centre. 26 novembre 2011, Orléans (45).</p> <p><b>Ouin A.</b>, <b>Vigan M.</b>, <b>Caniot P.</b>, <b>Dumora B.</b>, <b>Willm.J.</b> and <b>Deconchat M.</b> 2011. Biodiversité dans les lisières forestières. In 4<sup>e</sup> Journée d'écologie de Toulouse, Toulouse (FRA).</p>

Participations futures à des colloques	<p><b>Marc Deconchat, Annie Ouin, Audrey Alignier, Anthony Roume, Brice Giffard, Sylvie Ladet, Anne Sourdril.</b> Edges between agriculture and forest viewed as interfaces between social and ecological systems. Resilience 2014. Montpellier (communication acceptée)</p> <p><b>Deconchat M., Alignier A., Andrieu E., Giffard B., Ladet S., Ouin A., Roume A., Sourdril A.</b> Forest edges as sources of ecosystem services for landscape agroecology. Congrès mondial IUFRO 2014. Salt Lake City (communication acceptée)</p>
Thèses	
Thèses en cours	Bailey S.
Articles de valorisation-vulgarisation	
Articles de valorisation parus	<p><b>Chevalier R., 2014.</b> Entre champ de colza et forêt : la flore des lisières. Premiers résultats d'une étude menée dans le Gâtinais du Loiret (45). <i>Symbioses nouvelle série</i>, <b>30</b> : 27-32.</p>
Enseignement – formation	
Enseignements/formations dispensés	Cours sur la biodiversité des lisières tous les ans par A Roume ou M Deconchat en 3 <sup>e</sup> année DAA Ensaf et Master GEP Mirail (2h)
Autres	
Rapports de fin d'étude	<p><b>Lagarde, N.</b> 2011. Effets des éléments boisés sur les populations d'abeilles sauvages dans un paysage agricole, cas du verger de pommes dans le Cher. Master 2 pro "Biodiversité et Développement Durable", Université de Perpignan.</p> <p><b>Duphil, E.</b> 2011. Biodiversité et facteurs environnementaux à l'interface « forêt/milieu ouvert » : les lisières vues comme objet d'étude et objectifs de gestion. BIOGECO, Bordeaux (FRA).</p> <p><b>Vigan, M.</b> 2011. Structure des lisières et biodiversité. ENSAT. pp. 1-88.</p> <p><b>Chemin, A.</b> 2012 Micro-habitats, structures des lisières et diversité végétale. ENSAT</p> <p><b>Valette, M.</b> 2012 Modulation des flux de pollen par les lisières forestières. M1 Université Paul Sabatier, Toulouse.</p>
Actions de transfert, de communication	<p><b>Bailey, S., Bouget, C.</b> - 2011. Abeilles et forêts. Ateliers REGEFOR "Les services écosystémiques rendus par les forêts" 14/06/2011-16/06/2011, Nancy, FRA</p> <p><b>Bailey, S., Lagarde, N., Nusillard, B., Moliard, C., Bouget, C.</b> - 2012. Abeilles et paysages. Intérêts des éléments boisés pour les abeilles sauvages dans divers paysages agricoles. Réunion annuelle de la Commission d'Orientatation et des Programmes de La Morinière 27/11/2012, Saint Epain, 36p.</p> <p><b>Bailey, S., Lagarde, N., Nusillard, B., Moliard, C., Roche, P., Bouget, C.</b> - 2012. Présentation des travaux menés au Cemagref sur les populations d'abeilles sauvages : Etude des lisières forêt-colza et forêt-verger. Assemblée générale du CETA apicole 04/02/2012, Mormant sur Vernisson, 30p.</p>





**BILISSE: La Biodiversité des Lisières forestières ?**  
**BILISSE: The biodiversity of forest edges**

Deconchat, Marc  
Ouin, Annie  
Andrieu, Emilie

UMR1201 Dynafor, INRA-INPT  
Castanet Tolosan  
*marc.deconchat@toulouse.inra.fr*

**Rapport final**  
7 mars 2014

Numéro de contrat MEDDE/MAAF : 10-MBGD-BGF-4-CVS-084



## **REMERCIEMENTS :**

Le projet Bilisse a pu être conduit à bien grâce à l'appui du programme BGF et ses animations.

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (art. L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. Seules sont autorisées (art. 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé de copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par la caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

## RESUME COURT

Les lisières, entre milieux forestiers et milieux ouverts agricoles, sont très fréquentes dans les paysages ruraux caractérisés par de petits fragments forestiers. Elles constituent un enjeu pour la gestion des territoires et rendent des services écosystémiques à l'agriculture et à la foresterie. Le projet comporte 3 volets. Le volet 1 vise à établir l'état des connaissances sur la biodiversité des lisières forestières traitées par une méta-analyse. Le volet 2 caractérise la biodiversité dans des segments de lisière. La biodiversité est évaluée pour 4 groupes spécifiques (Flore vasculaire, Apoïdes, Rhopalocères, Oiseaux) étudiés simultanément sur 3 sites de forêts de plaine (Régions Centre, Aquitaine et Midi-Pyrénées). Il est complété par une étude exploratoire sur les dendro-microhabitats. Le volet 3 s'intéresse aux rôles fonctionnels de cette biodiversité en évaluant des services écosystémiques. Il s'agit ici d'estimer le degré de réalisation des services écosystémiques de pollinisation et de régulation de phytophages par des dispositifs expérimentaux. La méta-analyse d'une sélection de 250 études montre que les lisières sont plus riches que les milieux adjacents. Les observations conduites sur les segments de lisières des 3 régions d'étude montrent des patrons de réponse diversifiés des communautés. Pour les communautés oiseaux, les lisières forestières intérieures sont les habitats les plus importants en termes de conservation. L'intérêt des lisières forestières en milieu tempéré pour les pollinisateurs est confirmé. Elles abritent des sites de nidification et d'accouplement des abeilles terrioles. Les papillons sont plus abondants dans les lisières de milieu ouvert que dans les milieux ouverts. Certains types de dendro-microhabitats sont plus présents en lisière qu'à l'intérieur des bois. Les niveaux d'insectivorie avienne évalués par la fréquence des attaques d'oiseaux sur des chenilles en plasticine montre un taux de prédation nettement plus fort en lisière forestière qu'en intérieur. Des lisières agissant à la fois comme corridor et comme barrière aux flux de pollen. Le service de pollinisation, mesuré en termes de rendement, n'est pas meilleur en bord de verger qu'au milieu de la parcelle. Les résultats soulignent l'importance des lisières forestières pour la biodiversité, mais aussi la complexité des dispositifs d'étude à mettre en place et des réponses observées. Compte tenu de leur importance et de leur omniprésence dans les paysages ruraux tempérés ; il semble nécessaire de mieux prendre en compte les caractéristiques des lisières, dans leur variabilité, dans les stratégies de gestion de la biodiversité. Cette biodiversité est susceptible de rendre des services écosystémiques, notamment de régulation des bioagresseurs.

*Mots clés : Biodiversité, lisière, services écosystémiques, apoïde, végétation, oiseaux, papillons de jour*

## ABSTRACT

Edges between forest areas and agricultural open areas are very common in rural landscapes characterized by small forest fragments. They are a challenge for territorial management and provide ecosystem services for agriculture and forestry. The project had 3 components. Component 1 aims to establish the state of knowledge on the biodiversity of forest edges processed by a meta-analysis. Component 2 characterizes biodiversity in segment of edges. Biodiversity is evaluated for four specific groups (Vascular plants, Apoidea, Rhopaloceres, birds) studied simultaneously on 3 sites of lowland forests (Regions Centre, Aquitaine and Midi-Pyrenees). It is complemented by an exploratory study on the dendro-microhabitats. Component 3 focuses on the functional roles of biodiversity by assessing ecosystem services. We estimated with experiments how ecosystem services of pollination and of control of phytophagous species are provided. The meta-analysis of a selection of 250 studies showed that the edges are richer than the adjacent areas. The observations carried out on the edges of the 3 study areas showed diverse patterns of community response. For bird communities, internal forest edges were the most important habitats in terms of conservation. The importance in temperate forest of edges for pollinators was confirmed. They were places for ground-dwelling bees nesting and mating. Butterflies were most abundant in the open edges than in open habitats. Some types of dendro-microhabitats were more present on the edge than inside the wood. The avian insectivory levels assessed by the frequency of bird attacks on fake plasticine caterpillars showed a significantly stronger predation rates in forest edge than inside the forest. Edges acting as both as a barrier to the passage flow and pollen. The pollination service, measured in terms of performance is not better near the edge of the orchard than in the middle. The results highlighted the importance of forest edges for biodiversity, but also the complexity of their study. Given their importance and ubiquity in temperate rural landscapes, it seems necessary to better take into account the characteristics of edges and their variability in strategies for biodiversity management. This biodiversity is likely to produce ecosystem services such as pest and disease control.

*Key words: biodiversity, forest edge, ecosystem services, Apoidea, plant, bird, butterfly*

## RESUME LONG

Les lisières entre les milieux forestiers et les milieux ouverts, agricoles ou autres, sont très fréquentes dans les paysages ruraux tempérés dans lesquels les forêts sont fragmentées. Elles jouent des rôles écologiques majeurs, notamment pour la biodiversité. Pourtant, les connaissances sur cette biodiversité et les services écosystémiques associés restent très partielles et parfois contradictoires. Or, les gestionnaires forestiers et agricoles vont avoir de plus en plus besoin de ces informations pour adapter leurs gestions dans un contexte où les interactions entre les forêts et l'agriculture seront plus importantes, notamment à travers la valorisation des services écosystémiques, tels que la pollinisation et la régulation des ravageurs.

Le projet comporte 3 volets. Le volet 1 vise à établir l'état des connaissances sur la biodiversité des lisières forestières traitées par une méta-analyse. Le volet 2 aborde la question des relations entre les lisières et la biodiversité sous un angle original. Il s'agit de caractériser la biodiversité de segments de lisières. La biodiversité est évaluée pour 4 groupes spécifiques (Flore vasculaire, Apoïdes, Rhopalocères, Oiseaux) étudiés simultanément sur 3 sites de forêts de plaine (Régions Centre, Aquitaine et Midi-Pyrénées). Il est complété par une étude exploratoire sur les dendro-microhabitats. Le volet 3 s'intéresse aux rôles fonctionnels de cette biodiversité en évaluant des services écosystémiques rendus dans des milieux hors de la lisière. Il s'agit ici d'estimer le degré de réalisation des services écosystémiques de pollinisation et de régulation de phytophages par des dispositifs expérimentaux.

Une littérature abondante expose des points de vue multiples sur les lisières ; une méta-analyse d'une sélection de 250 études montre que les lisières sont plus riches que les milieux adjacents. Les observations conduites sur les segments de lisières des 3 régions d'étude montrent des patrons de réponse diversifiés des communautés végétales aux effets de lisière, en fonctions de la région d'étude et du régime de perturbation des habitats ouverts. Pour les communautés oiseaux, les effets de lisière sont très contrastés. Les lisières forestières intérieures sont les habitats les plus importants en termes de conservation. L'intérêt des lisières forestières en milieu tempéré pour les pollinisateurs est confirmé dans deux cultures à pollinisation entomophile (colza et vergers). Elles abritent des sites de nidification et d'accouplement des abeilles terricoles, dominantes dans les assemblages observés. L'abondance et la richesse spécifique des abeilles dans les champs de colza sont négativement affectées par la distance à la lisière forestière. Les papillons sont plus abondants dans les lisières de milieu ouvert que dans les milieux ouverts. Certains types de dendro-microhabitats sont plus présents en lisière qu'à l'intérieur des bois.

Les niveaux d'insectivorie avienne ont été évalués par la fréquence des attaques d'oiseaux sur des chenilles en plasticine. Le taux de prédation des chenilles-leurres était nettement plus fort en lisière forestière qu'en intérieur, avec un effet très marqué en début de printemps, puis tendant à s'atténuer avec l'avancement de la phénologie saisonnière. Des lisières agissant à la fois comme corridor et comme barrière aux flux de pollen. Le service de pollinisation, mesuré en termes de rendement, n'est pas meilleur en bord de verger qu'au milieu de la parcelle.

Les résultats soulignent l'importance des lisières forestières pour la biodiversité, mais aussi la complexité des dispositifs d'étude à mettre en place et des réponses observées. Compte tenu de leur importance et de leur omniprésence dans les paysages ruraux tempérés ; il semble nécessaire de mieux prendre en compte les caractéristiques des lisières, dans leur variabilité, dans les stratégies de gestion de la biodiversité. Cette biodiversité est susceptible de rendre des services écosystémiques, notamment de régulation des bioagresseurs. Il semble que ce soit surtout la partie intra-forestière de la lisière qui soit la plus déterminante pour la biodiversité et ses services. Les gestionnaires forestiers sont donc en capacité d'influer significativement sur la biodiversité forestière, mais aussi sur l'agriculture voisine.

Mots clés : Biodiversité, lisière, services écosystémiques, apoïde, végétation, oiseaux, rhopalocères

## **PARTENAIRES ET PARTICIPANTS**

### **UMR 1201 INRA/INP Toulouse-ENSAT (DYNAFOR),**

Centre INRA de Toulouse, 31326 Castanet Tolosan Cedex, France.

- Marc Deconchat, Gérard Balent, Emilie Andrieu, Audrey Alignier, Anthony Roume, Aude Vialatte, Annie Ouin, Alain Cabanettes, Sylvie Ladet, Laurent Larrieu, Florent Blaise, Laurent Raison, Jérôme Willm, Bruno Dumora, Wilfried Heintz, Martin Vigan, Agnes Chemin, Philippe Caniot, Angelo Gross, Marie Carles.

Ecole d'Ingénieurs de Purpan – INP Toulouse, 31076 Toulouse

- Antoine Brin, Hervé Brustel

### **UMR 1202 INRA (BIOGECO)**

INRA, 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex, France

- Luc Barbaro, Inge van Halder, Hervé Jactel, Fabrice Vetillard, Emmanuel Corcket, Didier Alard, Julien Terraube

### **Cemagref (TR Sedyvin)**

Cemagref, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France.

- Frédéric Archaux, Marie Baltzinger, Christophe Bouget, Richard Chevalier, Benoit Nusillard, Carl Moliard, Hilaire Martin, Samantha Bailey

## SOMMAIRE

Sommaire .....	16
Table des figures .....	17
Table des tableaux .....	19
Rappels des objectifs et hypothèses du projet .....	20
Choix méthodologiques généraux .....	22
Résultats des 3 volets du projet .....	24
Volet 1 : Etat des connaissances et méta-analyse .....	24
Etat des connaissances .....	24
Méta-analyse .....	29
Introduction.....	29
Méthodes.....	29
Résultats .....	31
Discussion .....	32
Références .....	33
Ateliers d'échange et dissémination.....	36
Région Centre .....	36
Région Aquitaine .....	36
Région Midi-pyrénées .....	36
Volet 2 : Analyse multitaxonomique de l'influence des caractéristiques de segments de lisières sur la biodiversité .....	37
Objectifs et démarche générale.....	37
Méthodes et plan d'échantillonnage .....	37
Végétation .....	37
Oiseaux .....	41
Apoïdes .....	46
Rhopalocères .....	53
Analyses multi-sites et multi-taxonomiques .....	60
Dendro-microhabitats.....	61
Volet 3 : Importance des interfaces bois / non bois dans les modulations de deux services écosystémiques : la pollinisation et la régulation des ravageurs .....	68
Effets des lisières forestières sur l'insectivorie avienne.....	68
Modulation des flux de pollens par les lisières .....	73
Qualité de la pollinisation .....	77
Discussion et synthèse générale.....	81

## TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma général d'organisation des volets du projet Bilisse .....	21
Figure 2: localisation et caractéristiques des 3 sites d'études complémentaires du projet Bilisse.	23
Figure 3: Photographies d'une lisière vue de l'extérieur (à gauche) et vue de l'intérieur (à droite). En rouge, la limite entre l'habitat forestier et l'habitat non forestier.....	25
Figure 4: Relations spatiales entre limite, lisières et bordure. Adapté de Forman (1995).....	25
Figure 5. Principaux patrons de répartition spatiale des espèces au niveau d'une lisière entre un milieu cultivé et un milieu semi-naturel (Tiré de Roume, 2011, adapté de Duelli <i>et al.</i> , 1990). a). Espèces évitant strictement le milieu adjacent mais utilisant la lisière de leur milieu de vie. b). Espèces évitant le milieu adjacent ainsi que la lisière de leur milieu de vie. c). Espèces utilisant la totalité de leur milieu ainsi que la lisière du milieu adjacent. d). Espèces ayant une préférence pour les lisières des deux milieux considérés. ....	28
Figure 6 : Moyenne ( $\pm$ intervalle de confiance) des coefficients de corrélation entre richesse spécifique de différents groupes taxonomiques (plantes et arthropodes) et distance à la lisière entre forêt et milieu ouvert adjacent .....	32
Figure 7: Patrons théoriques de réponse de la diversité des communautés végétales à l'effet de lisière dans les situations de fort et faible contraste entre habitats forestier et ouvert. Dans la situation de faible contraste, on s'attend à un effet de lisière positif, c'est à dire une plus grande diversité dans les lisières que dans les habitats forestiers ou non forestiers (en gris). Dans la situation de fort contraste, une transition progressive est attendue, la lisière jouant un rôle de barrière ou de filtre limitant les flux entre les habitats.....	38
Figure 8: Méthodologie d'échantillonnage utilisée pour la flore .....	38
Figure 9: Richesse spécifique (moyenne $\pm$ écart-type) et diversité spécifique de Shannon ( $\times 10$ ; moyenne $\pm$ écart-type) des milieux forestiers et non forestiers ainsi que dans leurs lisières respectives, dans les trois régions de France. Les lettres majuscules (minuscules, respectivement) indiquent des différences significatives de richesse spécifique moyenne (de diversité de Shannon moyenne, respectivement) à $\alpha = 0,05$ . Notez que l'habitat forestier a été comparé uniquement à la lisière de la forêt et l'habitat ouvert uniquement à la lisière de milieu ouvert. ....	39
Figure 10: Similarité de Bray-Curtis entre la composition des communautés végétales de chaque habitat et leur lisière respective (a) pour le milieu forestier et (b) pour le milieu non forestier. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à $\alpha = 0,05$ .....	40
Figure 11 : Méthodologie d'échantillonnage utilisée pour les transects avifaune. L=200m.....	42
Figure 12 :a) Nombre moyen d'espèces d'oiseaux contactés dans les transects de l'intérieur forestier vers le milieu ouvert (IE = lisière forestière interne, EE = lisière externe avec le milieu ouvert) ; b). Indice de Spécialisation des communautés dans les mêmes transects. ....	43
Figure 13 : a). Abondance moyenne des espèces insectivores ; b). des migrateurs à courte distance dans les transects (IE = lisière forestière interne, EE = lisière externe avec le milieu ouvert). ....	43
Figure 14 : Abondance moyenne de la mésange bleue <i>Cyanistes caeruleus</i> (gauche) et du troglodyte mignon <i>Troglodytes troglodytes</i> (droite) en fonction de la distance à la lisière milieu ouvert – forêt.....	44
Figure 15 : Abondance moyenne du pipit des arbres <i>Anthus trivialis</i> (gauche) et du pipit rousseline <i>Anthus campestris</i> (droite) en fonction de la distance à la lisière milieu ouvert – forêt.....	44
Figure 16 : Ajustement GAMM de la ITD des femelles d'abeilles .....	48
Figure 17: Abondance et richesse de plusieurs groupes d'abeilles sauvages dans les trois types de lisières aux 4 périodes successives d'échantillonnage. ....	52
Figure 18 : Localisation des quatre transects de 100m par site pour les inventaires des papillons de jour dans le bois (B), la lisière boisée (Lb), la lisière du milieu ouvert (Lp), la parcelle de milieu ouvert (P).....	55
Figure 19 : Boîte à moustache (Médiane, 1er quartile, 3eme quartile) de la richesse et de l'abondance en papillons de jour dans les les 3 régions étudiées le long des quatre transects de 100m par site : le bois (B), la lisière boisée (Lb), la lisière du milieu ouvert (Lp), la parcelle de milieu ouvert (P). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre transects.....	56

Figure 20 : Richesse spécifique moyenne en rhopalocères par transect ( $\pm$ interval de confiance de 95%) dans différents milieux en Aquitaine et Midi-Pyrénées. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre transects. ....	57
Figure 21 : NMDS (basé sur 2 axes) avec la position du transect Lp et P (à gauche) et le type de milieu ouvert (à droite) basé sur les relevés dans les trois régions. ....	58
Figure 22 : NMDS (basé sur 2 axes) par région avec la position du transect Lp et P pour tous les types de milieux ouverts (à gauche) et par type de milieu ouvert (à droite).....	58
Figure 23: Diversité de Shannon des communautés d'Apoïdes dans les Lisières côté Milieux ouverts (Lp) et les parcelles de milieux ouverts (P), dans les régions Centre et Midi-Pyrénées. ....	60
Figure 24: Diversité de Shannon des communautés de Rhoaplocères dans les Lisières côté Milieux ouverts (Lp) et les parcelles de milieux ouverts (P), dans les régions Centre et Midi-Pyrénées. ....	61
Figure 25 : Exemples de types de dendro-microhabitats (d'après Emberger <i>et al.</i> 2013) .....	62
Figure 26 : Représentation en boxplot des densités d'arbres vivants (gauche) et des chandelles (droite) dans les milieux intérieurs (« interior ») et les lisières (« edge ») des bois échantillonnés.....	64
Figure 27 : Représentation en boxplot de la densité des dendro-microhabitats globale (gauche), portée par des arbres vivants (centre) et par des chandelles (droite). « Interior » indique le milieu intérieur et « Edge » la lisière. ....	64
Figure 28 : Projection sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principale de l'ensemble des transects basée sur les dendro-microhabitats. La variance expliquée par chaque axe est indiquée entre parenthèses. ....	65
Figure 29 : Protocole expérimental utilisé pour mesurer l'insectivorie avienne sur chenilles-leurres (à gauche). Marques typiques de mandibule supérieure d'un bec de passereau insectivore sur un leurre en plasticine (à droite). ....	70
Figure 30 : Taux de prédation moyen ( $\pm$ SE) des chenilles-leurres au total, et séparément par les oiseaux et les rongeurs en lisières et intérieurs au premier passage (début juin). ....	70
Figure 31 : Taux d'herbivorie moyen ( $\pm$ SE) des feuilles de chênes adjacentes à une chenille-leurre prédatée et des feuilles sur rameaux témoins non prédatés en intérieurs et en lisières. ....	71
Figure 32 : Modèle linéaire généralisé mixte reliant le taux d'insectivorie avienne à l'équitabilité fonctionnelle des communautés d'oiseaux ( $z = 2.03$ ; $P < 0.004$ ). Les points blancs indiquent les lisières, les points noirs les intérieurs forestiers (d'après Barbaro <i>et al.</i> 2014). ....	72
Figure 33 : Dispositif expérimental : les pots sont symbolisés par des cercles, les couleurs correspondent à celle de la poudre déposée sur les stigmates (rouge, jaune, orange, vert et violet, le blanc correspondant aux phytomètres sur lesquels aucune poudre n'a été déposée). Les pots sont espacés de 25 m. A l'Ouest : bois ouest (12 pots), lisière Ouest (abrupte - 6 pots), parcelle Ouest (12 pots) ; au centre une ligne de 20 pots utilisée pour capter des passages de pollinisateurs d'un bois à l'autre par la parcelle agricole ; à l'Est : parcelle Est (12 pots), haie (peu dense - 6 pots), présence d'une bande de prairie permanente de 25m de large, lisière Est (large - 6 pots) et bois Est (12 pots). Les deux lisières se font face, à une distance d'environ 500 m. ....	74
Figure 34: bilan des flux de poudres colorées observés durant la seconde répétition de l'expérimentation.....	75
Figure 35 : Abondances en pollinisateurs observés par milieu (moyenne par pot) .....	76
Figure 36 : Schéma du dispositif expérimental. ....	78
Figure 37 : Production de fruits (cyan) et de graines (magenta) en fonction de la date de récolte (gauche) et du type de pollinisation (droite). ....	79
Figure 38 : Asymétrie des fruits en fonction du type de pollinisation (bleu = pollinisation libre, rouge = pollinisation manuelle) selon leur localisation.....	80

## TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1: Définitions d'écotone, bordure, lisière et lisière forestière utilisées dans la littérature. Les termes en anglais sont précisés entre parenthèses (tiré de Alignier (2010), adapté de Yarrow et Marin (2007)). .....26

Tableau 2: Grands types de dendro-microhabitats regroupés en 10 catégories (pool 1) et 3 catégories (pool 2). .....63

Tableau 3 : Proportions moyennes de chênes porteurs de dendro-microhabitats dans les zones de lisière et d'intérieur. Les deux premières colonnes indiquent pour chaque zone la moyenne (+/- l'erreur-type de la moyenne) du pourcentage de chênes vivants porteurs de dendro-microhabitats pour l'ensemble des 28 transects étudiés. Les deux colonnes suivantes correspondent au nombre de transects de chaque zone où le dendro-microhabitat concerné est présent. Les deux dernières colonnes indiquent la valeur de la statistique V et la significativité du test de Wilcoxon apparié comparant les proportions d'arbres avec dendro-microhabitat entre la zone intérieure et la zone de lisière. « . » =  $p < 0,1$  ; « \* » =  $p < 0,01$  ; « \*\* » =  $p < 0,01$ . Les caractères gras indiquent des différences significatives. ....66

## RAPPELS DES OBJECTIFS ET HYPOTHESES DU PROJET

Les lisières forestières, et plus généralement les interfaces entre les milieux forestiers et les milieux ouverts, agricoles ou herbacés, sont très fréquentes dans les paysages ruraux tempérés dans lesquels les forêts sont fragmentées (Fahrig, 2003; Harper *et al.*, 2005; Peters *et al.*, 2006). Elles jouent des rôles écologiques majeurs, notamment pour la biodiversité. Pourtant, les connaissances sur cette biodiversité et les services écosystémiques associés restent très partielles et parfois contradictoires. Ainsi, les lisières sont présentées dans certains travaux comme une des causes de la perte de biodiversité du fait de la fragmentation des milieux qu'elles accompagnent (Ries & Fagan 2003; Ewers and Didham, 2006), et dans d'autres travaux, elles sont présentées comme sources d'une biodiversité originale (Lovejoy, 1986; Ries & Sisk, 2004) et qui fournit en outre des services écologiques utiles aux activités humaines, comme la régulation des populations d'auxiliaires de cultures ou de ravageurs (Bommarco & Fagan, 2002; Sarthou *et al.*, 2005).

Les gestionnaires forestiers sont conduits à considérer de plus en plus leurs forêts en fonction de leur intégration dans le paysage rural. Les lisières constituent une des interfaces majeures de cette intégration, sur laquelle ils ont assez peu porté leur attention. Dans la gestion courante des forêts, les lisières sont habituellement perçues comme des espaces facilement utilisables pour les aménagements associés à la production de matière ligneuse (plates-formes de stockage des bois exploités, voire de desserte) et ne sont pas intégrées à l'espace de production proprement dit. Aujourd'hui, les lisières sont encore trop rarement perçues par les propriétaires forestiers privés comme des lieux de biodiversité ayant un lien fonctionnel avec le reste du peuplement. Mieux comprendre comment réduire les impacts négatifs des lisières sur la biodiversité, valoriser les aspects positifs, et mieux comprendre les liens avec les milieux ouverts adjacents, contribue à développer une gestion plus intégrée des forêts.

Les changements en cours dans les paysages ruraux influent fortement sur la biodiversité (LeRoux *et al.*, 2008), ils vont modifier fortement et en premier lieu les lisières, par l'extension ou la réduction des forêts. L'aménagement des paysages en relation avec la conservation de la biodiversité doit prendre en compte ces changements et pour cela nécessite une meilleure compréhension des processus écologiques à l'œuvre dans les lisières. Dans la littérature, de nombreux travaux se sont intéressés aux effets induits par les lisières, vues comme un facteur écologique, mais relativement peu de travaux récents les ont considérées sous l'angle d'un milieu particulier dont les caractéristiques influent à la fois sur la biodiversité qu'il héberge et les effets qu'il a sur les milieux adjacents. Pourtant, caractériser les lisières en termes d'occupation du sol qu'elles représentent, et non pas uniquement en termes de l'effet qu'elles produisent, est essentiel pour asseoir des politiques de gestion de ces interfaces dans les paysages.

Par leur rôle d'interface, les lisières peuvent être sources de services pour l'agriculture, la forêt ou d'autres activités économiques (expertise « Agriculture et Biodiversité », 2008). Elles peuvent avoir des effets considérés comme négatifs pour l'agriculture ou la foresterie, par exemple en étant source de ravageurs, mais elles peuvent aussi être sources de services positifs. Ainsi, les conclusions de l'expertise scientifique nationale « Agriculture et Biodiversité » (LeRoux *et al.*, 2008) indiquent que la réduction de la complexité du paysage peut affecter des services écosystémiques comme la pollinisation (Steffan-Dewenter *et al.*, 1999) ou le contrôle biologique des insectes ravageurs (Tschardt *et al.*, 2007).

Mieux comprendre ces enjeux et les processus écologiques qui les sous-tendent est nécessaire pour éclairer les décisions des gestionnaires. Il s'agit aussi, dans certains cas, d'attirer leur attention sur l'importance grandissante de ces questions.

L'objectif du projet Bilisse était d'établir des références pour des lisières des forêts de plaines atlantiques concernant la biodiversité qu'elles abritent et des services écosystémiques qu'elles produisent. Le projet comportait plusieurs aspects innovants et se positionnait sur des questions ou des méthodes rarement abordées.

Le projet comporte 3 volets distincts et complémentaires (Figure 1) :

1. état et partage des connaissances, des questions scientifiques et des attentes des gestionnaires ;
2. analyse multitaxonomique de l'influence des caractéristiques de segments de lisières sur la biodiversité ;
3. expérimentation pour expliquer l'intensité de services écosystémiques rendus par les lisières.



## CHOIX METHODOLOGIQUES GENERAUX

Dans la littérature, les lisières forestières sont étudiées soit comme une bande homogène de largeur prédéfinie sur le pourtour des bois, soit comme un facteur ponctuel affectant les conditions écologiques avoisinantes. Dans le premier cas, la variabilité des conditions écologiques le long de la lisière n'est pas prise en compte. Dans le second cas, le plus fréquent, l'effet de lisière est généralement étudié le long de transects perpendiculaires à la bordure, pour en caractériser la profondeur et l'amplitude (Harper *et al.* 2005). Ce type d'étude donne une mesure de l'intensité de l'effet de lisière, mais il n'indique pas comment cet effet se cumule ou non sur une certaine longueur de lisière. Or, pour les gestionnaires, il est important d'avoir cette évaluation pour apprécier la valeur écologique des lisières qu'ils ont sous leur contrôle. C'est pourquoi le projet Bilisse s'est intéressé à des segments de lisières vus comme des habitats ou une juxtaposition d'habitats.

Peu d'études se sont intéressées à la variabilité des différentes lisières d'un paysage, en les considérant comme une juxtaposition de segments qui présentent des conditions écologiques homogènes dans le segment et variables entre segments. Au contraire, les lisières sont souvent présentées comme un type d'habitat indifférencié. Ces segments ayant une longueur et une certaine largeur (DEI), on peut évaluer l'influence de leur morphologie sur la biodiversité (ex: la richesse varié-t-elle avec la longueur de lisière?), ainsi que l'influence du contexte paysager. Ces approches, qui considèrent les segments de lisières comme des "habitats" différenciés sont peu fréquentes. Pourtant elles ont des implications pratiques très directes pour les gestionnaires qui peuvent avoir à maintenir la diversité structurelle des lisières.

Les approches multitaxonomiques se développent depuis peu et sont considérées comme étant nécessaires pour mieux rendre compte des multiples facettes de la biodiversité et appréhender des relations fonctionnelles, notamment trophiques, entre les différentes espèces. Le projet Greenvein (Billeter *et al.* 2008) est un exemple de cette approche qui a apporté des informations sur le rôle des milieux semi-naturels sur la biodiversité des plantes, des carabes, des oiseaux, des syrphes, ... De nombreuses questions méthodologiques et d'enjeux scientifiques restent attachés à l'interprétation de ces données multitaxonomiques. Le projet, en favorisant un échantillonnage standardisé des mêmes groupes taxonomiques sur 3 sites et autour d'une question unique simple offre des opportunités pour proposer des innovations dans ce domaine, notamment dans l'analyse des données en prenant en compte des groupes fonctionnels, c'est-à-dire aux traits de vie similaires (ex : dispersion, croissance, reproduction...).

La biodiversité étudiée a été décrite au niveau spécifique, dans plusieurs groupes taxonomiques (flore vasculaire, Apoides, Rhopalocères, Oiseaux) couvrant un large spectre de la biodiversité et qui renseignent sur des processus écologiques différents et des perceptions différentes du milieu (Billeter *et al.* 2008). Ils présentent des liens fonctionnels entre eux (Flore > Insectes > Oiseaux), tout en occupant des positions variées dans les réseaux trophiques (producteur primaire, phytophages, floricoles, prédateurs, pollinisateurs). Nous avons aussi évalué sur un des sites la disponibilité en dendro-micro-habitats. Les aspects fonctionnels ont été abordés d'une part grâce aux traits de vie des espèces, et d'autres part, avec des expérimentations portant sur des groupes fonctionnels (pollinisateurs, prédateurs d'insectes herbivores).

Si les approches multitaxonomiques permettent d'identifier les mécanismes potentiellement en jeu dans la structuration des communautés (en particulier à partir de l'étude de la diversité fonctionnelle), elles ne sont pas suffisantes. L'expérimentation permet de tester de façon plus directe le rôle fonctionnel de ces lisières, en se focalisant sur les processus en jeu. L'originalité de l'approche est de combiner trois expérimentations portant sur des processus différents pouvant potentiellement répondre de manière différenciée aux lisières (à leur présence, proximité et caractéristiques) : l'herbivorie par les insectes, la prédation des ravageurs des cultures et des arbres forestiers, les flux de pollen via les pollinisateurs agissant sur les rendements agricoles. Ces expérimentations permettront de comprendre comment les lisières modulent ces processus, à l'origine de services écosystémiques d'importance (lutte contre les ravageurs et pollinisation).

Trois sites d'étude ont été retenus dans les plaines de la zone atlantique afin de représenter une large part de la variabilité des conditions forestières dominantes de ces régions (Figure 2). Dans le centre de la France (Gâtinais, Pays Fort et Pays d'Othe), les forêts forment des massifs domaniaux et des bosquets feuillus et résineux dans une matrice agricole intensive. Dans les Landes de Gascogne (Gironde et Landes), la forêt (1 million d'hectares) est une plantation de pin maritime depuis le XIX<sup>ème</sup> siècle, gérée de façon intensive, avec des parcelles géométriques et des coupes rases tous les 40-50

ans, avec quelques îlots de feuillus et des trouées de milieux ouverts, cultivé (en maïs depuis les années 1950) ou vocation de pare-feu. Enfin, dans les coteaux du Comminges (zone Comminges), les forêts sont majoritairement privées et fragmentées, avec néanmoins quelques grands massifs communaux, à base de feuillus gérés de façon traditionnelle en taillis avec réserves, dans un paysage agricole mixte (cultures et prairies). Dans les 3 sites, les forêts retenues correspondent aux types de formations les plus fréquentes et représentatives des zones d'étude, choisies pour réduire autant que possible, en fonction des connaissances et des données disponibles, la variabilité intra type.



