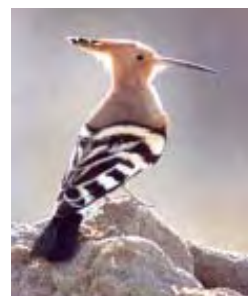


PARTIE 4 : ETUDE SCIENTIFIQUE REGIONALE SUR LE CRITERE 4 INDICATEURS DE BIODIVERSITE

Inge Van Halder, Luc Barbaro, Emmanuel Corcket, Hervé Jactel

UMR INRA 1202 BIOGECO
BIODiversité, Gènes et COmmunautés

Décembre 2006



ETUDE COMPLEMENTAIRE : Détermination de la biomasse aérienne du sous-bois de peuplements adultes de Pin maritime : contribution à la quantification des stocks de carbone forestier à l'aide d'indicateurs de couvert.

par
**Annabel Porté^{1*}, Raphaël Dulhoste¹, Sandra Lopez¹, Alexandre Bosc¹, Céline
Meredieu¹, Rémi Teissier² du Cros, Pierre Trichet¹, Frédéric Bernier⁴, Denis
Loustau³**

Avec la collaboration technique de : Stéphanie Arigoni¹, Francis Bourrinet², Régis Burlett¹, Nicolas Cheval⁴, Hannele Jaukinen¹,
Frédéric Lagane¹, Catherine Lambrot¹, Thierry Labbé¹, Michel Sartore¹, Valérie Savornin¹, Laurent Séverin⁴
1. INRA Unité de Recherches EPHYSE – 69 route d'Arcachon – 33612 Cestas Cedex

FORSEE Project www.iefc.net



Projet cofinancé par l'Union Européenne
Initiative Communautaire FEDER
INTERREG III B *Espace Atlantique*

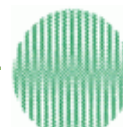


Table des matières

1. Introduction	3
1.1 Les indicateurs de gestion durable des forêts - le projet FORSEE	3
1.2 Les indicateurs de biodiversité.....	4
2. Démarche pour identifier les indicateurs indirects	6
2.1 Typologie des habitats pour la cartographie du paysage	6
2.2 Identification des indicateurs indirects	8
3. Etude de cas pour tester la démarche proposée	9
3.1 Zones d'étude	9
3.2 Echantillonnage de la biodiversité sur les zones d'étude.....	10
3.3 Analyse des communautés d'espèces pour obtenir une meilleure cartographie	12
3.4 Nouvelle typologie du paysage	17
3.5 Variables mesurées à l'échelle du peuplement	17
3.6 Variables mesurées à l'échelle du paysage	18
3.7 Modèles pour la richesse spécifique par groupe taxonomique	18
3.8 Modèle commun pour la richesse spécifique	19
3.9 Amélioration de la métrique de biodiversité.....	19
3.10 Modèles pour la richesse en spécialistes et généralistes par groupe taxonomique	20
3.11 Modèle commun pour la richesse spécifique en spécialistes et généralistes	20
3.12 Utilisation des indicateurs indirects pour évaluer l'effet de la gestion forestière	21
4. Discussion et perspectives	22
5. Bibliographie première partie	23

Article soumis à la revue Biodiversity and Conservation :

Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in pine plantation landscapes	24
--	-----------

Autre article réalisé dans le cadre du projet FORSEE sur le critère 1:

Détermination de la biomasse aérienne du sous-bois de peuplements adultes de Pin maritime : contribution à la quantification des stocks de carbone forestier à l'aide d'indicateurs de couvert.

1. Introduction

1.1 Les indicateurs de gestion durable des forêts – le projet FORSEE

La Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED), tenue à Rio de Janeiro en 1992, avait abouti à l'adoption unanime du concept de développement durable en tant que mode de développement basé sur l'équilibre entre les trois composantes économiques, sociales et environnementales. Lors de cette conférence, il avait été établi un guide de mise en œuvre du développement durable pour le 21^e siècle : l'Agenda 21. Ce guide devait être appliqué par toutes les nations engagées pour sa mise en place. Le chapitre 11 de l'Agenda 21, intitulé «Lutte contre le déboisement», s'intéressait plus particulièrement à l'application du développement durable au domaine forestier. Plusieurs initiatives ont ensuite été prises à travers le monde pour définir de manière plus opérationnelle et plus spécifique la notion de gestion durable des forêts.

Ainsi, en juin 1993 à Helsinki, la deuxième Conférence Ministérielle pour la Protection des Forêts en Europe (CMPFE) a fourni une réponse à l'échelle européenne aux problèmes soulevés par la CNUED dans le domaine forestier. Six critères de gestion durable des forêts ont été identifiés puis adoptés.

Les six critères d'Helsinki sont les suivants :

1. Conservation et amélioration appropriée des ressources forestières et leur contribution au cycle global du carbone
2. Conservation de la santé et de la vitalité des écosystèmes forestiers
3. Conservation et encouragement de la fonction de production des forêts (bois et non-bois)
4. Conservation et amélioration appropriée de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers
5. Conservation et amélioration appropriée de la fonction de protection dans la gestion forestière (notamment sol et eau)
6. Conservation d'autres bénéfices et conditions socio-économiques

Ensuite, une liste de vingt-sept indicateurs destinés à évaluer chacun des six critères précédents a aussi été adoptée lors du processus d'Helsinki. Ces indicateurs sont *« des variables ou des paramètres quantitatifs ou qualitatifs et fournissent des indications précises sur la situation d'un critère dans un contexte forestier déterminé. Ils permettent de définir ou d'interpréter par leurs variations les progrès ou le recul en direction de la gestion durable »*.

La liste des indicateurs évaluant les six critères a ensuite été améliorée au cours des deux CMPFE suivantes : à Lisbonne en 1998, puis à Vienne en 2003. La dernière liste effective est donc celle de Vienne. Les indicateurs figurant sur cette liste ont été le fruit d'un consensus politique mais n'ont pas tous été testés sur le terrain. Il convient donc désormais d'évaluer leur validité. C'est pour répondre à cet objectif que le projet européen FORSEE « gestion durable des **FOR**êts : un ré**SE**au de zones pilotes pour la mise en œuvre opérationnelle » a été lancé. Il propose d'évaluer la pertinence, la faisabilité et le coût de mise en œuvre des indicateurs de gestion durable des forêts à

l'échelle interrégionale. L'étude ici présentée porte sur le critère n° 4, relatif au maintien de la biodiversité. Les neuf indicateurs qui renseignent ce critère sont mentionnés dans le tableau 1.

Tableau 1 : Indicateurs relatifs au critère n°4 : « Conservation et amélioration appropriée de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers »

N°	Indicateur	Texte complet
4.1	Composition spécifique des arbres	Surface de forêts et autres terres boisées, classées par nombre d'espèce forestières présentes et par type de forêts
4.2	Régénération	Surface de régénération en peuplements forestiers équienne et en peuplements forestiers inéquienne, classés par type de régénération
4.3	Caractère naturel	Surface de forêts et autres terres boisées, classées en « non perturbées par l'homme », en « semi-naturelles » ou en « plantations », chacune par type de forêts
4.4	Espèces forestières introduites	Surface de forêts et autres terres boisées composées principalement d'espèces forestières introduites
4.5	Bois mort	Volume de bois mort sur pied et de bois mort au sol dans les forêts et autres terres boisées classé par type de forêt
4.6	Ressources génétiques	Surface gérée pour la conservation et l'utilisation des ressources génétiques forestières (conservation génétique in-situ et ex-situ) et surface gérée pour la production de semences forestières
4.7	Organisation du paysage	Organisation spatiale du couvert forestier du point de vue paysager
4.8	Espèces forestières menacées	Nombre d'espèces forestières menacées, classées conformément aux catégories de la Liste Rouge de l'IUCN, par rapport au nombre total d'espèces forestières
4.9	Forêts protégées	Surface de forêts et autres terres boisées protégées pour conserver la biodiversité, le paysage et des éléments naturels spécifiques, conformément aux recommandations d'inventaire de la CMPFE

Réalisé à partir de la source : <http://mcpfe.org>, Déclaration et résolutions de Vienne, 2003

Le projet FORSEE qui porte sur le critère de biodiversité est organisé en deux parties :

1. Une évaluation des indicateurs de biodiversité proposés à Vienne,
2. Une amélioration du système d'indicateurs et une proposition de nouveaux indicateurs.

Les études pour la première partie du projet ont été menées dans plusieurs régions européennes du réseau Forsee. Les résultats pour la région Aquitaine sont présentés dans un rapport régional regroupant tous les critères de gestion durable. La deuxième partie qui porte sur la proposition de nouveaux indicateurs n'a été réalisée qu'en Aquitaine. Ce sont ses résultats que nous présentons dans la première partie de ce rapport. Dans le cadre du projet FORSEE une étude détaillée a également été faite sur l'importance des habitats interstitiels dans les paysages de forêts cultivées pour la biodiversité des papillons de jour (rhopalocères). Le manuscrit d'un article avec les résultats de cette étude se trouve en deuxième partie de ce rapport.

1.2 Les indicateurs de la biodiversité

Le terme biodiversité dans le sens de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement de 1992 comprend toute la diversité du vivant, tant au niveau génétique, spécifique qu'écosystémique (Johnson, 1993). Il est clair qu'une telle diversité ne peut pas être mesurée. Même si on se limite au niveau de la richesse spécifique il reste impossible d'établir et de répéter des inventaires de toutes les espèces présentes (Duelli, 1997), sachant que les forêts abritent probablement plus de la moitié des espèces terrestres. La mise au point de paramètres plus facile d'utilisation, appelés indicateurs, qui seront corrélés à la biodiversité globale, est donc nécessaire (Duelli & Obrist, 2003). Ces indicateurs doivent être plus facilement mesurables, répétables et doivent fournir une estimation non biaisée de la diversité biologique. Deux grands types d'indicateurs peuvent être distingués : les indicateurs basés sur des inventaires d'espèces, appelés **indicateurs directs** ou indicateurs biotiques, et des indicateurs basés sur les caractéristiques des habitats et paysages favorables au maintien des espèces, appelés **indicateurs indirects** ou indicateurs structurels.

Parmi les indicateurs directs plusieurs types ont été proposés dans le passé, comme par exemple la présence ou l'abondance d'espèces clés, d'espèces parapluie ou d'espèces porte-drapeau. La fiabilité de cette approche reste néanmoins discutable et à améliorer (Favreau et al., 2006). Une autre approche consiste à utiliser la richesse d'un ou plusieurs taxons comme indicateur de la biodiversité. Mais une étude bibliographique récente (Wolters et al., 2006) a montré que, dans la plupart des cas, la richesse d'un taxon n'est pas corrélée avec celle de plusieurs autres taxons et si cette corrélation existe, elle est en général faible et même parfois négative. Malgré le fait que l'utilisation des indicateurs directs reste la première approche des écologistes pour désigner des espaces à protéger, la méthode reste donc à améliorer. En plus, les inventaires d'espèces sont en général coûteux et demandent l'intervention de spécialistes en taxonomie, notamment pour l'identification des invertébrés. Ceci explique que les inventaires sont souvent limités aux relevés de plantes et d'oiseaux et que les invertébrés, qui représentent la plus grande partie de la richesse totale, sont fréquemment exclus (Duelli, 1997).

En raison de ces difficultés méthodologiques et pratiques, une approche plus prometteuse semble être le développement d'indicateurs indirects, fondés sur la notion de facteurs clés mesurés à l'échelle de l'habitat et du paysage. Le raisonnement derrière ces indicateurs est que la présence des espèces est déterminée par des variables qui caractérisent la qualité et la quantité de l'habitat favorable à leur maintien mais aussi la composition et la structure du paysage autour des "taches" d'habitat. L'existence de cette relation a été montrée pour beaucoup de taxons (Mazerolle & Villard, 1999; Cushman & McGarigal, 2002; Jeanneret et al., 2003) et de nombreux processus expliquent la relation entre les caractéristiques du paysage et la présence des espèces. Ces processus écologiques, qui peuvent fonctionner à des échelles différentes, sont décrits par la théorie biogéographique des îles (Mac Arthur & Wilson, 1967), la théorie des métapopulations (Hanski, 1999) ou le concept de 'mosaïques' (Wiens, 1995; Duelli, 1997).

Si, parmi les variables qui décrivent l'habitat et le paysage, on peut sélectionner des variables clés significativement corrélées avec la richesse spécifique, on pourra alors utiliser ces variables comme indicateurs indirects de la biodiversité. Ces indicateurs ont en principe plusieurs avantages :

- ils sont moins coûteux à évaluer que les indicateurs directs parce qu'ils sont déjà décrits par des inventaires forestiers ou peuvent être renseignés à partir des photos aériennes ou satellitaires,
- ils peuvent être corrélés avec la richesse de plusieurs groupes taxonomiques,
- comme ces indicateurs sont des variables qui caractérisent le peuplement forestier et le paysage, ils peuvent être utilisés pour évaluer l'effet de changements dans la gestion forestière sur la biodiversité.

2. Démarche pour identifier les indicateurs indirects

L'identification des indicateurs indirects de biodiversité est basée sur la recherche d'une relation statistiquement significative entre la richesse en espèces et les variables qui décrivent l'habitat et le paysage. Avec la plus grande disponibilité en photos aériennes et satellitaires, le développement des systèmes d'information géographique (SIG) et les logiciels qui traitent ces informations, l'analyse des relations entre la biodiversité et le paysage fait l'objet d'un nombre croissant d'études scientifiques. Leurs résultats montrent que les variables de paysage sélectionnées dans les modèles explicatifs de la biodiversité dépendent fortement de la typologie des habitats utilisée pour créer la cartographie et de l'étendue du paysage analysé. C'est pour cette raison que nous présentons dans ce chapitre notre démarche méthodologique pour créer une typologie qui est basée sur la distribution des espèces présentes dans le paysage forestier. Ensuite nous proposons une méthode pour établir le lien entre la richesse et les variables qui décrivent l'habitat et le paysage et ainsi identifier des indicateurs indirects.