**Figure 2: localisation et caractéristiques des 3 sites d'études complémentaires du projet Bilisse.**

Les lisières sélectionnées se limitent aux situations d'interfaces directes entre la forêt et un milieu ouvert (culture ou prairie au sens large incluant les zones pare feu qui peuvent être de grande surface), en excluant les lisières en contact avec un cours d'eau, avec un plan d'eau, avec une route ou un chemin, une habitation, *etc.* Les lisières internes, entre types de peuplements ou peuplements d'âges différents ne sont pas considérées. Les segments de lisières ont été choisis afin de limiter autant que possible la variabilité de l'âge des arbres (ou temps écoulé depuis la dernière exploitation) et en s'intéressant essentiellement à des peuplements forestiers ayant atteint un stade de maturité de développement (variable suivant le type forestier). Les milieux ouverts adjacents ont été choisis de manière à réduire la variabilité des pratiques de gestion qui leur sont appliquées dans une gamme compatible avec les possibilités d'analyse.

## RESULTATS DES 3 VOLETS DU PROJET

### Volet 1 : Etat des connaissances et méta-analyse

Un nombre croissant de travaux scientifiques portent sur les lisières et la biodiversité et les services écosystémiques associés. Ils apportent des résultats contrastés, parfois contradictoires, sur lesquels peu de travaux de synthèse ont été publiés (i.e. Murcia, 1995 ; Ries *et al.* 2004). Du côté des gestionnaires forestiers, la réflexion sur la gestion des lisières n'en est qu'à ses débuts. Ils expriment néanmoins un intérêt pour développer une réflexion sur les interfaces avec le milieu agricole. C'est particulièrement vrai pour les propriétaires privés dont bon nombre sont ou on été agriculteurs, et entretiennent des liens étroit avec l'agriculture. Les décideurs et gestionnaires de l'espace sont eux aussi concernés. L'objectif de ce volet du projet était de faire un état des lieux sur les connaissances établies, une analyse quantitative des résultats disponibles dans une partie de la littérature (méta-analyse) et une diffusion de ces acquis confrontés aux questions et aux attentes des gestionnaires relatives à la biodiversité des lisières forestières.

#### Etat des connaissances

Le projet Bilisse prévoyait de mettre ne place une plateforme de diffusion des connaissances sur les lisières et des acquis d'expériences. Les prémices de ce dispositif ont été testé (site web, base de données bibliographiques partagée, veille scientifique) mais il n'est pas encore en état d'être mis à disposition vers l'extérieur pour le moment.

*Une partie de l'état des connaissances est reprise des thèses d'Alignier (2010) et Roume (2011).*

Mentionné pour la première fois par Livingston (1903), le concept de lisière en tant que limite fut repris et développé par Clements (1905) qui considérait des zones de tension entre associations de plantes, déterminées par des facteurs climatiques. Les « limites » forment un terme inclusif qui englobe diverses notions telles que l'écotone, l'écocline, l'interface, la lisière, le gradient, la zone de transition ou encore la bordure (Cadenasso *et al.*, 2003a; Yarrow & Marin, 2007) (Tableau 1). Le terme de « limite » est donc employé par les écologues en référence à un large panel de structures concrètes et conceptuelles, qu'il est nécessaire de bien définir. Strayer *et al.* (2003) proposent une classification des limites au regard de leur origine et leur gestion, leur structure spatiale, leur fonction et leur dynamique temporelle. Cette classification renforce la vision désormais répandue que les limites ne sont pas de simples entités structurelles mais qu'elles sont aussi fonctionnelles (Wiens *et al.*, 1985; Gosz, 1993). Le terme de lisière est employé dans la littérature pour faire référence à une limite entre deux habitats adjacents qui diffèrent par un ou plusieurs aspects (Forman, 1995; Fagan *et al.*, 2003; Harper *et al.*, 2005).

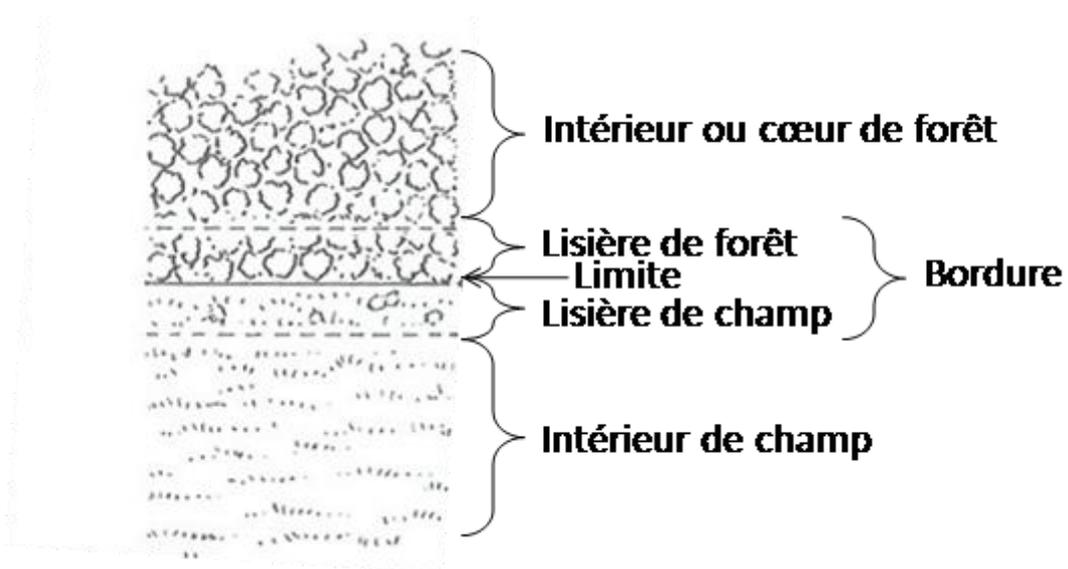
Les recherches sur les lisières de forêt en tant que telles ont débuté avec les travaux de Léopold (1933). Pour ce dernier, ces « zones de transition » constituaient un habitat à part entière, capable de fournir ressources et refuge à de nombreuses espèces. En écologie forestière, la lisière marque la limite de la forêt, le terme de forêt désignant, par convention plus ou moins précise, une association d'arbres formés de troncs et de houppiers d'une hauteur d'au moins 5 m constituant une unité physiologique. Elle crée une discontinuité dans l'architecture arborée (Otto, 1998)(Figure 3).



**Figure 3: Photographies d'une lisière vue de l'extérieur (à gauche) et vue de l'intérieur (à droite). En rouge, la limite entre l'habitat forestier et l'habitat non forestier.**

Par la création de nouvelles lisières, la fragmentation entraîne l'exposition des organismes aux conditions abiotiques et biotiques d'un écosystème environnant différent et par conséquent à ce qui est appelé « un effet lisière ». Au niveau de la bordure forestière, les conditions abiotiques et biotiques sont intermédiaires entre celles régnant au cœur de chacun des milieux adjacents, sous l'effet de l'influence réciproque de ces milieux l'un sur l'autre (Figure 4). Pour chaque milieu, la zone dans laquelle les conditions ne sont pas significativement affectées par la présence du milieu adjacent est appelée zone intérieure et la zone dans laquelle les conditions sont significativement différentes de celles régnant dans la zone intérieure, car sous l'influence du milieu adjacent, est la (zone de) lisière.

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



**Figure 4: Relations spatiales entre limite, lisières et bordure. Adapté de Forman (1995).**

**Tableau 1: Définitions d'écotone, bordure, lisière et lisière forestière utilisées dans la littérature. Les termes en anglais sont précisés entre parenthèses (tiré de Alignier (2010), adapté de Yarrow et Marin (2007)).**

Termes	Définition	Références
Écotone (Ecotone)	-Zone de transition entre systèmes écologiques adjacents -Aire des gradients entre deux associations végétales homogènes -Transition entre deux ou plusieurs communautés	Van der Maarel (1990) Risser (1995) Odum (1971) dans Jansson (2009)
Bordure (Boundary)	-Combinaison de deux zones de lisières d'habitats adjacents -Zone entre habitats contrastés dans un paysage hétérogène	Forman (1995) Cadenasso <i>et al.</i> (2003b)
Lisière (Edge)	-Interface entre 2 types d'écosystèmes différents -Surface d'un élément du paysage où s'opère l'effet de lisière -Bordure étroite	Harper <i>et al.</i> (2005) Forman (1995) Fagan <i>et al.</i> (2003)
Lisière forestière (Forest edge)	-Interface entre habitats forestiers et non forestiers	Harper <i>et al.</i> (2005)

L'effet lisière est défini comme la résultante de l'interaction des processus de chaque écosystème et qui s'opère au niveau de la lisière (Harper *et al.* 2005 ; Murcia, 1995). Selon Murcia (1995), il existe trois types d'effets lisières : abiotique, biotiques direct et indirect. L'effet lisière abiotique se manifeste par des variations de conditions environnementales résultant de la proximité d'une matrice structurée différemment (température de l'air et du sol, humidité, lumière) qui induisent en retour un effet lisière biotique direct se traduisant par des variations de la biodiversité présente en bordure de forêt (richesse spécifique, abondance, et distribution des espèces) (Jose *et al.* 1996 ; Matlack, 1993 ; Ries *et al.* 2004, Murcia, 1995). Ces modifications abiotiques et biotiques conduisent à des cascades d'effets à travers de multiples niveaux trophiques, impliquant des différences notamment dans les interactions spécifiques (prédation, parasitisme, compétition, herbivorie, dispersion des graines ou pollinisation) (Murcia, 1995 ; Meiners & Pickett 1999 ; Cadenasso & Pickett, 2001).

Compte tenu de la complexité de ces interactions il est difficile de prédire si les effets lisières favorisent ou au contraire diminuent la biodiversité. De manière générale, les études s'accordent à dire que les lisières agri-forestières présentent un intérêt environnemental non négligeable dans les paysages ruraux hétérogènes (Alignier & Deconchat 2011). Nombreuses sont celles qui démontrent que la lisière représente un habitat particulier avec des caractéristiques écologiques propres et permet l'installation d'une plus grande biodiversité que dans les habitats adjacents, certaines espèces pouvant même être strictement inféodées aux lisières (Burley *et al.* 2010 ; Fraver 1994 ; Lovejoy *et al.* 1986 ; Luczaj et Sobiewska 1997). De très nombreuses publications ont porté sur l'effet des lisières forestières sur la diversité de différents groupes taxonomiques : plantes vasculaires (Gonzalez *et al.* 2010), oiseaux (Donovan *et al.* 1997), arthropodes (Ewers et Didham 2006, 2008), lichens (Esseen et Renhorn 1998). L'effet de lisière se caractérise par : sa magnitude 2005; Ewers & Didham, 2006b) (ou intensité) et par son échelle, son étendue spatiale ou profondeur d'influence (Chen *et al.*, 1995; Cancino, 2005; Harper *et al.*,).

En créant une discontinuité dans le paysage, elle constitue une barrière plus ou moins perméable aux flux d'organismes entre les écosystèmes (Cadenasso & Pickett 2001). Elle est ainsi susceptible de jouer un rôle tampon pour le milieu forestier, les protégeant de l'exposition aux conditions climatiques du milieu extérieur (pénétration du vent, radiation lumineuse et faible humidité du sol notamment) (Otto, 1998 ; Williams-Linera 1990 ; Gehlhausen *et al.* 2000, Brockerhoff *et al.* 2006), des

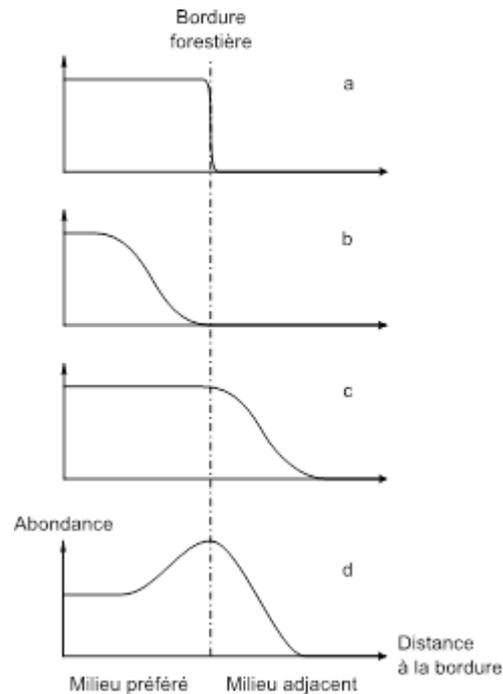
invasions, et piègent les polluants et autres pesticides véhiculés par le vent provenant de l'anthropisation du milieu ouvert adjacent (Weathers *et al.* 2001; Thimonier *et al.* 1992).

Cependant, cette vision des lisières largement bénéfique à la biodiversité a été remise en cause avec la découverte de l'augmentation du taux de parasitisme par les insectes et du taux de prédation par les mammifères des nids d'oiseaux en lisière (Ries & Fagan 2003). Ce n'est que dans les années 1980 qu'est mis en évidence l'effet parfois négatif des lisières encore appelé « ecological trap » (Ries & Fagan, 2003; Ewers & Didham, 2006b). En effet, certains animaux sélectionnent les lisières comme aire de reproduction en dépit d'un taux de mortalité accru par comparaison au cœur de forêt (Ewers & Didham, 2006a). D'autres travaux récents ont démontré que les lisières constituaient une source et/ou un point de départ à l'expansion de nombreuses espèces végétales invasives dans la forêt, devenant ainsi compétitives avec les espèces natives spécialistes du cœur de la forêt (Brothers & Spingarn 1992 ; Honnay *et al.* 2002 ; Pauchard & Alaback 2006). L'impact négatif des lisières a été également décelé à travers un taux de mortalité accru des arbres à proximité des lisières (Mesquita *et al.* 1999 ; Williams-Linera, 1990). L'influence favorable ou néfaste des lisières à l'échelle de l'espèce et de la communauté est donc à l'heure actuelle encore un sujet très controversé.

Cagnolo *et al.* (2006) en déduit donc que les différents groupes écologiques d'espèces ne répondent donc pas de la même manière aux effets lisières. Les travaux de Ries & Sisk (2004) et Ries *et al.* (2004) proposent que cette sensibilité différentielle dépende des traits d'histoire de vie des espèces, de leur tolérance aux modifications des conditions abiotiques, de leur mode de dispersion et de la distribution des ressources au sein de la lisière et dans les habitats situés de part et d'autre de la lisière (Ewers & Didham 2006; Gonzalez *et al.*, 2009 ; Cagnolo *et al.*, 2006). Ces facteurs déterminent alors l'établissement et la survie des espèces. Cette complexité des réponses, cataloguées comme « réponses espèce-spécifique » s'explique donc par la forte dépendance des réponses des espèces au type, à l'exposition et au contraste de la lisière avec le milieu adjacent ainsi qu'aux préférences d'habitat des espèces.

Les espèces vivant dans un milieu présentent différents patrons de distribution à proximité d'une bordure le séparant d'un autre milieu qui n'est pas leur habitat. Ces patrons de distribution dépendent des caractères intrinsèques des espèces et en particulier de leur tolérance aux conditions régnant dans le milieu adjacent. Plusieurs cas de figures sont documentés dans différentes études et reliés à des processus écologiques (Duelli *et al.*, 1990; Magura, 2002; Ries *et al.*, 2004; Ewers *et al.*, 2008). Les lisières reçoivent plus de lumière que l'intérieur des forêts, selon leur orientation (Matlack, 1993; Murcia, 1995), et plus de nutriments par dépôts atmosphériques (Weathers *et al.*, 2001), augmentant la production végétale et probablement, par voie de conséquence, la quantité de ressources alimentaires disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs.

Certaines espèces préférant un des deux milieux peuvent vivre dans la totalité de ce milieu, y compris dans sa lisière mais éviter strictement le milieu adjacent (Figure 5). D'autres peuvent être défavorisées par les conditions abiotiques et/ou biotiques régnant dans la lisière de leur propre habitat et montrer un évitement de cette zone, ou en être éliminées dans le cas d'une pression de prédation supérieure dans cette zone. C'est le cas notamment de certaines espèces strictement forestières qui représentent de ce fait un enjeu de conservation dans les paysages où les forêts sont réduites à l'état de petits fragments ayant une proportion élevée de surface de lisière par rapport à la surface de leur zone intérieure (Magura, 2002; Ewers *et al.*, 2007; Ewers *et al.*, 2008). D'autres espèces peuvent au contraire diffuser dans le milieu adjacent, notamment dans sa lisière du fait de la proximité de leur milieu préféré et des conditions intermédiaires régnant dans la lisière du milieu non préféré. Enfin, certaines espèces préférant les conditions existant en lisière ou utilisant des ressources complémentaires dans les deux milieux adjacents peuvent montrer une abondance supérieure autour de la bordure par rapport aux zones intérieures des milieux adjacents. On peut penser que les espèces multi-habitat opérant une colonisation cyclique entre les milieux cultivés et les milieux semi-naturels ont une répartition ressemblant à l'un de ces deux derniers types, du moins si l'on en considère les effectifs cumulés sur une année entière.



**Figure 5. Principaux patrons de répartition spatiale des espèces au niveau d'une lisière entre un milieu cultivé et un milieu semi-naturel (Tiré de Roume, 2011, adapté de Duelli *et al.*, 1990). a). Espèces évitant strictement le milieu adjacent mais utilisant la lisière de leur milieu de vie. b). Espèces évitant le milieu adjacent ainsi que la lisière de leur milieu de vie. c). Espèces utilisant la totalité de leur milieu ainsi que la lisière du milieu adjacent. d). Espèces ayant une préférence pour les lisières des deux milieux considérés.**

Pour la flore, les lisières correspondent par définition à une discontinuité dans le couvert végétal et plus particulièrement des ligneux. Cependant, les effets de cette discontinuité sur la flore adjacente, forestière ou du milieu ouvert, sont complexes. La littérature fait état de patrons généraux de distribution de la biodiversité par rapport à la lisière sous forme de gradient (Murcia, 1995), mais des études récentes montrent que ce n'est pas toujours le cas et que des situations plus variées peuvent se rencontrer (Alignier et Deconchat, 2013). Pour les ligneux les lisières conduisent à des répartitions particulières de la biodiversité, avec une richesse plus grande à surface équivalente (Gonzalez et al, 2010) (Figure 1).

L'avifaune a été un des premiers groupes faunistiques utilisés pour étudier les effets de lisières entre habitats (Frochot 1987). Une réponse positive des oiseaux nicheurs aux lisières a souvent été démontrée sans que des espèces spécialistes des lisières ne soient pour autant mises en évidence (Imbeau *et al.* 2003, Schlossberg & King 2008). Selon le modèle théorique de réponse aux effets de lisière élaboré par Ries *et al.* (2004), les mécanismes expliquant une réponse positive aux lisières sont: la concentration de ressources alimentaires en lisière (Van Wilgenburg *et al.* 2001, Brotons & Herrando 2003), la concentration d'individus en lisière au cours de leurs mouvements (Desrochers & Fortin 2000), ou l'utilisation de ressources complémentaires trouvées dans les habitats de part et d'autre de la lisière (McCollin 1998). Cette complémentarité des ressources entre habitats adjacents est particulièrement importante pour certaines espèces insectivores cavernicoles nichant dans les milieux boisés et se nourrissant au sol dans les milieux herbacés adjacents, comme le torcol fourmilier *Jynx torquilla* (Freitag 2004) ou la huppe fasciée *Upupa epops* (Barbaro *et al.* 2008). De plus, les oiseaux présentent des réponses asymétriques aux effets de lisière en fonction de leurs traits de vie, les espèces forestières présentant souvent une réponse positive, tandis que les espèces de milieux ouverts, surtout les spécialistes, montrent une réponse négative avec un net évitement de la lisière (Schlossberg & King 2008, Barbaro & van Halder 2009, Reino *et al.* 2009). Enfin, il faut souligner que les lisières peuvent aussi être des 'trappes écologiques' pour les oiseaux de milieux ouverts, mais aussi pour les oiseaux forestiers, par exemple en raison d'un risque de prédation accru (Fletcher 2005, Wilkin *et al.* 2007).

D'après plusieurs études menées sur différents continents, la biodiversité des pollinisateurs dans les parcelles agricoles augmente avec la proximité aux zones de milieu naturel ou semi-naturel (Steffan-Dewenter *et al.*, 2005). La fréquence de visite des fleurs de culture ou la production agricole

diminue quand augmente la distance à la lisière forestière (Chacoff & Aizen 2006, Ricketts, 2004, De Marco et Coelho, 2004, Hawkins, 1965). Cet effet « source ou réservoir de pollinisateurs » des forêts adjacentes pour les agrosystèmes semble dû à un mécanisme de complémentation d'habitat (Winfree *et al.*, 2007) lié à la qualité de lisière (ressources florales de substitution, sol peu perturbé, micro-habitats de nidification et d'hivernage).

De même, des études menées en forêt, le long des haies ou en bordure des champs agricoles ont montré que la diversité des rhopalocères peut être élevée en lisière avec la présence conjointe d'espèces forestières, de lisière et prairiales (Robertson *et al.*, 1995; Ferris & Carter, 2000; Feber *et al.*, 2001). Cette abondance de papillons s'explique notamment par la présence de ressources trophiques, comme des plantes-hôte pour les chenilles et des plantes nectarifères pour les adultes, ainsi que par des conditions microclimatiques favorables (Greatorex-Davies *et al.*, 1993; Dover, 1996; Dover & Sparks, 2000). Par contre les études qui comparent l'abondance des espèces en lisière et dans les deux milieux annexes sont assez rares (Ries & Sisk, 2008). Dans les Landes de Gascogne des inventaires de rhopalocères en lisière et à l'intérieur des habitats forestiers ont montré une plus grande richesse spécifique en lisières qu'à l'intérieur des peuplements de pins avec des assemblages d'espèces distincts. Ils ont également montré l'effet significatif de la quantité de lisière dans le paysage sur la composition des assemblages et la richesse en papillons (van Halder *et al.*, 2008; Rossi & van Halder, 2010).

Il manque cependant une vision synthétique permettant d'indiquer s'il existe des patrons de réponse génériques ou si l'effet lisière est « espèce – spécifique ». Ries *et al.* (2004) ont proposé un modèle mécaniste expliquant la réponse de l'abondance des espèces à la distance aux lisières en fonction de la disponibilité en ressources, supplémentaires ou complémentaires, dans les deux habitats adjacents ou à leur interface. Les lisières semblent abriter une plus grande diversité biologique que l'intérieur des habitats adjacents (e. g. Magura, 2002). Cependant, la plupart des espèces de lisières sont des espèces généralistes et les espèces rares y sont peu abondantes (Forman, 1995). La lisière entre la forêt et un habitat plus ouvert pourrait constituer une barrière effective pour les espèces spécialistes alors que les espèces plus généralistes circuleraient plus facilement à travers la lisière (Bommarco & Fagan, 2002).

## Méta-analyse

### Introduction

Il apparaît difficile de généraliser les observations de la littérature, notamment parce que les études traitant de ce sujet sont très nombreuses et parce qu'elles sont bâties sur des méthodes d'échantillonnage et d'analyse différentes, rendant difficile la comparaison des résultats de chacune. Pour remédier à ce problème, nous avons réalisé deux méta-analyses de la littérature scientifique traitant de cette question (Gurevitch et Hedges, 1999), l'une portant sur les plantes vasculaires, l'autre sur les arthropodes. La méta-analyse est une "analyse d'analyses" qui permet de dégager une vue globale sur un problème donné en produisant un résultat synthétique, quantitatif, non biaisé et pouvant être validé par un test de significativité (Borenstein *et al.* 2009).

L'objectif de cette étude était donc de quantifier l'importance de l'effet des lisières entre forêts et milieux ouverts adjacents sur la biodiversité, pour différents groupes taxonomiques, en se basant sur les données disponibles dans la littérature scientifique. En particulier nous avons cherché à répondre aux deux questions suivantes :

1) L'effet lisière se traduit-il par une perte/augmentation de richesse spécifique des plantes et des arthropodes lorsqu'on s'éloigne de la lisière vers l'intérieur de la forêt ?

2) Quels sont les facteurs écologiques qui l'influencent l'effet des lisières forestières sur la biodiversité? Parmi les facteurs possibles ayant une influence sur « l'effet lisière » pour la biodiversité végétale et animale en forêt et pouvant être testés par méta-analyse nous avons retenu: le groupe taxonomique, la composition et la gestion de l'habitat forestier, le type de milieu ouvert adjacent, et la longueur du gradient de mesure de la diversité (depuis la lisière vers l'intérieur).

### Méthodes

A partir de la base de données bibliographiques ISI Web of Knowledge, nous avons effectué une recherche la plus exhaustive possible des études comparant la richesse spécifique des plantes vasculaires (et bryophytes) et des arthropodes (insectes et araignées) entre lisière et forêt ou étudiant la variation de leur diversité spécifique le long d'un gradient de distance croissant de la lisière vers le milieu intérieur forestier.

Cette recherche s'est effectuée via une combinaison standardisée de mots clés:

((carab\* or beetle or coleoptera or ant or hymenoptera or butterfly or moth or lepidoptera or spider\* or arane\*) and forest and (edge or ecotone or border)) pour les arthropodes.

((plant or vegetation or grass or herb or mosses) and forest and (edge or ecotone or border)) pour les plantes.

Nous avons ensuite étendu cette recherche à partir des références bibliographiques des premières publications retenues. Tous les biomes ont été inclus dans l'analyse.

Pour s'assurer de pouvoir utiliser les résultats de chaque article dans la méta-analyse et permettre d'analyser l'effet de covariables, nous avons retenu les articles satisfaisant aux critères suivants :

- Nous avons choisi de n'inclure dans la méta-analyse que les articles qui utilisaient des estimateurs de diversité de type « richesse spécifique » ou "indice de diversité alpha" et non les indices d'abondance des espèces ou la composition des communautés.

- Le projet BILISSE portant sur l'interface entre un milieu forestier et un milieu ouvert nous avons retenu les articles s'intéressant aux lisières entre forêts et milieu ouvert de type pelouse, prairie, agriculture, bord de route, coupe-rase etc. mais exclu ceux traitant des interfaces avec d'autres forêts

- Les informations relatives aux covariables écologiques testées – composition et gestion du peuplement forestier, type de milieu ouvert adjacent, étaient précisées.

- Le gradient de distances échantillonnées présentait au moins 4 points: la richesse spécifique avait été estimée au niveau de la lisière et à au moins trois distances de la lisière dans le milieu forestier. Un nombre minimum de 4 points est en effet requis pour effectuer une régression linéaire entre richesse spécifique et distance à la lisière et ainsi calculer un « effet standardisé » correspondant au coefficient de corrélation (r).

Un même article pouvait présenter différentes combinaisons de types de milieu ouvert adjacent – milieu forestier, dans plusieurs sites (ou paysages) et pour différents taxa. Afin de maximiser le nombre de cas et pour garantir la puissance des résultats de la méta-analyse, ces informations écologiques n'ont pas été retenues comme covariables. Nous avons plutôt considéré comme « étude individuelle » chaque étude indépendante combinant un milieu ouvert – un milieu forestier, pour un site donné et un taxon particulier. En revanche, pour éviter le problème des pseudo-répliques, nous avons choisi d'exclure les cas de « richesse totale » lorsque la richesse était également estimée pour différentes sous catégories dans le même article (ex. richesse des plantes vasculaires et richesse des bryophytes).

Les valeurs de richesse spécifique en chaque point du gradient de distance à la lisière (dans le milieu forestier) ont été extraites directement à partir des publications (texte, appendices, tableaux ou graphiques). Dans le cas où les données étaient illustrées par un graphique (la plupart des études), les données ont été digitalisées au moyen des logiciels Tech Dig 2.0 et OooDigitizer. Lorsque certaines données n'apparaissaient pas dans un article, les auteurs étaient contactés par mail. Nous avons réalisé systématiquement deux régressions linéaires entre la richesse spécifique et la distance ou le logarithme de la distance à la lisière pour chaque étude individuelle. Chacune de ces régressions a permis d'obtenir un coefficient de corrélation r. Ce paramètre permet de quantifier la relation richesse spécifique-distance à la lisière. La valeur de r, comprise entre -1 et 1, précise la qualité de l'ajustement : plus la valeur de r est élevée, meilleur est l'ajustement du modèle aux données observées. Une valeur négative de r signifie que la corrélation entre la richesse spécifique et la distance à la lisière est négative : la richesse spécifique diminue de la lisière vers le milieu forestier.

Afin de calculer un « effet standardisé » pour chaque étude individuelle, nous avons transformé les coefficients de corrélation r de toutes les études en valeurs de Zr par la transformation Z de Fisher selon la formule:  $Zr = \frac{1}{2} \ln \left[ \frac{1+r}{1-r} \right]$

La variance de Zr a été calculée comme :  $\text{Var} (Zr) = 1/(n - 3)$

où n représente le nombre de points d'échantillonnage sur le gradient de distance à la lisière.

Nous avons ensuite calculé la moyenne générale pondérée de tous les « effets standardisés » (Zr++) selon la formule suivante :

$$Zr_{++} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i Zr_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

où  $Zr_i$  représente «l'effet standardisé» de l'étude  $i$  et  $w_i$  représente le poids de l'étude  $i$  dans le calcul de la moyenne pondérée.  $w_i$  est égal à l'inverse de la variance  $\text{var}(Zr_i)$  (Gurevitch & Hedges, 1999 ; Castagneyrol & Jactel, 1999). La variance étant inversement liée à  $n$ , les études présentant le plus grand nombre de points d'échantillonnage ont plus de poids dans ce calcul de la moyenne générale (Castagneyrol & Jactel, 1999).

Pour la clarté, les résultats des calculs d'effet standardisés moyens seront présentés en valeur de  $r$ , après transformation réciproque des valeurs de  $Zr$ .

Pour tester la significativité de la moyenne pondérée des effets standardisés nous avons calculé l'intervalle de confiance par la méthode du bootstrap (9999 itérations) en vérifiant que la valeur nulle n'était pas comprise dans cet intervalle. Nous avons ensuite utilisé des analyses de variance par permutation (9999 itérations) pour tester l'effet des covariables sur les effets standardisés moyens. Nous avons appliqué un modèle mixte (effet fixe sur la covariable, effet aléatoire sur l'étude individuelle).

Pour vérifier l'absence de biais de publication (plus faible probabilité de publication des articles ne présentant pas de résultats significatifs ce qui peut engendrer une surestimation de l'effet standardisé moyen, Rosenberg 2005) nous avons utilisé deux méthodes. Nous avons analysé le diagramme Quantile-Quantile et nous avons calculé l'indice de Rosenthal (Rosenthal, 1979). Celui-ci permet d'estimer du nombre d'études à effet standardisé nul qu'il faudrait ajouter à l'ensemble des données pour que la moyenne générale de tous les «effets standardisés» ne soit plus significativement différente de zéro. La valeur de cette estimation  $N$  a ensuite été comparée à la valeur seuil calculée par la formule :  $5 N + 10$ , où  $N$  représente la taille de notre échantillon, soit le nombre d'études individuelles retenues.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à partir du logiciel METAWIN 2.0.

## Résultats

L'analyse bibliographique a permis d'identifier près de 5000 articles scientifiques potentiellement pertinents (correspondant aux combinaisons de mots clés) pour lesquels tous les résumés ont été lus. Au total nous avons retenu 34 articles ayant généré 158 études de cas pour les plantes et 59 articles ayant généré 103 études de cas pour les arthropodes. Dans aucune des deux méta-analyses nous n'avons identifié de problème de biais de publications ( $N$  de Rosenthal = 2589 pour les plantes à comparer à la valeur seuil de 800 et  $N = 3074$  pour les arthropodes à comparer à la valeur seuil de 525).

Aussi bien pour les plantes que pour les arthropodes, la méta-régression effectuée avec des valeurs de distance transformées ( $\ln(\text{distance})+1$ ) donne des coefficients de corrélation  $r$  significativement plus élevé que la méta-régression réalisée avec les valeurs de distance non transformées ( $P < 0.0001$ ). La relation "richesse spécifique – distance à la lisière" est donc plus exponentielle que linéaire.

La moyenne générale pondérée des coefficients de corrélation pour des 158 régressions "richesse spécifique vs. distance à la lisière" réalisées avec les plantes est de -0.54 (IC = -0,64 ; -0,412). Pour les 103 régressions effectuées avec les arthropodes, la moyenne générale est de -0,35 (IC = -0,48 ; -0,21). Ces résultats indiquent donc que la biodiversité des plantes et des arthropodes diminue de façon très significative depuis la lisière vers l'intérieur des forêts. La distance à la lisière explique entre 30% (pour les plantes) et 12% (pour les arthropodes) de la variation des richesses spécifique entre lisière et intérieur des forêts (Figure 6).

Nous avons pu détecter un effet significatif du groupe taxonomique, aussi bien pour les plantes ( $P = 0,01$ ) que pour les arthropodes ( $P = 0,002$ ). Pour les plantes la corrélation entre richesse spécifique et distance à la lisière est très significativement négative pour les plantes vasculaire ( $r = -0,60$ ) mais pas pour les bryophytes ( $r = 0,02$ ). Pour les insectes, la corrélation moyenne entre richesse et distance à la lisière est significative et négative pour les insectes herbivores ( $r = -0,63$ ), les insectes pollinisateurs ( $r = -0,45$ ), les insectes prédateurs et les araignées ( $r = -0,27$ ) mais pas pour les détritivores dont la richesse au contraire augmente avec la distance à la lisière ( $r = +0,27$ ).

Aussi bien pour les plantes vasculaires que pour les arthropodes, nous n'avons pas observé d'effet de la composition du milieu forestier (feuillus vs. conifères,  $P = 0,79$  pour les plantes et  $P = 0,42$  pour les arthropodes) ni du type de gestion forestière (forêts naturelles vs. de plantation,  $P = 0,74$  pour les plantes et  $P = 0,92$  pour les arthropodes).

Le type de milieu ouvert adjacent influence de façon significative la relation entre distance à la lisière forestière et richesse spécifique des arthropodes ( $P = 0,03$ ). La corrélation est forte et

significativement négative pour les lisières forestières en bordure de milieux ouverts naturels (pelouses ou prairies naturelles,  $r = -0,55$ ), plus faible mais toujours négative en lisière de milieu semi-naturels (pâtures, coupes rases, brulis naturels,  $r = -0,40$ ) mais elle n'est pas significative pour les lisières avec les milieux ouverts très anthropisés (agriculture, bords de route et milieu urbain,  $r = -0,08$ ). En revanche le type de milieu ouvert adjacent n'a pas d'influence significative sur l'effet lisière chez les plantes ( $P = 0,77$ ).

Enfin la longueur du gradient de distances mesurées depuis la lisière n'a pas d'effet significatif sur les corrélations entre richesse spécifique et distance à la lisière, ni pour les plantes ( $P = 0,19$ ) ni pour les arthropodes ( $P = 0,91$ ).

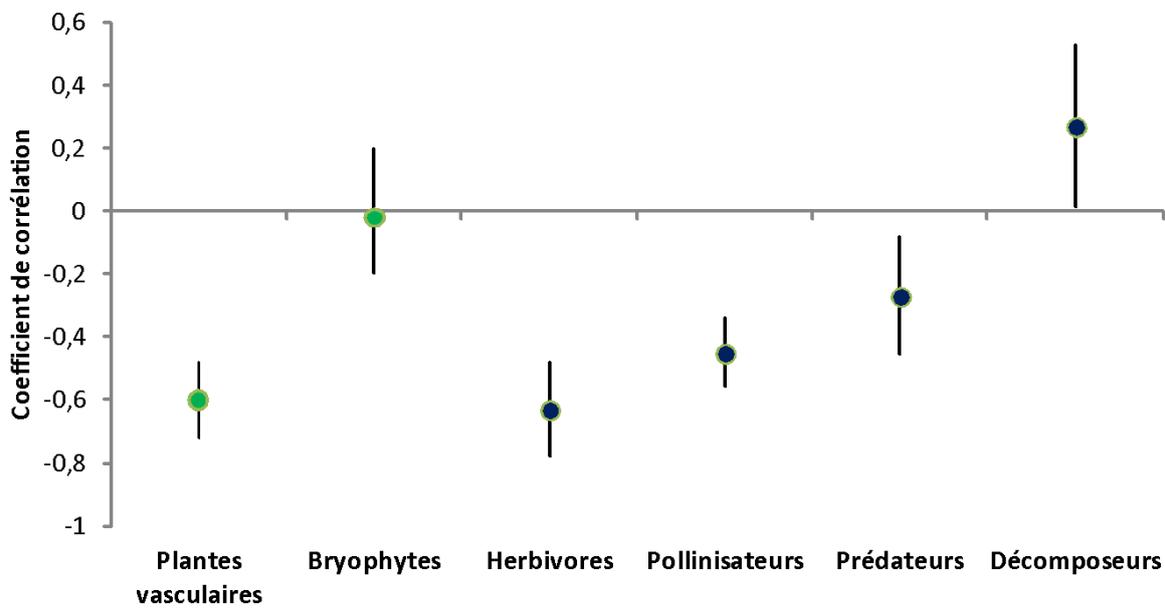


Figure 6 : Moyenne ( $\pm$  intervalle de confiance) des coefficients de corrélation entre richesse spécifique de différents groupes taxonomiques (plantes et arthropodes) et distance à la lisière entre forêt et milieu ouvert adjacent

## Discussion

Les résultats des méta-analyses, rassemblant plus de 250 études individuelles publiées dans les journaux scientifiques, confirment donc que les lisières, zones de transition entre la forêt et le milieu ouvert, sont plus riches en diversité végétale et animale que le milieu forestier, sans distinction des biomes. Dans une certaine mesure, ils mettent fin à la controverse quant au rôle positif ou négatif des lisières sur la diversité biologique: elles sont bien en général une source de richesse en espèces, sortes de hot-spots de biodiversité, et doivent être prises en compte à leur juste valeur dans les plans de gestion des espaces naturels à l'échelle du paysage.

Deux grands mécanismes ont été proposés pour expliquer la plus grande richesse spécifique en lisière forestière qu'à l'intérieur de la forêt: d'une part les lisières forestières "recruterait" davantage d'espèces issues des milieux adjacents et d'autre part les conditions abiotiques présentes à l'écotone favoriseraient le développement et la survie des espèces. Si le premier mécanisme était prépondérant il serait logique de déceler un effet du type de milieu adjacent sur l'augmentation de la biodiversité en lisière, la présence de milieux a priori les plus riches en espèces comme les milieux naturels devant s'accompagner d'une plus forte diminution de la diversité avec la distance à la lisière. Or nos résultats ont révélé que le type de milieu ouvert adjacent (naturel, semi-naturel, anthropique) n'exerçait pas d'influence significative sur l'effet lisière. Ceci semble indiquer que ce n'est pas l'apport de graines du milieu ouvert adjacent qui explique la plus forte richesse en plantes en lisière forestière qu'à l'intérieur du milieu forestier. Plusieurs études ont d'ailleurs montré que la flore de la lisière est surtout composée d'espèces végétales forestières (Matlack 1993, 1994 ; Fraver 1994 ; Fox et al 1997 ; Gelhausen 2000, Honnay et al 2002).

En revanche de nombreuses études s'accordent sur l'importance majeure de l'influence des conditions environnementales abiotiques propres aux lisières sur cette perte de richesse (Brothers & Spingarn, 1992 ; Chen *et al.* 1995 ; Matlack, 1993 ; Gehlhausen *et al.* 2000 ; Williams-Linera, 1990).

En effet, les lisières, par leur proximité au milieu ouvert, offrent aux espèces végétales de meilleures conditions de lumière, de température et d'humidité du sol et de l'air que les forêts (Jose *et al.* 1996 ; Matlack, 1993 ; Matlack, 1994 ; Tomimatsu & Ohara, 2004). A l'inverse, le couvert forestier devenant de plus en plus dense rendrait la lumière facteur limitant pour la croissance et la reproduction des espèces (Matlack, 1994 ; Williams-Linera, 1990) ceci expliquant la perte graduelle de richesse. La forêt serait donc un milieu moins favorable à l'installation d'espèces herbacées de lumière (Benedet-Fontoura *et al.* 2006 ; Brothers & Spingarn, 1992).

Ce rôle prééminent des conditions abiotiques, et notamment de lumière, pour expliquer la plus grande diversité végétale en lisière est aussi compatible avec le fait que nous avons montré une décroissance davantage exponentielle que linéaire de la biodiversité depuis la lisière vers l'intérieur des forêts. Or il est attendu que l'intensité d'éclairement diminue drastiquement dans les premiers mètres séparant la lisière ouverte de l'intérieur de la forêt, pour se stabiliser ensuite sous couvert forestier.

Dans notre méta-analyse portant sur les plantes nous avons en outre montré un effet "lisière" significatif pour les plantes vasculaires mais pas pour les bryophytes. Là encore ce patron de réponse pourrait s'expliquer par le fait que les mousses étant plutôt des espèces sciaphiles, elles ne pourraient bénéficier des conditions d'éclairement supérieures en lisière (Bergès *et al.* 2012). Avec les articles suffisamment détaillés, il serait envisageable d'aborder cette question par une prise en compte des groupes fonctionnels auxquels appartiennent les espèces.

De même nous n'observons pas d'effet du type de milieu forestier (composition ou gestion) sur la diminution de la biodiversité végétale de la lisière vers l'intérieur des peuplements, suggérant une meilleure survie des espèces locales plutôt qu'un flux d'espèces forestières de l'intérieur vers l'extérieur des forêts.

Il est également intéressant de remarquer un gradient d'intensité de l'effet lisière pour les arthropodes en fonction de leur guildes trophique: la réduction de la diversité vers l'intérieur des forêts est plus marquée pour les herbivores que pour les pollinisateurs et encore moins pour les prédateurs. Cela signifie donc un effet lisière qui diminue avec le degré de dépendance trophique des arthropodes vis-à-vis des plantes. Or nous avons observé exactement le même patron de corrélation entre richesse spécifique des plantes et richesse spécifique des arthropodes dans une précédente méta-analyse (Castagneyrol et Jactel, 2012). Ces résultats suggèrent donc clairement un effet lisière indirect sur les arthropodes, induit par l'effet direct des conditions abiotiques des lisières sur la diversité végétale constituant la ressource ou l'habitat pour les arthropodes.

Les chercheurs ont observés que les lisières graduelles, bien éclairées, accueillent plus d'espèces, aussi bien animales que végétales, que les lisières abruptes au contraste très fort (Delvingt, 1998). En termes de gestion, cela suggère qu'il serait pertinent de structurer les lisières afin de maintenir plusieurs strates et favoriser la diversité. Il aurait été intéressant de vérifier cet effet de la structure de la lisière (soft vs. sharp), mais nous n'avons pas suffisamment d'études individuelles pour tester cette covariable. De même que la richesse spécifique n'est pas le seul descripteur de la biodiversité; il serait notamment judicieux d'analyser les variations dans la composition des assemblages d'espèces à l'échelle des communautés, afin de pouvoir orienter des modes de gestion pour favoriser davantage la richesse spécifique des espèces natives ou d'intérêt conservatoire.

## Références

- Alignier A. & Deconchat M. 2011. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern. *Applied vegetation science*, 14, 67-74.
- Avon C., Bergès L., Dumas Y., Dupouey J.L. 2010. Does the effect of forest roads extend a few meters or more into the adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands. *Forest Ecology and Management*, 259, 1546–1555.
- Burel, F. & Baudry, J. 1999. *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Paris: Lavoisier, pp. 359.
- Burley S. T., Harper K. A., Lundholm J. T. 2010. Vegetation composition, structure and soil properties across coastal forest–barren ecotones. *Plant Ecology*, 211, 279-296.
- Brothers, T. S. & Spingarn, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, 6, 91-100.
- Cadenasso, M. L. & Pickett, S. T. A. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88, 31-44.
- Cadenasso, M. L. & Pickett, S. T. A. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology*, 15, 91-97.

- Cagnolo L., Cabido M., Valladares G. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation*, 132, 510-519.
- Castagneyrol, B. & Jactel. H. 2012. Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, 93, 2215-2124.
- Chabrierie O., Jamoneau A., Gallet-Moron E., Decocq G. 2013. Maturation of forest edges is constrained by neighbouring agricultural land management. *Journal of Vegetation Science*, 24, 58–69.
- Chen, J. Q., Franklin, J. F. & Spies, T. A. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 2, 387-396.
- Chen, J. Q., Franklin, J. F. & Spies, T. A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clear-cut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5, 74-86.
- Delvingt, W. 1998. Vers une meilleure gestion des lisières forestières. pp. 28. Belgique: Ministère de la région wallonne, Direction générale des ressources naturelles et de l'environnement.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M. 2005. Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 107, 57-64.
- Duell P., Obrist, M.K., Flückiger, P.F. 2002. Forest edges are biodiversity hotspots - also for Neuroptera. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48, 75-87.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117-142.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010: key findings. pp. 11: [www.fao.org/forestry/fra2010](http://www.fao.org/forestry/fra2010).
- Fletcher Jr. R. J. 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 74, 342-352.
- Forman R. T. T. 1995. Some general principle of landscape and regional ecology. *Landscape ecology*, 10, 133-142.
- Fox, B. J., Taylor, J. E., Fox, M. D. & Williams, C. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation*, 82, 1-13.
- Fraver, S. 1994. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in the mixed hardwood forests of the Roanoke river basin, North-Carolina. *Conservation Biology*, 8, 822-832.
- Gehlhausen, S. M., Schwartz, M. W. & Augspurger, C. K. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, 147, 21-35.
- Gonzalez M., Ladet S., Deconchat M., Cabanettes A., Alard D., Balent G. 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, 259, 266-274.
- Gosselin, M. 2008. Biodiversité et gestion forestière: la gestion des lisières. *Forêt-entreprise*, 183, 58-62.
- Gurevitch, J. & Hedges, L.V. 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology*, 80, 1142–1149.
- Hanski I.. 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. *European Molecular Biology Organisation*, 6, 388-392.
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J. Q., Brososke, K. D., Saunders, S. C., Euskirchen, E. S., Roberts, D., Jaiteh, M. S. & Esseen, P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768-782.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. 1999a. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, 87, 73-84.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. 1999b. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, 115, 157-170.
- Honnay O., Verheyen K., Hermy M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, 161, 109-122.
- Jose, S., Gillespie, A. R., George, S. J. & Kumar, B. M. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management*, 87, 51-62.
- Lovejoy, T. E. R., Bierregaard Jr, R. O., Rylands, A. B., Malcolm, J. R., Quintela, C. E., Harper, L. H., Brown Jr, K. S., Powell, A. H., Powell, G. V. N., Schubart, H. O. R. & Hays, M. B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (Ed. by Soulé, M. E.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Łuczaj Ł. & Sadowska B. 1997. Edge effect in different groups of organisms : Vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia geobot phylofax*, 32, 343-353.
- Marchand P. & Houle G. 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management*, 223, 113-124.
- Matlack, G. R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United-States. *Biological Conservation*, 66, 185-194.
- Matlack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - Trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 82, 113-123.
- Meiners, S. J. & Pickett, S. T. A. 1999. Changes in community and population responses across a forest-field gradient. *Ecography*, 22, 261-267.
- Mesquita, R. C. G., Delamônica, P. & Laurance, W. F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 91, 129-134.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 58-62.
- Otto, H. J. 1998. *L'écologie forestière*. Paris, pp. 397.
- Paillet Y, Bergès L, Hjalten J, Ódor P, Avon C, Bernhardt-Römermann M, Bijlsma RJ, Bruynlm L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Mészáro I, Sebastià MT, Schmidt W, Standovár T, Tóthemérés B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24(1):101–112
- Pauchard A. & Alaback P. B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along Pinus contortaburned, highway and clearcut, forest edges forest. *Ecology and Management*, 223, 327-335.
- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G.M., Laps, R.R., Mariano-Neto, E., Paciencia, M.L.B., Dixo, M., Baumgarten, J. 2009. *Biological Conservation*, 142, 1178-1190.
- Ries L. & Fagan W. F. 2003. Habitat edges as a potential ecological trap for an insect predator. *Ecological Entomology*, 28, 567–572.
- Ries, L. & Sisk, T. D. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85, 2917-2926.
- Ries L., Fletcher Jr. R. J., Battin J., Sisk T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35,491–522
- Rosenthal, R. 2005. The « file drawer problem » and tolerance for null results. *Psychological Bulletin*. 86, 638-641.
- Sala O. E., Chapin III F. S., Armesto J. J., Berlow E., BloomPeld J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., LeRoy Poff N., Sykes M. T., Walker B. H., Walker M., Wall D. H. 2000. *Science*, 287, 1770-1773.
- Strayer, D. L., Power, M. E., Fagan, W. F., Pickett, S. T. A. & Belnap, J. 2003. A classification of ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 723-729.
- Thimonier, A., Dupouey, J. L. & Timbal, J. 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55, 149-167.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation*, 117, 509-519.
- Tomimatsu, H., Yamagishi, H., Tanaka, I., Sato, M., Kondo, R., Konno., Y. 2011. Consequences of forest fragmentation in an understory plant community: extensive range expansion of native dwarf bamboo. *Plant Species Biology*. 26, 3-12.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology*, 78, 356-373.
- Weathers, K. C., Cadenasso, M. L. & Pickett, S. T. A. 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, 15, 1506-1514.

## Ateliers d'échange et dissémination

### Région Centre

En région Centre, des relations avec les partenaires socio-économiques locaux ont été établies ou approfondies pour le montage du plan d'échantillonnage : pour les cultures de colza du Gâtinais (Chambre d'Agriculture du Loiret, GDA locaux, CA.PRO.GA. La Meunière, Coopérative Agricole des Producteurs du Gâtinais) et pour les vergers de pommes du Pays Fort (Chambre d'Agriculture Cher, ONF de Saint-Palais). Un bilan d'étapes a été envoyé à tous les propriétaires impliqués en 2013.

D'autre part, quelques premiers résultats sur les abeilles sauvages dans les paysages agricoles ont été présentés à l'inter-profession en 2012, lors de la réunion annuelle de la Station d'Etudes et d'Expérimentations Fruitières Nord-Loire La Morinière, implantée à Saint Epain (37), encadrée par le Ctifl, et lors de l'assemblée générale du Centre d'Etudes Techniques Apicoles du Centre Loiret et Gâtinais (Bailey *et al.*, 2012).

### Région Aquitaine

En Aquitaine, le choix des sites s'est fait en concertation avec l'ONF Aquitaine (Fabrice Sin) pour la partie des sites situés en forêt domaniale littorale, notamment pour les transects implantés sur la Réserve Naturelle des dunes et marais d'Hourtin en Gironde, gérée par l'ONF. Pour les sites situés en forêt de production privée, une analyse cadastrale a été menée par Amélie Castro du CRPF Aquitaine pour identifier les propriétaires, et la plupart des transects finalement implantés en forêt communales sur les communes de Carcans et Le Porge en Gironde.

### Région Midi-pyrénées

Les sites d'étude en région midi-pyrénées (Gascogne) font partie d'un dispositif d'étude intégrée à long terme coordonné par Dynafor.

Un séminaire d'une journée de présentation des acquis du projet Bilisse, en regard d'autres projets de l'UMR Dynafor, a été organisé en 2013. Le CRPF, l'IDF, le parc naturel régional d'Ariège, le chargé du développement de la forêt paysanne pour la chambre d'agriculture, la Dreal, la Draf, l'association Solagro et l'association Arbres et paysages du Gers ont participé à cette réunion et ont fait part de leurs commentaires sur le contenu du projet. La problématique des lisières reste encore perçue comme importante plutôt par les partenaires les plus sensibles aux questions environnementales de conservation de la biodiversité. Les partenaires agricoles, invités, ne se sont pas mobilisés pour ce sujet.

Les résultats ont été présentés aux acteurs locaux du site d'étude à l'occasion d'une soirée d'information et d'échanges qui a rassemblé une quinzaine de participants. Pour les agriculteurs présents, les lisières posent des problèmes de gestion et, s'ils reconnaissent qu'elles peuvent avoir des effets bénéfiques (écosystémiques), ils soulignent aussi les nuisances qu'elles peuvent occasionner.

La communication vers le grand public s'est faite via une exposition présentant les recherches de Dynafor, et notamment celles concernant la biodiversité des lisières, ainsi que des interventions devant des lycéens à l'occasion d'événements de vulgarisation scientifique (fête de la science).

## Volet 2 : Analyse multitaxonomique de l'influence des caractéristiques de segments de lisières sur la biodiversité

### Objectifs et démarche générale

Les effets des lisières sur la biodiversité ont été abondamment étudiés et plusieurs modèles théoriques de réponse des espèces à la présence d'une lisière ont été proposés et ont été parfois confirmés empiriquement (Murcia, 1995). Une variabilité de cet effet de lisière a été identifiée et caractérisée, notamment par sa profondeur et son intensité. Il n'y a pourtant pas à notre connaissance de travaux dans la littérature scientifique récente qui s'intéresse à la biodiversité des lisières vues comme des habitats aux caractéristiques diverses et en considérant simultanément plusieurs groupes d'espèces contrastés. L'objectif de ce volet est de contribuer à combler cette lacune. Elle limite en effet la capacité à porter un diagnostic sur la biodiversité dans les paysages et les situations où les lisières tiennent une place importante.

### Méthodes et plan d'échantillonnage

L'étude de la biodiversité des groupes taxonomiques sélectionnés portera sur les 3 sites conjointement et avec des méthodologies d'échantillonnage identiques entre site, et compatibles entre es groupes afin de les rendre comparables et utilisables dans des analyses statistiques pour évaluer le même ensemble de facteurs, en tenant compte de l'effet régional.

### Végétation

#### Introduction

Les lisières forestières sont très représentées dans les paysages fortement anthropisés et leurs propriétés écologiques originales induisent des changements biotiques et abiotiques de nature à affecter les niveaux de diversité végétale dans la mosaïque paysagère. Les plantes vasculaires sont un taxon clé pour le fonctionnement de nombreux écosystèmes terrestres puisqu'elles sont à la base des réseaux trophiques (Whittaker *et al.* 2001; Gilliam 2007). Elles intègrent de nombreuses informations concernant le milieu comme la disponibilité en eau, en lumière ou la fertilité du sol. Les exigences écologiques des plantes vasculaires sont assez largement étudiées, ce qui facilite l'interprétation des patrons de diversité de ce groupe. Elles sont, de fait, souvent utilisées comme indicateur écologique. En raison de leurs capacités de dispersion souvent limitées, de leur cycle de vie long, les plantes vasculaires sont particulièrement sensibles à la structure passée des paysages (Kolb & Diekmann 2004; Lindborg & Eriksson 2004) mais aussi aux modifications rapides et profondes engendrées par les activités humaines (de Blois *et al.* 2002) et par les effets de lisière (Marchand & Houle 2006).

Les connaissances concernant la structure et la dynamique spatiale des communautés végétales, selon un gradient s'étendant des habitats forestiers aux habitats adjacents non forestiers, restent très partielles et parfois contradictoires. Elles dépendent à la fois de l'architecture de la lisière (abrupte, graduelle) mais aussi de la nature des habitats adjacents et de leur niveau de perturbation, ces facteurs étant intimement liés au contexte paysager considéré. Ainsi les lisières présentant un fort contraste entre la forêt et l'habitat ouvert adjacent et les lisières avec un faible contraste peuvent avoir des structures très différentes et par conséquent, des caractéristiques fonctionnelles différentes (Gehlhausen *et al.* 2000; Laurance *et al.* 2001; Cadenasso *et al.* 2003; Strayer *et al.* 2003; Ries *et al.* 2004). Or, comprendre comment le type de lisière peut modifier la structure et la composition de la végétation représente non seulement un enjeu pour l'identification et la compréhension de patrons de réponse à l'effet de lisière (Ries *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005) mais également un enjeu pour prédire la composition des communautés végétales dans les paysages dominés par l'homme. Dans le présent travail, nous avons comparé la richesse et la diversité des communautés végétales des habitats forestiers et non forestiers avec leurs lisières respectives, de manière à évaluer si les effets de lisière étaient différents en fonction des types de lisières (définis selon le contraste entre milieux forestier et non forestier), dans trois régions de France. Différents patrons de réponses étaient attendus en fonction du contraste entre milieux (Figure 7).

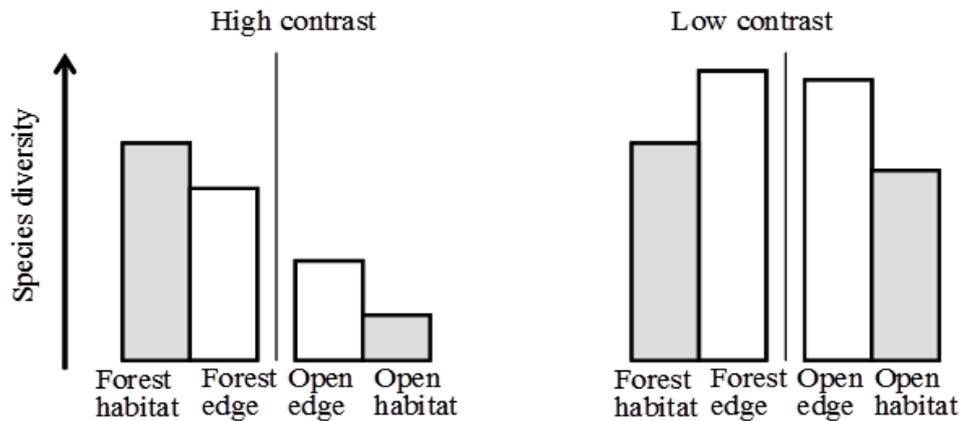


Figure 7: **Patrons théoriques de réponse de la diversité des communautés végétales à l'effet de lisière dans les situations de fort et faible contraste entre habitats forestier et ouvert. Dans la situation de faible contraste, on s'attend à un effet de lisière positif, c'est à dire une plus grande diversité dans les lisières que dans les habitats forestiers ou non forestiers (en gris). Dans la situation de fort contraste, une transition progressive est attendue, la lisière jouant un rôle de barrière ou de filtre limitant les flux entre les habitats.**

### Méthodes

Au sein de chaque région (Aquitaine, Centre et Midi-Pyrénées), près de 20 lisières ont été échantillonnées: environ 10 lisières jouxtant un milieu assez fréquemment perturbé, à fort contraste avec la forêt (pare-feu en Aquitaine, cultures de colza en Centre et Midi-Pyrénées) et 10 lisières jouxtant un milieu à plus faible contraste avec la forêt, moins perturbé (dune en Aquitaine, verger en Centre, prairie en Midi-Pyrénées). La flore vasculaire a été inventoriée en cœur de forêt, dans la partie forestière de la lisière, dans la partie non forestière de la lisière et dans le cœur de l'habitat adjacent non-forestier (Figure 8). Les profils de réponse des communautés végétales (richesse, diversité) le long de ce gradient spatial ont été comparés en fonction des régions échantillonnées et du contraste entre milieux forestiers et milieux ouverts adjacents. Comme la méthode d'analyse visait à contraster les données de végétation entre l'intérieur des habitats et la partie de lisière qui les concernaient, il était possible d'opter pour des efforts d'échantillonnage différents entre la forêt et le milieu ouvert. De cette façon, l'effort était adapté au type de végétation, faible surface pour les milieux les plus riches en prairie, surface plus grande en forêt, moins riche. Les relevés forêt/prairies ne sont donc pas directement comparables, par contre leurs différences sont comparables entre sites d'échantillonnage.

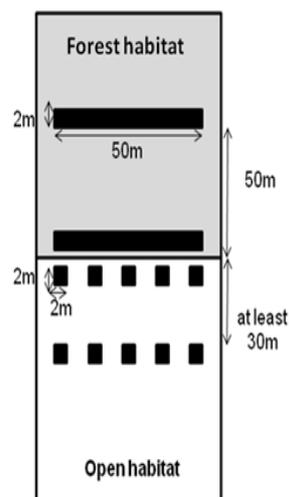


Figure 8: **Méthodologie d'échantillonnage utilisée pour la flore**

## Résultats

Au total, 534 espèces de plantes vasculaires ont été enregistrées dans les trois régions. En région Aquitaine, 154 espèces ont été recensées avec 102 espèces (en moyenne  $18,3 \pm 5,9$ ) dans des situations de contraste élevé ( $n=4$  transects; pare-feu) et 60 (en moyenne  $8,7 \pm 5,2$ ) dans des situations de faible contraste ( $n=16$ ; dunes). En région Midi-Pyrénées, 365 espèces ont été recensées avec 181 espèces (en moyenne  $18 \pm 11,2$ ) dans des situations de contraste élevé ( $n=0$  transects; colza) et 318 (en moyenne  $35,8 \pm 9,7$ ) dans des situations de faible contraste ( $n=17$ ; prairies). En région Centre, 331 espèces ont été recensées avec 221 espèces (en moyenne  $26,6 \pm 13,0$ ) dans des situations de contraste élevé ( $n=10$  transects; colza) et 197 (en moyenne  $25,7 \pm 10,3$ ) dans des situations de faible contraste ( $n=11$ ; vergers).

Les résultats montrent que, quelle que soit la région considérée, il n'y a pas de différence significative dans la diversité des communautés végétales entre la lisière forestière et le cœur de forêt. Pour les régions Centre et Midi-Pyrénées, la richesse et la diversité des communautés végétales sont généralement plus importantes en lisière qu'au cœur du milieu ouvert et ce quelque soit le contraste entre la forêt et le milieu non forestier alors qu'il n'y a pas de différence significative pour la région Aquitaine (Figure 9).

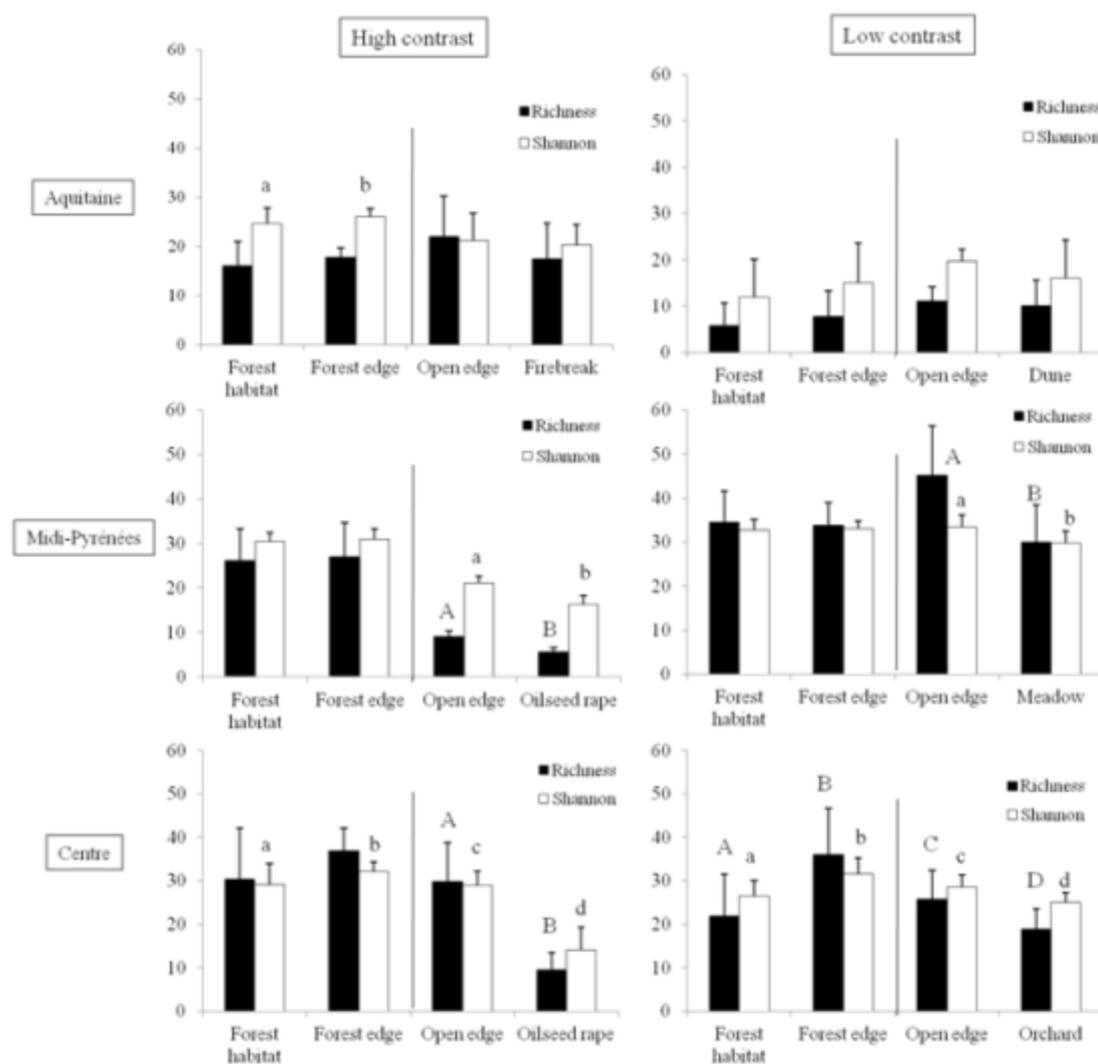
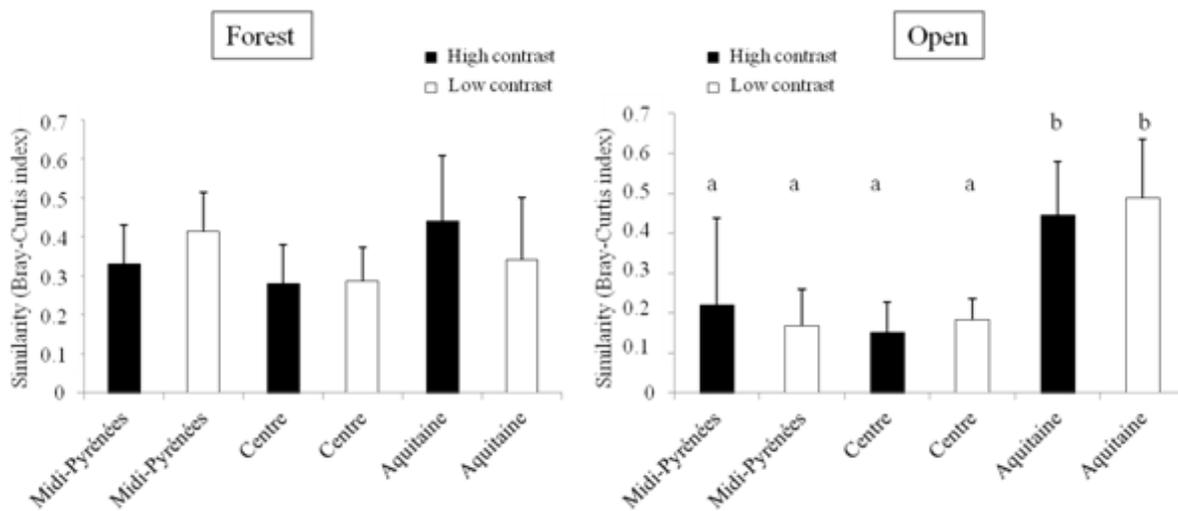


Figure 9: Richesse spécifique (moyenne  $\pm$  écart-type) et diversité spécifique de Shannon ( $\times 10$ ; moyenne  $\pm$  écart-type) des milieux forestiers et non forestiers ainsi que dans leurs lisières respectives, dans les trois régions de France. Les lettres majuscules (minuscules, respectivement) indiquent des différences significatives de richesse spécifique moyenne (de diversité de Shannon moyenne, respectivement) à  $\alpha = 0,05$ . Notez que l'habitat forestier a été comparé uniquement à la lisière de la forêt et l'habitat ouvert uniquement à la lisière de milieu ouvert.

La similarité de composition des communautés entre les habitats et leurs lisières respectives ne varie pas en fonction du contraste entre la forêt et le milieu non forestier mais entre régions (Figure 10).



**Figure 10: Similarité de Bray-Curtis entre la composition des communautés végétales de chaque habitat et leur lisière respective (a) pour le milieu forestier et (b) pour le milieu non forestier. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à  $\alpha = 0,05$ .**

### Discussion

Dans cette étude, nous montrons l'existence d'effets de lisières sur les communautés végétales dans les trois régions de la France. Les patrons de réponse attendus de la diversité de la végétation ne sont pas tous satisfaits.

Dans la situation de contraste élevé, la richesse en espèces a tendance à diminuer en fonction du gradient forêt - lisière - habitat ouvert, malgré l'absence de différence significative de richesse entre la lisière de forêt et l'habitat forestier. Conformément à nos attentes, ce patron est observé pour les régions Midi- Pyrénées et Centre mais pas pour la région Aquitaine. Bien que les effets de lisière dans les forêts tempérées ne dépassent généralement pas 30m (par exemple Piessens 2006; Alignier et Deconchat 2013), l'absence de différence significative de richesse entre la lisière forestière et l'habitat forestier peut s'expliquer par le fait que l'effet de lisière s'étend au-delà de 50m, ou alors par le fait que les bois échantillonnés sont d'une surface insuffisante pour distinguer un réel cœur de forêt. En ce sens, les bois sont entièrement sous l'influence de la lisière (Laurance et Yensen 1991) ou d'effets de lisière multiples (Fletcher 2005). Néanmoins, cette dernière hypothèse est discutable dans les grands massifs des régions Aquitaine et Centre. En situation de faible contraste, les patrons sont moins clairs. Seule la richesse spécifique des lisières de la région Centre est sensiblement supérieure à celle des habitats adjacents, comme attendu. Ce résultat tend à démontrer que si la situation de faible contraste autorise davantage de flux (dispersion de pollen, de graines) que la situation à fort contraste, les espèces ne se concentrent pas nécessairement dans les lisières.

Si les communautés végétales sont aussi riches en lisières de forêt que dans les habitats forestiers la composition des assemblages est très différente. La similarité de composition des communautés (entre lisières et habitats) est plus faible du côté du milieu ouvert. Ce résultat semble indiquer que les échanges via la dispersion entre les communautés végétales du côté ouvert sont plus limitées que du côté de la forêt. La similarité de composition dépend davantage de la région que du contraste entre milieu forestier et non forestier. Une hypothèse est que notre dichotomie de type de lisière, basée sur la fréquence des perturbations, doit être nuancée. Le contraste perçu par l'observateur humain ne représente pas nécessairement une hétérogénéité pertinente pour les communautés végétales. Un moyen de corriger cela pourrait être d'améliorer la description des régimes de perturbations dans chaque habitat et de les relier à l'histoire évolutive des différentes communautés végétales.