2.1 Typologie des habitats pour la cartographie du paysage

Les cartes de paysages sont souvent basées sur des photos aériennes ou des inventaires forestiers qui représentent une interprétation anthropogénique du paysage. La perception du paysage par une espèce peut être très différente en réalité et, en théorie, chaque espèce peut avoir une perception propre du paysage (Wiens, 1995 ; Mazerolle & Villard, 1999 ; Tews et al., 2004). Parce qu'il n'est pas réaliste de créer des cartes pour chacune des espèces, nous avons opté pour la création de cartes cohérentes avec la structure des communautés d'espèces, d'un même groupe taxonomique, inventoriées dans ces paysages (Li & Wu, 2004). Dans cette démarche nous distinguons quatre étapes.

Etape 1

Dans une première étape nous réalisons une cartographie initiale du paysage basée sur une typologie détaillée (typologie *à priori*, basée sur des photos aériennes et caractéristiques de la gestion forestière).

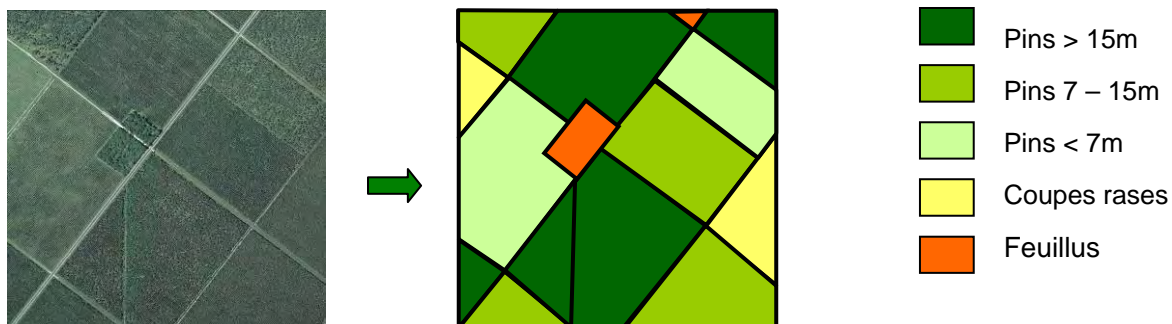


Figure 1 : Cartographie du paysage à partir des photos aériennes et basée sur une typologie *à priori*

Etape 2

Après avoir cartographié les paysages, nous échantillons plusieurs groupes taxonomiques dans les types d'habitat définis à l'étape 1 et dans des paysages différents.

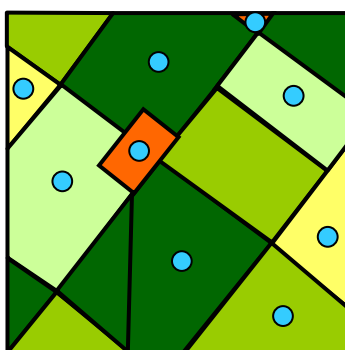


Figure 2 : Echantillonnage des taxons. En réalité la distance entre les points d'inventaire est plus importante pour éviter les problèmes de corrélation spatiale entre données d'inventaires.

Etape 3

Dans l'étape 3 une nouvelle typologie est développée grâce à l'analyse des assemblages d'espèces inventoriées dans les différents habitats *a priori*. Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour analyser les relations entre les assemblages d'espèces présentes et les différents types d'habitats, comme par exemple les Analyses Factorielles des Correspondances (AFC), les analyses de similarité entre groupes de relevés comme ANOSIM (Clarke, 1993) ou des analyses basées sur des espèces indicatrices, comme la méthode IndVal (Dufrene & Legendre, 1997).

La figure 3 montre comme exemple l'ordination des habitats *a priori* sur le plan formé par les deux premiers axes d'une AFC basée sur les relevés de papillons de jour dans des parcelles de feuillus et de pins de différents âges. Cette figure montre que les communautés présentes dans les feuillus sont différentes de celles présentes dans tous les types d'habitat "pin". Par contre les communautés présentes dans les pins ne se différencient pas par rapport aux classes d'âges. Afin de redéfinir une typologie plus cohérente avec la "lecture" des habitats par les papillons, nous devrions donc regrouper les habitats "pin" dans un seul type. Dans la nouvelle carte ainsi remaniée pour les papillons de jour on distinguerait par conséquent deux grands types forestiers, les feuillus et les pins (figure 4).

Ces analyses d'assemblages et ces redéfinitions de la typologie des paysages forestiers seront réalisées pour plusieurs groupes taxonomiques afin de rechercher une typologie commune.

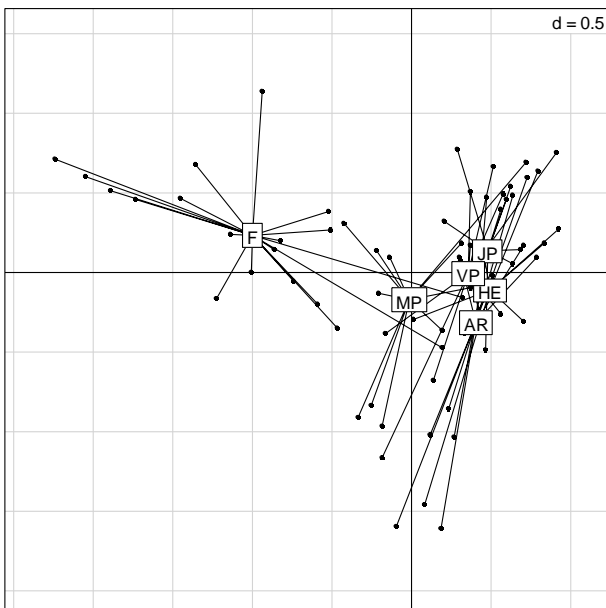


Figure 3 : Ordination des répliquats (taches) d'habitats définis *a priori* sur le plan formé par les axes 1 et 2 d'un AFC basée sur les inventaires de papillons. HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus.

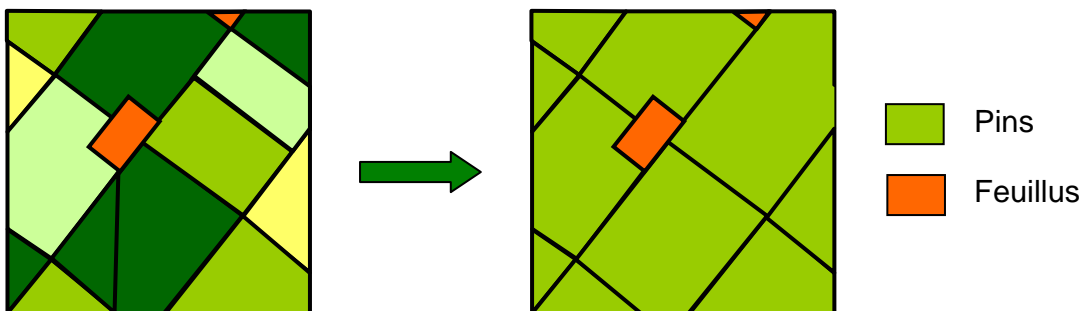


Figure 4 : Nouvelle typologie des habitats pour les papillons de jour.

Etape 4

Basée sur la nouvelle typologie paysagère, les variables de composition et de structure des paysages sont calculées autour de points d'inventaire. Comme l'échelle à laquelle les différents groupes taxonomiques répondent aux caractéristiques des paysages n'est pas connue *a priori*, ces variables sont calculées, autour des points d'inventaires, sur des zones circulaires de rayons croissant de 200 m à 800 m.

2.2 Identification des indicateurs indirects

L'identification des indicateurs indirects s'effectue en deux étapes. Dans une première étape nous établissons pour chaque taxon la relation entre la richesse spécifique et les variables qui caractérisent la tache d'habitat (le peuplement forestier) et le paysage.

Dans une deuxième étape nous cherchons un modèle commun pour les quatre taxons. Dans ce modèle commun les mêmes variables doivent expliquer la richesse de chaque taxon. Les trois critères de construction du modèle sont :

- La pertinence : le modèle doit être statistiquement significatif

- La parcimonie : le nombre de variables intégrées au modèle doit être le plus faible possible
- La précision : le coefficient de détermination (R^2 ajusté) doit être élevé.

3. Etude de cas pour tester la démarche proposée: indicateurs de biodiversité pour la forêt de pin maritime des Landes de Gascogne

3.1 Zones d'étude

Les zones d'étude se trouvent dans la forêt des Landes de Gascogne, située dans le sud-ouest de la France. Cette forêt de 1 million d'hectares est dominée par des plantations pures de Pin maritime (*Pinus pinaster*). Les pratiques de sylviculture actuelles sont caractérisées par un cycle de rotation court avec coupe rase tous les 40-50 ans et diverses pratiques intensives comme travail du sol, drainage, fertilisation, débroussaillage mécanique du sous-bois et plusieurs éclaircies. Les forêts de feuillus sont rares dans les Landes de Gascogne et se trouvent principalement le long des cours d'eau (ripisylves) ou en forme de peuplements isolés de quelques hectares (« îlots de feuillus »). Les milieux ouverts dans ce paysage sont principalement les coupes rases, les pare-feux et les champs agricoles.

A l'intérieur des Landes de Gascogne nous avons sélectionné six zones d'étude, toutes dominées par des plantations de pin maritime, mais avec des niveaux de fragmentation et d'hétérogénéité différents. En choisissant plusieurs zones nous estimons avoir une meilleure représentativité des variables à expliquer (richesse spécifique des différents taxons) et des variables explicatives (variables qui caractérisent le peuplement et le paysage). La localisation et la surface des différentes zones sont indiquées dans la figure 5 et le tableau 2.

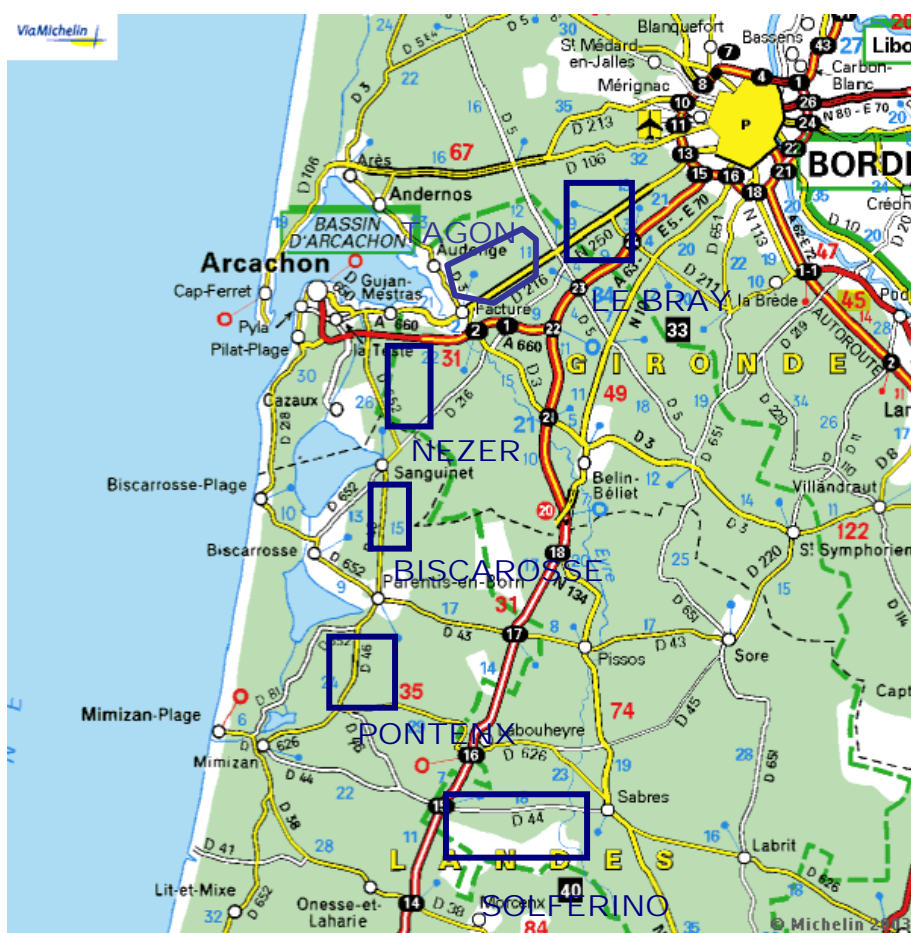


Figure 5 : Localisation des six zones d'étude

Nom de la zone	Superficie totale	Département
Le Bray	8600 ha	Gironde
Tagon (Biganos)	5000 ha	Gironde
Nezer	5350 ha	Gironde
Biscarosse	3620 ha	Landes
Pontenx-les-Forges	5180 ha	Landes
Solférino	10500 ha	Landes

Les six zones ont été décrites à l'aide d'une typologie "*a priori*" détaillée. Cette typologie, présentée dans le tableau 3, distingue six types d'habitat forestier: trois classes de hauteur de peuplements de pin maritime, deux types de coupes rases (herbacées et arbustives), et les boisements de feuillus. Les cartes ont été réalisées grâce au **Système d'Information Géographique (SIG) Arcview3.3**. Les supports utilisés sont les photos aériennes géo référencées de la *BD-Ortho* de l'Institut Géographique National (ortho-photographie couleur à 50 cm de résolution). L'attribution des différentes classes d'occupation du sol a ensuite été vérifiée sur le terrain et mis à jour si nécessaire.

Tableau 3 : Classification utilisée pour la description initiale des zones d'étude

Code	Description
<i>Habitats forestiers</i>	
HE	Coupes rases herbacées
AR	Coupes rases arbustives
JP	Jeunes pins : < 7 m
MP	Moyens pins : 7 - 15 m
VP	Vieux pins : > 15 m
F	Feuillus
<i>Habitats non-forestiers</i>	
PAR	Pare-feux
PRA	Prairies
AGR	Cultures
URB	Routes et zones urbaines

3.2 Echantillonnage de la biodiversité sur les zones d'étude

Dans les six types d'habitat forestier identifiés sur les cartes (les feuillus et les cinq stades de succession dans la sylviculture du pin maritime) les taxons suivants ont été inventoriés :

- les plantes vasculaires,
- les papillons rhopalocères
- les coléoptères carabiques,
- les oiseaux nicheurs.