Dans l'ensemble, nos résultats soulignent l'importance de la prise en compte explicite des types de lisière (e.g. à fort ou faible contraste avec le milieu ouvert adjacent) dans les études concernant la compréhension des variations de diversité végétale et des mécanismes à l'origine des effets de lisière, ainsi que dans la proposition de mesures de gestion adaptées.

## Références

- Alignier, A., and M. Deconchat. 2013. "Patterns of forest vegetation responses to edge effect as revealed by a continuous approach." *Annals of Forest Science* 70: 601-609.
- Cadenasso, M. L., S.T.A. Pickett, K.C. Weathers, S.S. Bell, T.L. Benning, M.M. Carreiro, and T.E. Dawson. 2003. "A framework for a theory of ecological boundaries." *BioScience* 53: 750-758.
- de Blois, S., Domon, G. and A. Bouchard. 2002. Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation*, 105, 355-367.
- Gehlhausen, S.M., M.W. Schwartz, and C.K. Augspurger. 2000. "Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments." *Plant Ecology* 147: 21-35.
- Gilliam, F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57, 845-858.
- Harper, K.A., S.E. Macdonald, P.J. Burton, J.Q. Chen, K.D. Brososke, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, D. Roberts, M.S. Jaiteh, and P.A. Esseen. 2005. "Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes." *Conservation Biology* 19:768-782.
- Kolb, A. and M. Diekmann. 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science*, 15, 199-208.
- Laurance, W.F., R.K. Didham, and M.E. Power. 2001. "Ecological boundaries: a search for synthesis." *Trends in Ecology and Evolution* 16: 70-71.
- Laurance, W.F. and E. Yensen. 1991. "Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats." *Biological Conservation* 55:77-92.
- Lindborg, R. and O. Eriksso. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, 85, 1840-1845.
- Marchand, P. and G.Houle. 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management*, 223, 113-124.
- Piessens, K., O. Honnay, R. Devlaeminck, and M. Hermy. 2006. "Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114(2): 335-342.
- Ries, L., R.J. Fletcher Jr, J. Battin and, T.D. Sisk. 2004. "Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:491-522.
- Strayer, D.L., M.E. Power, W.F. Fagan, S.T. Pickett and J. Belnap. 2003. "A classification of ecological boundaries." *BioScience*, 53: 723-729.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42, 207-264.

## Oiseaux

### Introduction

Un nombre croissant de recherches ont montré que les effets de lisières pouvaient avoir de profondes conséquences pour la dynamique des populations animales (Fahrig 2003). Par exemple, les oiseaux forestiers ont souvent un succès reproducteur réduit en lisière en raison d'une prédation ou d'un parasitisme accru (Huhta *et al.* 1999, Wilkin *et al.* 2005, mais voir aussi Tewksbury *et al.* 1998, pour un contre-exemple). Les lisières forestières peuvent aussi avoir des effets négatifs sur les oiseaux de milieux ouverts, comme dans le cas des plantations d'eucalyptus des zones agricoles au Portugal (Reino *et al.* 2009). En conséquence, les lisières ont souvent été considérées comme des pièges écologiques, associés à une diminution des espèces forestières spécialistes dans des paysages fragmentés, surtout en Amérique du Nord (Ries *et al.* 2004). Cependant, la fragmentation des habitats et les effets de lisière peuvent aussi être perçus comme des processus positifs (Fahrig 2003), en particulier pour les espèces prairiales ou steppiques de début de succession forestière, qui ont en général un statut de conservation défavorable en Europe et en Amérique du Nord (Donald *et al.* 2006). En effet, en créant des variations à échelle fine dans l'hétérogénéité de l'habitat forestier, les lisières peuvent contribuer à augmenter la diversité des assemblages d'oiseaux, en particulier dans les plantations de conifères à large échelle (Paquet *et al.* 2006, Santos *et al.* 2006, Barbaro *et al.* 2008).

Les réponses aux effets de lisières sont en grande partie espèces-spécifiques en fonction des caractéristiques écologiques, des préférences d'habitat et des traits d'histoire de vie de chaque espèce (Ries *et al.* 2004). Cependant, comme les types d'habitats présents dans le paysage environnant influencent aussi les effets de lisières, la prise en compte de la composition de la mosaïque paysagère autour des fragments forestiers permet une meilleure compréhension des interactions entre le type et la surface d'habitat adjacent à la lisière forestière et les réponses des

espèces aux effets de bordure (Fletcher *et al.* 2007). En outre, la plupart des études ne considèrent pas la distance à la lisière comme un facteur continu, ou se concentrent sur l'habitat présent d'un côté de la lisière seulement (Ewers & Didham 2006). Dans le présent travail, nous avons étudié la réponse des communautés d'oiseaux aux lisières entre forêts et habitats ouverts selon un protocole d'échantillonnage multi-régional, en tenant compte de l'intensité de la perturbation dans la gestion des habitats ouverts adjacents. Nos principaux objectifs étaient donc d'analyser : (i) comment la richesse spécifique et l'abondance des communautés d'oiseaux, ainsi que les indices de conservation et de spécialisation des communautés, varient en fonction de la distance à la lisière forestière; et ii) comment les réponses aux effets de lisière diffèrent entre espèces et guildes d'histoire de vie.

### Méthodes

Les communautés d'oiseaux ont été échantillonnées sur trois transects parallèles à 50 m de la lisière, sur la lisière elle-même et dans la forêt à 50 m de la lisière (Figure 11). La réponse des oiseaux aux effets de lisière a été étudiée historiquement au moyen de points d'écoute, mais elle peut aussi l'être au moyen de transects linéaires. Les transects linéaires parcourus à vitesse constante par l'observateur sont moins soumis aux risques de biais que les points d'écoute, notamment ceux dus aux mouvements des oiseaux (Bibby *et al.* 2000). Nous avons utilisé des transects de 200 m en parallèle avec la lisière et à l'intérieur des deux habitats adjacents avec une distance de détection de 25 m de part et d'autre de l'observateur (Figure 11). Nous avons effectué 2 passages saisonniers, en début et en fin de printemps. Le dispositif a été conduit dans 198 lisières en Aquitaine, 156 en région Midi-Pyrénées et 126 en région Centre. Enfin, afin d'expliquer les patrons de richesse et d'abondance des différents taxa, des variables environnementales ont été mesurées à l'échelle du site inventorié et à l'échelle du paysage environnant. Pour caractériser la lisière et les deux habitats adjacents (forêt et milieu ouvert) nous avons notamment estimé dans chacune de ces trois composantes le pourcentage de sol nu et de litière et le recouvrement de la strate herbacée, arbustive et arborée.

L'indice de conservation a été développé pour permettre la comparaison des assemblages d'oiseaux, non seulement en fonction de leur diversité mais aussi du statut de conservation des espèces (Pons *et al.* 2003). Cet indice prend en compte le statut européen de conservation ou SPEC (Birdlife International 2004) et l'abondance (après transformation logarithmique) des espèces contactées pendant les transects (Pons *et al.* 2003, Paquet *et al.* 2006). Pour chaque transect, un indice de spécialisation des communautés (CSI) a aussi été calculé, qui reflète le niveau de spécialisation moyen des espèces présentes dans une communauté donnée (Julliard *et al.* 2006). Pour calculer le CSI, nous avons moyenné le degré de spécialisation de l'habitat de chaque espèce (Index de Spécialisation Spécifique (SSI)), quantifié par le coefficient de variation de densité dans 18 classes d'habitat, voir Julliard *et al.*, 2006 pour plus de détails).

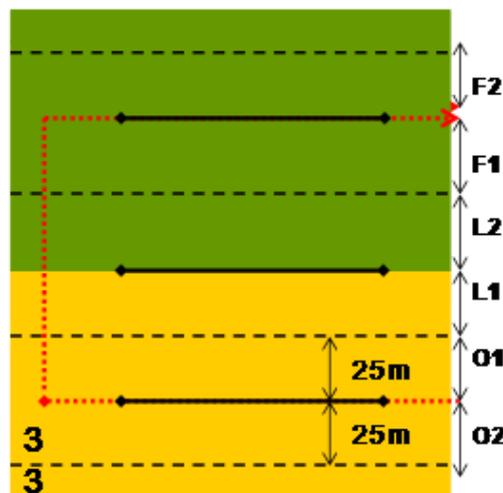


Figure 11 : Méthodologie d'échantillonnage utilisée pour les transects avifaune. L=200m

### Résultats

Au total, 1891 individus de 53 espèces d'oiseaux nicheurs ont été contactés dans les transects échantillonnés. En moyenne,  $3.0 \pm 2.7$  espèces et  $4.5 \pm 4.7$  individus par transect ont été contactés en Aquitaine,  $4.0 \pm 4.0$  espèces et  $5.8 \pm 6.5$  individus par transect en Midi-Pyrénées, et  $1.7 \pm 2.2$  espèces

et  $2.0 \pm 2.7$  individus par transect en région Centre. En terme d'abondance totale, les communautés d'oiseaux sont dominées par des espèces forestières généralistes comme le pinson des arbres *Fringilla coelebs* ( $n = 257$  inds), la mésange charbonnière *Parus major* ( $n = 170$ ), la fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* ( $n = 164$ ) et le pouillot véloce *Phylloscopus collybita* ( $n = 150$ ). La richesse et l'abondance moyennes sont plus grandes dans les lisières forestières (Figure 12a), mais ce pattern n'est pas significatif en Aquitaine au contraire des deux autres régions. L'indice de spécialisation des communautés augmente de manière continue le long du transect forêt-milieu ouvert, de 0.74 pour les habitats forestiers les plus intérieurs à 1.29 dans les habitats ouverts les plus extérieurs (+42.6 %, Figure 12b). L'indice de conservation varie sur le transect de manière similaire à l'abondance totale et la richesse des espèces : l'habitat avec la valeur de conservation la plus faible est la lisière forestière extérieure et celui avec la valeur de conservation la plus élevée est la lisière forestière intérieure. Pour les guildes d'histoire de vie basées sur le régime alimentaire, le comportement migratoire et l'emplacement du nid, une plus grande abondance dans les lisières forestières intérieures a été mise en évidence pour les espèces insectivores, les espèces résidentes et migrateurs à courte distance, et les espèces cavernicoles (Figure 13).

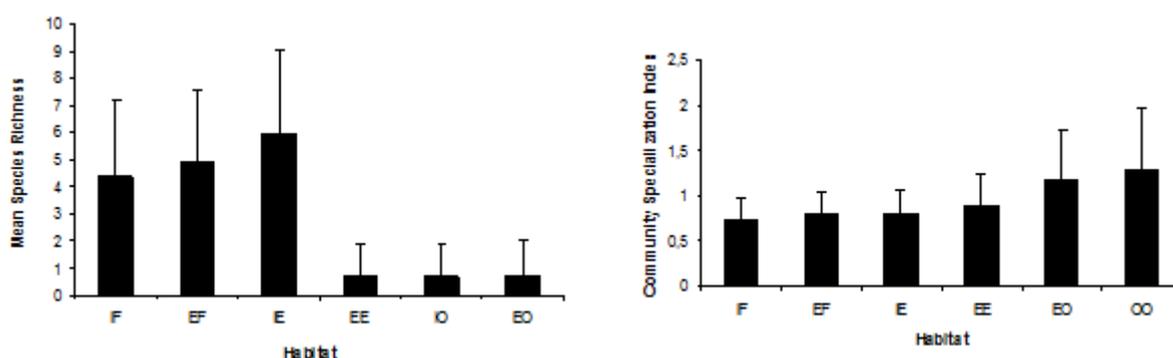


Figure 12 : a) Nombre moyen d'espèces d'oiseaux contactés dans les transects de l'intérieur forestier vers le milieu ouvert (IE = lisière forestière interne, EE = lisière externe avec le milieu ouvert) ; b). Indice de Spécialisation des communautés dans les mêmes transects.

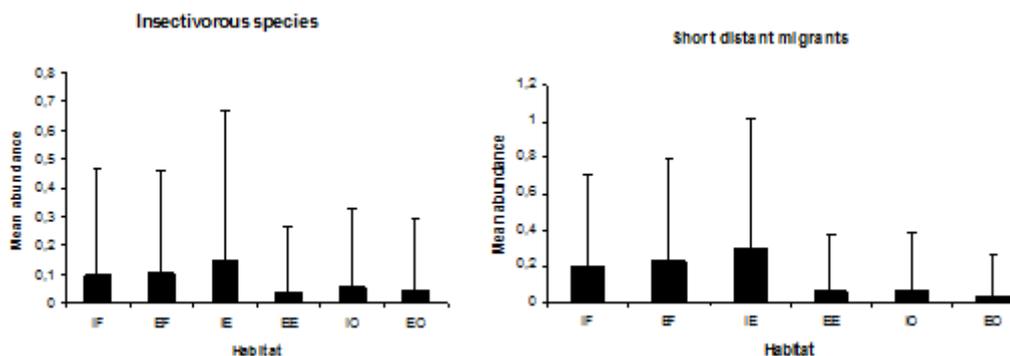


Figure 13 : a). Abondance moyenne des espèces insectivores ; b). des migrateurs à courte distance dans les transects (IE = lisière forestière interne, EE = lisière externe avec le milieu ouvert).

Enfin, pour les abondances spécifiques, les mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* et à longue queue *Aegithalos caudatus* montrent une réponse positive aux lisières forestières tandis que l'abondance de quatre espèces forestières augmente avec la distance à la lisière (pigeon ramier *Columba palumbus*, pinson des arbres, troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes* et pouillot véloce) (Figure 14). Enfin, six espèces généralistes forestières ne montrent pas de réponse significative à l'effet de lisière tandis que les espèces de milieu ouvert ont des réponses positive (pipit des arbres *Anthus trivialis*) ou négative (pipit rousseline *A. campestris*) à l'effet de lisière (Figure 15)

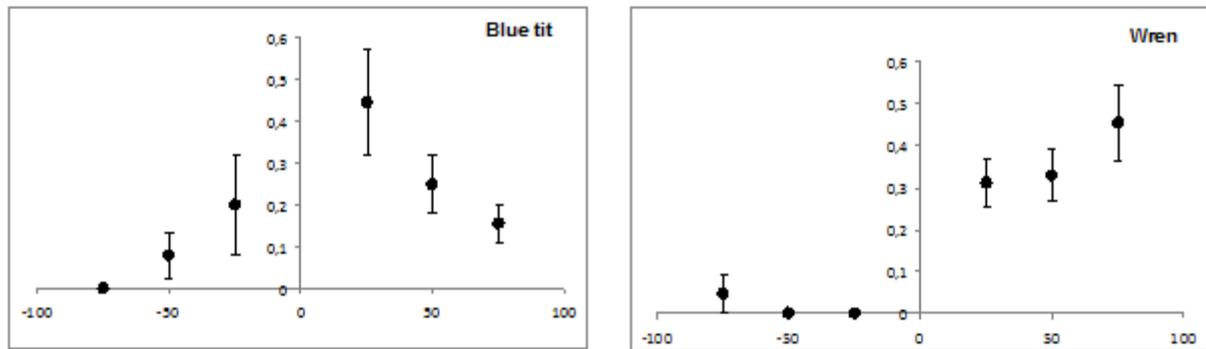


Figure 14 : Abondance moyenne de la mésange bleue *Cyanistes caeruleus* (gauche) et du troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes* (droite) en fonction de la distance à la lisière milieu ouvert – forêt

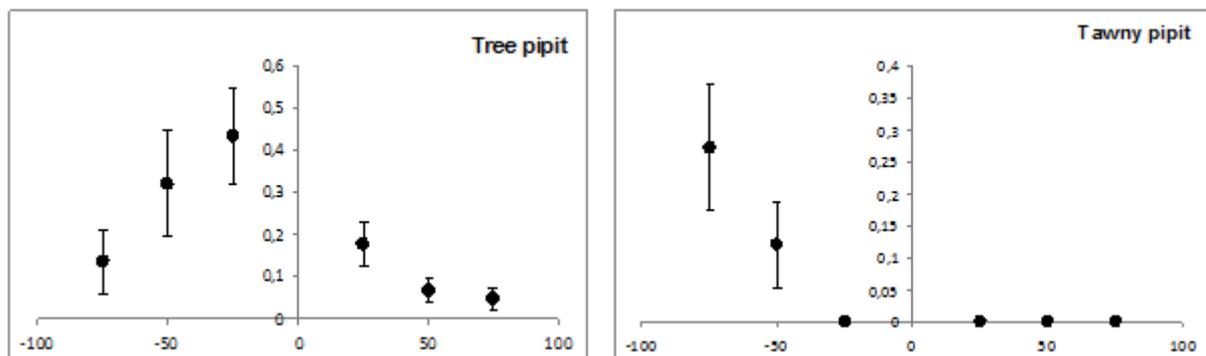


Figure 15 : Abondance moyenne du pipit des arbres *Anthus trivialis* (gauche) et du pipit rousseline *Anthus campestris* (droite) en fonction de la distance à la lisière milieu ouvert – forêt

### Discussion

Le résultat le plus marquant obtenu pour les oiseaux est la diversité des réponses observées aux effets de lisières, même parmi les espèces présentant les mêmes exigences générales en matière d'habitat, en particulier pour les espèces forestières. Nous avons mis en évidence des types de réponses différentes des espèces le long du gradient d'habitat forêt-milieu ouvert des deux côtés de la lisière. Les lisières forestières intérieures sont des habitats importants en terme de conservation, tant pour l'abondance et la richesse totale des assemblages d'oiseaux que pour les espèces partageant certains traits de vie (espèces insectivores et cavernicoles). Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse d'une plus grande disponibilité des ressources dans les lisières forestières (Ries *et al.* 2004). Une plus grande abondance des oiseaux nicheurs dans les lisières forestières pourrait être liée à des différences de composition et de structure de la végétation à échelle fine affectant l'abondance des proies et l'efficacité dans la recherche alimentaire (Van Wilgenburg *et al.* 2001, González-Gómez *et al.* 2006).

Cependant, nos résultats suggèrent également un possible effet de lisière négatif pour certaines espèces d'oiseaux puisque l'abondance de ces espèces était plus élevée dans les intérieurs forestiers, comme pour le pigeon ramier *Columba palumbus*, espèce généralement associée aux lisières (Inglis *et al.* 1994). Dans le présent travail, le coucou gris *Cuculus canorus* et la grive musicienne *Turdus philomelos* montrent la même préférence pour les intérieurs forestiers. Néanmoins, ces espèces sont souvent associées à des paysages hétérogènes mêlant des habitats ouverts et boisés (Paquet *et al.* 2006), un pattern de distribution pouvant être considéré comme un exemple de complémentarité entre habitats forestiers utilisés pour la reproduction et habitats ouverts utilisés pour la recherche alimentaire (Dunning *et al.* 1992, Barbaro *et al.* 2008). Pour les espèces de milieu ouvert, l'évitement des lisières forestières a déjà été observé dans d'autres travaux (Reino *et al.* 2009), avec pour conséquence que les communautés d'oiseaux des milieux ouverts sont les plus spécialisés en terme d'habitat malgré une richesse et une abondance totale plus faibles (Clavero et Brotons 2010). Ces résultats suggèrent que les espèces d'habitats ouverts pourraient être affectées négativement par la fragmentation des habitats ouverts par les îlots boisés dans les paysages en mosaïque (Archaux & Martin 2009).

Nos résultats ont également confirmé que les lisières entre forêts et habitats ouverts sont très importantes pour la conservation de la biodiversité dans les paysages fragmentés dominés par les forêts gérées, par augmentation de l'hétérogénéité locale de l'habitat et atténuation des effets d'homogénéisation du paysage liés aux pratiques forestières modernes (Dolman *et al.* 2007). En outre, les lisières de forêts ne sont pas seulement des habitats importants pour les oiseaux nicheurs, mais ils sont aussi largement utilisés par les passereaux migrateurs en halte migratoire (Keller *et al.* 2009). Une meilleure intégration entre les pratiques sylvicoles courantes et la gestion optimale des lisières forestières est donc nécessaire, pour favoriser en particulier des structures à strate arbustive complexe en lisière, une mesure potentiellement très bénéfique pour un grand nombre d'espèces d'oiseaux forestiers. Enfin, de fortes différences entre les régions d'étude sont aussi apparues (non détaillées dans les résultats) ; elles laissent penser qu'une déclinaison régionale serait sans doute nécessaire pour des mesures de gestion, mais cela nécessiterait des investigations supplémentaires.

### Références

- Archaux, F., Martin, H., 2009. Hybrid poplar plantations in a floodplain have balanced impacts on farmland and woodland birds. *Forest Ecology and Management* 257, 1474-79.
- Barbaro, L., Couzi, L., Bretagnolle, V., Nezan, J. & Vetillard F., 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17, 1073-1087.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., 2000. *Bird Census Techniques*. Academic Press, London.
- Birdlife International., 2004. *Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. Birdlife International.
- Clavero, M., Brotons, L., 2010. Functional homogenization of bird communities along habitat gradients: accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and Biogeography* 19, 684-696.
- Dolman, P.M., Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., Watts, K., 2007. Woodland birds in patchy landscapes: the evidence base for strategic networks. *Ibis* 149, 146–160.
- Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture Ecosystems Environment* 116, 189–196.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Ewers, R. M., & Didham, R. K. 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology*, 43, 527-536.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 487-515.
- Fletcher, R.J., Ries, L., Battin, J., Chalfoun, A.D., 2007. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology* 85, 1017-1030.
- González-Gómez, P.L., Estades, C.F., Simonetti, J.A., 2006. Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia* 148, 137–143.
- Huhta, E., Jökimäki, J., Rahko, P., 1999. Breeding success of pied flycatchers in artificial forest edges: the effect of a suboptimally shaped foraging area. *Auk* 116, 528–535.
- Inglis, I. R., Wright, E., Lill, J., 1994. The impact of hedges and farm woodlands on Woodpigeon (*Columba palumbus*) nest densities. *Agriculture Ecosystems and Environment* 48, 257-262.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9, 1237-1244.
- Keller, G.S., Ross, B.D., Klute, D.S., Yahner, R.H., 2009. Temporal changes in migratory bird use of edges during spring and fall seasons in Pennsylvania. *Northeastern Naturalist* 16, 535–552.
- Paquet, J.Y., Vandevyvre, X., Delahaye, L., Rondeux, J., 2006. Bird assemblages in a mixed woodland-farmland landscape: the conservation value of silviculture-dependant open areas in plantation forest. *Forest Ecology and Management* 227, 59–70.
- Pons, P., Lambert, B., Rigolot, E., Prodon, R., 2003. The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodiversity and Conservation* 12, 1843-1860.
- Reino, L., Beja, P., Osborne, P.E., Morgado, R., Fabiao, A., Rotenberry, J.T., 2009. Distance to edges, edge contrast and landscape fragmentation: interactions affecting farmland birds around forest plantations. *Biological Conservation* 142, 824-838.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 491-522.

- Santos, T., Telleria, J.L., Diaz, M., Carbonell, R., 2006. Evaluating the benefits of CAP reforms: can afforestations restore bird diversity in Mediterranean Spain? *Basic and Applied Ecology*, 7, 483–495.
- Tewksbury, J.J., Hejl, S.J., Martin, T.E., 1998. Habitat fragmentation in a Western landscape: breeding productivity does not decline with increasing fragmentation. *Ecology* 79, 2890–2903.
- 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. *Écoscience* 8, 454-461.
- Wilkin, T.A., Garant, D., Gosler, A., Sheldon, B.C., 2007. Edge effects on life-history traits in a wild population of the great tit *Parus major*: analyses of a long-term data set with GIS techniques. *Conservation Biology* 21, 1207-1217.

## Apoïdes

### Introduction

En France, environ mille espèces d'abeilles de 7 familles, dont 80 % d'espèces solitaires, côtoient l'abeille domestique. L'abeille domestique est le pollinisateur le plus utilisé en agriculture ; cependant certains travaux suggèrent que des assemblages de pollinisateurs sauvages diversifiés et abondants fournissent un service de pollinisation plus stable et efficace sur les saisons et les années pour une grande gamme de cultures (Garibaldi *et al.* 2011).

Les abeilles sauvages sont des organismes mobiles, multi-habitats, sociaux ou solitaires, majoritairement thermophiles. Elles ont besoin pour compléter leur cycle de vie, de sites pour s'accoupler, pour nidifier, pour se nourrir, pour s'abriter, ainsi que de matériaux pour construire leur nid. Le maintien des populations d'abeilles sauvages est donc fortement dépendant de la disponibilité, dans le rayon de déplacement de l'espèce, des ressources floristiques (abondance, diversité, continuité) ainsi que de l'offre en micro-habitats et matériaux nécessaires à la nidification et à l'hivernage (Westrich *et al.* 1996).

Parmi les principales causes mises en avant pour expliquer le déclin actuel des abeilles, i.e. conjointement l'apparition de virus et de parasites pour l'abeille domestique, l'utilisation massive de pesticides et d'engrais, les changements culturels (monocultures, réduction des cultures de légumineuses...), la rupture de l'équilibre entre milieux semi-naturels et anthropisés ou agricoles dans la mosaïque paysagère est avancée pour l'ensemble des Apoïdes (Steffan-Dewenter et Westphal 2008). En effet, plusieurs études ont montré l'importance des habitats naturels ou semi-naturels dans le maintien des populations de pollinisateurs et de la pollinisation (Kremen *et al.* 2004). Plusieurs études à travers le monde ont montré l'importance des espaces boisés à proximité des cultures pour assurer l'efficacité du service de pollinisation, en milieu tropical et tempéré. Nos résultats fournissent les premiers exemples approfondis en milieu tempéré de l'intérêt des lisères forestières pour les pollinisateurs.

### *Synthèse bibliographique : effets du taux de boisement ou de la distance à la forêt sur les arthropodes auxiliaires ou ravageurs et leurs services/dis-services dans les paysages agricoles (Bailey et al., soumis).*

Pour élargir le propos, nous avons conduit une synthèse quantitative de la littérature (69 références) sur l'effet du taux de boisement ou de la distance à la forêt sur les arthropodes auxiliaires ou ravageurs et leurs services/dis-services dans les paysages agricoles (Bailey *et al.*, soumis). La synthèse s'attache à tester 6 hypothèses principales.

H1. La présence d'arthropodes utiles dans la culture est positivement influencée par la proximité de la forêt et / ou le taux de boisement autour du champ alors que l'inverse est observé pour les arthropodes nuisibles (S1)

Nous avons constaté que près de la moitié des résultats publiés étaient non significatifs pour la pollinisation et la régulation des ravageurs. Parmi les autres résultats, nous avons trouvé significativement plus de résultats positifs pour la pollinisation (42,4 %) et la régulation des ravageurs (45,3%) que de résultats négatifs (0,01 % et 4,7% respectivement). Nous avons également constaté davantage de résultats négatifs pour les organismes nuisibles (35 %) que de résultats positifs (15%), mais non significativement. Les effets bénéfiques de l'habitat forestier pour les espèces prédatrices ou parasites de ravageurs, et pour les pollinisateurs concernent la fourniture de ressources alimentaires

de substitution (hôtes alternatifs, proies, autres sources de pollen et de nectar), d'abris et de zones d'hivernage, de sites de nidification et d'accouplement appropriés.

H2. Dans l'écosystème tempéré, la distance à la forêt a un effet plus important sur les arthropodes étudiés que le taux de boisement, car la lisière de la forêt peut être le seul secteur forestier favorable ; ce n'est pas le cas en Méditerranée et en milieu tropical, où les conditions microclimatiques et la structure de l'ensemble de la forêt conviennent.

En biome tempéré, les analyses statistiques n'ont révélé aucune différence entre les 2 variables. Cependant, dans la plupart des études recensées, où la matrice agricole est dominante dans le paysage, la proportion de forêt et la longueur de lisière forestière sont corrélées. L'absence de différence entre les effets du taux de boisement ou de la proximité de la forêt dans les études méditerranéennes (ou sub-arides) et tropicales est statistiquement confirmée, même si les résultats sont fondés sur peu de données.

H3. La proximité de la forêt a un effet plus important sur les abeilles sauvages et les prédateurs et parasites de ravageurs, tandis que *Apis mellifera* est uniformément affectée par les deux variables.

Nous avons constaté un impact positif de la forêt sur les abeilles sauvages, mais non sur *Apis mellifera*. Les abeilles sauvages et les prédateurs et parasites de ravageurs n'ont pas été affectés différemment par la proximité de la forêt ou par le taux de boisement.

H4. Les espèces spécialistes (e.g. parasites de ravageurs) sont davantage affectées par la présence de forêt que les espèces généralistes (prédateurs de ravageurs), les spécialistes étant plus sensibles aux changements dans le paysage.

Le faible nombre de résultats compilés concernant la réponse des parasites à la proximité et à la proportion de forêt ne permet pas de conclure.

H5. Certaines échelles sont plus pertinentes lorsque l'on étudie l'effet du taux de boisement sur les (dis)services écosystémiques agricoles rendus par les arthropodes.

Pour les services de pollinisation, nous avons observé plus de résultats positifs aux échelles 0-500m et 1000-1500m, et davantage de résultats négatifs à 1500-2000m et 2000-5000m. Cependant, comme pour les espèces régulatrices de ravageurs, cette tendance n'a pas été statistiquement confirmée.

H6. Les mesures directes (mesure du rendement) des (dis)services écosystémiques sont plus sensibles aux variables forestières que les mesures indirectes (abondance et richesse des espèces auxiliaires/ravageurs), car la baisse de rendement résultant de la perte d'une espèce appropriée ne se traduit pas nécessairement par une diminution de la richesse ou l'abondance grâce au turnover des espèces.

Nous avons montré que les mesures directes de services ou dis- services ont tendance à être plus sensibles au contexte paysager que les mesures indirectes, mais de façon significative seulement pour la pollinisation.

### *Méthodes et dispositifs spécifiques*

Le plan d'échantillonnage est bâti sur le type de culture adjacent (pommier ou colza), et inclut des lisières non-forestières pour comparaison. Un total de 18 parcelles de colza a été choisi à proximité d'Orléans (45) en 2010 et 2011, ainsi que 10 parcelles à proximité de Toulouse (31) en 2011. Les 28 champs sélectionnés présentaient au moins l'un de leurs côtés en contact direct avec une lisière forestière composée d'arbres feuillus indigènes (principalement *Quercus*, *Carpinus* et *Populus*). Nous avons sélectionné un total de 11 parcelles de vergers à proximité de Bourges, en 2011.

Les abeilles ont été échantillonnées au moyen de pièges chromo-attractifs.

Nous avons utilisé des pièges colorés, peints de jaune fluorescent à l'intérieur et de gris neutre à l'extérieur afin d'échantillonner uniquement les abeilles dans l'environnement immédiat. Les seaux étaient placés à hauteur de végétation (figure 5) et remplis avec approximativement 2.4L d'eau, 0.6L de monopropylène glycol pour la conservation et quelques gouttes de mouillant (liquide vaisselle).

Les pièges ont été activés en 2011 sur les 3 terrains d'étude, avec : 4 relevés discontinus de 15 jours, de la pré-floraison à la post-floraison de la culture adjacente, dans le Gâtinais et le Cher ; 3 relevés discontinus de 15 jours, de la pleine floraison à la post-floraison de la culture adjacente, dans les Coteaux de Gascogne ; 3 relevés discontinus de 15 jours dans les Landes de Gascogne (dont 1 à l'automne).

### Difficultés rencontrées et solutions

Les données sur les Apoides proviennent de près de 990 échantillons de piégeage triés au laboratoire d'entomologie de Nogent-sur-Vernisson, grâce à la contribution d'une doctorante, de 2 assistants-ingénieurs (dont 1 CDD dédié) et d'un adjoint-technique. Plusieurs dizaines de milliers d'abeilles capturées ont été montées et identifiées (plus de 30 000).

A titre d'exemple, dans le cadre de l'étude de la profondeur de l'effet de lisière sur les abeilles du colza (Bailey *et al.*, 2014), 4594 individus de 83 espèces constituent le jeu de données (1 seule date de relevé, seau jaune seulement, 10 lisières colza-forêt, Gâtinais et Coteaux de Gascogne).

Face à cette quantité inattendue de matériel biologique à traiter, les données du site des landes de Gascogne n'ont pas été incluses dans les analyses compte tenu des différences très fortes avec ce qui avait été révélé dans les 2 autres régions.

### Résultats des analyses de données

#### 1 Profondeur de l'effet de lisière dans la parcelle agricole

En période de pleine floraison du colza, nous avons testé si : (i) la distance à la lisière influe sur la structuration des assemblages d'abeilles, et (ii) si ces différences peuvent être expliquées par des traits biologiques et/ou écologiques des abeilles (DIT, central place forager...)(Bailey *et al.*, 2014).

Trois hypothèses principales sont examinées :

(1) les abondances, la composition et la richesse spécifique des assemblages d'abeilles dans le champ sont affectées par la distance à la lisière forestière (où des ressources florales complémentaires, des sites de nidification, des abris sont disponibles) (Arthur *et al.*, 2010).

Nous avons trouvé qu'à la fois l'abondance totale des abeilles et la richesse spécifique étaient négativement affectées par la distance à la lisière forestière. Cependant, les réponses différaient entre les espèces, les sexes et certaines modalités de traits d'histoire de vie.

(2) La profondeur de l'effet de lisière dépend du rayon de prospection des espèces.

Les capacités de vol de chaque espèce peuvent être estimées par une mesure morphologique simple, la Distance Inter-Tégulaire (DIT) (Greenleaf *et al.* 2007). Nous avons observé un effet positif de la distance à la forêt sur la moyenne des DIT femelles par piège, i.e. la moyenne augmente avec la distance à la forêt (Figure 16). Consommer plus d'énergie pour aller dans le champ est compensé par une plus faible compétition pour la ressource uniquement pour les grandes espèces (concept de « central place foragers »).

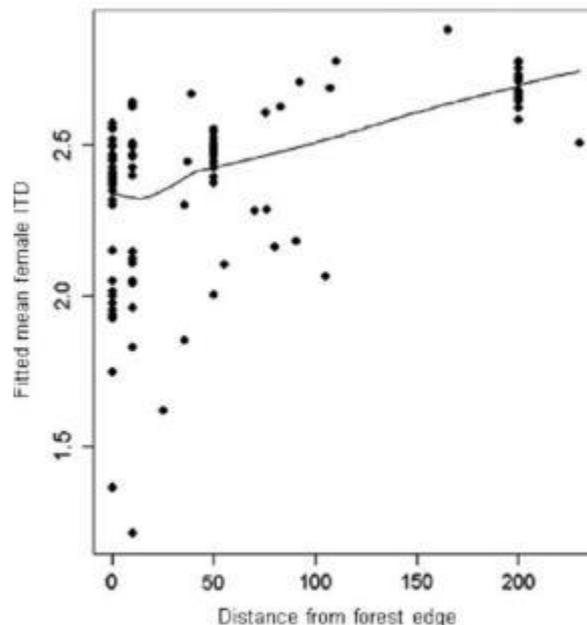


Figure 5. Fitted GAMM model of the response of female mean ITD including: distance, year, female abundance, and geographic coordinates as fixed factors and geographic area and field as random factors.

Figure 16 : Ajustement GAMM de la ITD des femelles d'abeilles

(3) la lisière forestière peut abriter les sites de nidification et/ou d'accouplement des abeilles terricoles (*Andrena* sp.), qui sont des groupes de pollinisateurs importants au début du printemps pour le colza.

La lisière forestière présentait une plus forte abondance d'abeilles cleptoparasites des *Andrena* (i.e. *Nomada* sp.) ainsi qu'une plus grande abondance d'*Andrena* mâles comparé au cœur de champ. Ces résultats indiquent que les sites de nidification ou au moins d'accouplement du groupe important d'espèces que sont les *Andrènes* se situent préférentiellement sur la lisière forestière. En effet, les *Nomada* recherchent les nids des *Andrènes* pour y pondre, et les mâles des *Andrènes* émergent des nids les premiers puis attendent les femelles à la sortie des nids pour s'accoupler.

La lisière forestière constitue un réservoir de pollinisateurs potentiels des cultures en fournissant des sites de nidification ou d'accouplement pour un groupe important de pollinisateurs printaniers.

Compte tenu des distances de vol mentionnées dans la littérature (Steffan-Dewenter and Tschardt 1999) (jusqu'à 1000 mètres), il serait intéressant de faire varier la distance à la lisière jusqu'à au moins 1000m. Cependant, il est malaisé de trouver des parcelles suffisamment étendues pour permettre de faire varier la distance à la lisière de 0 à 1000 mètres.

## 2 Variations de l'effet de lisière selon le type de lisière

### 2.1 Interaction avec l'orientation de la lisière

Pour des raisons micro-climatiques (thermodynamiques) et trophiques (fleurs disponibles), nous avons mesuré une interaction entre l'exposition des lisières et la distance à la lisière sur les assemblages d'abeilles sauvages (Bailey *et al.*, 2014).

Nous avons en effet observé un effet positif de l'interaction entre l'orientation froide et la distance sur les femelles d'*Andrena* et l'abondance des *Nomada*. En d'autres termes, nous avons observé une diminution de l'abondance des femelles *Andrena* et des *Nomada* avec la distance aux lisières chaudes. En revanche, nous avons observé une augmentation de l'abondance des femelles *Andrena* et des *Nomada* avec la distance aux lisières froides. Ceci est cohérent avec les exigences écologiques des abeilles solitaires, qui sont des insectes thermophiles préférant les sites exposés chauds pour se nourrir. Ils peuvent donc prospecter plus loin dans le champ pour se nourrir dans les zones mieux exposées. En outre, la floraison du colza est plus parsemée et tardive le long des lisières forestières froides, ce qui oblige les abeilles à prospecter plus loin dans la culture pour y trouver des ressources florales plus abondantes. Sarthou *et al.* (2005) avaient déjà démontré l'effet de l'exposition de la lisière forestière sur la répartition d'un syrphé régulateur de ravageur des cultures.

### 2.2 Effet du type de culture sur le contraste cœur-lisière

Nous avons comparé le contraste lisière-champ des assemblages d'abeilles sauvages, en période de pleine floraison, entre deux cultures à pollinisation entomophile mais à gestion contrastée (colza et pommier ; Bailey *et al.*, in prep1) :

(i) le labour mécanique est effectué au moins une fois par an dans le colza contrairement au verger ; un sol non labouré permet d'accueillir des nids d'abeilles terricoles ;

(ii) le verger comporte un couvert végétal pérenne (herbacées) et une structure verticale plus complexe.

Les vergers offrent une plus grande diversité en sites de nidification et ressources alimentaires que les champs de colza. Tous les champs étudiés des 2 cultures sont gérés de manière conventionnelle.

Nous faisons l'hypothèse que le contraste de communauté lisière-champ est plus fort pour le colza que le verger, dans la mesure où les abeilles ne peuvent nicher et trouver des ressources alimentaires complémentaires qu'en lisière pour le colza. Ce contraste lisière-culture est étudié pour 2 cultures et trois types de lisière (forêt, jachère, céréales).

Le jeu de données comprend 6248 individus de 81 espèces ou genres. Le type de culture n'a aucun effet sur le contraste de communauté lisière-champ, ni sur l'abondance et la richesse spécifique totales, ni sur l'abondance des abeilles terricoles ou cavicoles. La dissimilarité de composition [lisière forestière-champ] des assemblages d'abeilles est significative et semblable dans les deux types de cultures. La dissimilarité de composition [lisière jachère-champ] et [lisière céréales-champ] des assemblages d'abeilles n'est pas significative dans les deux types de cultures. Les tontes et traitements phytocides fréquents dans les vergers semblent donc réduire la capacité d'accueil de la strate herbacée.

A notre connaissance, il n'y a pas de travaux publiés sur le rôle de la culture adjacente dans l'effet de lisière sur les pollinisateurs. Seuls ont été publiés des travaux sur l'impact des pratiques

agronomiques au sein d'une culture sur les pollinisateurs: conventionnel vs bio (Holzschuh *et al.*, 2008), labour vs non labour (Shuler *et al.*, 2005). Ces études montrent l'importance du contexte paysager sur l'impact des pratiques locales.

### 2.3 Complémentation spatio-temporelle de différentes lisières

En milieu tempéré, où la saisonnalité de la végétation est forte, la lisière forestière ne fournit pas régulièrement des ressources complémentaires aux pollinisateurs des cultures. Nous avons posé l'hypothèse que, même si la lisière forestière est la source de pollinisateurs principale pour la culture comparée à d'autres lisières (jachère/céréales), son importance relative varie avec la saison (Bailey *et al.*, in prep2).

Nous avons échantillonné les abeilles sur 4 périodes durant l'année 2011 sur les deux cultures : colza et verger (Figure 17). La période 1 correspond au tout début du printemps alors que la culture n'est pas en fleurs et les premières abeilles printanières circulent. La période 2 correspond à la pleine floraison des 2 cultures alors que les communautés d'abeilles sont déjà bien installées et profitent de l'abondante ressource. La période 3 correspond à la phase qui suit la fin de floraison des deux cultures, un certain nombre d'espèces d'abeilles se sont déjà reproduites et ont pondu abondamment pendant la période d'abondance mais elles doivent encore nourrir les dernières larves, d'autres espèces ont encore besoin de ressources florales en abondance pour continuer leur cycle (ex. espèces tardives, espèces longévives ou espèces sociales). La période 4 correspond à la période de début d'été, bien après la floraison des cultures étudiées où d'autres espèces d'abeilles sont présentes ; pour certaines espèces printanières c'est une deuxième génération qui peut apparaître à cette époque (ex. *Andrena dorsata*, *Andrena flavipes*) ; pour les espèces sociales les individus reproducteurs apparaissent en abondance (ex. *Bombus* sp) et pour certains genres les mâles apparaissent (ex. *Halictus* sp).

La partition d'inertie par CAP (canonical analysis of principal coordinates) a montré que les variations de composition de communautés étaient d'abord structurées par la période de relevé (45%), puis par la parcelle (36%), le type de lisière (12%) et l'abondance du couvert végétal (3%). Les assemblages d'abeilles co-varient avec les assemblages floristiques en période 1, 2 et 3 (tests de Mantel significatifs).

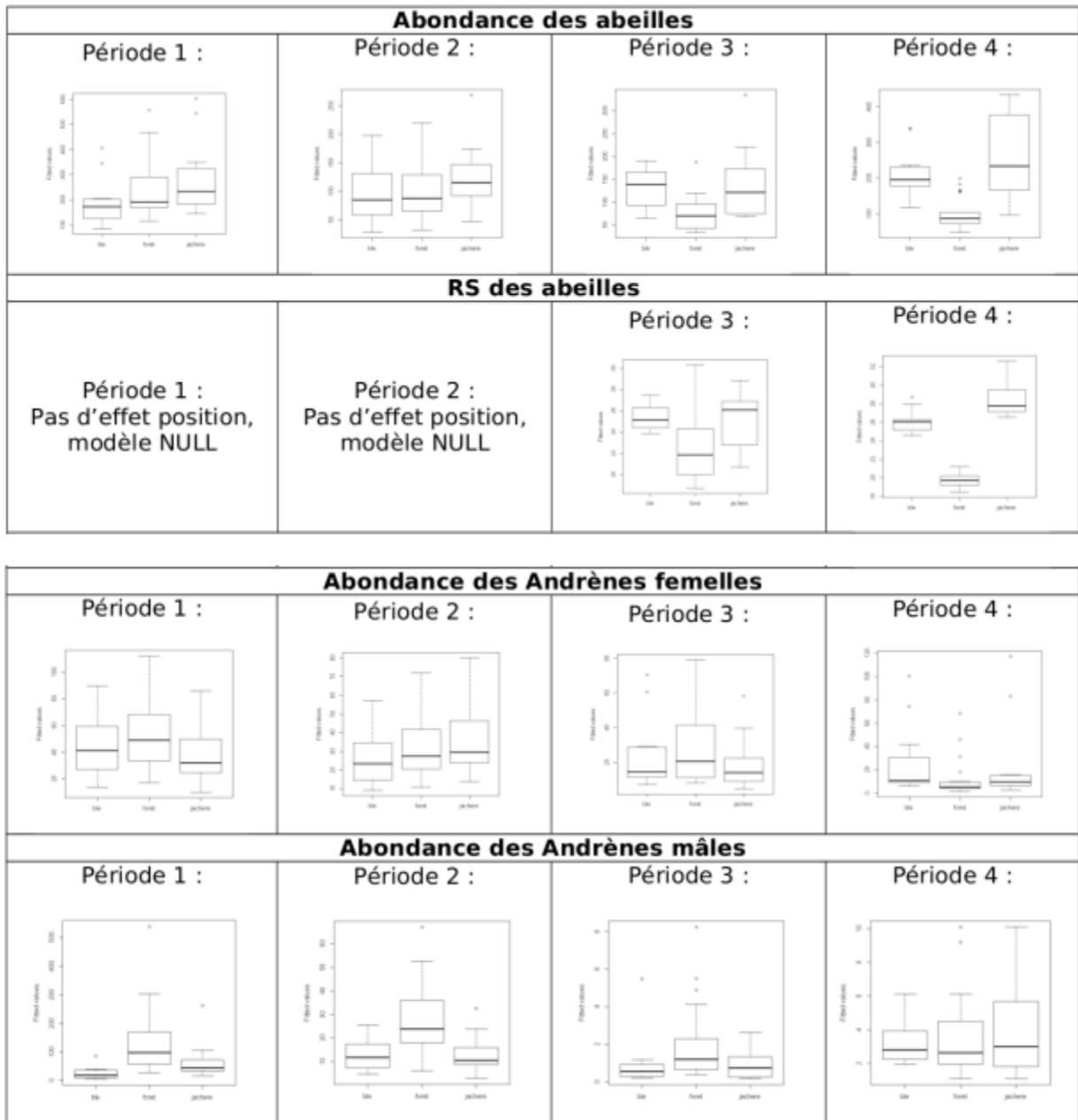
On observe des différences de composition entre la lisière forestière et les 2 autres lisières à toutes les périodes (tests Anosim).

Grâce à des modèles linéaires généralisés mixtes, nous avons comparé les valeurs de descripteurs univariés des assemblages entre les types de lisières.

Il n'y a pas de différences significatives d'abondance totale et de richesse des abeilles sauvages entre les 3 types de lisières en début de période d'activité des abeilles. En périodes 3 et 4 l'abondance et la richesse des abeilles sont en revanche inférieures en lisière forestière. Mais la réponse de la richesse et de l'abondance totales est potentiellement constituée d'une combinaison de réponses contrastées des espèces au sein du groupe diversifié des abeilles sauvages.

Chez les Andrènes, un groupe important d'abeilles sauvages printanières, il n'y a pas de différences significatives d'abondance des femelles entre les 3 types de lisières quelle que soit la période étudiée. L'analyse de deux indicateurs des sites de nidification des Andrènes, les Andrènes mâles et les *Nomada* cleptoparasites, montre une abondance plus forte en lisière forestière en périodes 1 et 2. Les sites de nidification des Andrènes se situent donc vraisemblablement préférentiellement sur la lisière forestière (Bailey *et al.* 2014). Mandelik *et al.* (2012) avaient, de façon analogue, montré la complémentarité dans le temps des jachères et des boisements par rapport aux cultures de légumes (Cucurbitaceae, Solanaceae), en insistant notamment sur le rôle des boisements comme sources de pollinisateurs printaniers.

Chez les Lasioglosses, connus pour être particulièrement héliophiles, la lisière forestière semble moins favorable aux femelles que les autres lisières à toutes les saisons. Les mâles montrent un patron différent, puisqu'ils ne sont pas moins abondants dans les lisières forestières et semblent des patrouilleurs généralistes. A la différence des indicateurs employés pour les Andrènes, les données ne permettent pas ici de localiser les sites d'hivernage ou de nidification.



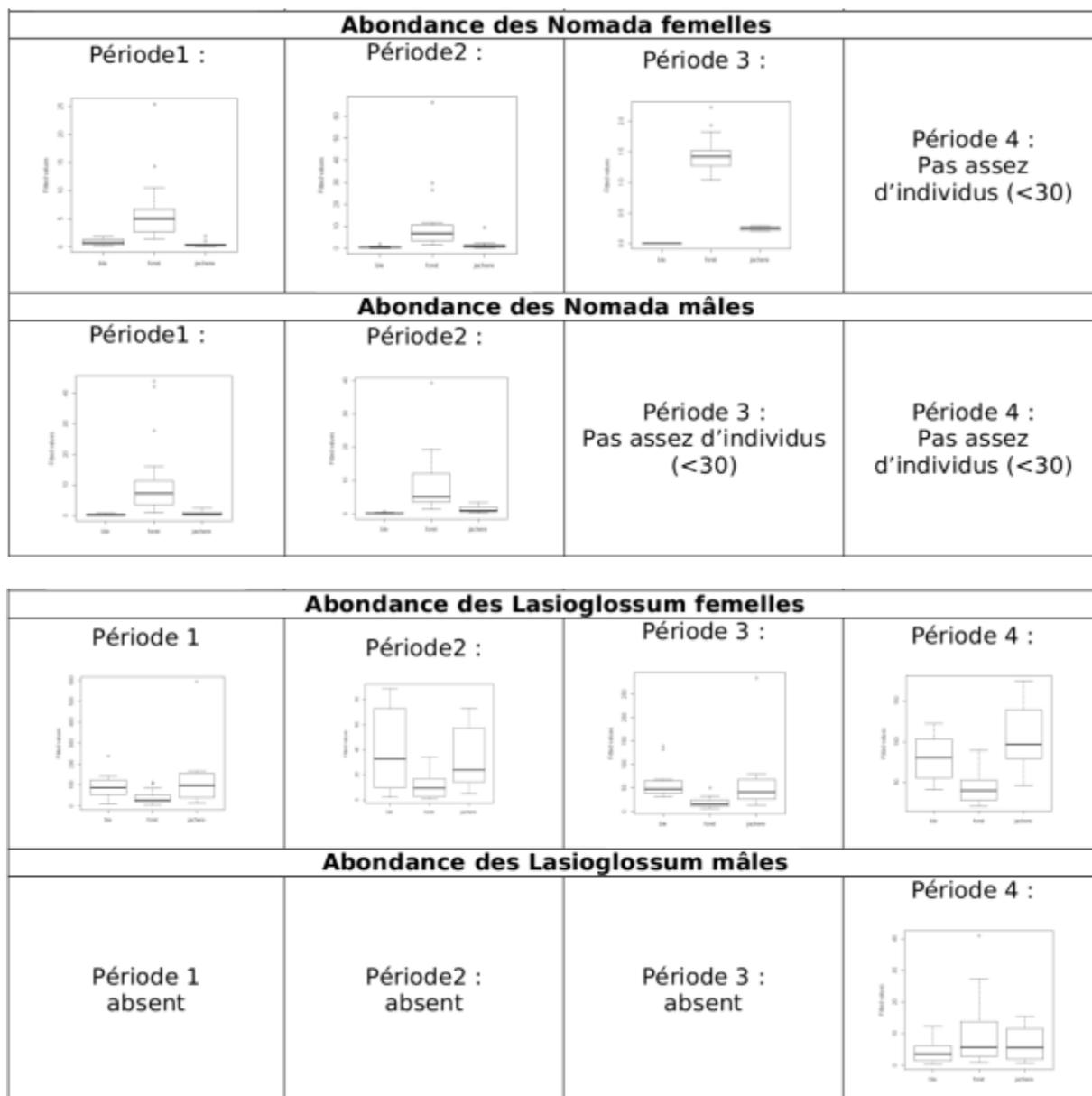


Figure 17: Abondance et richesse de plusieurs groupes d'abeilles sauvages dans les trois types de lisières aux 4 périodes successives d'échantillonnage.

### Discussion

Nos résultats livrent trois principaux axes de réflexion pour l'optimisation des conditions d'habitat des abeilles sauvages.

En premier lieu, nos données supportent clairement l'hypothèse selon laquelle les lisières forestières peuvent être vues comme un habitat important pour les pollinisateurs des deux cultures étudiées. Nous avons prouvé indirectement que la lisière forestière est vraisemblablement le site de nidification et/ou d'accouplement pour un nombre important d'espèces printanières, notamment du genre *Andrena*. De plus, la lisière forestière offre potentiellement dès le début du printemps une diversité de ressources florales indissociables de la diversité des abeilles.

D'après nos résultats, la taille et la forme des parcelles peuvent avoir un impact négatif sur le service de pollinisation à cause de la diminution des pollinisateurs avec la distance à la lisière. Il nous paraît toutefois prématuré d'en tirer des déductions normatives pour optimiser la densité de lisières dans le cadre de l'aménagement agro-écologique des paysages agricoles mosaïques.

De façon plus générale, nous avons montré que d'autres habitats semi-naturels, ici la jachère, sont prospectés par les abeilles pour les ressources alimentaires. L'intégration d'un réseau de zones

favorables aux abeilles au sein de la matrice agricole doit être encouragée au travers des mesures agro-environnementales ou des trames vertes et bleues.

En second lieu, la gestion locale des lisières doit préserver la diversité florale (étagement, maintien des ligneux à floraison printanière abondante...), et éviter la perturbation des sols.

Enfin, et par extension, nos résultats invitent à interroger la place de l'arbre dans l'agriculture. Des études récentes recensent les bénéfices réciproques apportés par l'interaction arbre/culture en agroforesterie (Tsonkova *et al.* 2012).

### Références

- Arthur, A. D., Li, J., Henry, S., and Cunningham, S. A., Saul A., 2010. Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Australian temperate landscape. *Basic and Applied Ecology*, 11(5), 406-414
- Bailey S., Requier F., Nusillard B., Roberts S.P.M., Potts S.G., Bouget C., 2014. Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, online first
- Blanche, K. R., A., L. J., and A., C. S., 2006. Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *Journal of applied ecology*, 43(6), 1182-1187
- Garibaldi, L. A., Aizen, M. A., Klein, A. M., Cunningham, S. A., and Harder, L. D., Lawrence D., 2011. Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(14), 5909-5914
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., and Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589-596
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117, 354–361.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., and Thorp, R. W., 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecol. Lett.*, 7(11), 1109-1119
- Lagarde, N. 2011. Effets des éléments boisés sur les populations d'abeilles sauvages dans un paysage agricole, cas du verger de pommes dans le Cher. Master 2 pro "Biodiversité et Développement Durable", Université de Perpignan.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T. and Kremen, C. 2012. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications*. 22:1535–1546
- Morandin, L. A., and Winston, M. L., 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, 15(3), 871-881
- Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology* 102, pp. 539-545
- Shuler, R. E., T. H. Roulston, and G. E. Farris. 2005. Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *Journal of economic entomology* 98:790– 5.
- Steffan-Dewenter I, Tschardtke T (1999) Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440
- Steffan-Dewenter, I., and Westphal, C., 2008. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 737-741.
- Tsonkova, P., Boehm, C., Quinkenstein, A., and Freese, D., Dirk., 2012. Ecological benefits provided by alley cropping systems for production of woody biomass in the temperate region: a review. *Agroforestry Systems*, 85(1, SI), 133-152
- Westrich, P., BE Matheson, A., Buchmann, S. L., O'Toole, C., Westrich, P., and Williams, I. H., 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. *The Conservation of Bees.*, 1-16

### Rhopalocères

#### *Intérêt du groupe taxonomique pour la question; connaissances*

Les papillons de jour (rhopalocères) constituent probablement le groupe d'invertébrés le plus étudié et le mieux suivi dans le monde. Leur écologie, leurs traits de vie et le fonctionnement de leurs populations sont en général bien connus. Les rhopalocères ont, comme les autres groupes d'insectes, une ou plusieurs générations par an avec un fort potentiel de reproduction ce qui permet une réaction rapide et quantitative aux différents types de changements (changement de qualité d'habitat, de composition de paysage, du climat ...). En Europe nous disposons actuellement de connaissances

fiables sur la répartition et les tendances des populations de rhopalocères, grâce aux programmes d'atlas et de monitoring dans de nombreux pays et régions, y inclus en France (Thomas, 2005 ; Van Swaay & Warren, 2012). Des études récentes ont montré une forte régression des niveaux des populations des papillons en Europe et ont souligné la pertinence de leur choix comme bio-indicateur (Van Swaay & Warren, 2012).

Les principales ressources utilisées par les lépidoptères sont les plantes-hôtes pour les chenilles et les plantes nectarifères par les adultes. Le niveau de spécialisation est variable selon les espèces et certaines sont spécialisées sur un seul type de végétation. Les rhopalocères sont donc des herbivores qui présentent un lien fort avec la composition de la végétation. D'autres groupes d'invertébrés dépendent plus de la structure de la végétation ou de la présence des proies comme les prédateurs ou les parasitoïdes.

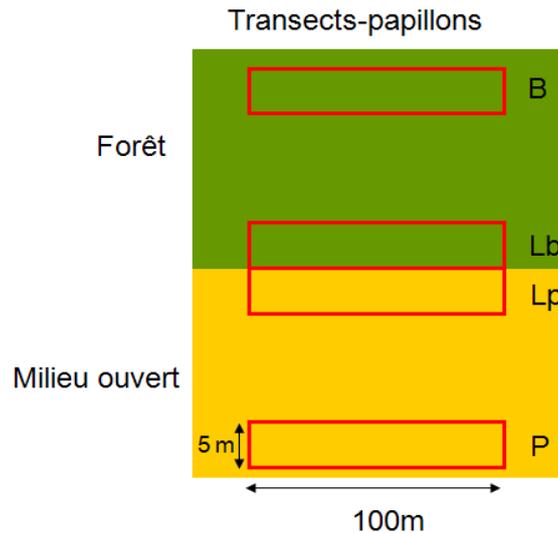
Par rapport à d'autres groupes d'animaux les rhopalocères montrent un niveau de mobilité intermédiaire, avec des distances de dispersion qui varient de quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres. La présence de ces insectes reflète donc des processus à des échelles paysagères intermédiaires par rapport à d'autres groupes. Le niveau de spécialisation et les relativement faibles capacités de dispersion ont permis d'utiliser les rhopalocères comme modèle biologique dans beaucoup d'études sur le fonctionnement des métapopulations (Hanski, 1999). Comparé avec les oiseaux les papillons se reproduisent dans des habitats plus petits et reflètent des changements sur des échelles plus fines. Ils fournissent donc des informations complémentaires (Van Swaay *et al.*, 2006).

Le groupe de papillons de jour présente aussi l'avantage que la plupart des espèces sont faciles à reconnaître sur le terrain et ne nécessitent pas de prélèvement systématique des individus pour une identification au laboratoire. De plus c'est un groupe apprécié par les gestionnaires et le grand public ce qui facilite le transfert et l'application des mesures de gestion. L'effet de lisière a été peu étudié pour ce groupe taxonomique.

### *Méthodes et dispositifs spécifiques*

Les papillons de jour ont été échantillonnés avec la méthode des transects linéaires, la méthode standard pour inventorier les papillons (Pollard & Yates, 1993). Des transects de 100 m de long étaient établis le long de la lisière et dans les habitats adjacents à des distances croissantes de la lisière (Figure 18).

Les papillons étaient inventoriés par un observateur expérimenté qui marchait lentement le long des transects et notait toutes les espèces à 2,5 m à droite et gauche et 5 m devant. Les papillons sont reconnus à vue ou capturés au filet pour les espèces difficiles à reconnaître et ensuite relâchés. Les observations étaient complétées par des prises de vue macroscopiques in situ permettant de valider les déterminations. Chaque site a été visité quatre fois en 2011 (mai-juin-juillet-août) afin d'observer la quasi-totalité des espèces potentiellement présentes. Les notations étaient faites entre 10-17 heures avec des conditions météorologiques favorables aux papillons : température >16°C, soleil ou peu de nuages, vent inférieur à 5 Beaufort. En plus des variables environnementales renseignées pour tous les groupes taxonomiques nous avons estimé à chacune des quatre visites l'abondance des fleurs nectarifères. Le nectar représente un des ressources principales pour les papillons et peut donc expliquer les patterns d'abondance observés. L'abondance des plantes-hôtes, une autre ressource importante, était renseignée par les relevés botaniques.



**Figure 18 : Localisation des quatre transects de 100m par site pour les inventaires des papillons de jour dans le bois (B), la lisière boisée (Lb), la lisière du milieu ouvert (Lp), la parcelle de milieu ouvert (P).**

### *Difficultés rencontrées et solutions*

Dans la région Centre les papillons n'ont pas été échantillonnés à l'intérieur des bois parce qu'il était difficile de traverser les peuplements. La comparaison des quatre transects est donc que possible pour l'Aquitaine et les Midi-Pyrénées. Par contre les transects milieu ouvert (P) et lisière externe (Lp) ont été inventoriés dans les trois régions. Les Papillons sont plus aisément observables et capturables en milieu ouverts qu'en milieu fermé, ce qui amène à une sous-estimation de l'abondance et de la richesse en milieu boisé.

### *Analyses statistiques*

L'effet de la position du transect sur la richesse spécifique et l'abondance des papillons a été analyse par région avec des modèles linéaires généralisés (GLM), basés sur une distribution Poisson. Pour les régions Aquitaine et Midi-Pyrénées, l'effet du type de milieu ouvert et de sa gestion sur la richesse spécifique par transect a été analysé avec les mêmes types de modèles.

La composition des assemblages des papillons de jour a été analysées avec la méthode d'ordination de cadrage non-métrique multidimensionnel (NMDS - Nonmetric Multidimensional Scaling) en utilisant la distance de Bray-Curtis comme indice de dissimilarité. Cette méthode d'ordination vise à préserver dans un espace réduit les relations de ressemblances entre communautés. Des MANOVA non paramétriques ont été utilisé pour analyser si la composition des assemblages était différente entre groupes de relevés (entre régions, positions de transects et types de milieux ouverts). Dans ces analyses nous avons utilisées les données récoltées sur les transects P ( Milieu ouvert) et Lp (lisière côté milieu ouvert) qui étaient disponibles pour les trois régions. Dans les analyses par région les espèces présentes sur seulement un ou deux transects ont été supprimées et les abondances des espèces ont été log-transformées pour réduire l'effet des espèces abondantes.

### *Résultats*

L'étude des papillons de jour a été réalisée en 2011 dans les trois régions, 3737 papillons appartenant à 98 espèces de papillons ont été identifiés durant les quatre campagnes de terrain.

#### *Une abondance et une richesse plus forte dans la lisière de milieu ouvert*

La richesse et l'abondance à l'intérieur des bois et dans la lisière boisée sont toujours plus faibles que dans les milieux ouverts pour les deux régions concernées: Midi-pyrénées et Aquitaine, la lisière du milieu ouvert présente toujours significativement la plus forte abondance dans les trois régions ainsi que la plus forte richesse en région Centre (Figure 19).

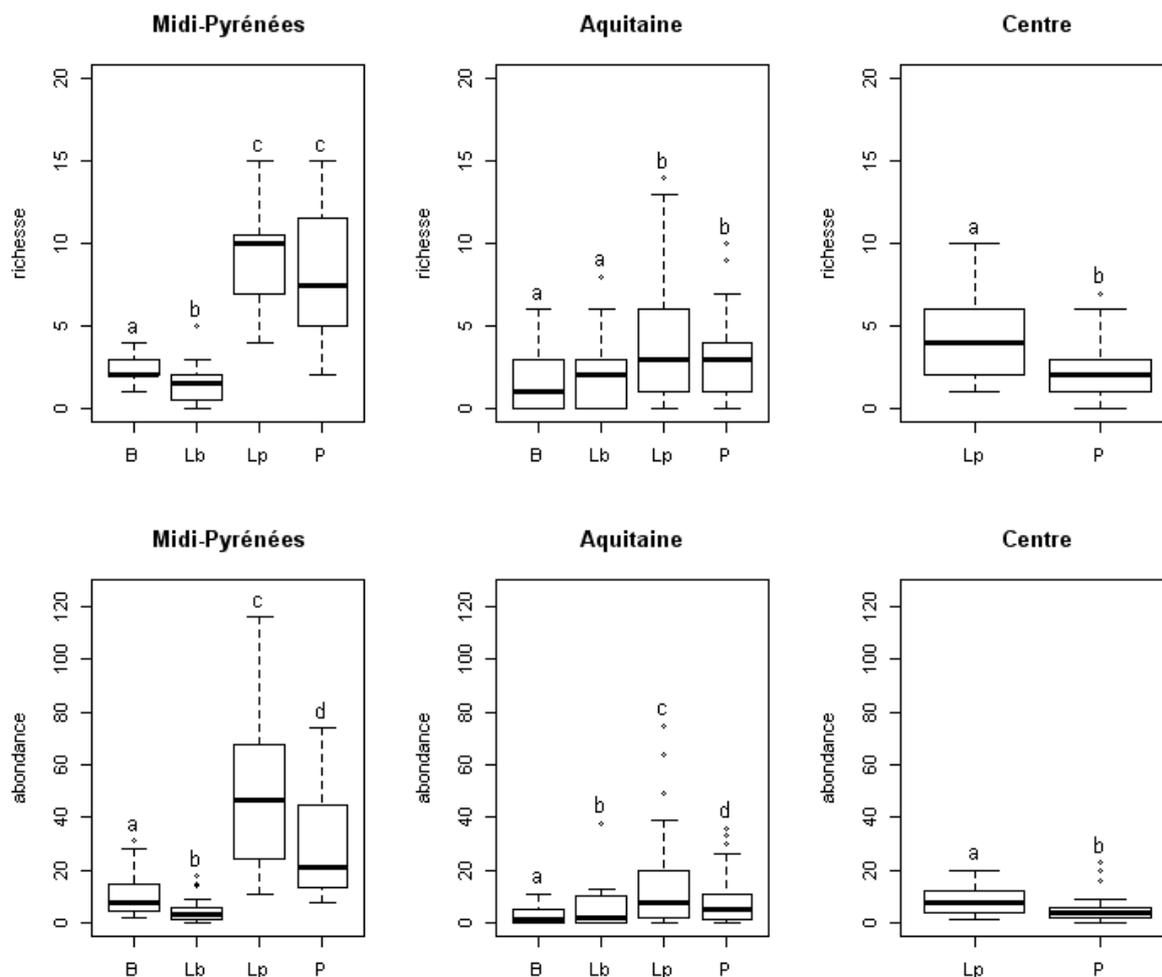


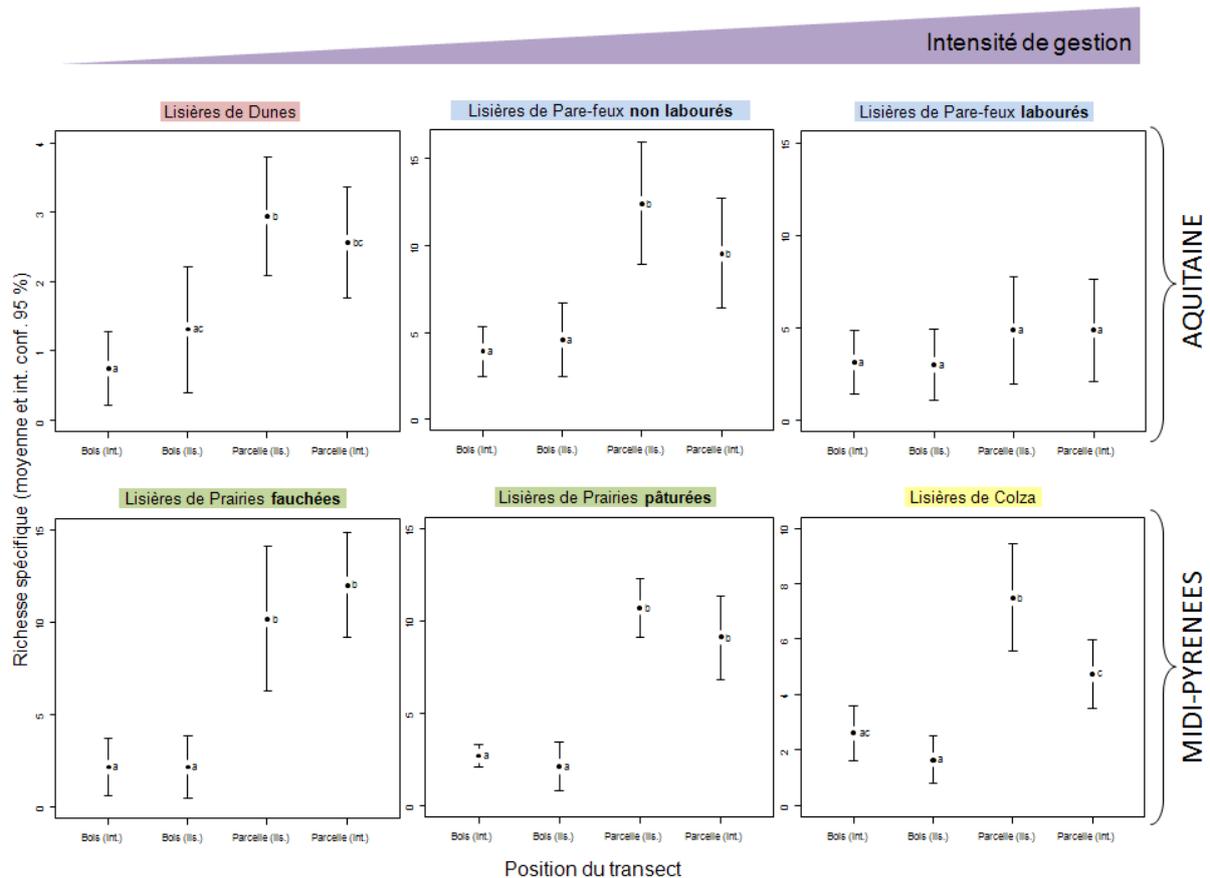
Figure 19 : Boîte à moustache (Médiane, 1er quartile, 3eme quartile) de la richesse et de l'abondance en papillons de jour dans les les 3 régions étudiées le long des quatre transects de 100m par site : le bois (B), la lisière boisée (Lb), la lisière du milieu ouvert (Lp), la parcelle de milieu ouvert (P). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre transects.

### L'effet du type de milieu ouvert et sa gestion

Pour les régions Aquitaine et Midi-Pyrénées on observe des différences importantes en richesse spécifique entre transects par rapport au type de milieu ouvert et sa gestion (Figure 20).

En Aquitaine, la gestion du milieu a un fort effet sur la richesse des pare-feux avec beaucoup plus d'espèces dans les pare-feux non-labourés que dans les labourés (Figure 20). Dans ces derniers la richesse en papillons n'était pas significativement différente de celle de l'intérieur des peuplements de pins. Les pare-feux non-labourés montraient une tendance d'une plus grande richesse en papillons dans la lisière de milieu ouvert. Dans le milieu dunaire le nombre d'espèces était très faible, mais ce milieu hébergeait quelques espèces assez rares pour la région. La richesse était plus élevée dans les deux transects du milieu dunaire ouvert qu'en forêt.