Chaque taxon a été inventorié dans au moins deux zones différentes. Le tableau 4 donne pour chaque groupe taxonomique le nombre de parcelles inventoriées et les zones d'inventaire. Dans chaque parcelle au moins deux taxons ont été inventoriés et dans la zone de Tagon les quatre taxons ont été inventoriés dans 30 parcelles communes.

Tableau 4 : Nombre de parcelles inventoriées et zones d'inventaire pour chaque groupe taxonomique.

	Coupes rases herbacées	Coupes rases arbustives	Jeunes pins	Moyens pins	Vieux pins	Feuillus	Total	Zones
Plantes	12	9	11	13	13	15	73	Tagon, Solférino
Papillons	10	10	10	11	11	19	71	Tagon, Solférino
Carabes	5	5	13	6	7	14	50	Tagon, Biscarosse, Pontenx-les-Forges, Le Bray, Nezer
Oiseaux	5	5	13	6	7	15	51	Tagon, Biscarosse, Pontenx-les-Forges, Le Bray, Nezer

3.2.1 Méthode d'échantillonnage des plantes vasculaires

Les inventaires des plantes vasculaires ont été faits dans une placette homogène dans chaque parcelle. La méthode de Braun-Blanquet a été utilisée pour estimer l'abondance des espèces dans deux strates verticales : strate herbacée (0 -70 cm) et strate arbustive (70 cm - 7 m). Ces relevés ont été effectués en juin ou juillet 2004. Les données ont ensuite été transformées en % moyenne de recouvrement (Tableau 5).

Tableau 5 : Coefficients utilisés pour les relevés de végétation et transformations.

Coefficient de Braun-Blanquet	Nombre d'individus	Classe de recouvrement	Transformation pour l'analyse multivariée
r	1	indifférent	0.5 %
+	2-10	< 5 %	1 %
1	nombreux	< 5 %	2.5 %
2	quelconque	5-25 %	15 %
3	quelconque	25-50 %	37.5 %
4	quelconque	50-75 %	62.5 %
5	quelconque	> 75 %	87.50%

3.2.2 Méthode d'échantillonnage des papillons rhopalocères

Les papillons de jour ont été inventoriés selon la méthode des transects linéaires (Pollard & Yates, 1993). Dans chaque parcelle inventoriée les individus ont été comptés par espèce le long d'un itinéraire de 400 m de long et sur une largeur de 5 m. Les espèces sont pour la plupart identifiables à vue (dans la limite d'une bande de 5 m). Certaines espèces nécessitent cependant d'être capturées pour les identifier, c'est notamment le cas pour différencier *Thymelicus sylvestris* de *T. lineola*. Toutes les parcelles ont été visitées quatre fois entre le 14 mai et le 4 septembre 2004, ce qui

représente la période de vol de la grande majorité des espèces potentiellement présentes dans les parcelles inventoriées.

3.2.3 Méthode d'échantillonnage des coléoptères carabiques

La méthode de piégeage utilisée est celle des pièges à fosse. Ils sont composés d'un pot en verre de 50 cl de contenance et de 9 cm de diamètre rempli aux 2/3 d'un mélange de 2/3 d'eau et d'1/3 d'ammonium quaternaire, produit assurant une bonne conservation des échantillons (Barbaro et al., 2005). Chaque piège est couvert d'une petite plaque de bois surélevée afin de protéger le piège de la pluie. Le tri et l'identification ont été réalisés au laboratoire d'entomologie.

Sur les zones Biscarosse, Pontenx-les-Forges, Le Bray et Nezer les pièges ont été installés entre fin avril et début mai 2001 et relevés tous les mois jusqu'à mi-octobre 2001. Sur la zone du Tagon les carabes ont été échantillonnés du printemps à l'automne de 2002 ou du printemps à l'automne 2003.

3.2.4 Méthode d'échantillonnage des oiseaux

La méthode employée pour inventorier les oiseaux est celle des **Indices Ponctuels d'Abondance (IPA)**. Pour chaque parcelle, il s'agit d'effectuer deux passages de vingt minutes chacun (un en début de printemps et l'autre en début d'été), lors desquels l'on note l'indice d'abondance de chaque espèce selon la notation suivante : 1 pour un couple ou un mâle chanteur vu ou entendu, 0,5 pour un cri entendu ou un individu vu seul. L'indice d'abondance est plafonné à 5 par espèce puisque distinguer plus de 5 chanteurs différents au cours d'un même point d'écoute devient difficile en raison d'un phénomène de saturation de l'observateur (Barbaro *et al.*, 2005)

Sur les zones Biscarosse, Pontenx-les-Forges, Le Bray et Nezer les échantillonnages ont été réalisés en 2001, dans la zone du Tagon les oiseaux ont été inventoriés en 2002 ou en 2003.

3.3 Analyse des communautés d'espèces pour obtenir une meilleure cartographie

Pour chaque taxon deux types d'analyses ont été effectués afin de déterminer si les assemblages dans les différents types d'habitats se différencient:

1. Analyse Factorielle de Correspondance (AFC)
2. Analyse de Similarité (ANOSIM)

La représentation graphique des résultats d'un AFC indiquant la position des types de parcelles permet une interprétation visuelle des différences entre assemblages par rapport aux types d'habitat.

Pour calculer les AFCs les espèces rares dans les relevés ont été éliminées. Pour les plantes et papillons les espèces présentes seulement dans un ou deux relevés ont été supprimées, pour les oiseaux les espèces présentes dans seulement un à trois relevés. Vu le grand nombre d'espèces de carabes avec une très faible fréquence, seules les espèces présentes dans seulement un relevé ont été supprimées. Les abondances des papillons et

des carabes ont ensuite été transformées en $\log(n+1)$ pour atténuer l'effet des espèces dominantes.

Pour analyser si les communautés d'espèces présentes dans les différents types habitats sont significativement différentes nous avons utilisé des tests ANOSIM entre groupes deux à deux (pairwise ANOSIM test). Ces tests ont été fait sur une matrice de dissimilarité de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998). Une correction de Bonferroni a été appliquée à la significativité des valeurs de P ($P < 0.05/15 = 0.003$)

Les analyses statistiques ont été fait en R en utilisant le package 'ade4' pour calculer les AFC et le package 'vegan' pour calculer la matrice de Bray-Curtis et les tests ANOSIM.

3.3.1 Communautés de plantes

Dans les 73 parcelles inventoriées, au total 120 espèces de plantes ont été observées et 55 espèces non rares ont été conservées pour l'analyse. Les deux premiers axes de l'AFC (basée sur une matrice de 55 espèces x 73 parcelles) expliquent respectivement 15.5 % et 9.1 % de l'inertie. La figure 6 de l'AFC montre clairement que les communautés d'espèces présentes dans les feuillus se distinguent des communautés présentes dans les pins. Par contre les communautés présentes dans les pins de différents âges ne se distinguent pas les uns par rapport aux autres.

Le Tableau 6 montre les résultats des valeurs de R obtenues dans les différents tests appariés d'ANOSIM. Les résultats de ces tests confirment ceux de l'AFC : les communautés des feuillus se distinguent significativement des communautés des pins, mais entre les différents classes d'âges des pins il n'y pas de différence significative.

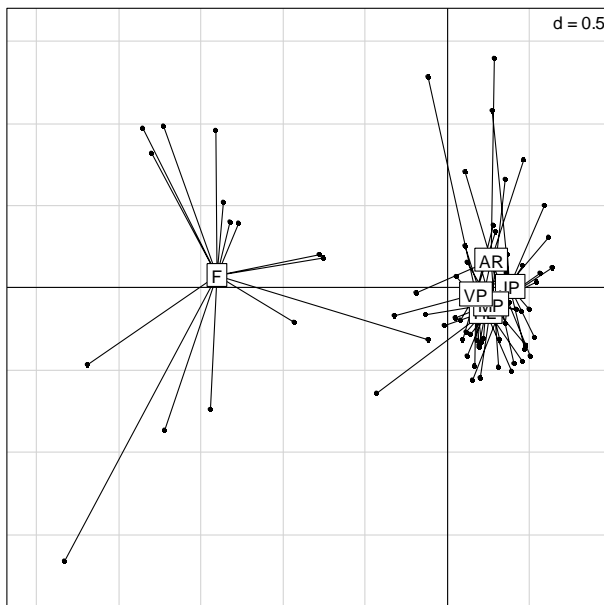


Figure 6 : Ordination des stations sur le plan formé par les axe 1 et 2 d'un AFC basée sur les relevés de végétation. HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

Tableau 6 : Valeurs de ANOSIM-R (appariés) pour les différentes combinaisons d'habitat pour les plantes. Les valeurs marqués avec un * ont un $P < 0.05$. Les valeurs marqués avec ** sont significatives après correction de Bonferroni ($P < 0.05/15 = 0.003$). HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

R-ANOSIM	HE	AR	JP	MP	VP
HE					
AR	0.17*				
JP	0.21*	0.10			
MP	0.04	0.08	0.07		
VP	0.05	0.13	0.15*	-0.03	
F	0.70**	0.76**	0.84**	0.74**	0.15**

3.3.2 Communautés de papillons

Dans les 71 parcelles inventoriées au total 1801 individus de papillons ont été observés, appartenant à 41 espèces dont 27 non rares. Les deux premiers axes de l'AFC (basée sur une matrice de 27 espèces x 73 parcelles) expliquent respectivement 16.0 % et 11.2 % de l'inertie. La figure 7 de l'AFC montre que l'ordination des papillons est comparable à celle des plantes: les communautés d'espèces présentes dans les feuillus se distinguent des communautés présentes dans les pins et les communautés présentes dans les pins ne se distinguent pas par rapport aux classes d'âge des pins.

Le Tableau 7 montre les résultats des valeurs de R obtenues dans les différents tests appariés d'ANOSIM. Les résultats de ces tests confirment ceux de l'AFC : les communautés des feuillus se distinguent des communautés des pins, mais entre les différents classes d'ages des pins il n'y a pas de différence significative.

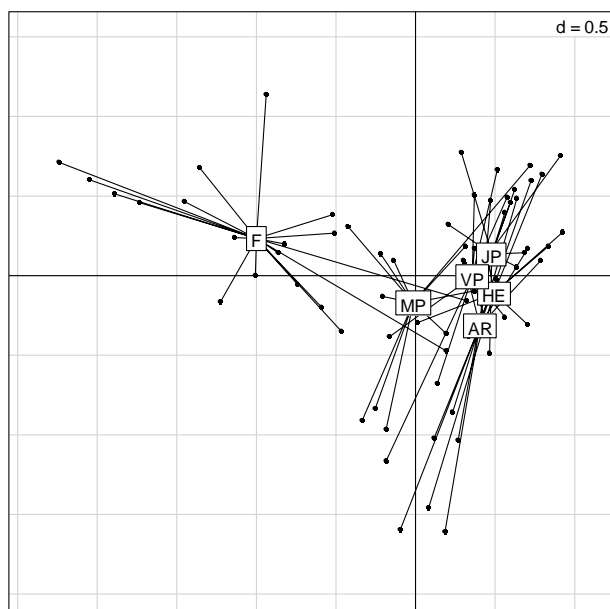


Figure 7 : Ordination des stations sur le plan formé par les axes 1 et 2 d'un AFC basée sur les inventaires de papillons. HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

Tableau 7 : Valeurs de ANOSIM-R (appariés) pour les différentes combinaisons d'habitat pour les papillons de jour. Les valeurs marquées avec un * ont un $P < 0.05$. Les valeurs marquées avec ** sont significatives après correction de Bonferroni ($P < 0.05/15 = 0.003$). HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

R-ANOSIM	HE	AR	JP	MP	VP
HE					
AR	-0.07				
JP	0.02	0.01			
MP	0.20*	0.19*	0.14*		
VP	0.07	0.16*	0.03	0.07	
F	0.73**	0.74**	0.65**	0.44**	0.60**

3.3.3 Communautés de carabes

Au total 42 espèces de carabes ont été observées dans les 50 parcelles inventoriées. Les relevés de carabes se caractérisent par le grand nombre d'espèces rares. Presque la moitié des espèces a été observée dans une parcelle et dans trois parcelles aucun carabe n'a été trouvé dans les pièges.

Les deux premiers axes de l'AFC (basée sur une matrice de 22 espèces x 46 parcelles) expliquent respectivement 13.7 % et 11.4 % de l'inertie. La figure 8 de l'AFC montre que le premier axe correspond avec un gradient de hauteur des peuplements avec les feuillus, les vieux et les moyens pins dans la partie gauche de la figure et les jeunes pins à droite. Par contre on n'observe pas, sur ce plan factoriel, de séparation entre les communautés des carabes présentes dans les feuillus et dans les vieux pins ou pins moyens.

Tableau 8 montre les résultats des valeurs de R obtenues dans les différents tests appariés d'ANOSIM. Les résultats de ces tests montrent une différence entre les communautés des feuillus et des jeunes pins et entre feuillus et vieux pins. L'interprétation de l'AFC et de tests ANOSIM semble moins claires pour les carabes que pour les autres groupes, probablement parce que le nombre d'espèces rares est élevé parmi les carabes (seules huit espèces sont présentes dans au moins 4 parcelles).