Les milieux les plus riches en espèces étaient les prairies fauchées et pâturées en région Midi-Pyrénées avec des différences significatives avec la richesse en forêt. Les cultures de colza étaient très pauvres en espèces avec une richesse ne différant pas significativement avec celle de l'intérieur de la forêt. Une gestion adaptée des lisières aura donc probablement le plus d'impact pour la diversité en papillons dans un contexte de cultures ou de gestion intensive du milieu ouvert. L'absence de cet effet lisière pour les pare-feux labourés en Aquitaine est probablement dûe au type de lisière dans cette région. Les lisières de plantation de pins sont en général très abruptes et donc peu favorables pour la biodiversité.



**Figure 20 : Richesse spécifique moyenne en rhopalocères par transect ( $\pm$  interval de confiance de 95%) dans différents milieux en Aquitaine et Midi-Pyrénées. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre transects.**

### *Comparaison des assemblages de rhopalocères entre la lisière de milieu ouvert et la parcelle adjacente*

L'ordination des assemblages de rhopalocères sur les transects P et Lp dans les trois régions est dominée par l'effet de type de milieu ouvert, qui est confondu avec un effet régional. La Figure 21 montre un gradient de milieux plus naturels (dunes – parefeux) vers des milieux plus perturbés (vergers- culture de colza) avec les prairies au milieu de cette transition. Cette effet de milieu (MANOVA,  $R^2 = 0.33$ ,  $P < 0.01$ ) est beaucoup plus fort que l'effet de position de transect ( $R^2 = 0.02$ ,  $P < 0.01$ ).

Pour mieux analyser l'effet lisière nous avons également fait des analyses NMDS et MANOVA par région. Les analyses montrent que l'effet de lisière est très différent selon les régions (Figure 22). Dans la région Midi-Pyrénées on observe une séparation significative entre les transects P et Lp le long d'un axe ( $R^2 = 0.11$ ,  $p < 0.01$ ) et une séparation entre les parcelles de colza et les prairies le long l'autre axe ( $R^2 = 0.28$ ,  $p < 0.01$ ). Pour les prairies l'effet de gestion (fauche ou pature) est plus faible que l'effet de lisière (graphique pas montrée). Pour l'Aquitaine il existe une faible différence entre les cortèges de papillons des dunes et des parefeux ( $R^2 = 0.07$ ,  $P > 0.01$ ) et pas d'effet de lisière ( $P = 0.13$ ). Les résultats pour la région Centre sont comparables ; il existe une différence entre les assemblages des vergers et cultures de colza ( $R^2 = 0.17$ ,  $P < 0.01$ ), mais pas entre P et Lp ( $P = 0.16$ ). L'absence d'un effet lisière en Aquitaine est probablement dû au fait que les lisères sont abruptes et que les plantations de pins n'abritent pas un cortège de papillons forestiers (van Halder et al, 2008). Dans la région Centre le nombre d'espèces de rhopalocères est faible, ce qui peut expliquer l'absence d'effet globale de lisière dans cette région.

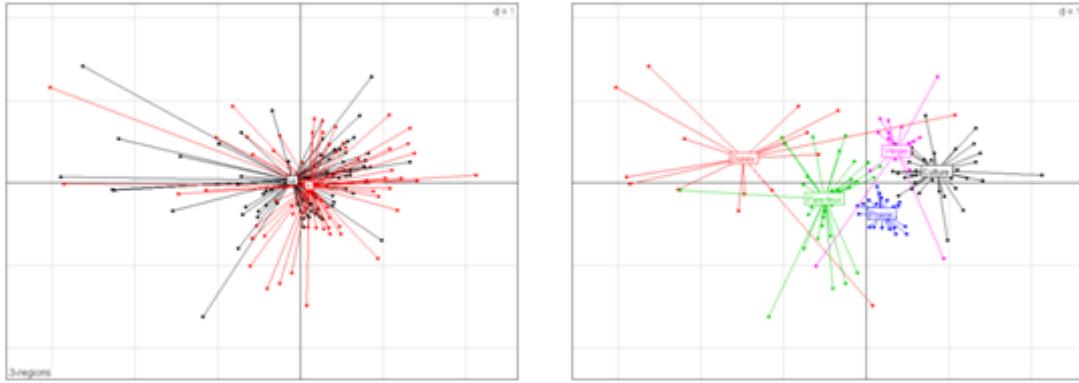


Figure 21 : NMDS (basé sur 2 axes) avec la position du transect Lp et P (à gauche) et le type de milieu ouvert (à droite) basé sur les relevés dans les trois régions.

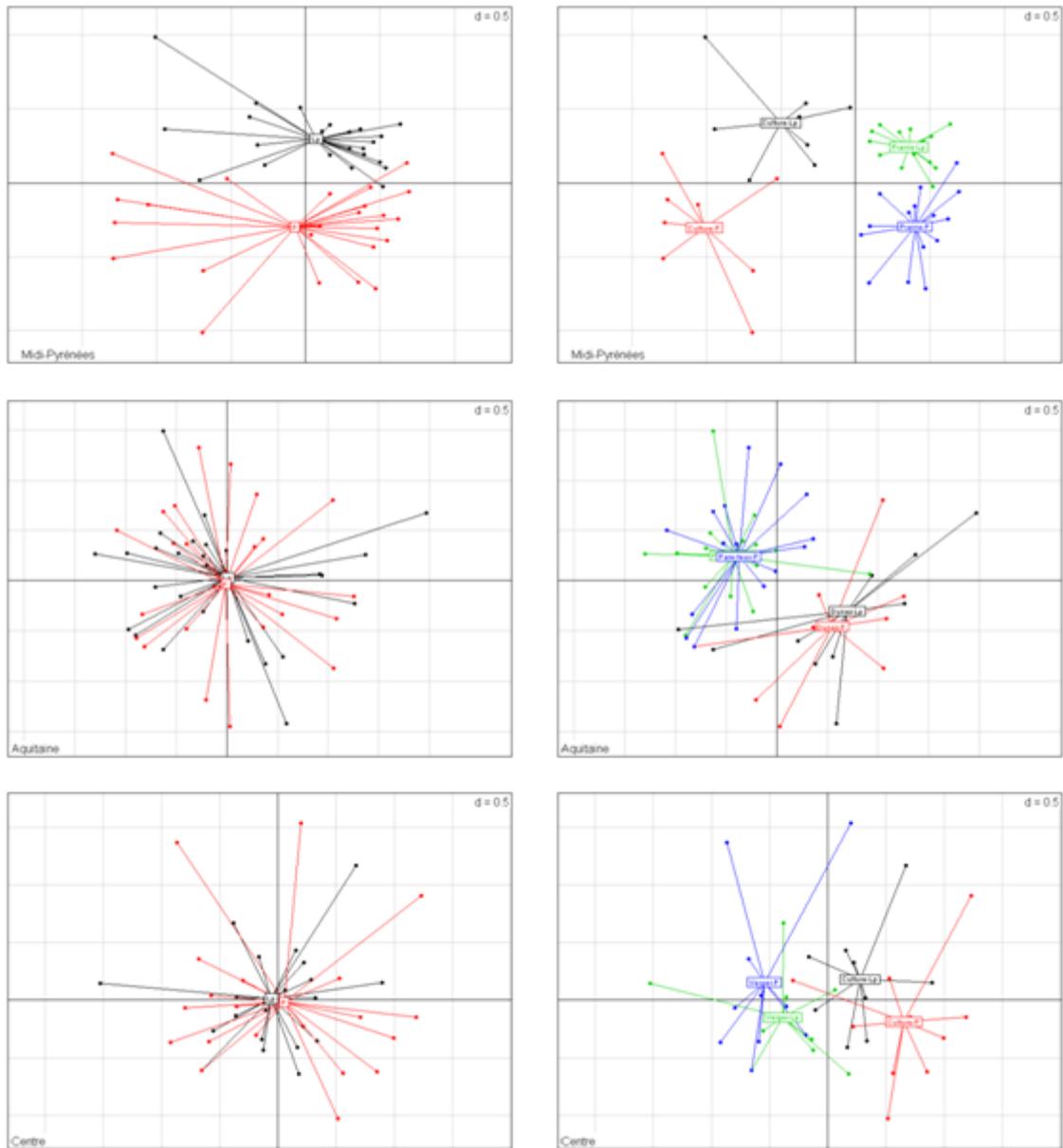


Figure 22 : NMDS (basé sur 2 axes) par région avec la position du transect Lp et P pour tous les types de milieux ouverts (à gauche) et par type de milieu ouvert (à droite).

## Discussion

Nos résultats montrent une plus grande richesse et abondance en papillons de jour dans les milieux ouverts et leurs lisières que dans l'intérieur des bois, un résultat attendu pour ce groupe d'espèces qui préfère en général les milieux ouverts. Un résultat plus remarquable est que la richesse et l'abondance sont souvent plus élevées en lisière que dans le milieu ouvert adjacent. La composition des assemblages est globalement différente en lisière comparé avec son milieu ouvert, mais il y a des différences entre régions et types de milieu ouvert. Ces "effets positive de lisière" dépendent du type de milieu ouvert et de la région concernée et peuvent être expliqués par plusieurs processus écologiques (Ries & Sisk, 2004; van Halder *et al.*, 2011).

Pour les milieux ouverts herbacés, les lisières peuvent représenter un habitat en soi pour des espèces qui ont une préférence pour des milieux arbustives ou de mi-ombre (Bergman, 1999). Les lisières peuvent également représenter une partie de l'habitat où les papillons trouvent certaines ressources nécessaires (accès facilité aux différentes ressources en lisière, complémentarité entre habitats) (Wiklund, 1977; Ouin *et al.*, 2004). Il peut s'agir des ressources consommées (plantes nectarifères ou plantes-hôtes pour les chenilles), mais également des conditions favorables en lisière (microclimat, site de rencontres, site d'hivernation). La structure de la lisière, sa composition et largeur vont déterminer quelles ressources elle peut fournir et quel rôle est jouera pour les papillons. Il est probable que ces processus sont dans notre jeu de données surtout visible dans la région Midi-Pyrénées, qui est plus riche en espèces de rhopalocères que les deux autres régions et qui a des lisières plus étagées et plus diversifiées que la région Aquitaine (plantation de pins avec lisière abrupte).

Des analyses complémentaires par région pourraient s'attacher à étudier l'effet de la structure de la lisière sur la diversité en papillons. Les lisières peuvent également jouer un rôle de refuge temporaire pour les espèces prairiales. Après la fauche les papillons peuvent trouver des ressources comme des plantes nectarifères en lisière, à condition que la gestion laisse une bande non-fauchée le long de la lisière. Il est aussi à noter que durant les périodes chaudes, en Midi-Pyrénées particulièrement, les espèces de milieux prairiaux comme le myrtil trouve refuge dans les bois clairs et les lisières orientées au Nord.

Pour les milieux perturbés, comme les cultures de colza, les lisières sont un habitat et refuge pour les espèces des milieux arbustifs mais surtout pour les espèces des milieux herbacés. Pour certaines espèces les cultures peuvent représenter un habitat temporaire, la présence de plantes messicoles ou adventices peuvent favoriser certaines espèces comme la petite violette, abondante dans les champs de colza où se trouvait un de ses plantes hôtes: *viola arvensis* mais les pratiques agricoles empêchent que ce soit un habitat permanent. Une gestion de la lisière permettant une largeur de végétation spontanée de l'ordre de la dizaine de mètre, une végétation étagée et la présence de zone enherbée semble être les facteurs clefs du maintien de la biodiversité dans ce contexte agricole.

## Références

- Bergman K.O. (1999). Habitat utilization by *Lopinga achine* (Nymphalidae : Satyrinae) larvae and ovipositing females: implications for conservation. *Biological Conservation* 88, 69-74.
- Hanski I. (1999). "Metapopulation ecology," Oxford University Press Inc., New York.
- Ouin A., Aviron, S., Dover, J., and Burel, F. (2004). Complementarity/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 103, 473-479.
- Pollard E., and Yates, T.J. (1993). *Monitoring butterflies for Ecology and Conservation*, Chapman & Hall, London.
- Ries L., and Sisk, T.D. (2004). A predictive model of edge effects. *Ecology* 85, 2917-2926.
- Thomas JA, (2005). Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Phil. Trans. R. Soc. B* 360, 339-357.
- van Halder I., Barbaro, L., and Jactel, H. (2011). Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15, 591-601.
- Van Swaay C., Warren, M., & Lois, G. (2006). Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10, 189-209.
- Van Swaay, C.A.M. & Warren, M.S. (2012) Developing butterflies as indicators in Europe: current situation and future options. De Vlinderstichting/Dutch Butterfly Conservation, Butterfly Conservation UK, Butterfly Conservation Europe, Wageningen, report nr. VS2012.012.
- Wiklund C. (1977). Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). *Oikos* 28, 56-68.

## Analyses multi-sites et multi-taxonomiques

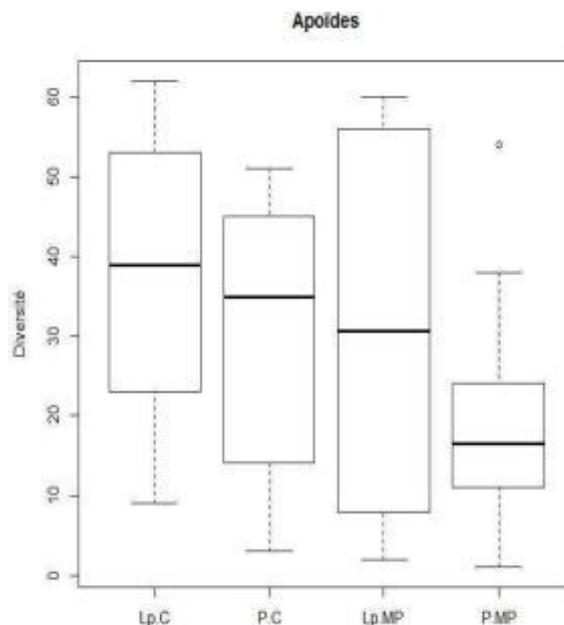
### Méthodes et dispositifs spécifiques

Cette partie ne relève pas d'un dispositif particulier, il s'agit d'analyser les données de groupes biologiques dont les relations fonctionnelles sont bien établies: les plantes et les insectes pollinisateurs (papillons de jour et apoïdes) dans les trois sites d'étude. L'enjeu méthodologique principal est de s'affranchir des richesses spécifiques plus ou moins élevées selon les régions et qui ne sont pas liées aux lisières per se mais davantage aux contextes biogéographiques et agronomiques.

Outre l'indice de diversité de Shannon qui a été calculé pour chaque position de transect, nous souhaitons utiliser l'indice de dissimilarité de Jaccard pour qualifier l'amplitude de la différence entre la communauté de lisière côté milieu ouvert et la parcelle de milieu ouverts, les analyses sont en cours et feront l'objet d'une publication ultérieure. Les données sur les plantes et les papillons concernent les trois sites alors que les données sur les apoïdes ne concernent que les régions Centre et Midi-Pyrénées.

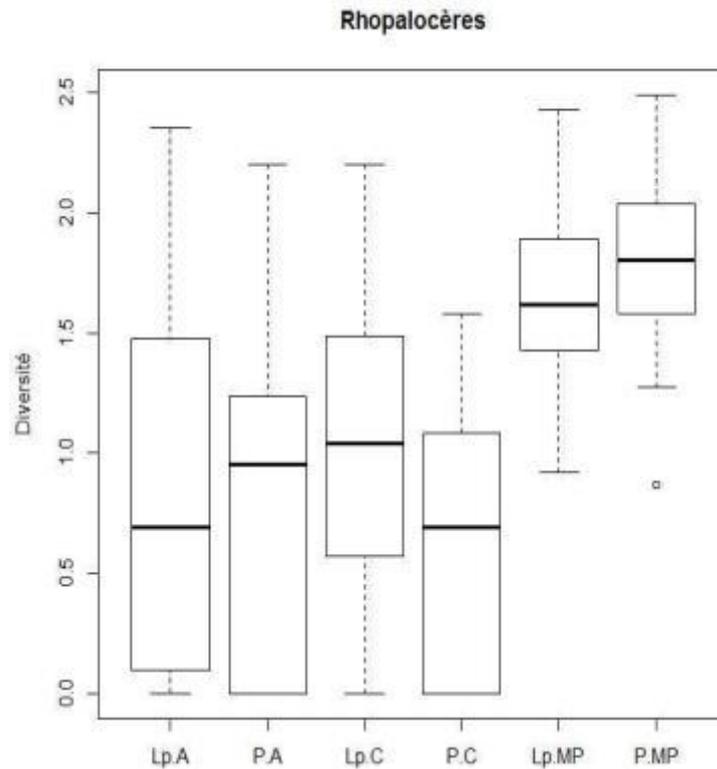
### Résultats et discussion

#### Une faible différence entre lisière de milieu ouvert et parcelle du milieu ouvert



**Figure 23: Diversité de Shannon des communautés d'Apoïdes dans les Lisières côté Milieux ouverts (Lp) et les parcelles de milieux ouverts (P), dans les régions Centre et Midi-Pyrénées.**

Concernant les apoïdes, seule la région Midi-Pyrénées présente une différence entre Lp et P, avec un indice de diversité assez faible pour les parcelles de milieu ouvert (Figure 23). Il est à noter que seule des parcelles des colza ont été échantillonnées dans cette région, ce qui pourrait expliquer ce résultat qui n'est pas convergent avec les résultats concernant les plantes et les papillons de jour.



**Figure 24: Diversité de Shannon des communautés de Rhopalocères dans les Lisières côté Milieu ouverts (Lp) et les parcelles de milieu ouverts (P), dans les régions Centre et Midi-Pyrénées.**

Les Rhopalocères présentent des diversité de Shannon sensiblement identiques entre P et Lp en Aquitaine et en Midi-Pyrénées (Figure 24). Seule la région Centre montre une différence plus sensible entre P et Lp comme le suggère les résultats présentés dans la section Rhopalocères.

### **Dendro-microhabitats**

Les dendro-microhabitats ont fait l'objet d'une étude spécifique dans la région Midi-Pyrénées.

#### *Intérêt pour la question*

Parmi les arbres constitutifs des écosystèmes forestiers, certains, appelés « arbres à faune » ("wildlife trees", Hodge et Peterken 1998) ou encore « arbres habitats » («habitat-trees», Bäuerle et Nothdurft 2011 ; Bütler *et al.* 2013), se distinguent par une contribution particulièrement forte à la complexité structurale. En effet, ils sont porteurs de singularités morphologiques, comme des parties mortes, des cavités, des fentes, ou encore des éléments biologiques comme des carpophores de champignons lignivores, des lianes (Figure 25), qui sont dans la plupart des cas des milieux de vie pour des organismes spécialisés. Ces milieux de vie sont appelés dendro-microhabitats.

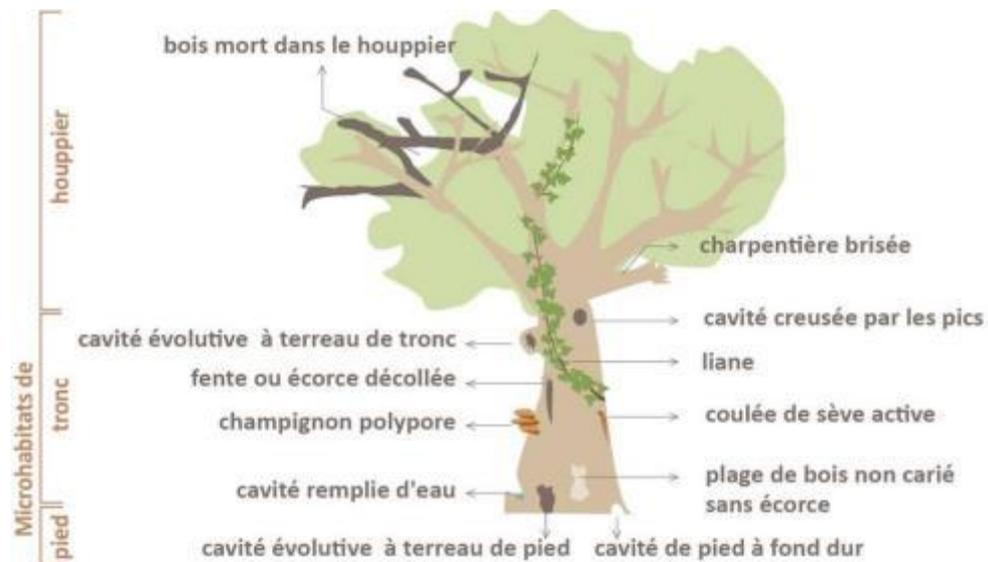


Figure 25 : Exemples de types de dendro-microhabitats (d'après Emberger *et al.* 2013)

Les dendro-microhabitats assurent des fonctions écologiques très variées: simple abri diurne ou nocturne, substrat de nutrition/hydratation pour une ou plusieurs écophases de l'espèce, de régulation de la température ou de l'humidité corporelle, de reproduction, d'hibernation, ou encore siège du cycle de vie complet de l'espèce. Avec le bois mort, les dendro-microhabitats participent à l'hétérogénéité structurale des peuplements forestiers (Speight 1989) et accueillent près de 25 % des espèces observées en forêt (Stokland *et al.* 2012). Ils jouent ainsi un rôle déterminant pour la diversité biologique de ces écosystèmes. Peu d'expérimentations ou de mesures empiriques l'ont déjà démontré, mais il est communément admis qu'une forte hétérogénéité structurale permet l'accueil d'une forte diversité des espèces. Or la synthèse bibliographique n°43 de la Convention pour la Diversité Biologique (Thompson *et al.* 2009) conclut que « les écosystèmes forestiers complexes sont généralement plus productifs et génèrent plus de biens et de services que ceux qui ont une faible diversité ». Il précise également que la diversité spécifique favorise une redondance fonctionnelle qui confère une grande résilience, une capacité de résister à des invasions ou à des pullulations biologiques et une stabilité du système à long terme. Cette forte résilience est aussi un gage d'adaptation au changement climatique (Thompson *et al.* 2009).

Pour la plupart bien connus des forestiers (mais souvent considérés seulement comme des défauts réduisant la valeur commerciale des arbres), les dendro-microhabitats sont par ailleurs identifiés comme des éléments de structure pertinents pour suivre la diversité des espèces à l'échelle du peuplement (Winter et Möller 2008 ; Bouget *et al.* 2013 ; Bouget *et al.* 2014). Ils constituent ainsi un indicateur indirect structural (Larsson 2001) permettant de contourner les difficultés d'une approche taxonomique. Les dendro-microhabitats sont déjà utilisés à ces fins pour le suivi de biodiversité dans le land allemand de Brandebourg, sont en phase d'intégration dans des schémas de gestion durable (certifications FSC et PEFC, documents de gestion, *etc.*) et sont inclus dans des outils de diagnostic et d'aide à la gestion intégrée comme l'Indice de Naturalité du WWF (Rossi et Vallauri 2013) ou l'Indice de Biodiversité Potentielle (Larrieu et Gonin 2009).

L'objectif, dans cette étude, était de comparer la population de dendro-microhabitats portée par les arbres de la bordure forestière avec celle portée par les arbres situés à l'intérieur du bois dans le site des coteaux de Gascogne (Midi-Pyrénées).

### Méthodes et dispositifs spécifiques

Le protocole s'inspire de celui utilisé par Larrieu et Cabanettes (2012) pour identifier les facteurs clés pour la présence des dendro-microhabitats dans les peuplements forestiers et a été adapté pour l'étude des lisières forestières. Bien qu'un grand nombre de types de dendro-microhabitats aient été identifiés pendant l'observation sur le terrain, nous avons effectué a posteriori des regroupements en se basant sur les cortèges taxonomiques associés. Les dendro-microhabitats ont d'abord été regroupés en 10 catégories puis 3 catégories (respectivement pool 1 et pool 2 du Tableau 1). Un deuxième regroupement les identifie en 3 classes (Tableau 2).

Nous nous sommes intéressés au nombre d'arbres porteurs de dendro-microhabitats et nous avons analysé les données par catégorie de dendro-microhabitats. La comparaison entre la lisière forestière et l'intérieur du bois se fait au niveau de l'arbre (non rapporté à l'hectare).

Pour chacun des 28 sites, les arbres ont été observés le long de deux transects : un premier dans la lisière (forestière + lisière milieu ouvert) et un deuxième positionné dans le bois parallèlement à la lisière, sur une longueur de 100 m et 2 à 5 m de large.

**Tableau 2: Grands types de dendro-microhabitats regroupés en 10 catégories (pool 1) et 3 catégories (pool 2).**

Pool 1	Pool 2
Cavités naturelles évolutives	« Bois altéré » : bois apparent + bois mort dans le houppier + cavités naturelles évolutives
Bois apparent	
Bois mort dans le houppier	
Dendrotelmes	« Associés »: dendrotelmes + carpophores + épiphytes + coulées de sèves
Coulées de sève (printanière ou pérenne)	
Carpophores de champignons lignivores	
Épiphytes	
Cavités naturelles non évolutives	« Cavités et fentes » : Cavité naturelle non évolutives + fentes et écorces décollées + trous de pic
Fentes et écorces décollées	
Trous de pic	

L'analyse dendrométrique a consisté à caractériser les arbres en différenciant les brins issus de graines et formant des francs-pieds et les brins d'origine végétative et formant des cépées : espèce, diamètre à hauteur de poitrine, à la fois sur la lisière et à l'intérieur du bois, selon le même protocole que les dendro-microhabitat.

### *Difficultés rencontrées et solutions*

Les arbres situés à plus de 2,5 m de la limite extérieure du bois n'ont pas été pris en compte dans le calcul de la densité d'arbres, afin de rendre les valeurs rigoureuses et comparables.

La diversité des bois étudiés influençant inévitablement les comparaisons entre milieu intérieur et lisière, on a utilisé des analyses statistiques dites « appariées » qui permettent d'étudier les différences seulement au sein d'un même bois.

### *Résultats des analyses de données*

Compte-tenu de la nature des dendro-microhabitats, on a choisi d'observer de manière distincte les arbres vivants et les arbres morts sur pied (ou « chandelles »), susceptibles de porter des dendro-microhabitats différents. Un total de 2023 arbres (dont 1886 vivants et 137 morts sur pied ou chandelles ont été observés pour cette étude, dont 1007 en milieu intérieur et 1016 en lisière).

### Une distribution différente des arbres vivants et des chandelles

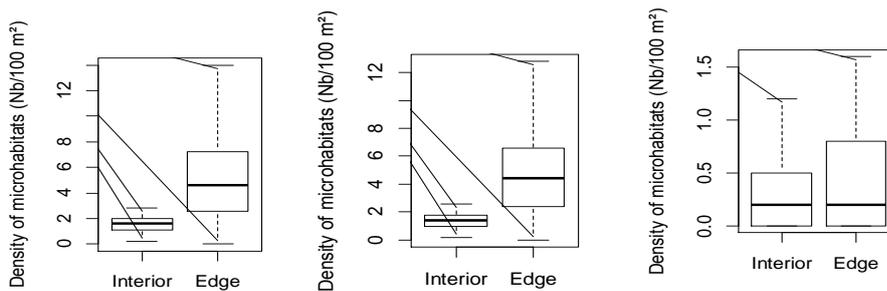
Comme le montre la Figure 26, il y a significativement davantage d'arbres vivants par unité de surface en lisière (1080 arbres/ha contre 670 arbres/ha), et cette densité y est également plus variable qu'à l'intérieur des bois. En revanche, les chandelles sont présentes à des densités équivalentes dans les deux types de milieu, mais avec une variabilité plus grande en lisière.



**Figure 26 :** Représentation en boxplot des densités d'arbres vivants (gauche) et des chandelles (droite) dans les milieux intérieurs (« interior ») et les lisières (« edge ») des bois échantillonnés.

### Les dendro-microhabitats sont globalement plus abondants en lisière

La Figure 27 révèle que le total des dendro-microhabitats rapportés à l'unité de surface est 3 fois plus élevé en lisière (4,6 dendro-microhabitats pour 100 m<sup>2</sup>) qu'à l'intérieur du bois (1,6 dendro-microhabitats pour 100 m<sup>2</sup>), et que cela est dû uniquement aux arbres vivants, toutes espèces confondues.



**Figure 27 :** Représentation en boxplot de la densité des dendro-microhabitats globale (gauche), portée par des arbres vivants (centre) et par des chandelles (droite). « Interior » indique le milieu intérieur et « Edge » la lisière.

Dans le détail, six des types de dendro-microhabitats observés sont significativement plus abondants en lisière : ce sont les cavités évolutives situées à la base des troncs, le bois apparent, les fentes, le bois mort de houppier, les coulées de sève et les épiphytes.

### Rôle des essences forestières

Seize espèces d'arbres et arbustes ont été comptabilisées au total dans l'ensemble des transects. Les chênes dominent en représentant globalement 65 % des arbres vivants. Neuf espèces principales (dont les chênes) sont présentes à des densités spécifiques variant entre 2 et 22 arbres par transect, et la plupart ont des densités comparables en lisière et en intérieur, sauf le frêne (3 fois plus abondant en lisière) et le charme (3 fois plus abondant en intérieur).

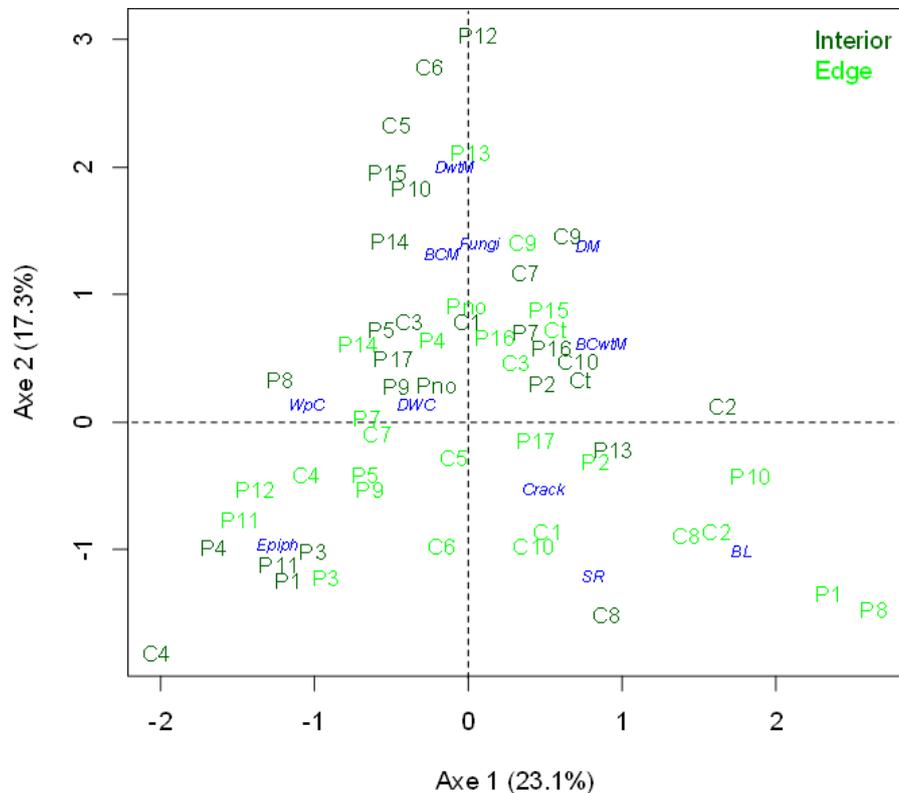
En ce qui concerne le pourcentage d'arbres porteurs de dendro-microhabitats, on note qu'il varie entre 0 et 40 % (avec une moyenne de 22 % en intérieur et de 30 % en lisière) pour ces neuf espèces, et qu'il est presque toujours plus élevé en lisière (à l'exception du charme et du robinier). Le pourcentage le plus élevé (80%) se rencontre chez les 7 espèces secondaires, les plus rares.

### Rôle du diamètre des arbres

Si l'on compare les diamètres des arbres porteurs et des arbres non-porteurs de l'espèce principale (chêne), on n'observe aucune influence du diamètre des arbres sur leur capacité à porter des dendro-microhabitats, aussi bien en lisière qu'à l'intérieur des bois. Ce résultat est valable relativement à la gamme de diamètres explorée (10-55 cm).

### Distribution relative des transects à partir de leurs dendro-microhabitats

Une analyse en composante principale a été réalisée sur le tableau transect x dendro-microhabitats afin de comparer globalement les transects de milieu intérieur et ceux de lisière. On a de plus représenté sur la même figure la nature de la culture voisine du bois (culture ou prairie) (Figure 28).



**Figure 28 : Projection sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principale de l'ensemble des transects basée sur les dendro-microhabitats. La variance expliquée par chaque axe est indiquée entre parenthèses.**

Les transects sont représentés en vert (lisières) ou noir (intérieur) et nommés à partir du code des bois auxquels ils appartiennent. Les noms débutant par les lettres P et C désignent respectivement les bois adjacents à une prairie ou à une culture de blé. Les types de dendro-microhabitats sont mentionnés en bleu. BCM = cavité basale évolutive, Bcwt = cavité naturelle non-évolutive, BL= bois apparent, Crack = fente ou écorce décollée, DM = dendrotelme évolutif, DWC = bois mort dans le houppier, DwtM = dendrotelme non-évolutive, Epiph = épiphyte, Fungi = carpophore de champignon saproxylique, SR = coulée de sève, WpC = cavité de pic.

On n'observe pas de discrimination nette entre les transects de lisière d'une part et les transects intérieurs d'autre part. On note cependant que les transects associés aux fentes et écorces décollées, au bois apparent et aux coulées de sève et localisés aux valeurs positives de l'axe 1 et aux valeurs négatives de l'axe 2, sont principalement des transects de lisière.

### Analyse particulière du pourcentage des chênes vivants porteurs de dendro-microhabitats

L'objectif est ici de savoir si la plus forte densité de dendro-microhabitats en lisière est due seulement à la plus forte densité d'arbres dans ce milieu, et/ou à la plus forte présence d'espèces plus riches en dendro-microhabitats, et/ou à des pratiques de gestion particulière des lisières. La focalisation sur le chêne et sur les proportions d'arbres porteurs permet de trier ces hypothèses.