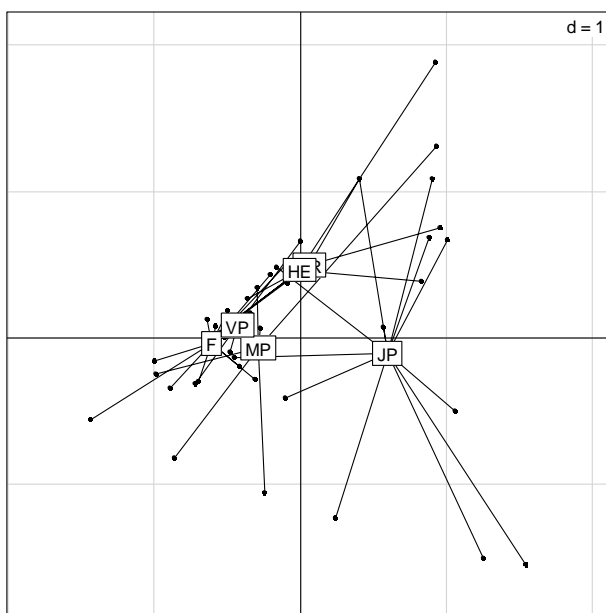


Figure 8 : Ordination des stations sur le plan formé par les axes 1 et 2 d'un AFC basée sur les inventaires de carabes. HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

Tableau 8 : Valeurs de ANOSIM-R (appariés) pour les différentes combinaisons d'habitat pour les carabes. Les valeurs marquées avec un * ont un $P < 0.05$. Les valeurs marquées avec ** sont significatives après correction de Bonferroni ($P < 0.05/15 = 0.003$). HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

R-ANOSIM	HE	AR	JP	MP	VP
HE					
AR	-0.10				
JP	-0.01	-0.09			

MP	0.08	0.10	0.26*		
VP	0.18	0.13	0.04	0.18	
F	0.32*	0.39*	0.35**	0.45**	-0.07

3.3.4 Communautés d'oiseaux nicheurs

Au total 67 espèces d'oiseaux ont été observées dans les 51 parcelles inventoriées. Les deux premiers axes de l'AFC (basée sur une matrice de 52 espèces x 51 parcelles) expliquent respectivement 24.7 % et 9.9 % de l'inertie. La figure 9 de l'AFC montre que le premier axe correspond avec un gradient de hauteur des peuplements avec les feuillus et vieux pins sur le côté gauche du plan factoriel, les pins moyens au milieu et les jeunes pins et coupes rases arbustives à droite. On observe sur cette figure également une séparation entre les communautés des oiseaux de feuillus et de pins.

Tableau 9 montre les résultats des valeurs de R obtenues dans les différents tests appariés d'ANOSIM. Les résultats de ces tests confirment ceux de l'AFC avec une différence significative entre les communautés des feuillus et des pins, à l'exception des vieux pins, et une différence entre les vieux pins et jeunes pins. L'ordination des oiseaux se distingue donc des ceux des plantes et papillons par le fait qu'on observe des différences entre les communautés dans les vieux pins et jeunes pins.

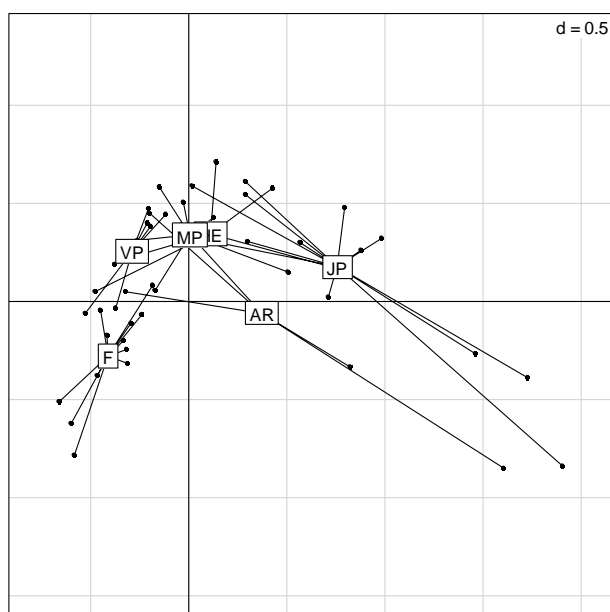


Figure 9 : Ordination des stations sur le plan formé par les axes 1 et 2 d'un AFC basée sur les inventaires d'oiseaux. HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

Tableau 9 : Valeurs de ANOSIM-R (appariés) pour les différentes combinaisons d'habitat pour les oiseaux. Les valeurs marquées avec un * ont un $P < 0.05$. Les valeurs marquées avec ** sont significatives après correction de Bonferroni ($P < 0.05/15 = 0.003$). HE - coupes rases herbacées, AR - coupe rases arbustives, JP - jeunes pins, MP - moyens pins, VP - vieux pins, F - Feuillus

R-ANOSIM	HE	AR	JP	MP	VP
HE					
AR	-0.18				
JP	0.10	0.20*			
MP	-0.16	0.08	0.17		
VP	0.25*	0.16	0.46**	0.18	
F	0.64**	0.52**	0.82**	0.70**	0.08

3.4 Nouvelle typologie du paysage

Les analyses des communautés des quatre groupes taxonomiques ont mis en évidence pour tous les groupes des différences entre les communautés observées dans les feuillus et les pins. Pour les oiseaux une différence entre les communautés dans les peuplements de pins fermés (moyens et vieux) et ouverts (jeunes et coupes rases) a également été montrée. Cette différence semble également exister pour les carabes, mais d'une façon moins nette.

Nous avons donc simplifié la typologie des habitats en gardant les feuillus comme type à part entière mais en ne distinguant que deux types de pins : pins ouverts (coupes rases et jeunes pins) et pins fermés (moyens pins et vieux pins), comme indiqué dans le tableau 10.

Tableau 10 : Typologie utilisée pour la description initiale et définitive des zones d'étude

Code	Typologie initiale	code	Typologie définitive
Habitats forestiers			
HE	Coupes rases herbacées	POUV	coupes rases et pins < 7 m
AR	Coupes rases arbustives	POUV	coupes rases et pins < 7 m
JP	Jeunes pins : < 7 m	POUV	coupes rases et pins < 7 m
MP	Moyens pins : 7 - 15 m	PFERM	pins > 7 m
VP	Vieux pins : > 15 m	PFERM	pins > 7 m
F	Feuillus	F	Feuillus
Habitats non forestiers			
PAR	Parefeux	PAR	Parefeux
PRA	Prairies	PRA	Prairies
AGR	Cultures	AGR	Cultures
URB	Routes et zones urbaines	URB	Routes et zones urbaines

3.5 Variables mesurées à l'échelle du plot

Les variables stationnelles mesurées à l'échelle de la parcelle sont indiquées dans le tableau 11. Le pourcentage de recouvrement des espèces végétales dominantes ou groupes d'espèces dominantes ont été inclus dans ces variables parce qu'elles caractérisent et structurent la végétation et sont potentiellement liées avec la présence et la richesse d'autres espèces végétales ou animales.

Tableau 11 : variables stationnelles mesurées à l'échelle de la parcelle

Code	Description
hautmax	hauteur moyenne de la strate maximale (arborée, arbustive ou herbacée)
%arbo	% recouvrement strate arborée
%arbu	% recouvrement strate arbustive
%herb	% recouvrement strate herbacée
%sol	% sol nu
%Mcaer	% recouvrement <i>Molinia caerulea</i>
%autgram	% recouvrement autres graminées
%Paqui	% recouvrement <i>Pteridium aquilinum</i>
%Cv-Ec	% recouvrement <i>Calluna vulgaris</i> et <i>Erica cinerea</i>
%Umin	% recouvrement <i>Ulex minor</i>

%Ueur % recouvrement Ulex europeus

3.6 Variables mesurées à l'échelle du paysage

Afin de réaliser des analyses paysagères nous avons créé des zones circulaires autour du centre des placettes inventoriées. Pour ces zones circulaires, plusieurs rayons ont été testés (variant de 200 m, 400 m, 600 m à 800 m soit des paysages variant de 12 à 200ha) pour analyser à quelle échelle les relations entre richesse d'espèces et indices paysagers sont les plus significatives et pertinentes.

L'analyse paysagère se base sur des mesures de composition et de structure des paysages autour des parcelles inventoriées. La composition est représentée par la proportion de chaque type d'habitat au sein du paysage. Les mesures de structure incluent des indices d'hétérogénéité et de fragmentation du paysage (compris dans la zone circulaire). Les indices ont été calculés avec le logiciel d'analyse spatiale *Fragstats 3.3* à partir des cartes transformées préalablement en grilles d'une taille de 2.5 m (McGarigal et al., 2002) et utilisant la typologie "simplifiée". Les variables paysagères calculées sont indiquées dans le tableau 12.

Tableau 12 : variables caractérisantes le paysage dans les zones circulaires centrées sur les parcelles inventoriées. Chaque variable a été calculée pour un rayon de 200 m, 400 m, 600 m et 800 m.

Code	Description
	Composition du paysage
%POUV	% coupes rases et jeunes pins (< 7m) (= pins ouverts)
%PFERM	% moyens et vieux pins (> 7m) (pin fermés)
%F	% feuillus
%PAR	% pare-feux
%URB	% routes et zones urbaines
%AGR	% cultures
%PRA	% prairies
	Hétérogénéité et fragmentation du paysage
PD	Patch Density
ED	Edge Density
PRD	Patch Richness Density
SHAPE	SHAPE-index
SHDI	Shannon Diversity Index
SHEI	Shannon Evenness Index

3.7 Modèles pour la richesse par groupe taxonomique

Pour établir une relation entre la richesse de chaque groupe et les variables du peuplement et du paysage, nous avons utilisé des Modèles Linéaires Généraux. Pour construire ces modèles nous avons d'abord effectué un ANOVA à un facteur avec le type d'habitat comme facteur. Les trois types d'habitat distingués dans les analyses des communautés ont été pris en compte : feuillus, pins fermés et pins ouverts. Ensuite les résidus de cette analyse ont été utilisés comme variable dépendante dans une régression multiple pas à pas ascendante (F to enter = 4.0) en utilisant les variables de peuplement et de paysage comme prédicteurs continus.

Les variables sélectionnées ont ensuite été utilisées pour construire un modèle linéaire général avec l'habitat comme prédicteur catégoriel et les variables sélectionnées

du peuplement et du paysage comme prédicteurs continus. Les analyses ont été faites avec le logiciel Statistica, version 7.1

Le tableau 13 montre les résultats de ces modèles pour les quatre groupes taxonomiques. Le modèle est significatif pour chaque groupe, mais les variables explicatives sont différentes entre les groupes. Pour les papillons, par exemple, seules certaines variables du peuplement sont sélectionnées et pour les oiseaux une combinaison de variables de peuplement et du paysage ont été retenues.

Tableau 13 : Modèles linéaires généraux pour la richesse des quatre taxons. Les abréviations des variables sont expliquées dans le tableau 11 et 12. Les chiffres pour les variables paysage indiquent le rayon de la zone circulaire en mètres.

	type d'habitat	variables peuplement					variables paysage						R ² aj.	P			
		% Cv+Ec	% autgram	% Umin	F 400	F 800	PFERM 600	AGR 400	AGR 800	SHDI 800	PRD 600	PD 800			SHAPE 800		
plantes	x					x			x							0.16	0.003
papillons	x	x	x													0.12	0.019
carabes	x											x	x	x		0.44	<0.0001
oiseaux	x	x		x	x		x	x		x						0.71	<0.0001

3.8 Modèle commun pour la richesse

Un modèle commun a été construit en sélectionnant les variables communes entre taxons et en se limitant à une seule taille de zone circulaire (800m). L'objectif est de trouver un modèle qui est statistiquement significatif, qui intègre un nombre faible de variables et qui a un R² ajusté élevé. Nous avons obtenu un modèle significatif pour trois des quatre taxons en utilisant cinq variables, deux de peuplement et trois de paysage (Tableau 14).

Tableau 14 : Modèle linéaire général avec les mêmes variables pour les quatre taxons. Les variables marquées (x) ne sont pas significatives dans le modèle. Les abréviations des variables sont expliquées dans les tableaux 11 et 12.

	type d'habitat	variables plot		variables paysage			R ² aj.	P
		% Cv+Ec	% autgram	PFERM 800	AGR 800	PD 800		
plantes	(x)	x	(x)	(x)	x	(x)	0.14	0.015
papillons	(x)	x	x	(x)	(x)	(x)	0.10	0.064
carabes	(x)	(x)	(x)	(x)	(x)	x	0.21	0.016
oiseaux	x	(x)	(x)	(x)	x	(x)	0.51	<0.0001

3.9 Amélioration de la métrique de biodiversité

Comme le R² des modèles obtenus est assez faible nous avons opté pour un changement de métrique pour la biodiversité. Les relevés d'espèces sont souvent caractérisés par la présence des espèces rares. Ces espèces ne sont pas forcément des

espèces menacées au niveau régional ou national, mais peuvent être des espèces peu fréquentes dans les habitats forestiers. Il est possible que la présence de ces espèces perturbe la relation entre la métrique de la biodiversité et les variables du peuplement et du paysage forestiers.

Nous avons utilisé la méthode IndVal (Dufrene & Legendre, 1997) pour sélectionner des espèces qui sont caractéristiques d'au moins un des trois types d'habitat (espèces spécialistes d'un habitat ou généralistes des trois habitats). En utilisant cette méthode nous éliminons les espèces rares et les espèces qui ne sont pas fidèles aux habitats forestiers.

Le Tableau 15 montre les résultats de ces analyses IndVal. Pour chaque taxon le nombre d'espèces spécialistes est plus élevé pour les feuillus que pour les pins, ce qui confirme les analyses précédentes qui ont montré des différences entre les communautés des feuillus et des pins. Le nombre total de spécialistes est néanmoins faible et ne permet pas de faire des analyses en n'utilisant que les espèces spécialistes. Nous avons donc également intégré les espèces généralistes "forestières".

Tableau 15 : Nombre d'espèces total et le nombre de spécialistes, généralistes et la somme des spécialistes et généralistes par taxon

	Nombre d'espèces	Spécialistes Feuillus	Spécialistes Pins fermés	Spécialistes Pins ouverts	Généralistes 3 habitats	Nombre total de spécialistes et généralistes
plantes papillons	120	12	6	7	19	44
carabes	41	4	1	3	15	23
oiseaux	42	4	1	1	3	9
	67	18	0	8	20	46

3.10 Modèles pour la richesse en spécialistes et généralistes par groupe taxonomique

Le nombre d'espèces spécialistes et généralistes (dernière colonne de tableau 15) a été utilisé comme nouvelle mesure de biodiversité et les modèles linéaires généraux ont été calculés comme décrite dans le paragraphe 3.7. Le tableau 16 montre les résultats de ces modèles par taxon. Les modèles obtenus ont un R² égal ou supérieur aux R² obtenus avec la richesse globale comme métrique de biodiversité.

Tableau 16 : Modèles linéaires mixtes pour la richesse des spécialistes et généralistes des quatre taxons. Les abréviations des variables sont expliquées dans le tableau 11 et 12. Les chiffres pour les variables paysage indiquent le rayon du buffer en mètres.

	type habitat	variables plot				variables paysage										R ² aj.	P	
		% herb	% Cv+Ec	% autgram	AGR 600	F 400	F 800	PFERM 600	PFERM 800	POUV 600	POUV 800	URB 800	SHEI 200	PR 400	SHAPE 600			
plantes	x	x		x			x										0.32	<0.0001
papillons	x	x	x	x													0.21	0.002
carabes	x						x			x	x	x	x				0.44	<0.0001
oiseaux	x				x	x		x	x						x	x	0.54	<0.0001

3.11 Modèle commun pour la richesse en spécialistes et généralistes

Un nouveau modèle commun a été construit en utilisant la richesse en spécialistes et généralistes comme variable explicative et en sélectionnant les variables communes entre taxons et en se limitant à une seule taille de zone circulaire (800m). Nous avons obtenu un modèle significatif pour les quatre taxons en utilisant sept variables, trois du peuplement et quatre du paysage. Les variables du paysage sélectionnées sont des variables qui décrivent la composition du paysage pour les types d'habitat dominant; les indices d'hétérogénéité et fragmentation n'ayant pas été retenus par le modèle.

Tableau 17: Modèle linéaire général avec les mêmes variables pour les quatre taxons. Les variables marquées () ne sont pas significatives dans le modèle. Les + et - indiquent si les coefficients ont une valeur positive ou négative. Les abréviations des variables sont expliquées dans les tableaux 11 et 12.

	type d'habitat	variables peuplement			variables paysage				R ² aj.	P
		% herb	% Cv+Ec	% autgram	F 800	PFERM 800	POUV 800	AGR 800		
plantes	x	-	(+)	+	(+)	(+)	(+)	(+)	0.42	<0.0001
papillons	(x)	+	-	+	(-)	(-)	(-)	(-)	0.18	0.014
carabes	(x)	(+)	(-)	(+)	(-)	(+)	-	+	0.25	0.013
oiseaux	x	(+)	(-)	(+)	(-)	-	(-)	+	0.57	<0.0001

En se basant sur cette nouvelle mesure de biodiversité nous avons donc identifié des indicateurs indirects de la biodiversité dans le paysage forestier des Landes de Gascogne.

Les indicateurs indirects que nous proposons pour la richesse en espèces de plantes, carabes, papillons et oiseaux, caractéristiques des habitats forestiers inventoriés dans la forêt des Landes de Gascogne, sont donc les suivants:

- ***type d'habitat:*** pins ouverts, pins fermés ou feuillus
- ***composition du sous-bois:*** % recouvrement en herbacées, en bruyère (*callune et cendré*) en graminées
- ***composition du paysage:*** proportion de pins ouverts, pins fermés, feuillus et terrains agricoles dans un rayon de 800m (surface de 200ha)

Des analyses ultérieures sont cependant nécessaires pour permettre la validation de ce modèle en utilisant des données indépendantes, aussi bien pour vérifier la pertinence des variables sélectionnées que la valeur des paramètres du modèle.

3.12 Utilisation des indicateurs indirects pour évaluer l'effet de la gestion forestière

Une fois que le modèle est validé et sa robustesse testée, les applications de la méthode des indicateurs indirects peuvent être multiples. Il est possible d'analyser l'effet des changements de la gestion forestière sur la biodiversité si ces changements affectent les indicateurs indirects. La figure 10 montre comme exemple l'effet d'une réduction de la strate herbacée sur la richesse en spécialistes et généralistes pour trois taxons (tous les coefficients des variables caractérisant la composition du "sous-bois" sont dans cet exemple réduit à 0). Pour cette analyse un sous-ensemble de 30 parcelles dans la zone Tagon a été sélectionné où tous les taxons ont été inventoriés. Parmi les trois taxons étudiés (les plantes ont été exclues car par hypothèse réduite à néant par l'élimination de la strate herbacée), les papillons sont les plus affectés par une réduction de la végétation. La plupart des espèces de papillons dépendent de la composition de la végétation (plantes hôtes pour les larves et plantes nectarifères pour les adultes) et il est donc logique que ce groupe réagisse le plus fort aux changements de la strate herbacée. La figure 10 montre également que pour ces trois taxons la diminution de la richesse est la plus élevée dans les pins ouverts (jeunes pins et coupes rases). Là encore les résultats

du modèle sont cohérents, parce que la strate arborée étant absente dans les milieux ouverts, la majorité des espèces présentes doit dépendre de la strate herbacée et/ou arbustive.

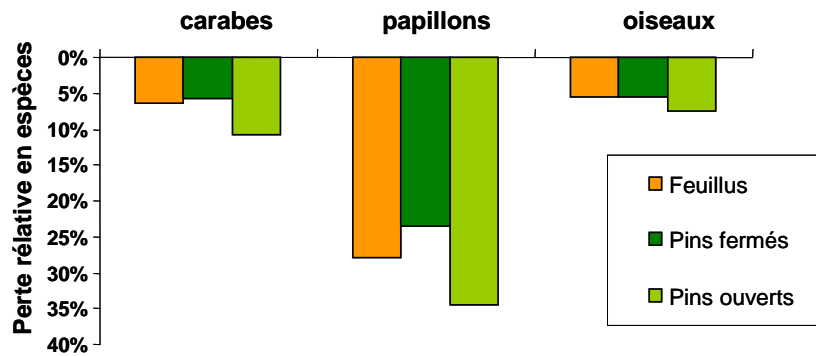


Figure 10 : Perte relative en espèces de carabes, papillons et oiseaux dans trois types d'habitat si on élimine le sous-bois. Analyse faite sur un sous-ensemble de 30 parcelles dans la zone Tagon où les trois taxons ont été inventoriés dans les mêmes parcelles.

4. Discussion et perspectives

Dans les chapitres précédents nous avons proposé une démarche pour identifier des indicateurs indirects et nous avons validé cette démarche dans une étude de cas dans les Landes de Gascogne. La prochaine étape sera de valider ce modèle, soit en utilisant un sous-ensemble des données pour construire le modèle et en validant ce modèle sur un autre sous-ensemble indépendant, soit en testant le modèle sur des nouveaux relevés d'espèces. Il sera également intéressant de tester la robustesse du modèle en utilisant d'autres types d'analyses statistiques (GLM ou PLS par exemple). Les régressions multiples sont en effet sensibles à la colinéarité entre variables explicatives et les jeux de données biologiques montrent presque toujours des corrélations plus ou moins fortes.

L'analyse des données a également montré que la métrique de la biodiversité affecte la sélection des indicateurs indirects. Dans cette étude nous avons choisi d'utiliser le nombre d'espèces comme métrique de biodiversité, mais d'autres métriques peuvent également être testées comme le nombre d'espèces forestières, le nombre d'espèces menacées ou des indices de diversité. Le choix des métriques dépend aussi des objectifs liées à la conservation de la biodiversité : la conservation des espèces (métrique ciblée sur les espèces menacées), la résilience écologique (métrique ciblée sur la diversité en espèces) ou la lutte biologique par des ennemis naturels (ciblée sur les prédateurs et parasitoïdes) (Duelli & Obrist, 2003).

Une fois le modèle validé pour la forêt landaise, il sera intéressant de tester la même approche dans d'autres paysages et régions. Dans le projet FORSEE des inventaires comparables ont été faits dans le nord de l'Espagne et au Portugal et il semble envisageable de tester l'approche dans des paysages très différents avec une plus grande hétérogénéité et avec des plantations d'arbres exotiques comme l'eucalyptus et le pin radiata.

Le modèle commun pour les espèces généralistes et spécialistes montre également qu'il existe des réponses contradictoires aux indicateurs indirects. Le pourcentage de recouvrement par la végétation herbacée a par exemple un effet positif sur la richesse en papillons, mais un effet négatif sur la richesse en plantes. Ainsi, le pourcentage de végétation herbacée est très corrélé ($r=0.68$) avec le recouvrement par la Molinie. Cette plante favorise la présence de certains papillons comme *Coenonympha oedippus*, *Minois dryas* et *Heteropterus morpheus* qui utilisent la Molinie comme plante-hôte (Bink, 1992). Ces espèces sont en plus menacées en Europe ou en régression en France (Van Swaay & Warren, 1999 ; Lafranchis, 2000). Par contre un fort recouvrement par la Molinie empêche d'autres plantes à germer et à s'installer et réduit donc la richesse en plantes. Ces effets opposés sur la richesse soulignent la nécessité de définir des objectifs de conservation puisque les modifications de la gestion des peuplements et de l'aménagement du paysage auront des conséquences forcément contradictoires pour la biodiversité de différents groupes taxonomiques.

5. Bibliographie

- Barbaro, L., Pontcharraud, L., Vetillard, F., Guyon, D. and 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.
- Bink, F. A. (1992) *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*, Schuyt & Co, Haarlem.
- Clarke, K. R. (1993) Nonparametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure, *Australian Journal of Ecology*, **18**, 117-143.
- Cushman, S. A. and McGarigal, K. (2002) Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships, *Landscape Ecology*, **17**, 637-646.
- Duelli, P. (1997) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **62**, 81-91.
- Duelli, P. and Obrist, M. K. (2003) Biodiversity indicators: the choice of values and measures, *Agriculture Ecosystems & Environment*, **98**, 87-98.
- Dufrêne, M. and Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach, *Ecological Monographs*, **67**, 345-366.
- Favreau, J. M., Drew, C. A., Hess, G. R., Rubino, M. J., Koch, F. H. and Eschelbach, K. A. (2006) Recommendations for assessing the effectiveness of surrogate species approaches, *Biodiversity and Conservation*, **15**, 3949-3969.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation ecology*, Oxford University Press Inc., New York.
- Jeanneret, P., Schupbach, B. and Luka, H. (2003) Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes, *Agriculture Ecosystems & Environment*, **98**, 311-320.
- Johnson, S. P. (1993) *The Earth Summit: The United Nations Conference on Environment and Development (UNCED)*, Graham and Trotman, London.
- Lafranchis, T. (2000) *Les papillons de jour en France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*, Biotope, Mèze (France).
- Legendre, P. and Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*, second English edition, Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Li, H. B. and Wu, J. G. (2004) Use and misuse of landscape indices, *Landscape Ecology*, **19**, 389-399.
- Mac Arthur, R. H. and Wilson, E. O. (1967) *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Mazerolle, M. J. and Villard, M. A. (1999) Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review, *Ecoscience*, **6**, 117-124.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., Neel, M. C. and Ene, E. (2002) *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps*. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.
- Pollard, E. and Yates, T. J. (1993) *Monitoring butterflies for Ecology and Conservation*, Chapman & Hall, London.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. and Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures, *Journal of Biogeography*, **31**, 79-92.
- Van Swaay, C. A. M. and Warren, M. S. (1999) *Red Data book of European butterflies (Rhopalocera)*. Council of Europe Publishing, Strasbourg.
- Wiens, J. A. (1995) Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation, *Ibis*, **137**, 97-104.
- Wolters, V., Bengtsson, J. and Zaitsev, A. S. (2006) Relationship among the species richness of different taxa, *Ecology*, **87**, 1886-1895.

Article soumis au numéro spécial de la revue Biodiversity and Conservation, sur la biodiversité dans les forêts de plantation

Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in pine plantation landscapes

Inge van Halder · Luc Barbaro · Emmanuel Corcket · Hervé Jactel

I. van Halder () · L. Barbaro · H. Jactel

UMR1202 Biodiversité, Gènes et Communautés, Entomologie Forestière et Biodiversité, INRA, 69 Route d'Arcachon, F-33612 Cestas, France

e-mail: inge.vanhalder@pierreton.inra.fr

E. Corcket

UMR1202 Biodiversité, Gènes et Communautés, Ecologie des Communautés, Université Bordeaux 1, Avenue des Facultés, F-33405 Talence, France

Abstract

In order to conserve biodiversity in plantation forests it is important to understand how habitat and landscape attributes influence species richness and community composition. We surveyed butterflies in maritime pine plantation landscapes in south-western France in 83 plots belonging to seven main habitat types (five successional stages of pine stands, deciduous woodlands and firebreaks). Butterfly community composition was related to variables characterizing understorey vegetation, habitat type and landscape attributes.

The most important factors for butterfly richness and community structure were the amount of semi-natural habitats (deciduous woodlands and firebreaks) at the landscape scale and understorey vegetation composition at the stand scale. Firebreaks were characterized by a higher species richness than the other habitat types and by 10 indicator species. Despite the forest-dominated landscape, typical forest butterflies were rare and mainly found in the deciduous woodlands. Variation in butterfly communities among pine stands and firebreaks was principally related to understorey vegetation composition and to a lesser extent to tree height. Although the studied pine stands harboured few butterfly species, several threatened species (e.g. *Coenonympha oedippus*) were present. Explanatory factors measured at the plot scale explained the largest part of community variation, but landscape factors explained an additional,

independent part (9.1%). Our study confirms the need to improve plantation forest management at both the stand and landscape scale.

Key words Butterflies, Communities, Deciduous woodlands, Firebreaks, Habitat, Landscape, *Pinus pinaster*, Plantation forests

Introduction

Plantation forests with their intensive silvicultural management and simplified structure and composition are often considered as less valuable for biodiversity conservation than natural forests (Hartley 2002). Many, but not all studies comparing plantations to more natural forests have indeed shown an impoverished flora and fauna in plantations (Moore and Allen 1999; Carnus et al. 2006). However forest management in plantation forests is not incompatible with biodiversity conservation and possibilities exist to enhance their biodiversity (Kerr 1999; Hartley 2002; Carey 2003; Carnus et al. 2006). Apart from providing a habitat, plantation forests can also have beneficial effects as landscape matrix elements by increasing the connectivity of natural forest remnants (Aberg et al. 1995) or by acting as a buffer mitigating negative edge effects (Aune et al. 2005).

Conserving biodiversity in plantation forests implies to identify explanatory, environmental factors that determine patterns of species occurrences. Since species respond to environmental factors at different, interacting scales (from the micro-habitat and habitat to the landscape and regional scale) multi-scale approaches are required to analyse these causal mechanisms (Wiens 1989; Cushman and McGarigal 2002). In this study we analysed the effect of factors at both the local and landscape scale on butterfly diversity in pine plantation landscapes. Butterflies were chosen because they are easy to identify in surveys and include species with different habitat preferences and dispersal capacities and show therefore different responses to habitat and landscape features (Dennis 1992; Thomas 1995). Moreover, a large number of butterfly species are declining at an alarming rate through substantial parts of their European range and conservation measures are urgently needed (Van Swaay and Warren 1999).