**Tableau 3 : Proportions moyennes de chênes porteurs de dendro-microhabitats dans les zones de lisière et d'intérieur. Les deux premières colonnes indiquent pour chaque zone la moyenne (+/- l'erreur-type de la moyenne) du pourcentage de chênes vivants porteurs de dendro-microhabitats pour l'ensemble des 28 transects étudiés. Les deux colonnes suivantes correspondent au nombre de transects de chaque zone où le dendro-microhabitat concerné est présent. Les deux dernières colonnes indiquent la valeur de la statistique V et la significativité du test de Wilcoxon apparié comparant les proportions d'arbres avec dendro-microhabitat entre la zone intérieure et la zone de lisière. « . » =  $p < 0,1$  ; « \* » =  $p < 0,01$  ; « \*\* » =  $p < 0,01$ . Les caractères gras indiquent des différences significatives.**

	Percentage of oaks with MH (mean +/- s.e.m.)		Nb of transects with the MH		Wilcoxon statistic	Significance level
	Interior	Edge	Interior	Edge		
All microhabitat types together	25,3 +/- 2,8	29,1 +/- 3,0	28	25	128	.
Woodpecker cavities	1,1 +/- 0,6	0,7 +/- 0,4	4	4	16	ns
Basal cavities with mould	5,1 +/- 1,2	5,1 +/- 1,2	13	16	125	ns
Dendrothelms with mould	0,8 +/- 0,4	0,7 +/- 0,4	4	4	19	ns
<b>Bark losses</b>	<b>2,0 +/- 0,7</b>	<b>6,9 +/- 2,0</b>	<b>8</b>	<b>17</b>	<b>25</b>	<b>**</b>
Cracks in the wood	0,2 +/- 0,2	0,3 +/- 0,3	1	2	2	ns
<b>Dead wood in the crown</b>	<b>6,7 +/- 1,5</b>	<b>2,9 +/- 0,8</b>	<b>17</b>	<b>13</b>	<b>169</b>	<b>*</b>
<b>Sap runs</b>	<b>0,3 +/- 0,2</b>	<b>2,7 +/- 1,5</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>*</b>
Basal cavities without mould	4,6 +/- 1,2	4,2 +/- 1,1	14	13	82	ns
Dendrothelms without mould	2,5 +/- 0,7	2,0 +/- 0,6	12	11	67,5	ns
Carpophore of saproxylic fungi	0,3 +/- 0,2	0,8 +/- 0,4	2	5	7	ns
Epiphytes	7,9 +/- 2,7	8,6 +/- 2,3	15	16	103,5	ns

On constate que pour l'ensemble des dendro-microhabitats la proportion est légèrement supérieure en lisière, mais à la limite de la signification statistique. En revanche, les différences sont nettement significatives en ce qui concerne le bois apparent et les coulées de sève, qui sont respectivement 3,5 et 9 fois plus fréquents en lisière. Inversement, une différence négative est observée pour le bois mort dans le houppier, 2,3 fois moins fréquent dans les lisières.

### Discussion

Les dendro-microhabitats sont le plus souvent plus abondants en lisière, surtout en raison de la plus forte densité d'arbres dans cette zone. Le caractère porteur des arbres est variable selon les essences, mais n'est pas relié à leur diamètre et est presque toujours plus élevé en lisière. Cette absence de relation est contradictoire avec la littérature qui montre toujours une relation positive entre le diamètre de l'arbre et la fréquence de dendro-microhabitat (Winter et Möller, 2009 ; Vuidot *et al.* 2011 ; Regnery *et al.* 2013 ; Larrieu *et al.* 2014). Elle est certainement liée à la gamme étroite de diamètre échantillonnée, excluant les plus gros diamètres. Chez les chênes, le bois apparent et les coulées de sève ont une fréquence plus élevée en lisière indépendamment de la densité des arbres. Ce sont des dendro-microhabitats de blessures, donc potentiellement lié à la gestion plus fréquente dans cette zone et à son caractère plus exposé aux intempéries.

En conclusion, les lisières représentent donc un milieu particulièrement riche en dendro-microhabitats, et de par leur importance relative dans les petits bois ruraux, elles constituent un important réservoir potentiel de biodiversité liée à ces dendro-microhabitats. Leur gestion plus intensive n'est pas un obstacle à cette richesse, et pourrait même favoriser l'apparition de certains dendro-microhabitats liés aux blessures infligées aux troncs.

Cette exploration mériterait d'être poursuivie au moins sur deux points afin d'approfondir la contribution des lisières forestières à la biodiversité des petits bois ruraux : (i) sur la connaissance des différences d'espèces liées aux mêmes microhabitats selon la zone lisière / intérieur ; (ii) sur la dynamique particulière des dendromicrohabitats dans les lisières sous l'effet de la gestion.

### Références

- Bäuerle H., Nothdurft A. 2011. Spatial modeling of habitat trees based on line transect sampling and point pattern reconstruction. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 715-727.
- Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A., 2014. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators* 36, 656-664.
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., Parmain, G., 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv* 22, 2111-2130.

- Bütler R., Lachat T., Larrieu L., Paillet Y. 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. (Chap 2.1, pp 84-92). In Kraus D., Krumm F. (eds) 2013. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, 284 pages.
- Emberger C., Larrieu L., Gonin P. 2013. Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt. Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP). IDF, Paris, 56 pages.
- Hodge S.J., Peterken G.F. 1998. Deadwood in British forests: priorities and a strategy. *Forestry* 71: 99-112.
- Larrieu,L., Cabanettes,A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can. J. For. Res.* 1433-1445.
- Larrieu L., Gonin P. 2009. L'indice de Biodiversité Potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française* 06-2008 : 727-748.
- Larsson, T. B.2001. Biodiversity evaluation tools for European forests. *Ecol. Bull.* 50.
- Regnery,B., Paillet,Y., Couvet,D., Kerbiriou,C., 2013. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *Forest Ecology and Management* 295, 118-125.
- Rossi M., Vallauri D. 2013. Evaluer la naturalité. Guide pratique, version 1.2. WWF, Marseille, 154 pages.
- Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 509 pages.
- Thompson I., Mackey B., McNulty S., Mosseler A. 2009. Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series n° 43, 67 pages.
- Winter S., Möller G.C. 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255: 1251-1261.

### **Volet 3 : Importance des interfaces bois / non bois dans les modulations de deux services écosystémiques : la pollinisation et la régulation des ravageurs**

Au-delà de leur influence sur la structuration de la biodiversité, les lisières forestières pourraient aussi moduler ou être pourvoyeuses de services écosystémiques particulièrement intéressants dans les paysages agricoles et forestiers: la pollinisation et la régulation naturelle des ravageurs dans les milieux adjacents. Trois expérimentations ont donc été réalisées (une par site d'étude) et ont concerné les relations trophiques (herbivorie et prédation), et des relations plantes / pollinisateurs. En effet, les lisières seraient susceptibles d'influencer les processus agricoles et la régénération forestière, soit à l'échelle des parcelles adjacentes, soit à l'échelle du paysage :

- en agissant comme des barrières entre milieux adjacents ou entre bois, impliquant alors une perméabilité plus ou moins faible à la dispersion des pollinisateurs (e.g. Kreyer *et al.* 2004)

- en agissant comme des attracteurs pour les insectes pollinisateurs (en offrant par exemple des ressources florales particulièrement attractives) (Ries *et al.* 2004), qui détourneraient les insectes pollinisateurs des cultures au profit d'autres espèces florales présentes en lisières

- comme source d'individus, la lisière agissant comme un réservoir de pollinisateurs, de ravageurs et/ou de d'auxiliaires prédateurs de ces ravageurs de par sa fonction d'habitat et de ressource alimentaire. En attirant les auxiliaires, les lisières pourraient donc favoriser la prédation des ravageurs dans les milieux adjacents et donc y influencer les rendements agricoles. En favorisant les populations de pollinisateurs à certaines périodes-clé de leurs cycles biologiques (ressources alternatives ou supplémentaires en proies, zones refuges hivernales ou estivales ou zones de nidification), la présence des lisières pourrait améliorer le service de pollinisation dans les milieux adjacents.

- comme habitat à part entière, pouvant comporter une combinaison originale de propriétés écologiques (habitat relativement moins perturbé qu'un milieu ouvert, mais comportant un bilan lumineux plus favorable qu'en milieu forestier strict) susceptible d'influencer la végétation avoisinante et la persistance de la régénération forestière.

Les objectifs sont donc de :

1. caractériser les flux de pollen dans le paysage, soit au sein des milieux boisés, soit entre milieu boisé et matrice agricole. L'étude des flux de pollens renseigne nécessairement sur les flux d'insectes pollinisateurs, mais elle permet surtout de considérer le transport efficace de pollen tous pollinisateurs confondus (y compris les pollinisateurs nocturnes), et donc de considérer la fonction de pollinisation dans son ensemble.
2. comprendre comment la présence de lisières module les flux de pollen au sein des milieux boisés et au sein des parcelles cultivées, et comment cela se traduit en termes de rendement agricole.
3. estimer les services rendus par les lisières en tant que réservoir d'auxiliaires des cultures et leur traduction en termes de rendement agricole.

L'étude de la modulation de ces services par les lisières, relativement aux milieux adjacents, a permis d'affiner la connaissance du rôle fonctionnel de ces éléments, trop souvent perçus comme de simple milieux de transitions. La force de l'utilisation de ces trois expérimentations est d'approcher des composantes des fonctions écosystémiques pouvant potentiellement répondre de façon contrastées ou même opposées à la présence de lisière : par exemple, une lisière pourrait agir comme une barrière aux flux de pollens entre fragments forestiers tout en améliorant le rendement agricole à sa proximité, ce qui ouvre à la réflexion sur les compromis entre services écosystémiques.

#### **Effets des lisières forestières sur l'insectivorie avienne**

##### *Introduction*

Le rôle fonctionnel des oiseaux insectivores en forêt reçoit une attention de plus en plus soutenue de la part des chercheurs et des gestionnaires forestiers, en particulier depuis qu'il a été démontré expérimentalement l'existence de cascades trophiques dans de nombreux écosystèmes incluant les forêts tropicales et tempérées (Pace *et al.* 1999). Il est en effet admis aujourd'hui que l'insectivorie avienne permet de réduire significativement l'impact des insectes herbivores sur la végétation par réduction de l'abondance de leurs populations, et ceci sur différentes composantes de la végétation : plantules d'arbres forestiers (Marquis & Whelan 1994), strate arbustive ou canopée (Van Bael *et al.* 2003), mais aussi sur le bois lui-même (Fayt *et al.* 2005) ou les productions fruitières (Mols & Visser 2002). Les services écosystémiques rendus par les assemblages d'oiseaux insectivores deviennent alors économiquement quantifiables (Whelan *et al.* 2008) et peuvent aussi jouer un rôle sur la dynamique à long terme des forêts en agissant sur la régénération (Mazia *et al.* 2004, Lluch *et al.* 2009).

## Hypothèses testées

Dans les forêts tempérées, les oiseaux insectivores ont un impact particulièrement important sur les chenilles de Lépidoptères, proies préférées par une majorité de passereaux forestiers au moment de l'élevage des jeunes car souvent constituant une ressource abondante à cette période (Crawford & Jennings 1989, Glen 2004, Hogstad 2005). L'intensité d'insectivorie avienne en milieu forestier varie ainsi temporellement, mais aussi spatialement en fonction de la composition et de la structure du paysage forestier, notamment de son degré de fragmentation (Gonzalez-Gomez *et al.* 2006). Il est aussi admis que les lisières forestières peuvent être plus favorables aux oiseaux insectivores que l'intérieur des boisements (Van Wilgenburg *et al.* 2001, Brotons & Herrando 2003), en raison de 3 mécanismes majeurs : (1) une concentration d'individus en déplacement sur la lisière, (2) une concentration de la ressource alimentaire en lisière ou (3) la présence de ressources complémentaires de part et d'autre de la lisière (Dunning *et al.* 1992). L'objectif est donc ici de mesurer l'effet de lisière sur l'intensité relative d'insectivorie avienne mesurée à l'aide de chenilles factices entre les différentes régions (Skoczytas *et al.* 2007, Mantyla *et al.* 2008). Les hypothèses testées sont plus précisément les suivantes :

H1 l'insectivorie avienne est plus importante en lisière que dans l'intérieur du boisement adjacent, car la concentration d'oiseaux insectivores est plus grande en lisière (cf mécanismes 1 et 2).

H2 le type d'habitat de part et d'autre de la lisière forestière influence le niveau d'insectivorie avienne mesuré dans le boisement et dans sa lisière, en particulier quand il offre des ressources complémentaires aux oiseaux forestiers (cf mécanismes 2 et 3).

## Méthodes

En Aquitaine, les interfaces entre les principaux habitats composant le paysage forestier des Landes de Gascogne dominé par une matrice de plantations de pin maritime *Pinus pinaster* (Barbaro *et al.* 2007), sont les lisières entre pinède de plantation et lande sèche ou humide, prairie acidophile sur parefeu, dune grise en forêt littorale et fragments de boisements feuillus. Les habitats ouverts semi-naturels et les fragments feuillus montrant une richesse en oiseaux insectivores généralement plus grande que les pinèdes de plantation (Barbaro *et al.* 2005), nous faisons ici l'hypothèse d'un effet de lisière positif sur les niveaux d'insectivorie avienne, mesurés indépendamment de la composition des communautés d'oiseaux (Figure 29). Pour cette expérimentation, 12 lisières du dispositif en Aquitaine ont été sélectionnées, 6 en forêt de protection (lisière pinède-dune grise) et 6 en forêt de production (lisière pinède-parefeu enherbé). Afin de quantifier la prédation par les oiseaux insectivores sur une espèce-proie abondante dans la région, nous avons utilisé des chenilles leurres en plasticine vert clair mimant des chenilles de Noctuidae du genre *Orthosia*, polyphages mais se nourrissant notamment sur les chênes (diamètre = 2-3 mm, longueur = 20-30 mm). Sur les 6 lisières situées en forêt dunaire, les chenilles leurres ont été placées sur *Quercus ilex* et pour les lisières en forêt de plantation sur *Q. robur*. Dans chacun des sites, 5 chenilles leurres sont placées à environ 2 m de haut sur les rameaux externes de 3 chênes du sous-bois situés en lisière et 3 situés en intérieur, soit  $15 \times 2 = 30$  leurres par site sur  $6 \times 12 = 72$  chênes, soit un total de  $12 \times 30 = 360$  leurres (Figure 29). Les leurres ont été installés en 2011 du 27 au 30 mai et relevés du 9 au 15 juin pour la première période, puis du 23 au 28 juin et du 8 au 19 juillet, en remplaçant à chaque fois les leurres attaqués. Chaque lure attaqué est comptabilisé et son prédateur identifié sur la base de la forme des marques laissées par le bec (oiseau) ou les dents (rongeur ou lézard). Lors du premier relevé, nous avons également noté le pourcentage d'herbivorie sur 5 feuilles de chênes adjacentes à un lure prédaté et sur 5 feuilles témoins choisies aléatoirement sur un autre rameau du même arbre afin de savoir si l'herbivorie est utilisée comme un indice visuel d'abondance des proies par les oiseaux insectivores.

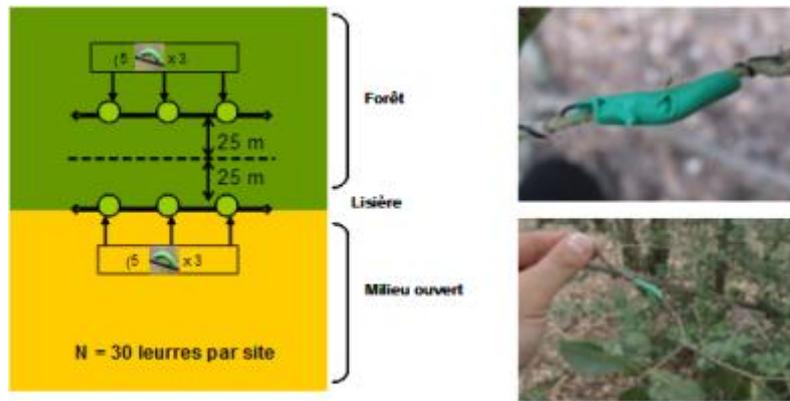


Figure 29 : Protocole expérimental utilisé pour mesurer l'insectivorie avienne sur chenilles-leurres (à gauche). Marques typiques de mandibule supérieure d'un bec de passereau insectivore sur un leurre en plasticine (à droite).

### Résultats et discussion

Le taux de prédation des chenilles leurres était nettement plus fort en lisière forestière qu'en intérieur, tant au total que séparément pour les oiseaux et les rongeurs. Si cet effet est marqué début juin (Figure 30), il tend à s'atténuer avec la saison mais reste significatif au 2<sup>e</sup> passage (fin juin) pour les oiseaux mais plus pour les rongeurs. En juillet, l'effet lisière sur la prédation totale et avienne est encore significatif mais moins marqué. Cette diminution de la magnitude de l'effet lisière avec la saison peut être mise en relation avec l'évolution du microclimat sur la période et l'avancement de la phénologie des chenilles proies, sans doute plus précoce en lisière en raison d'un ensoleillement supérieur. Il est possible aussi que la sortie des jeunes oiseaux du nid en fin de printemps se traduise par une plus grande dispersion des individus à l'intérieur des boisements, tandis qu'en début de saison, les adultes se concentrent sur les zones de foraging les plus riches en proies comme les lisières (théorie de l'optimal foraging).

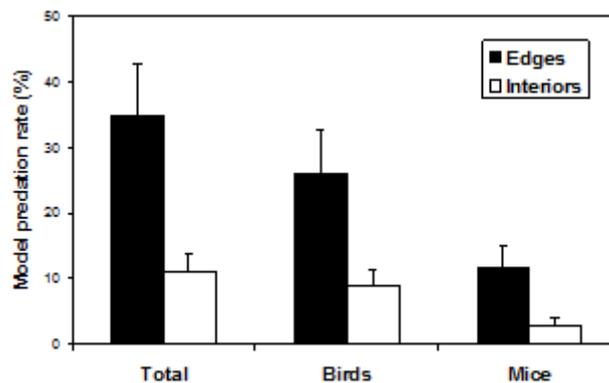


Figure 30 : Taux de prédation moyen ( $\pm$ SE) des chenilles-leurres au total, et séparément par les oiseaux et les rongeurs en lisières et intérieurs au premier passage (début juin).

Les feuilles de chêne adjacentes aux chenilles leurres prédâtées étaient significativement plus attaquées par les herbivores que les feuilles prises sur des rameaux témoins. De plus, cette différence d'herbivorie entre rameaux prédâtés et rameaux témoins était significative en intérieur mais pas en lisière, suggérant que la probabilité de prédation augmente avec le taux d'herbivorie préexistante surtout dans un contexte de sous-bois forestier (Figure 31). En effet, le fait que ce pattern soit plus marqué en intérieur qu'en lisière, où les proies sont plus faciles à détecter, suggère que les oiseaux utilisent l'herbivorie comme un indice visuel de présence des proies d'autant plus fortement que la détectabilité des proies diminue de la lisière forestière vers l'intérieur (luminosité plus faible et plus forte dilution des proies).

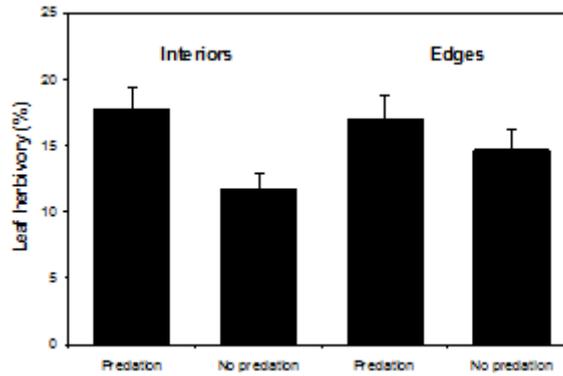


Figure 31 : Taux d'herbivorie moyen ( $\pm$ SE) des feuilles de chênes adjacentes à une chenille-leurre prédatée et des feuilles sur rameaux témoins non prédatés en intérieurs et en lisières.

Nous avons ensuite testé plus formellement l'hypothèse d'un lien entre l'insectivorie mesurée par les taux de prédation de modèles et la diversité fonctionnelle des communautés d'oiseaux. Pour cela, nous avons dupliqué cette expérimentation dans 12 fragments de forêt native en Nouvelle Zélande dans le cadre du projet Tranzfor avec la collaboration d'E.G. Brockerhoff (SCION Christchurch), pour les comparer avec les lisières des 12 plantations de pin en Aquitaine. Nous comparons les réponses des communautés d'oiseaux sur la base de la diversité fonctionnelle plutôt que taxonomique pour s'affranchir des variations importantes dans la densité et la composition du pool d'espèces d'oiseaux présent sur chaque site d'étude, soumis par ailleurs à des histoires de fragmentation forestière très différentes (Barbaro *et al.* 2014). La diversité fonctionnelle a été calculée par une série d'indices mesurant la composition en traits de vie pondérés par l'abondance des différents traits dans les communautés d'oiseaux (Mason *et al.* 2005, Laliberté & Legendre 2010), échantillonnées par points d'écoute en Nouvelle-Zélande et par transects linéaires en France (voir plus haut).

Nous avons compilé 7 traits biologiques caractérisant l'origine biogéographique, la masse du corps, la mobilité, la méthode de prospection alimentaire, le régime alimentaire adulte, la localisation du nid et la taille des pontes séparément pour les espèces d'oiseaux contactées en France et en Nouvelle Zélande. Nous avons comparé les patrons de richesse, d'équitabilité, de divergence et de dispersion fonctionnelle des communautés d'oiseaux en lisière et en intérieur forestier en Nouvelle-Zélande et en France : la richesse fonctionnelle était plus grande en lisière en Nouvelle Zélande et plus faible en France tandis que les 3 autres indices étaient supérieurs en lisière dans les deux pays (Barbaro *et al.* 2014). Nous avons aussi trouvé un effet significatif de la diversité fonctionnelle des communautés d'oiseaux sur l'insectivorie avienne, indépendamment de l'effet de la zone d'étude (

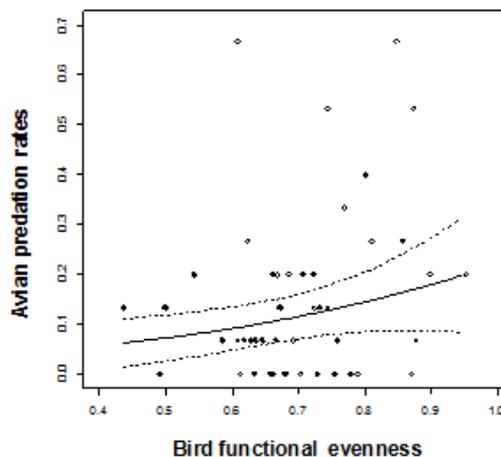


Figure 32).

**Figure 32 : Modèle linéaire généralisé mixte reliant le taux d'insectivorie avienne à l'équitabilité fonctionnelle des communautés d'oiseaux ( $z = 2.03$  ;  $P < 0.004$ ). Les points blancs indiquent les lisières, les points noirs les intérieurs forestiers (d'après Barbaro *et al.* 2014).**

En effet, on peut s'attendre à ce que les effets de lisière forestière dépendent à la fois de la composante de la diversité fonctionnelle considérée et du contexte biogéographique régional, en accord avec l'hypothèse de 'landscape-divergence' (Laurance *et al.* 2007). De plus, les espèces répondent aux effets de lisière et de fragmentation forestière en fonction de leurs traits de vie (Rodewald & Vitz 2005, Villard *et al.* 2007, Fonderflick *et al.* 2013). L'équitabilité fonctionnelle, qui mesure l'équidistribution d'abondance des traits de vie dans les communautés, peut être considérée comme une vraie mesure de diversité fonctionnelle, variant indépendamment de la richesse en types fonctionnels (Mason *et al.* 2005, Petchey & Gaston 2006, Laliberté & Legendre 2010). Une augmentation en parallèle de l'équitabilité fonctionnelle et de l'insectivorie en lisière pourrait par exemple indiquer une fonction écologique accrue via une utilisation plus efficace de la ressource alimentaire par les oiseaux insectivores en lisière. Cette hypothèse est en accord avec la prédiction théorique que les processus écosystémiques dépendent plus de l'équidistribution d'abondance des espèces ou des traits de vie que de la richesse taxonomique ou fonctionnelle des communautés (Mason *et al.* 2005, Petchey & Gaston 2006, Hillebrand *et al.* 2008).

### Références

- Barbaro, L., Pontcharraud, L., Vetillard, F., Guyon, D., Jactel, H. 2005. Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience*, 12, 110-121.
- Barbaro, L., Rossi, J.P., Vetillard, F., Nezan, J., Jactel, H. 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography*, 34, 652-664.
- Barbaro, L., Giffard B., Charbonnier Y., van Halder I., Brockerhoff E.G.. 2014. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, 20, 149–159.
- Brotans, L., Herrando, S., 2003. Effect of increased food abundance near forest edges on flocking patterns of Coal Tit *Parus ater* winter groups in mountain coniferous forests. *Bird Study* 50, 106–111
- Crawford, H.S., Jennings, D.T., 1989. Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: functional, numerical, and total responses. *Ecology* 70:152–163.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169-175.
- Fayt P., Machmer M.M., Steeger C. 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. *Forest Ecology and Management* 206: 1-14.
- Fonderflick, J., Besnard, A., Martin, J.-L., 2013. Species traits and the response of open-habitat species to forest edge in landscape mosaics. *Oikos* 122, 42–51.
- Glen, D.M., 2004. Birds as predators of lepidopterous larvae. In: van Hemden, H., Rothschild, M. (Eds.), *Insect and bird interactions*. Intercept, Andover, pp. 89-106.
- González-Gómez, P.L., Estades C.F., Simonetti J.A. 2006. Strengthened insectivory in a temperate fragment forest. *Oecologia* 148:137-143.
- Hillebrand, H., Bennett, D.M., Cadotte, M.W. 2008. Consequences of dominance, a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89, 1510–1520.
- Hogstad, O., 2005. Numerical and functional responses of breeding passerine species to mass occurrence of geometrid caterpillars in a subalpine birch forest: a 30-year study. *Ibis* 147:77–91.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luizão, R.C.C., Ribeiro, J.E., 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS One* 2, e1017.
- Lluch A., González-Gómez P.L., de la Vega X., Simonetti J.A. 2009. Increased avian insectivory in a fragmented temperate forest. *Community Ecology* 10:206-208.
- Mäntylä E, Alessio GA, Blande JD, Heijari J, Holopainen JK, Laaksonen T, Piirtola P & Klemola T. 2008. From plants to birds: higher avian predation rates in trees responding to insect herbivory. *PLoS ONE* 3(7): 2832.
- Marquis R.J., Whelan C.J. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75:2007-2014.

- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- Mazía C.N., Thomas K., Enrique J.C. 2004. Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27:29-40.
- Mols C.M.M., Visser M.E. 2002. Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. *Journal of Applied Ecology* 39: 888-899.
- Pace M.L., Cole J.J., Carpenter S.R., Kitchell J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:483-488.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741–758.
- Rodewald, A.D., Vitz, A.C., 2005. Edge-and area-sensitivity of shrubland birds. *Journal of Wildlife Management* 69, 681–688.
- Skoczylas, D.R., Mutha, N.Z., Niesenbaum, R.A. 2007 Contribution of insectivorous avifauna to top down control of *Lindera benzoin* herbivores at forest edge and interior habitats. *Acta Oecologica* 32:337-342.
- Van Bael, S.H., J.D. Brawn and S.K. Robinson. 2003 Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100:8304-8307.
- Van Wilgenburg, S.L., D.F. Mazerolle & K.A. Hobson, 2001. Patterns of arthropod abundance, vegetation and microclimate at boreal forest edge and interior in two landscapes: implications for forest birds. *Écoscience*, 8: 454-461.
- Villard, M.A., Schmiegelow, F.K.A., Trzcinski, M.K. 2007. Short-term response of forest birds to experimental clearcut edges. *Auk* 124, 828-840.
- Whelan, C.J., Wenny, D.G., Marquis, R.J., 2008. Ecosystem services provided by birds. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1134, 25-60.

## **Modulation des flux de pollens par les lisières**

### *Introduction*

Les éléments linéaires comme les haies ou les bords de champs, sont souvent considérés soit comme des corridors écologiques qui favorisent la circulation des organismes, soit comme des barrières qui entravent leurs déplacements dans les paysages (Baudry et Jouin 2003). Les éléments linéaires sont utilisés comme repères visuels par certains pollinisateurs volants. Ainsi leur vol à proximité des haies est beaucoup plus rectiligne, et ce indépendamment de la présence de ressources dans le corridor (Cranmer *et al.* 2011). Les lisières, formant une discontinuité dans les paysages, pourraient donc jouer le même rôle que les haies et orienter les mouvements des pollinisateurs. Par ailleurs, les lisières sont plus ou moins perméables aux passages des pollinisateurs selon leur degré de spécialisation pour les milieux ouverts vs les milieux fermés : certaines espèces circulent entre le milieu ouvert et le sous-bois alors que d'autres ne franchissent pas les lisières (*Bombus* dans Kreyer *et al.* 2003, rhopalocères dans Ries *et al.*, 2001), les bois se comportant alors comme des barrières. En interférant sur le comportement des pollinisateurs, ces structures linéaires peuvent donc moduler les flux de pollen et donc le processus de pollinisation dans les paysages agriforestiers. Ainsi la présence de fossés (Van Geert *et al.*, 2010) et de haies (Cranmer *et al.* 2011) peut favoriser les transferts de pollen et le succès reproducteur dans les populations qu'ils connectent ou bien les bloquer (Campagne *et al.* 2009).

### *Hypothèses testées*

Afin de comprendre comment les lisières peuvent moduler les flux de pollen globaux (tous pollinisateurs confondus) dans un paysage agriforestier, une expérimentation a été menée sur deux lisières dans le site d'étude « Coteaux du Comminges ». L'objectif étant de tester trois hypothèses

H1 les lisières se comportent comme des barrières au flux de pollens entre milieu ouvert et forêt

H2 les lisières se comportent comme des corridors, en concentrant les flux de pollen et donc que ces flux sont plus importants au niveau des lisières que dans les parcelles agricoles ou les bois.

H3 les flux de pollens inter-bois font préférentiellement via un corridor (haie).

H4 les lisières sont un milieu favorable dans les paysages agriforestiers, à la fois pour la faune pollinisatrice et la flore, et donc qu'elles abritent la biodiversité et le nombre d'individus les plus importants.

## Méthodes

L'expérimentation a consisté à retracer les flux de pollen entre des phytomètres régulièrement disposés en forêt, lisière et parcelle agricole grâce à des poudres colorées fluorescentes aux UV utilisées comme substitut au pollen (Radglo R, Radiant Color Corp, Houthalen, Belgique). Elle a été conduite au niveau de lisières sur le domaine agricole de Lamothe, l'exploitation agricole de l'Ecole d'Ingénieur de Purpan, située à 20 km au Sud-ouest de Toulouse.

Dans l'expérimentation préliminaire, deux espèces complémentaires (*Sinapis arvensis* – fleurs jaunes - et *Raphanus sativus* – fleurs blanches) ont été cultivées afin de se baser sur la méthode de Steffan Dewenter 1999. En effet l'utilisation de fleurs blanches et jaunes permet d'atteindre un maximum de pollinisateurs différents, et l'utilisation d'espèces non présentes naturellement sur le site mais faisant partie du pool d'espèce régional permet de contrôler les densités tout en évitant une rupture des relations plantes-pollinisateurs que l'utilisation d'espèces exotiques pourrait engendrer. Cependant la levée de dormance des graines de *S. arvensis* s'est révélée trop complexe et la floraison de *R. sativus* trop tardive. En 2012, *S. alba* (fleurs jaunes) a été cultivée avec succès mais le décalage phénologique avec *R. sativus* n'a pas permis l'utilisation de cette dernière. L'expérimentation a donc été réalisée uniquement avec *S. alba*.

Les pots ont été disposés de façon régulière une fois les phytomètres fleuris (10/05/2012) avant le début de l'expérience afin d'habituer les plants au milieu extérieur et d'habituer la faune locale (sangliers en particulier) à la présence des pots. Ils ont été arrimés à l'aide des tuteurs qui ont été enfoncés dans le sol d'environ 15 cm au travers du pot et ont été arrosés au besoin, soit 3 fois durant l'expérience. Les pots ont été placés tous les 25 mètres pour limiter leur attractivité afin de ne pas guider les artificiellement les flux (Figure 33)

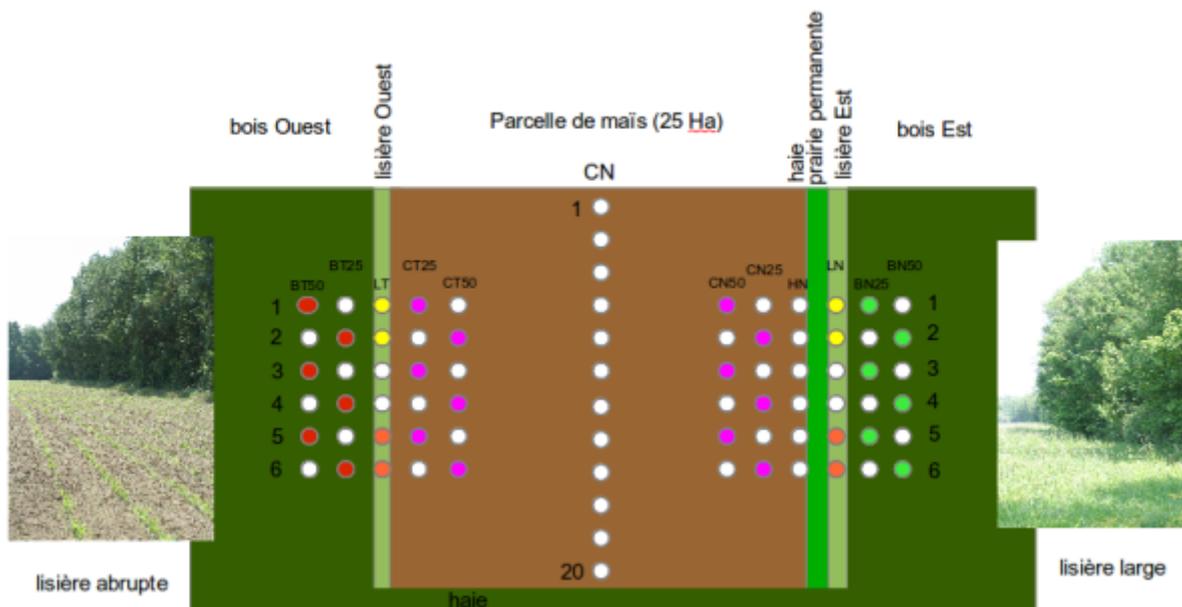


Figure 33 : Dispositif expérimental : les pots sont symbolisés par des cercles, les couleurs correspondent à celle de la poudre déposée sur les stigmates (rouge, jaune, orange, vert et violet, le blanc correspondant aux phytomètres sur lesquels aucune poudre n'a été déposée). Les pots sont espacés de 25 m. A l'Ouest : bois ouest (12 pots), lisière Ouest (abrupte - 6 pots), parcelle Ouest (12 pots) ; au centre une ligne de 20 pots utilisée pour capter des passages de pollinisateurs d'un bois à l'autre par la parcelle agricole ; à l'Est : parcelle Est (12 pots), haie (peu dense - 6 pots), présence d'une bande de prairie permanente de 25m de large, lisière Est (large - 6 pots) et bois Est (12 pots). Les deux lisières se font face, à une distance d'environ 500 m.

Cinq couleurs de poudres fluorescentes ont été utilisées (cf figure A). Pour la moitié des pots (pots sources), les poudres ont été déposées sur les étamines de dix fleurs récemment ouvertes à l'aide de cure-dents le 18/05/2012, les autres pots étant des récepteurs. Les relevés ont été effectués 4 jours après le dépôt des poudres (19/05/2012), de nuit, à l'aide d'une lampe à UV. Le nombre de pistils fluorescents a été compté par couleur sur tous les pots. L'expérience a été répétée une seconde fois la semaine suivante (dépôt des poudres le 24/05/2012 et relevés le 27/05/2012).

Les espèces en fleurs au moment de l'expérience ont été relevées dans un cercle d'un rayon de 5 m autour de chaque pot (23/05/2012). Leur abondance a été estimée en fonction du pourcentage de recouvrement de l'espèce (moins de 5 %, entre 5 et 25% et plus de 25%). Le recensement de la faune pollinisatrice (abondance et genre) s'est basé sur l'observation d'une sélection de 24 pots répartis sur tous les milieux durant 10 minutes le 25/05/2012 entre 11h et 16h.

### Résultats et discussion

Notre étude a permis de mettre en évidence que, dans le contexte paysager du site d'étude, les lisières concentrent l'essentiel des flux de pollen et qu'elles sont une source de pollinisateurs vers la parcelle agricole mais pas vers les bois.