During their life cycle most butterfly species need complementary resources (hostplants for larvae, nectar plants for adults, roosting-, resting- and overwintering-sites, favourable microclimatological conditions) resulting in very direct relationships with habitat characteristics such as vegetation composition and management.

For many taxa, butterflies included, habitat characteristics alone are often insufficient to predict species presence or abundance and landscape characteristics can provide additional explanatory information (Mazerolle and Villard 1999; Jeanneret et al. 2003; Krauss et al. 2003; Bergman et al. 2004; Stefanescu et al. 2004). Many butterfly studies that included the landscape scale focussed on the effect of patch size and isolation and used the equilibrium theory of island biogeography (Mac Arthur and Wilson 1967) or the metapopulation theory (Hanski 1999) to explain species richness or population dynamics, respectively (e.g. Thomas and Harrison 1992; Baguette et al. 2000; Steffan-Dewenter and Tscharrntke 2000; Anthes et al. 2003). Both theories assume clearly delimited habitats surrounded by uniformly unsuitable habitat (the landscape matrix). However landscape matrixes are not totally inhabitable and the 'mosaic concept' (Wiens 1995; Duelli 1997) can offer an alternative to explain species richness. In this concept species richness increases with the number of biotope types per unit area, the number of patches, the edge length and the proportion of natural and semi-natural areas (Duelli 1997). Many butterfly species are found along edges or use resources in different vegetation types (Dennis et al. 2006) thus supporting the mosaic concept. Positive effect of patch density on butterfly diversity has been demonstrated by Schneider (2001) and Debinski et al. (2001). Dunning et al. (1992) described these effects of landscape context in terms of landscape complementation and

supplementation, corresponding to the use of patches with non-substitutable or substitutable resources, respectively. Landscape effects found to be linked with species diversity will also depend on the scale of the analysed landscape; shorter distances will be more related to landscape complementation / supplementation and mosaic concepts (Weibull et al. 2000; Schneider and Fry 2001) and larger scales to metapopulation functioning and habitat thresholds (Bergman et al. 2004).

The aim of this study was therefore to identify key-factors at both the habitat and landscape level that drive butterfly diversity in plantation forests, and that can be used by forest managers and landscape planners to maintain or restore butterfly diversity. We address the following questions:

- Do habitat patches in a pine plantation landscape differ in butterfly species richness and composition?
- What is the contribution of semi-natural habitat types such as oak woodland remnants and firebreaks to butterfly diversity at the landscape level?
- What is the relative importance of vegetation composition, habitat-type and landscape features on butterfly community composition?

Methods

Study area

The study was carried out in South West France in the ‘Landes de Gascogne’, an area covering one million ha and dominated by plantations of native maritime pine (*Pinus pinaster*). Silvicultural management of the pine stands is intensive, including soil preparation and fertilisation before seeding or planting, mechanical understorey removal and four thinning operations within the 40-50 year rotation cycle. Deciduous woodlands are rare and found along rivers or as scattered patches of a few hectares. They are generally dominated by *Quercus robur*, on dry sites by *Q. pyrenaica* and along rivers by *Alnus glutinosa* and *Q. robur*. Open areas in the landscape are mainly represented by large maize fields, pine clearcuts and firebreaks. The latter are in general 20-50 m wide and are regularly managed to prevent tree growth.

The whole area is covered by nutrient poor, acid podzol soils with a pH of 3.5-5.5. Differences in soil moisture have an important effect on the understorey vegetation composition in forest stands: in wet conditions *Molinia caerulea* is dominant with presence of *Erica tetralix*, intermediate conditions are characterized by dominance of *Pteridium aquilinum* and *Ulex europaeus* and in dry condition *Calluna vulgaris* and *Erica cinerea* dominate (Timbal and Maizeret 1998). Firebreaks can have a heathland vegetation as described above or a grassland vegetation, dominated by for exemple *Holcus lanatus* or *Anthoxanthum odoratum*.

Within the ‘Landes de Gascogne’ two regions were selected: Tagon (5000 ha), situated 35 km southwest of Bordeaux and Solferino (10500 ha), located 65 km to the south of the Tagon region. Both regions are dominated by maritime pine plantations, present similar types of soils, and include different degrees of landscape fragmentation and heterogeneity. Seven different habitat types were defined a priori, which represent the main land-use types within the forested landscape and are ecologically relevant to butterflies. Five of them were related to successional stages of maritime pine plantations: herbaceous clearcuts, shrubby clearcuts, young pines (canopy height < 7 m), mid-class pines (canopy height 7-15 m) and older pines (canopy height >15 m). The

two other habitat types were deciduous woodlands (isolated patches or riparian forests) and firebreaks.

Butterfly sampling

Butterflies were recorded in a total of 83 plots using the line-transect method (Pollard and Yates 1993). In each plot a transect of eight sections of 50 m long was laid out and butterflies were counted within 2.5 m on each side of the transect line and 5 m ahead of the recorder. Species were identified by sight or caught and released for species difficult to identify (e.g. *Thymelicus* species). Each plot was visited four times (between May 14th and September 4th 2004) during appropriate weather conditions (temperature > 20°C, cloudless or just a few clouds and wind speed < 5 Beaufort). Per visiting period the order of the plots and habitat types surveyed was randomized and visits to the two regions alternated. For data analysis the total number of individuals per species was pooled over the four visits and eight sections for each plot.

Butterfly species were classified as typical forest or non-forest species. Limits between forest and non-forest species are not strict, but we selected species whose adults and immature stages are regularly found within forests (Ebert and Rennwald 1991). We also attributed a European and national threat status to all sedentary species following the list of threatened species cited in the Red Data Book of European Butterflies (Van Swaay and Warren 1999). For the French national status we calculated the distribution trend by dividing the number of departments where a species was not seen after 1980, but was present before 1980, by the total number of departments where the species was ever seen (Lafranchis 2000). Species that showed a decrease of more than 30% were classified as 'nationally threatened'. Butterfly species names in the text are according to Karsholt and Razowski (1996).

Plot variables

Three types of plot variables were measured: flower abundance, vegetation composition and soil moisture (Table 1). Flower abundance was estimated during each of the four butterfly surveys using the method described by Clausen et al. (2001). Only plant species known to be used by butterflies as nectar plants were noted (Ebert and Rennwald 1991; van Halder personal observations). Flower abundance was estimated per plant family or per species for abundant and easily identifiable species. The number of flowers was estimated in classes, and the midvalues of each class were summed over the eight sections and the four visits. We calculated the total flower abundance over all flower species/families but excluded two nectar sources (Ericaceae and *Frangula alnus*) that were already included in the vegetation composition variables. For data analysis flower abundance was log-transformed to reduce the effect of outliers and because we hypothesized a non-linear relation between butterflies and flower abundance.

At the end of the field season understorey vegetation composition was recorded in a representative section within each plot. The vegetation was divided into a herbaceous layer (< 0.7 m) and a shrub layer (0.7 -7 m) and for each layer the % cover of the main vegetation components was estimated as the relative foliage volume projected on a horizontal plane. For the analyses only variables that were present in more than 10 plots were included.

Soil moisture was estimated at two points in each plot at a depth of 50 cm using a relative scale graduated from 0 to 4, based on tactile and visual criteria. We measured volumic soil moisture using a Theta Probe type ML2x (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, United Kingdom) with 12 replications per class to test the relationship between moisture estimates and measures. There were significant changes in measured soil moisture between our relative classes (ANOVA, $F = 78.4$, $P < 0.001$). The scale from 0 to 4 corresponds to a mean soil moisture of 4.0%, 12.8%, 19.6%, 44.4% and 62.6%, respectively.

Landscape variables

Land-use types in the two regions were mapped in a GIS (Arcview 3.3, ESRI) using aerial colour photos with a resolution of 50 cm as background layer. Photos dated from 2000 and 2002 for the Tagon and Solferino region respectively and patch attributes were verified in the field. Twelve different land-use types that could be identified on these aerial photos were mapped: the seven surveyed habitat types and five rarer land-use types: hedges, meadows, crops, roads and constructed areas. Landscape metrics were calculated within circular buffers with a radius of 400 m (circa 50 ha), from the centre of the sampled plots, using Fragstats 3.3 in raster version (McGarigal et al. 2002). Since the surveyed patch is (partly) included in our buffer the calculated metrics represent a combination of patch and landscape characteristics (Fahrig 2003). For most butterfly species in temperate areas 400 m is considered a moderate dispersal distance (Maes and Van Dyck 1999) and could therefore reveal ecologically relevant landscape relations. Larger buffers were not analysed because overlap between buffers would influence the independency of data. Within each buffer the percentage cover of the seven main habitat types was calculated as well as several metrics (Table 1) reflecting landscape diversity and configuration (McGarigal et al. 2002).

Table 1 Habitat, plot and landscape variables used in CCA analyses. Min.= Minimum value; Max. = Maximum value.

Acronym	Description	Mean (Min-Max)
HABITAT TYPE		
FB	firebreaks	
HE	herbaceous clearcuts	
SH	shrubby clearcuts	
YP	young pine stands (< 7 m)	
MP	mid-class pine stands (7-15 m)	
OP	older pine stands (> 15 m)	
OAK	deciduous woodlands	
PLOT VARIABLES		
Moisture	Soil moisture at 50 cm (classes 0-4)	1.6 (0-4.0)
Nect	Nectar = log (number of flowers +1), excluding <i>Frangula alnus</i> and Ericaceae	1.5 (0-3.7)
Soil	% bare soil	23.3 (0-85)
Paqu	% <i>Pteridium aquilinum</i>	12.0 (0-99)
Mcae	% <i>Molinia caerulea</i>	29.5 (0-85)
Grass	% other grass species	17.9 (0-90)
Dicots	% herbaceous dicots	1.9 (0-20)
Erica	% Ericaceae <0.7m	8.3 (0-80)

Umin	% <i>Ulex minor</i> <0.7m	1.8 (0-20)
Ueur	% <i>Ulex europaeus</i> >0.7m	3.8 (0-35)
Faln	% <i>Frangula alnus</i> >0.7m	3.7 (0-35)
Esco	% <i>Erica scoparia</i> >0.7m	2.0 (0-30)
Shrub	% other shrubs >0.7m	6.6 (0-60)
LANDSCAPE VARIABLES		
FB50ha	% firebreaks	2.9 (0-21.2)
HE50ha	% herbaceous clearcuts	6.4 (0-71.4)
SH50ha	% shrubby clearcuts	10.5 (0-52.5)
YP50ha	% young pine stands (< 7 m)	18.1 (0-69.9)
MP50ha	% mid-class pine stands (7-15 m)	27.8 (0-81.1)
OP50ha	% older pine stands (> 15 m)	18.8 (0-55.0)
OAK50ha	% deciduous/mixed woodlands	6.6 (0-48.7)
SHDI	Shannon Diversity Index	1.5 (0.5-2.0)
SHEI	Shannon Evenness Index	0.7 (0.3-0.9)
PRD	Patch Richness Density	15.5 (9.9-21.9)
SHAPE	SHAPE index	1.95 (1.42-2.81)
ED	Edge Density (total edge length in m/ha)	231.4 (115.2-406.0)
PD	Patch Density (number of patches / 100 ha)	49.1 (15.9-121.3)

Data analysis

Analyses were performed at different levels of biodiversity (single species, species richness and species assemblages) and by using different, hierarchical sets of explanatory variables: plot variables, habitat type and landscape variables.

The effect of habitat type on number of species and total abundance of butterflies was tested by a one-way ANOVA, followed by Tukey's post hoc test. Total abundance of butterflies was log-transformed to improve normality.

To identify species characteristic for a habitat type or a group of habitat types we used the Indicator Value (IndVal) method (Dufrêne and Legendre 1997). Indicator species can be defined as species found mostly in a certain habitat type and present in the majority of sites of that type. We used a hierarchic site typology based on the habitat types we had distinguished a priori and based the clustering of groups in the hierarchy on the stand structure similarity. The statistical significance of the index was estimated at each level of the hierarchy by a random reallocation procedure of plots among plot groups (999 permutations, $p < 0.05$, Dufrêne and Legendre 1997). Species present with less than five individuals were excluded from analysis.

Canonical Correspondence Analysis (CCA) was used to relate environmental variables to species assemblages (Ter Braak 1986). We tested the explanatory effects of three sets of variables in separate CCA analyses (Table 1): the 7 habitat types, the 13 plot variables and the 13 landscape variables. For each set significant variables were selected in a forward stepwise procedure based on the additional variation explained by each variable (CANOCO 4.5 software). Next, we combined the selected variables in one CCA model and calculated the variation explained independently and jointly by the different sets of variables by performing several partial CCA analyses (Borcard et al. 1992; Cushman and McGarigal 2002). We calculated the different parts of the variation partitioning following the formulas given by Cushman and McGarigal (2002). Finally, we determined for each variable if it explained a significant part of variation when the variables in the two other subsets were used as covariables. Significance of the additional effect of each variable ($p < 0.05$) during the forward selection procedure and

of the different (partial) CCA models was tested by 1000 Monte Carlo permutations. In all ordination analyses (CA and (partial) CCA) species represented by less than five individuals were omitted.

Results

Species richness and individual species

A total of 2750 individuals belonging to 44 species were recorded in the 83 plots. The number of species varied from 2 to 22 per plot and the number of individuals from 2 to 154. Most abundant species, with more than 200 individuals, were in decreasing order *Pyronia tithonus*, *Maniola jurtina*, *Coenonympha oedippus*, *Lycaena phlaeas*, *Minois dryas*, *Coenonympha pamphilus* and *Cupido argiades*. Among the 44 recorded species seven can be characterized as typical forest-species: *Gonepteryx rhamni*, *Neozephyrus quercus*, *Satyrium ilicis*, *Limenitis camilla*, *Limenitis reducta*, *Argynnis paphia* and *Pararge aegeria* (Ebert and Rennwald 1991). Only two of them (*P. aegeria* and *G. rhamni*) were relatively abundant (181 and 95 individuals respectively), for all others less than 15 individuals were observed. Two species are listed as threatened in Europe: *C. oedippus* (critically endangered) and *Euphydryas aurinia* (vulnerable) (Van Swaay and Warren 1999). With 236 and 118 individuals respectively these two species belong to the 10 most common species observed in this study. Seven species can be considered as nationally threatened: *Heteropterus morpheus*, *Boloria selene*, *Arethusana arethusana*, *Hipparchia statilinus*, *Hipparchia semele*, *M. dryas* and *C. oedippus*.