Peu de flux ont été observés durant l'expérimentation. La première répétition de l'expérience, réalisée dans des conditions météorologiques très défavorables aux pollinisateurs (pluie et faible ensoleillement 3 jours sur les 4 jours d'exposition), n'a pas permis de détecter de flux de poudre entre pots mais uniquement une dispersion des poudres colorées entre les fleurs des inflorescences d'un même pot. Ce type de dispersion a été observé à nouveau lors de la deuxième répétition de l'expérience, réalisée cette fois dans de bonnes conditions météorologiques. Lors de la seconde répétition, 10 flux intra et inter-habitats ont été observés. Plus précisément, aucun flux n'a été détecté dans les bois ou entre les bois et d'autres habitats, dans la haie, et dans la ligne au milieu de la parcelle. 3 flux ont été détectés intra-parcelle : deux côté Ouest et un côté Est. Des flux bidirectionnels ont été détectés le long de chaque lisière, celle côté Ouest étant la seule où des flux entre lisière et un autre habitat (ici la parcelle agricole) ont été observés (Figure 34).

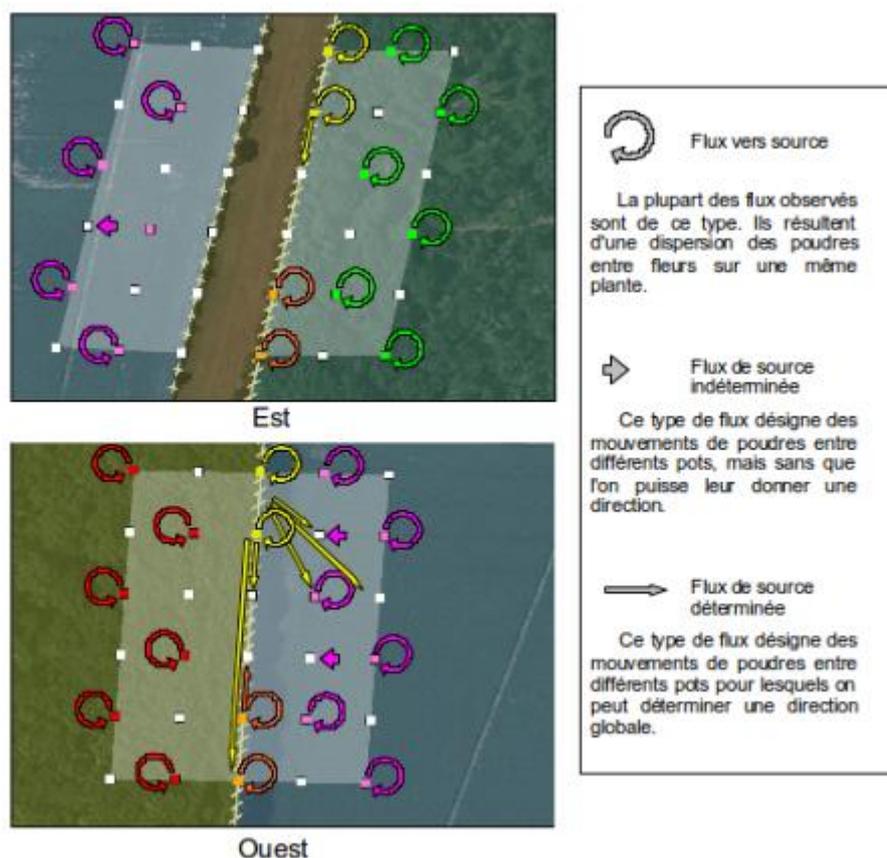


Figure 34: bilan des flux de poudres colorées observés durant la seconde répétition de l'expérimentation

Les flux intra-plantes peuvent être attribués aux mégilèthes, qui sont des prédateurs floricoles spécialistes des crucifères, particulièrement attirés par la couleur jaune (Rusch, 2010). Ceux-ci ont largement colonisé les plantes en pot dès leur mise en place *in natura* et ils ont largement dominé les observations de pollinisateurs potentiels, en étant présents en très forte abondance. Les autres pollinisateurs potentiels observés durant l'expérimentation sont diversifiés (Apoides, hyménoptères

parasitoïdes, fourmis, lepidoptères, heteroptères, diptères dont les syrphes et coléoptères). N'ont été en considérés que ceux entrant en contact avec au moins un stigmate. Les observations des cortèges de pollinisateurs potentiels sur les fleurs des plantes en pots montrent une faible activité durant la période d'observation (Figure 35). Cependant, ces observations de 10 min par plante, et réalisées une seule fois durant la durée de l'expérience, ne sont peut-être pas représentatives de la diversité et/ou de l'abondance réelle des pollinisateurs. En effet, d'autres espèces de lépidoptères, d'hyménoptères (notamment du genre *Bombus*) et de syrphidae (jusqu'à 5 *Episyrphus balteatus* par plante dans la lisière Ouest le jour du premier dépôt des poudres colorées) ont pu être observés en dehors des périodes d'observation.

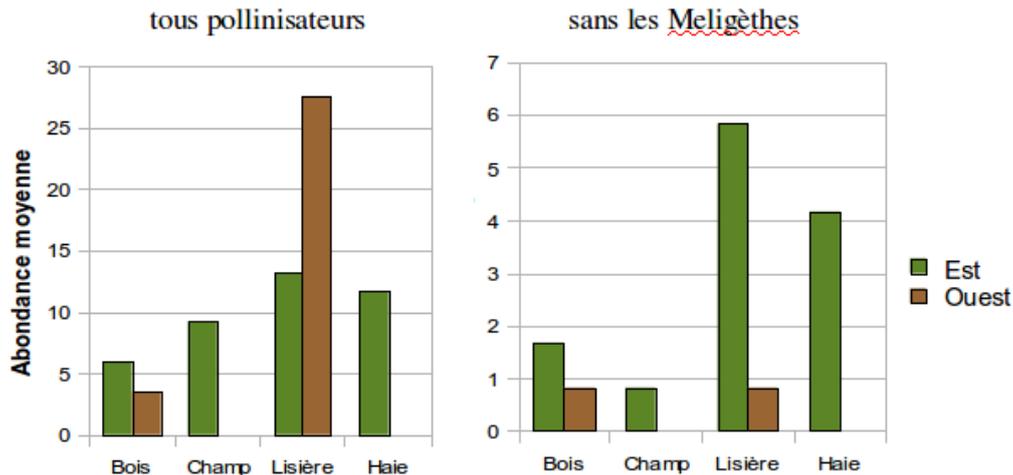


Figure 35 : Abondances en pollinisateurs observés par milieu (moyenne par pot)

Le faible nombre de flux inter-plantes observés n'est pas la conséquence d'un cortège de pollinisateurs aux capacités de dispersion limitées puisque celui observé comporte essentiellement des taxa pouvant disperser le pollen à grande distance, y compris les méligèthes (e.g. Kreyer et al, 2003 ; Ries et al, 2001 ; Jacqueline, 2010 ; Rusch, 2010).

L'utilisation de poudres comme analogue au pollen sous-estime les flux réels de pollen. Mais si le nombre de particules de poudre n'est que difficilement extrapolable à la quantité réelle de pollen transférée, les comparaisons entre flux sont possibles (Kearns & Inouye, 1993). Contrairement aux expérimentations classiques retraçant les flux de pollen, portant essentiellement sur l'étude des effets de la fragmentation de populations (flux entre populations naturelles ou artificielles fragmentées, e.g. Van Geert et al, 2010 ; Kreyer et al, 2003), l'objectif était ici de rendre compte des mouvements globaux de pollinisateurs existants entre bois, lisières et champs. Le dispositif se devait donc d'éviter de guider artificiellement les pollinisateurs de pot en pot. De fait, ceux-ci n'ont pas été disposés en groupe, plus attractifs que des pots seuls, et chaque pot était isolé de son plus proche voisin de 25 m. L'hypothèse sous-jacente étant que, lors de leurs mouvements, les pollinisateurs peuvent s'arrêter sur une plante en pot sur leur passage mais qu'ils ne sont pas attirés spécifiquement par celle-ci. Le type même de dispositif peut expliquer le faible nombre de flux observés dans cette expérimentation par rapport aux études jouant sur l'attractivité de patches d'une espèce donnée en fonction de leur taille (Van Geert et al, 2010). Une autre explication du faible taux de transfert des poudres pourrait être leur dilution intra-plante par la grande activité des méligèthes, qui ont pu rapidement répartir les poudres intra-plante et les rendre moins facilement transportable par les autres pollinisateurs.

La majorité des flux inter-plantes observés (40%) sont le long des lisières, la lisière Ouest présentant plus de transferts (3) que la lisière Est (1). La lisière Ouest, jouxtant la parcelle agricole qui ne présente aucune plante fleurie durant l'expérimentation, est plus pauvre en espèces fleuries que la lisière Est, jouxtant une petite prairie permanente riche en espèces fleuries. Il est possible que la rareté des ressources côté Ouest exacerbe la concentration des flux sur cette lisière alors que côté Est la disponibilité en ressources à proximité de la lisière limite les flux le long de celle-ci.

Les seuls mouvements entre milieux observés vont de la lisière Ouest vers le champ (3), ce qui indique que la lisière joue un rôle de source de pollinisateurs pour le milieu ouvert, mais de barrière entre milieu ouvert et fermé. Des flux de la lisière vers le champ n'ont pas été observés du côté Est. Les pots situés le long de la haie étaient placés du côté champ, et aucun n'a été marqué. Ceci pourrait indiquer qu'elle forme potentiellement une barrière, ou encore que la proximité des ressources de la prairie concentre ici encore les pollinisateurs.

Des flux entre pots de la parcelle agricole (3) ont été observés mais sont indépendants de ceux provenant de la lisière (absence de poudres colorées attribuées à la lisière) et n'ont pas été retrouvés dans la lisière ce qui indique qu'ils ont été réalisés par des espèces évitant la proximité du milieu fermé.

Aucun flux entre pots à l'intérieur des bois n'a été observé, ni aucun flux entre les deux bois. D'ailleurs aucune poudre colorée n'a été détectée sur la ligne de pots au milieu du champ, indiquant que les pollinisateurs ne semblent pas traverser la parcelle. La constatation de l'absence de flux d'un bois à l'autre et d'un côté à l'autre a justifié l'abandon de l'expérience consistant à tester si les pollinisateurs suivaient la périphérie de la parcelle (via les lisières et haies) pour passer d'un côté à l'autre.

Les résultats, s'ils sont à prendre avec précaution en considérant les conditions de l'expérience, sont globalement conformes à nos hypothèses de départ. Les flux observés se concentrent le long des lisières, faisant d'elles des corridors écologiques. L'absence de flux entre bois et champ montre que les lisières peuvent dans le même temps agir comme une barrière la dispersion du pollen. Par ailleurs, les lisières forment un milieu favorable où l'on retrouve les abondances les plus importantes de pollinisateurs et la plus grande diversité d'espèces fleuries.

### Références

- Baudry et Jouin 2003 De la haie aux bocages. Organisation, dynamique et gestion. more less. Baudry, J. ; Jouin, A. Paris (FRA) : INRA Editions 2003. 435 p.
- Cranmer L, McCollin D, Ollerton J (2011) Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos* 000:001-007
- Jacqueline P, Hofs JL (2010) *Astylus atromaculatus* abundance and role in pollen dispersal in bt and non-bt cotton in South Africa. *Environmental Entomology* 39,5:1523-1531
- Kearns CA, Inouye DW (1993) Techniques for pollination biologists.
- Kreyer D, Oed A, Walther-Hellwig K, Frankl R (2003) Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biological Conservation* 116:111-118
- Ries L, Debinski DM (2001) Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology* 70:840-852
- Rusch A (2010) Analyse des déterminants des attaques de *Meligethes aeneus* et de sa régulation biologique à l'échelle d'un paysage agricole : contribution à l'amélioration de la protection intégrée du colza. Dissertation de thèse, Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement, France
- Steffan Dewenter I. and Tscharrnke T. (1999) Effects of Habitat Isolation on Pollinator Communities and Seed Set. *Oecologia* 121 : 432-440
- Van Geert A, Van Rossum F, Triest L (2010) Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology* 98:178-187

### Qualité de la pollinisation

#### *Introduction et Hypothèses testées*

En parallèle des mesures de densités et de diversité d'abeilles dans les cultures à différentes distances des lisières forestières, une étude du rendement agricole a été conduite dans les vergers de pommiers du Cher, afin de coupler les inventaires d'abeilles avec des estimations du service rendu.

Le protocole, qui s'inspire en grande partie de Morandin and Winston (2005) et Blanche *et al.* (2006), est conçu pour répondre à la question suivante : est-ce que le rendement des pommiers diminue quand on s'éloigne de la lisière ?

Si oui, ces modifications du rendement peuvent être liées à :

H1 des taux de prédation des graines différents quand on s'éloigne de la lisière,

H2 des conditions de fertilité du sol différentes quand on s'éloigne de la lisière,

H3 une activité des pollinisateurs différente selon la position par rapport à la lisière.

#### *Méthodes*

Dans 2 vergers du plan d'échantillonnage des abeilles (Figure 36), la production quantitative (nombre de pommes par branche, poids des pommes) et qualitative (nombre de pépins par pomme, indice d'asymétrie du fruit) de pommes a été mesurée.

Chaque verger comportait 1 placette en lisière forestière, 1 en lisière non forestière et 1 en cœur de verger, 12 arbres par placette, 4 branches par arbre et 2 modalités de pollinisation par branche (manuelle, libre). Les variables de rendement ont été mesurées à 3 étapes de la fructification (Mai, juin et août). La modalité de pollinisation manuelle avec exclusion des ravageurs n'a finalement pas été conduite.

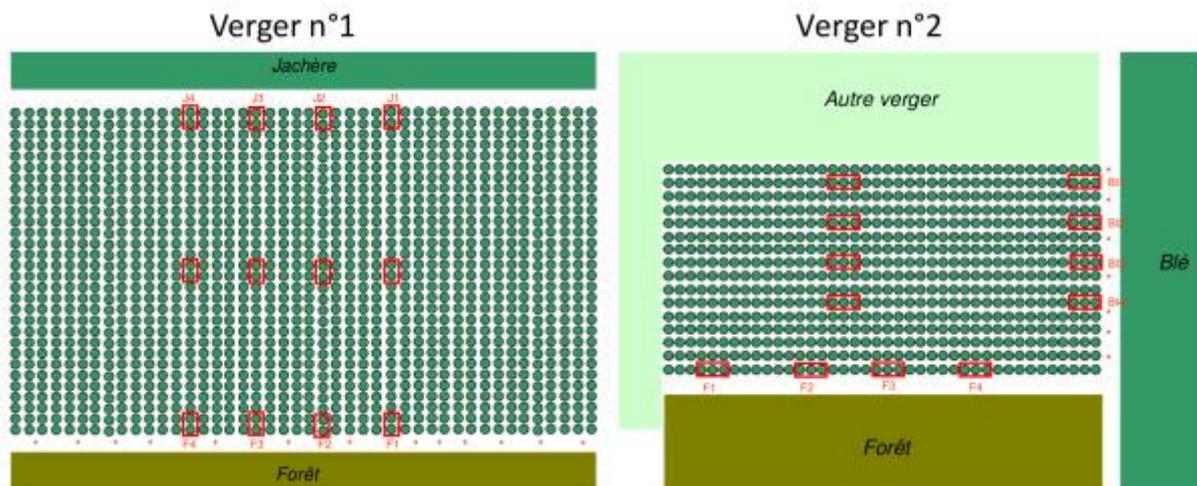


Figure 36 : Schéma du dispositif expérimental.

La récolte du pollen a été effectuée, pour chaque date de pollinisation, 48 heures avant la manipulation. Les fleurs ont été récoltées sur les arbres "pollinisateurs" au sein des vergers, les sacs polliniques ont été extraits des fleurs et mis à sécher sous une lampe chauffante pendant 48 heures. A l'issue de ces 48 heures, les lots de sacs polliniques ont été 'secoués' manuellement pour faciliter l'extraction du pollen.

A chaque date de pollinisation, sur chaque arbre, on a choisi une branche bien fleurie, c'est-à-dire qui présentait au moins deux bouquets à la fois ni trop immatures, ni trop fanés (chaque bouquet compte 6 fleurs). Un bouquet a été choisi pour être pollinisé manuellement, l'autre a été simplement marqué.

Dans le cas du premier verger, les arbres pollinisateurs étaient clairement en retard par rapport aux arbres porteurs de fruits. Dans l'idéal, on aurait souhaité à l'inverse que les arbres pollinisateurs soient en avance par rapport aux variétés à polliniser, car les fleurs sur ces arbres devaient être récoltées deux jours à l'avance, afin de permettre la préparation des lots de pollen. Les résultats issus de la première et peut être la seconde date de pollinisation sont pour cette raison sujet à caution. Au contraire, au moment de la troisième pollinisation, les lots de pollen étaient probablement de meilleure qualité, mais par contre il a été difficile de trouver des bouquets où toutes les fleurs étaient encore 'fraîches' à polliniser. La plupart des bouquets comprenaient au moins une fleur qui semblait déjà fanée. Dans le cas du deuxième verger, les variétés étaient synchrones et aucun problème de ce type n'a été observé.

Des ruches ont été installées par le cultivateur, alors que cela n'était pas prévu au départ. Il est possible que la présence d'abeilles domestiques le long de la lisière 'blé' (cas du premier verger) et le long de la lisière 'forêt' (cas du deuxième verger) ait eu une influence sur la pollinisation observée.

Le nombre de pommes et de pépins par pomme ont été modélisés à l'aide de modèles mixtes incluant comme effets fixes la position par rapport aux lisières (Blé/Intérieur/Forêt), la date de pollinisation et la modalité de pollinisation (Manuelle/Libre), ainsi que le nombre de pommes du bouquet pour les modèles « pépins », et comme effets aléatoires le bloc, l'arbre, et la branche. On a considéré que le nombre de pommes suivait une loi binomiale, et le nombre de pépins par pomme une loi de Poisson. L'information du nombre de pépins par pomme peut sembler à première vue non-pertinente, néanmoins, on sait que les pommes possédant le plus de pépins sont celles qui sont les plus susceptibles de persister sur l'arbre jusqu'à la fin de la maturation. De plus, une pomme possédant un nombre raisonnable de pépins (>5) aura une forme plus régulière, elle sera plus grosse et se conservera plus longtemps.

### Résultats et discussion

Les résultats montrent un effet significatif de la modalité de pollinisation sur le nombre de pépins (mais pas sur le nombre de pommes), significativement plus grand après une pollinisation manuelle (Figure 37).

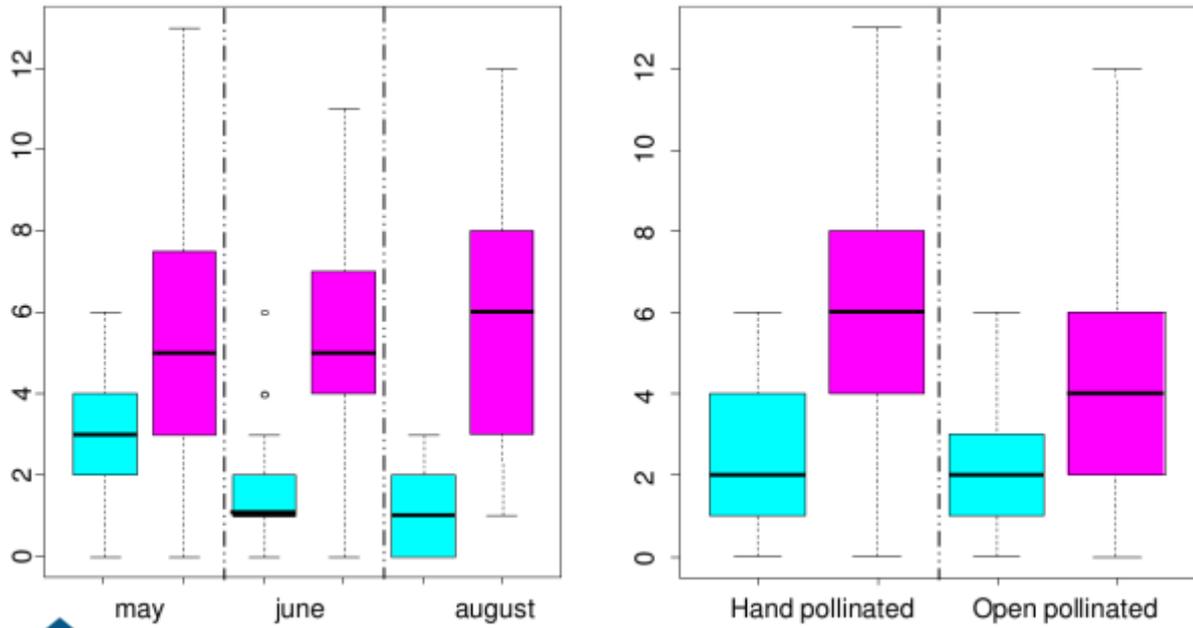
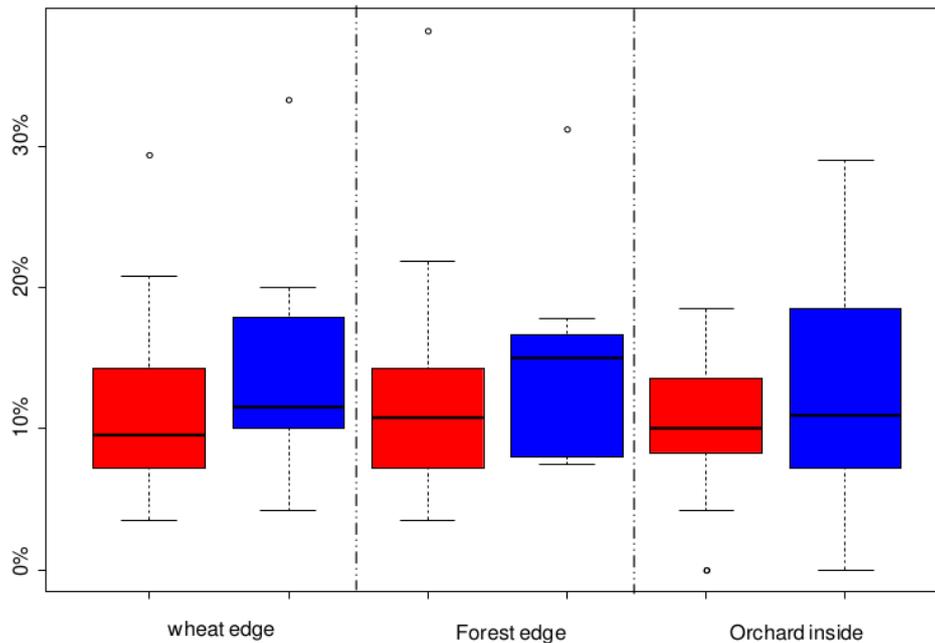


Figure 37 : Production de fruits (cyan) et de graines (magenta) en fonction de la date de récolte (gauche) et du type de pollinisation (droite).

Il y a quasi-systématiquement un effet date, ce qui prouve qu'il est important de refaire la manipulation plusieurs fois à quelques jours d'intervalle, pour ne pas rater le 'pic' de réceptivité des fleurs (ou bien le pic de fertilité du pollen, ou plus vraisemblablement la conjonction des deux).

Même si les pollinisateurs sont plus abondants en lisière qu'en verger, quel que soit le type de lisière (forestière, jachère, céréale) (Lagarde, 2011), on n'observe pas de différences significatives de rendement en fonction de la position. Dans la modalité de pollinisation libre, les pommes tendent même à être plus petites et plus asymétriques en lisière forestière (Figure 38). Comme le rendement est évidemment susceptible d'être influencé par d'autres facteurs que la densité d'agents pollinisateurs en lien avec la distance à la lisière forestière, notre protocole était conçu pour isoler ces différents facteurs de confusion.



**Figure 38 : Asymétrie des fruits en fonction du type de pollinisation (bleu = pollinisation libre, rouge = pollinisation manuelle) selon leur localisation.**

Nous avons rencontré certaines difficultés lors de cette expérimentation : des attaques parasites, le séchage des anthères et la compatibilité des variétés.

Nous avons pensé que le fait de laisser le filet en place pour la modalité "pollinisation manuelle" limiterait l'impact des ravageurs, ce qui n'a pas été le cas : nous avons observé des attaques assez importantes d'anthronome du pommier, puis d'Yponomeute du pommier. Ces deux espèces pondent durant l'été de l'année n-1 et donc les filets n'ont eu aucun effet.

D'autre part, nous avons prévu de polliniser chaque fleur, au pinceau, avec du pollen récolté sur les fleurs voisines : nous avons réalisé tardivement que cette façon de procéder n'était pas réaliste en raison des systèmes d'auto-incompatibilité. Nous avons donc dû, un peu tardivement, et sans information sur les variétés de pommier en présence, récolter des étamines sur des arbres en fleur au même moment. Les étamines ont été séchées pendant 48 heures afin de stimuler la maturation du pollen et la déhiscence des anthères ; il est néanmoins possible que ce séchage n'aie pas été suffisant car le produit récolté n'était pas réellement 'pulvérulent' à l'œil nu.

Enfin des contraintes agronomiques rendent le protocole difficile à standardiser. Elles sont liées d'une part à l'architecture du verger (orientation des lignes par rapport à la lisière, distribution des arbres pollinisants : dans la ligne ou en greffons sur les pieds mères) et d'autre part aux pratiques agronomiques (choix des variétés, éclaircissage chimique ou mécanique pour réguler la quantité de fleurs à laisser sur l'arbre, localisation des éventuelles ruches ponctuelles sources d'abeilles domestiques).

Les contraintes pratiques rencontrées dans la calibration du protocole (difficultés techniques de pollinisation manuelle, pic de fertilité du pollen, pic de réceptivité des fleurs, problèmes d'auto-incompatibilité chez le pommier, efficacité des filets anti-prédateurs auxiliaires) nous encouragent à modérer la validité des résultats ici observés.

En guise de perspectives, d'autres paramètres des pommes pourraient être analysés, notamment la durée de conservation des fruits, liée à la conformation et à la pollinisation.

### Références

- Blanche, K. R., A., L. J., and A., C. S., 2006. Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *Journal of applied ecology*, 43(6), 1182-1187
- Lagarde, N. 2011. Effets des éléments boisés sur les populations d'abeilles sauvages dans un paysage agricole, cas du verger de pommes dans le Cher. Master 2 pro "Biodiversité et Développement Durable", Université de Perpignan.
- Morandin, L. A., and Winston, M. L., 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, 15(3), 871-881

## DISCUSSION ET SYNTHÈSE GÉNÉRALE

Le projet Bilisse a été l'occasion d'une intense activité de collecte de données, bibliographiques dans le volet 1 et biologiques dans le volet 2 avec un dispositif d'une ampleur peu fréquente dans les études similaires sur la biodiversité des lisières. En effet, peu d'études offrent ainsi l'opportunité de combiner des données provenant de 3 régions et pour 4 groupes taxonomiques. Ces données sont aujourd'hui partiellement exploitées et sont disponibles pour conduire d'autres analyses plus ciblées sur des points particuliers ou, au contraire, pour être intégrées dans des analyses plus larges et plus génériques. Le projet a aussi été l'occasion de consolider des interactions entre 3 équipes de recherche qui partagent de nombreuses questions et méthodes de travail. Globalement, le projet Bilisse a réalisé l'ensemble des activités qui avaient été prévues initialement et il a produit des résultats nouveaux. Néanmoins plusieurs points ont posé des difficultés qui avaient été sous-estimées, notamment dans le volet 2 qui a consommé la majeure partie des efforts collectifs. Ces difficultés impliquent un surcroît de travail dont une partie reste à faire pour atteindre un plus haut degré d'intégration des résultats, qui restent pour le moment restreints aux groupes taxonomiques étudiés séparément.

Sur un plan méthodologique, la compréhension des processus en jeu dans les lisières est ardue du fait de cette macro-hétérogénéité qui est à l'origine des flux d'espèces, de matière et d'énergie et pour laquelle les dispositifs classiques d'échantillonnage écologiques sont mal adaptés car plutôt prévus pour des habitats homogènes. Il y a sans doute une réflexion plus poussée à conduire sur les démarches d'étude de ces situations hétérogènes. Dans le projet Bilisse, l'exploitation des nombreuses données bibliographiques par un travail de méta-analyse s'avère très pertinent et efficace pour extraire des patrons généraux, mais il demande un effort substantiel pour trier les multiples références selon les points de vue et donc les dispositifs mis en place pour étudier les lisières. Le dispositif comparatif inter-site et inter-taxon qui avait été envisagé initialement s'est avéré plus difficile à mettre en place que prévu. Cette démarche méthodologique se heurte à plusieurs limites: la "comparabilité" des sites, selon le degré de simplification de leur description; la faisabilité pratique de trouver sur place des situations conformes au plan d'échantillonnage (ex: trouver des lisières sans fossé, ni talus n'est pas partout facile); concevoir des protocoles d'échantillonnage des taxons qui soient acceptables par les spécialistes concernés et compatibles entre eux. Les différences de "pratiques de recherche" entre les équipes introduisent aussi en outre un autre obstacle qui ne doit pas être négligé. Néanmoins, il apparaît clairement que c'est en approfondissant ces approches comparatives et multi-taxonomiques que les progrès les plus solides pourront se faire pour la prise en compte de la biodiversité. La possibilité d'utiliser les outils des méta-analyse pour exploiter ces jeux de données hétérogènes, mais conçus pour aborder une même question, semble prometteuse. Nous n'avons pas pu malheureusement l'exploiter suffisamment. Dans l'avenir, pour des projets similaires, nous recommandons de travailler plus fortement sur la caractérisation des communautés des différents taxons, par exemple sur la base de traits fonctionnels communs (ex : dispersion) et de mieux lier les analyses envisagées aux patrons recherchés, indépendamment des questions particulières aux taxons. Enfin les dispositifs expérimentaux mis en place dans le volet 3 soulignent la nécessité d'un travail de validation et de test préalable, que nous n'avons pas pu faire complètement, sauf pour l'étude sur la prédation avienne. Cela explique en partie que des difficultés des expérimentations (ex: origine du pollen, production de plants, faible dispersion des marqueurs) se soient posées à l'occasion du projet.

Concernant les connaissances produites sur la biodiversité dans les lisières, le projet Bilisse apporte, et apportera, des informations nouvelles. Elles soulignent toutes la spécificité des lisières en termes de biodiversité qu'elles abritent, mais en même temps, il y a peu d'espèces ou de groupes d'espèces qui semblent strictement inféodées aux lisières. Elles contiennent apparemment surtout une biodiversité intermédiaire avec celle des milieux adjacents et leurs spécificités sont plutôt d'ordre fonctionnel que de composition: les espèces utilisent les lisières pour des phases particulières de leur cycle. Les caractéristiques du milieu ouvert adjacent, quand on compare des habitats très fréquemment et fortement perturbés (cultures) avec d'autres qui le sont moins (prairies) semblent avoir peu d'influence sur la biodiversité des lisières. C'est dans la partie forestière de la lisière qu'on trouve la part de biodiversité la plus différente de celle des habitats adjacents. Ces 2 points renforcent l'idée que la biodiversité des lisières est plus sous la dépendance de sa composante forestière que du côté agricole. En cela, on peut supposer que l'effet de lisière sur la biodiversité diffère de celui des haies qui, quoique de structure similaires, ne bénéficient pas de l'influence du milieu forestier adjacent. Des analyses plus approfondies seraient nécessaires pour trancher cette question.

Enfin, en termes de conservation de la biodiversité, les communautés observées restent assez banales dans leur ensemble, mais il semble que les lisières constituent des habitats utiles à certaines espèces ayant un intérêt patrimonial durant leur cycle de vie; la plus forte proportion de dendro-micro-habitat dans les lisières pourrait ainsi être une contribution importante à la préservation des cortèges associés, il en va de même avec les micro-habitats de nidification pour les apoïdes. Des analyses de données conjointes entre la disponibilité en micro-habitats et les observations de taxons qui peuvent en bénéficier pourraient approfondir la compréhension de ces liens.

Les services écosystémiques occupent le devant de la scène scientifique en écologie. Les recherches sur ce sujet montrent de plus en plus la grande difficulté à passer de l'observation d'un service potentiel (présence de l'espèce qui peut réaliser le service) à un service efficient, c'est dire qui procure une plus-value (ex: amélioration du rendement). Dans nos expérimentations, nous avons tenté de combler cette lacune. Ainsi, nous avons montré que les communautés d'oiseaux en lisières influent effectivement sur les populations de chenilles herbivores factices mais il reste à prouver que c'est vraiment le cas avec des chenilles vivantes et que cet effet modifie suffisamment la pression d'herbivorie pour le bénéfice du sylviculteur. Dans le cas de la pollinisation, les résultats montrent aussi un effet des lisières qui favoriserait les apoïdes, vecteur de pollinisation, mais ni les flux de pollen, ni le succès de pollinisation sur les fruits ne semblent influencés dans nos expériences. Les lisières sont donc bien susceptibles d'influer sur des services écosystémiques utiles aux agriculteurs et aux forestiers (le service de conservation de la biodiversité a été discuté précédemment), mais les connaissances restent pour le moment trop incomplètes pour faire des recommandations, d'autant plus que cette capacité à produire des services semble dépendre des caractéristiques des lisières (comme leur orientation pour la capacité à abriter des nids d'apoïdes). Des recherches restent encore nécessaires dans ce domaine.

Les lisières sont des composantes incontournables dans les paysages ruraux tempérés où les bois et bosquets restent très fréquents, notamment dans le grand sud-ouest de la France. De plus en plus de résultats concourent à souligner l'importance des processus qui se déroulent dans ou à travers les lisières pour la biodiversité et les services écosystémiques associés. Cependant, si les connaissances deviennent suffisantes pour comprendre ces processus, la question de leur pilotage, dans une perspective agroécologique par exemple, posera sans doute de nouvelles difficultés par la nécessité d'y impliquer plusieurs acteurs, agriculteur et forestiers. Il semble notamment que les forestiers peuvent avoir un poids fort sur certains services à l'agriculture comme la régulation de ravageurs ou la pollinisation. La façon dont se feront les arbitrages entre des pratiques dans les lisières qui seraient favorables à la foresterie et d'autres qui seraient favorables à l'agriculture posera sans doute question dans l'avenir. L'INRA, par son métaprogramme Ecoserv lancé récemment, envisage d'aborder ce type de question et le collectif constitué pour le projet Bilisse pourrait y apporter une contribution significative. Il s'agira alors de mieux inscrire les lisières dans les principes d'aménagements agroécologiques et sylvicoles des territoires.

En termes de perspectives et de conclusion provisoire, on peut dresser un bilan positif du projet Bilisse qui a ouvert des pistes de questions nouvelles en fédérant un collectif pertinent. La suite nécessitera de poursuivre l'exploitation de la grande masse de données acquises et de faire le lien avec d'autres projets qui concernent aussi les lisières, leur biodiversité et les services écosystémiques associés. Pour faire connaître ces acquis et agréger d'autres expériences, il faudra reprendre avec d'autres moyens plus adaptés l'idée d'une plateforme de diffusion et d'échange sur internet. Les recherches sur les lisières s'inscrivent pleinement dans la nécessaire convergence des préoccupations forestières et agricoles à l'échelle des territoires ruraux pour valoriser l'ensemble de leurs potentialités et des processus écologiques.