The mean species richness was significantly higher in the firebreaks than in all other habitat types (N=83, F=5.32, $P<0.001$, Fig. 1). The total abundance showed the same pattern with a significantly higher mean number of individuals in the firebreaks (81.6 ± 11.7 standard error individuals/plot) than in the other habitats (mean abundance varying from 20.2 ± 4.4 to 30.7 ± 7.9 ; N=83, F=5.53, $P<0.001$). The deciduous woodland patches had the highest mean richness of typical forest species (Fig. 1), which was significantly higher than that of the other habitat types, with the exception of the firebreaks (N=83, F=4.37, $P<0.001$). The number of nationally threatened species was significantly higher in the firebreaks than in the deciduous woodland patches, but did not differ significantly from that in the pine stands (N=83, F=3.23, $P=0.007$, Fig. 1).

Among the 33 species analysed 18 had a significant IndVal index at one or several levels of the typology and eight species had their maximum value at the first level regrouping all plots (Fig. 2). Three species had their maximum value in deciduous woodlands and 10 species in firebreaks. Three species were characteristic for open sites and two for forested sites, but no species were characteristic for pine stands at lower levels of the hierarchic typology (Fig. 2).

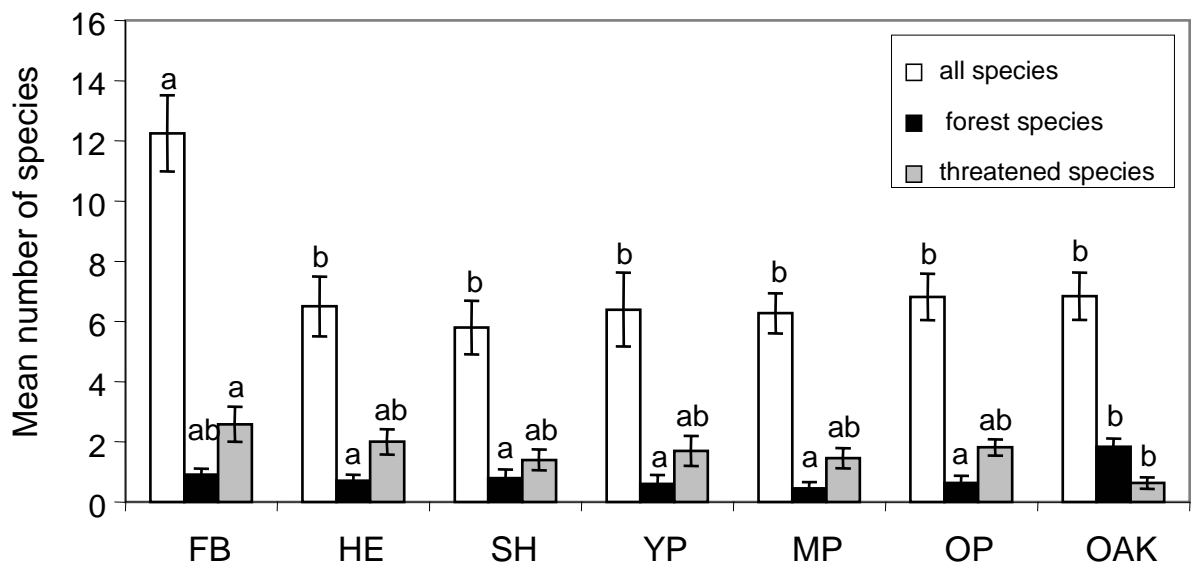


Fig. 1 Mean species richness (\pm standard error) per habitat type of all butterfly species, forest species and threatened species. Bars of the same colour with different letters are significantly different (Tukey test, $p < 0.05$). For legend of habitat types see Table 1.

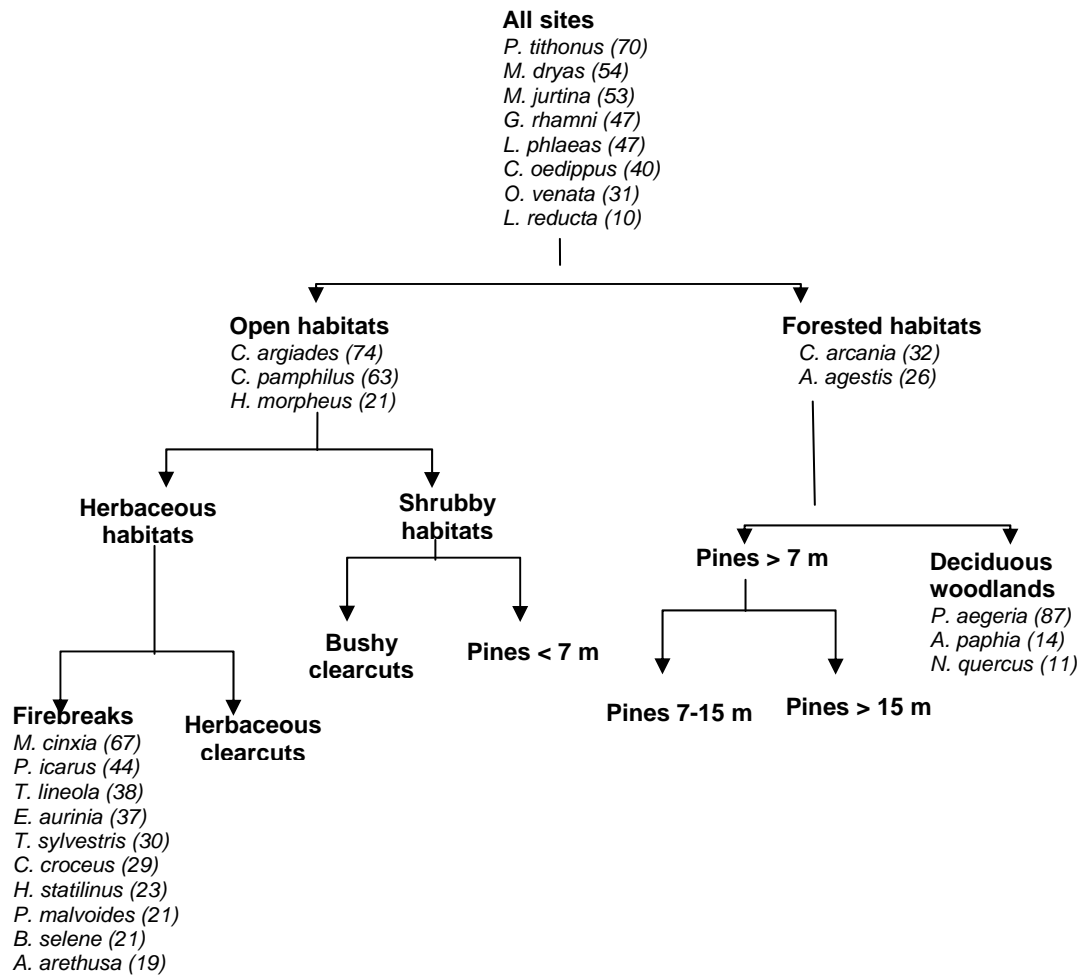


Fig. 2 Indicator species for the different levels of the hierarchic site typology. Species are only mentioned at the level where they have their maximum, significant indicator value (indicator value between parentheses).

Species communities

The first two axes of a Correspondence Analysis (CA) on a 33 species × 83 plots matrix, accounted for 16.3% and 11.7% of the variation in species data respectively; further axes accounted for 7.6% or less variation. The first axis separates the deciduous woodland plots from the other plots; the second axis does not show a clear separation between the different pine stands, clearcuts and firebreaks (Fig. 3).

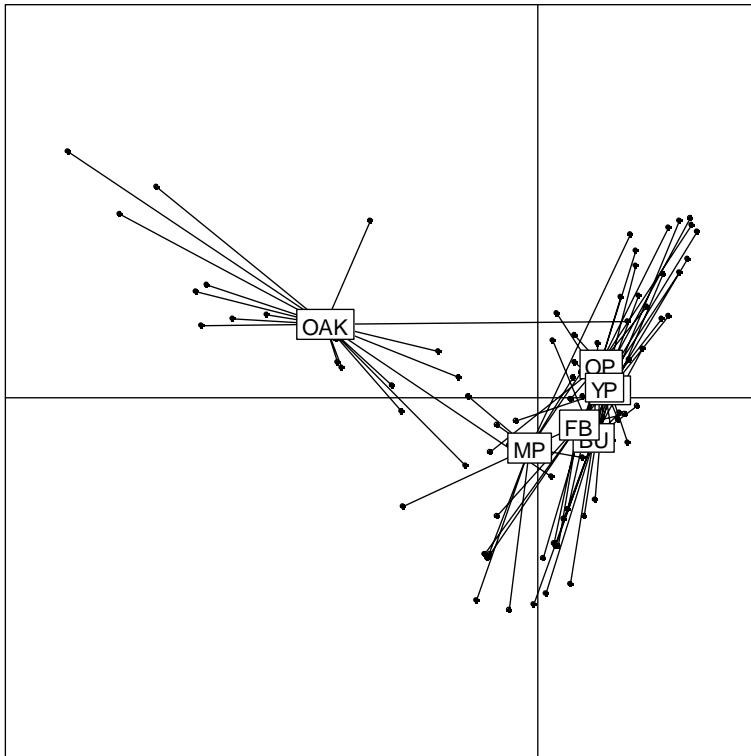


Fig. 3 Correspondence Analysis ordination (first and second axes) of 83 plots. For legend of habitat types see Table 1.

In the CCA with seven habitat types as environmental variables, three significant variables were retained (deciduous woodlands (OAK), firebreaks (FB) and mid-class pines (MP), Table 2), which explained together 17.4% of total CA inertia ($P=0.001$). The first axis is related to the deciduous woodland habitat and accounts for 11.5% of the variation; the second axis is mainly related to firebreaks and accounts for only 4.2% of the variation.

In the CCA with 13 plot variables as environmental variables, five significant variables (Mcae, Shrub, Nect, Ueur and Paqu; Table 2) were retained by the forward selection procedure, which explained 24.6% of total variation ($P=0.001$). These plot variables accounted for 10.5% and 8.5% of the variation on the first and second axis, respectively. The second axis opposes sites dominated by *M. caerulea* to sites with *U. europaeus* and sites with a higher nectar abundance.

Forward selection procedures of landscape variables in CCA resulted in the selection of five significant landscape variables (OAK50ha, SH50ha, FB50ha, ED and PD; Table 2), which explained 20.1% of total variation ($P=0.001$). The first two CCA axes accounted for 7.7% and 5.9% of variation in the butterfly communities. The first axis is related with the amount of deciduous woodlands in the landscape, the second axis opposes landscapes with a high cover of firebreaks to landscapes with a high cover of shrubby clearcuts.

CCA with these 13 selected variables combined explained 41.5% of species variation ($P=0.001$). Examination of the CCA plot shows that the first axis opposes forest species such as *P. aegeria*, *A. paphia*, *N. quercus* and *L. reducta* which are associated with deciduous woodlands (OAK and OAK50ha) to species found in pine stands and firebreaks (for example *C. oedippus*, *M. dryas*, *C. argiades* and *Thymelicus lineola*, Fig. 4). Best correlated with the second axis are the percentage cover of *M. caerulea* (Mcae) in the plot and the percentage bushy clearcuts (SH50ha) in the landscape on the positive side of this axis and the percentage cover of *U. europaeus* (Ueur), the flower abundance (Nect) and the percentage of firebreaks (FB50ha) on the negative side. The second axis is therefore mainly related to the vegetation composition in pine stands and firebreaks. Species such as *C. oedippus*, *H. morpheus* and *M. dryas* were found in open pine stands and firebreaks with a high cover of *M. caerulea* and located in landscapes with a high cover of clearcuts. Species at the opposite end of the second axis are more abundant in stands with *U. europaeus* or are found in plots with a higher flower abundance (e.g. *T. lineola*, *Polyommatus icarus*, *Melitaea cinxia*).

Table 2 Selected variables per variable subset in order of selection during the stepwise selection procedure in CCA, the % variation explained by each variable subset and the % variation explained by each variable using the variables in the two other subsets as covariables (partial CCA) and the associated probability (P).

Variable	% variation explained per variable set	% explained when 2 other subsets used as covariables	P
HABITAT TYPE	17.4		
deciduous woodlands (OAK)		2.9	0.001
firebreaks (FB)		2.2	0.001
mid-class pines (MP)		1.2	ns
PLOT VARIABLES	24.6		
% <i>Molinia caerulea</i> (Mcae)		5.0	0.001
% other shrubs (Shrub)		1.8	0.022
Nectar (Nect)		1.0	ns
% <i>Ulex europaeus</i> (Ueur)		2.7	0.001
% <i>Pteridium aquilinum</i> (Paqu)		2.0	0.002
LANDSCAPE VARIABLES	20.1		
% deciduous/mixed woodlands (OAK50ha)		2.6	0.001
% shrubby clearcuts (SH50ha)		1.0	ns
% firebreaks (FB50ha)		2.0	0.014
Edge Density (ED)		2.5	0.001
Patch Density (PD)		2.1	0.003

The decomposition of the variation in independent and confounded effects of the three variable sub-sets is shown in Fig. 5. The pure effects of plot variables, habitat-types and landscape features accounted for 10.9%, 6.2% and 9.1% of variation respectively (all significant $P=0.001$). All variable sub-sets provided an independent, additional contribution to the explained variation, but the independent effect of plot variables was the most important. Analysis of the independent effect of each variable, after controlling

for the variation explained by the other two subsets, revealed a significant effect of most variables (Table 2). Only the habitat type mid-class pines (MP), the plot variable Nectar (Nect) and the landscape variable % shrubby clearcuts (SH50ha) were no longer significant.

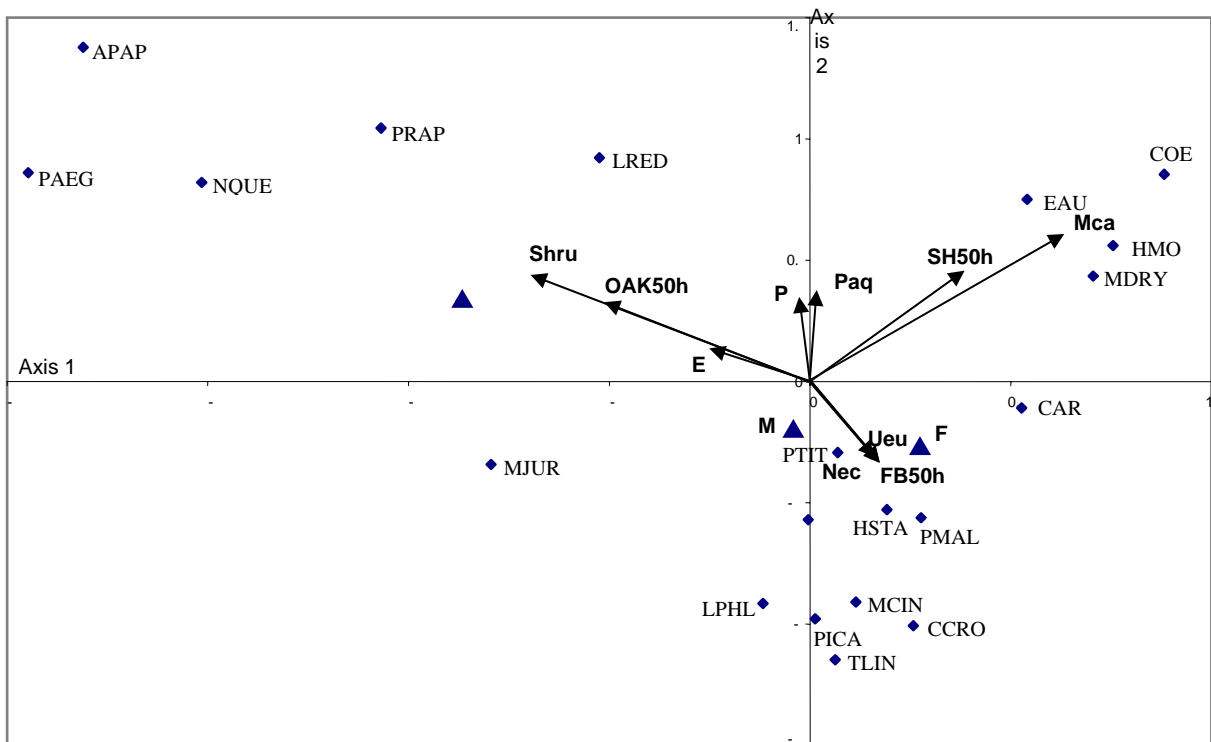


Fig. 4 Canonical Correspondence Analysis ordination biplot with plot, habitat and landscape variables and butterfly species (axes 1 and 2). Butterfly species are indicated only for species that are explained for more than 30% by the CCA.

For legend of environmental variables see Table 1.

Butterfly species: APAPH: *Argynnis paphia*; CARGI: *Cupido argiades*; CCROC: *Colias croceus*; COEDI: *Coenonympha oedippus*; EAURI: *Euphydryas aurinia*; HMORP: *Heteropterus morpheus*; HSTAT: *Hipparchia statilinus*; LPHLA: *Lycaena phlaeas*; LREDU: *Limenitis reducta*; MCINX: *Melitaea cinxia*; MDRYA: *Minois dryas*; MJURT: *Maniola jurtina*; NQUER: *Neozephyrus quercus*; PAEGE: *Pararge aegeria*; PICAR: *Polyommatus icarus*; PMALV: *Pyrgus malvoides*; PRAPA: *Pieria rapae*; PTITH: *Pyronia tithonus*; TLINE: *Thymelicus lineola*.

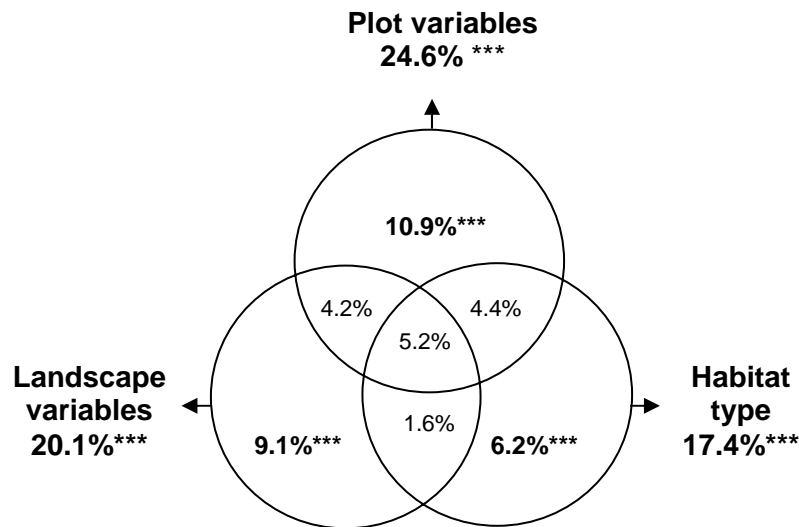


Fig. 5 Decomposition of the variance in butterfly community structure explained by plot variables, habitat type and landscape variables in independent and confounded effects.

Discussion

Effect of habitat type

A comparison of the different habitat types surveyed showed that firebreaks had a higher butterfly species richness than the other habitat types and harboured 10 characteristic species. In the CCA with habitat types firebreaks were selected as second, significant variable (after deciduous woodlands) and accounted for a significant part of variation when plot and landscape variables were used as covariables. Several butterfly species were almost exclusively found in firebreaks (e.g. *M. cinxia*, *P. icarus*, *T. lineola* and *E. aurinia*). The high species richness of firebreaks might be largely attributable to their more diverse herbaceous vegetation (providing a greater flower abundance and hostplants not or rarely found in forest stands, such as *Plantago lanceolata*, *Viola* sp. and herbaceous Fabaceae). Microclimate and especially high insolation alone seem not to explain differences in butterfly richness since open areas such as clearcuts had a lower species richness than firebreaks.

Deciduous woodlands and pine stands did not differ in species richness and were both characterized by a relatively low number of species. Coniferous forests have a negative image concerning their butterfly diversity (Anonymus 1987; Schmitt 2003) and we would have expected to find more butterfly species in deciduous woodlands than in pine stands. The low species richness of deciduous woodlands in our study may be explained by the fact that we only surveyed butterflies inside the oak stands, whereas many (forest) butterflies are found along forest rides (Shreeve and Mason 1980; Greatorex-Davies et al. 1993). Compared to pine stands deciduous stands were also characterised by a higher canopy cover, thereby limiting their suitability for species of open areas which can be found in pine stands.

In contrast, analyses of communities (CA and CCA) and individual species (IndVal) showed a separation between deciduous woodlands on the one hand and pine stands and firebreaks on the other. In CCA with habitat types the deciduous woodlands were selected first in the forward selection procedure. In Indval analysis *P. aegeria* was very

characteristic of deciduous plots and formed together with *A. paphia* and *N. quercus* a group of species associated with deciduous woodlands. *P. aegeria* is one of the most shade tolerant butterfly species (Greatorex-Davies et al. 1993) and a typical forest species (Dennis 2004). The preference of *P. aegeria* for deciduous stands in our study may be due to the higher canopy cover of deciduous stands compared to pine stands and to their lower summer temperature (unpublished data). The preference can also be due to the presence of other species of Poaceae in deciduous plots, which the butterfly may prefer as hostplants.

The different successional stages of pine stands did not differ in butterfly richness, which contrasts with studies on other invertebrate taxa, such as spiders and syrphids, in coniferous stands (Humphrey et al. 1999; Oxbrough et al. 2005). This difference may be due to the fact that maritime pine stands are relatively open compared to other coniferous stands and show a high understorey cover all over the rotation cycle. However this phenomenon does not apply to all invertebrate groups since Barbaro et al. (2005) found a negative effect of stand age on carabid beetle species richness and a positive effect on spider richness in the same landscape. It seems likely that for butterflies, a phytophagous group that depends on specific, mostly herbaceous hostplants, understorey composition is more important than tree height and that predatory invertebrate groups are more affected by vegetation structure.

Butterfly communities of pine stands seem similar to those of firebreaks, since the first two axes of the CA showed no clear differences between these habitat types (Fig. 3). However pine stands harbour only half the number of species compared to firebreaks and they harbour no characteristic species (IndVal analysis). Apparently butterfly communities in pine stands represent an impoverished version of firebreak communities. In the CCA with habitat types as environmental variables only mid-class pines were selected among the different pine stand types. Mid-class pines have the highest canopy cover and several species (e.g. *C. oedippus*, *M. dryas* and *O. venata*) were less abundant in mid-class pines than in young and older pine stands. Relatively abundant in mid-class pines compared to other pine stands were *L. phlaeas* and *M. jurtina*, both species of open habitats (Brakefield 1982; Greatorex-Davies et al. 1993), that may use the more closed stands to escape unfavourable micro-climatological conditions during warm days.

Effect of plot variables

The composition of understorey vegetation explained differences in butterfly community structure among pine stands and firebreaks that were not explained by habitat type. The most important plot variable was the % cover of *M. caerulea*. This grass species dominates in sites with a high soil moisture and the second axis of the CCA is related to a gradient in vegetation composition related to soil moisture. A group of species (*C. oedippus*, *H. morpheus* and *M. dryas*) was positively associated with sites dominated by *M. caerulea*, their main hostplant in the studied region. *U. europaeus* cover and flower abundance were best correlated with the opposite side of the second axis. The *U. europaeus* cover is however not directly related to the butterfly species (as hostplant or nectar plant) but moderate cover by this shrub characterizes drier pine stands, with butterfly species such as *L. phlaeas* and *H. statilinus*. Flower abundance

was higher in firebreaks than in other habitat types and notably in firebreaks with a grassland vegetation. These firebreaks were characterised by a higher abundance of grassland species such as *M. jurtina*, *L. phlaeas*, *P. icarus*, *T. lineola*, *M. cinxia* and *C. croceus*, all positively associated with this side of the second axis.

Effect of landscape features

The results of CCA using landscape variables showed that the cover of deciduous woodlands, shrubby clearcuts and firebreaks in the landscape were the most important variables explaining community composition. The cover of shrubby clearcuts was however no longer significant when the variance due to plot variables and habitat type was partialled out. By contrast, the amount of deciduous woodland and firebreaks in the landscape provided a significant additional explanatory effect when plot variables and habitat type were used as covariables. Since the surveyed plot was included in our landscape analysis the effect of habitat amount in the landscape can either be an effect of habitat patch size or an effect of landscape supplementation (Dunning et al. 1992). Larger patches or more patches tend to supply a greater diversity of environmental conditions and support more species. A positive effect of woodland area within 1 km on butterfly diversity was also demonstrated by Shreeve and Mason (1980) and by Baz and Garcia-Boyero (1995). For butterfly species in firebreaks the presence of other firebreaks nearby may also represent a refuge when their habitat is disturbed by management.

Among the variables describing landscape configuration edge density and patch density explained a significant, independent part of community variation, indicating a positive effect of fragmentation on some species and supporting the 'mosaic concept' theory (Duelli 1997). Fragmentation may be positive for species that use different habitat types, such as *A. paphia*, or for species that are often found along forest edges, such as *L. reducta* (Bink 1992).

The relatively low percentage of variation explained independently by landscape variables in CCA (9.1%) can be due to several factors. Possible landscape effects may be masked by the important variation in plot types (different stand types and understorey vegetation) compared to the variation in the landscape. To study landscape effects more accurately, we suggest to select the same plot type in a range of landscape differing in composition and structure (Bergman et al. 2004). Analysing the landscape at larger scales might also reveal additional effects. However, butterfly studies that examined the effect of different buffer sizes show contradictory results (Weibull et al. 2000; Krauss et al. 2003; Bergman et al. 2004). Differences in landscape types and their associated key factors may be responsible for these contradictions and indicate that further studies are needed to better quantify the role of landscape factors.

Landscape analysis also depends on the accuracy and choice of the patch typology. A patch typology based on a combination of stand type and understorey vegetation might have better described difference in habitat quality for the studied butterfly species. It would also have permitted to establish species (or guild) specific habitat maps (Li and Wu 2004) and to reveal more or less isolated habitat patches that do not appear in the current typology. Such a typology however can not be based on aerial photos.

Combined and separate effects

Understorey, habitat and landscape variables explained together 41.5% of species variation and each variable sub-set explained an independent part in partial CCA analyses. The independent effect of understorey vegetation was however the most important. Butterfly species, and especially specialist species, show preferences for certain vegetation types and specific growing conditions of their hostplants and it is therefore logical that local factors describing habitat quality are important for this taxonomic group (Thomas et al. 2001). The results of this study therefore support the hypothesis that the scale over which a species most strongly interacts with its environment, i.e. for most butterflies the vegetation of the habitat when searching for nectar or hostplants, corresponds to the organisational level that affects the species most strongly (Cushman and McGarigal 2004). The fact that understorey vegetation is important to butterfly communities implies that management practices that influence vegetation composition, such as stand management (e.g. removal of shrub layer, soil preparation) and soil drainage, will directly affect butterfly diversity.

Independent effects of landscape factors, however, were also significant, confirming that different organisation levels should be considered when explaining species patterns (Wiens 1989). The independent effect of the cover of deciduous woodlands and firebreaks in the landscape, when the habitat types were used as covariables, indicates that not only the presence of these habitat types is important but also their surface and suggests that habitat thresholds may exist (Bergman et al. 2004).

Contribution of pine plantations to butterfly conservation

Although the study was performed in a forested region the number of typical forest species was low. Several forest species, such as *P. aegeria*, *A. paphia* and *N. quercus*, were more abundant in the deciduous woodlands patches (IndVal, CCA), demonstrating the role of this habitat type for butterfly conservation. This study confirms thereby the fact that coniferous forests do not represent a suitable habitat type for most forest butterflies (Ebert and Rennwald 1991). Deciduous woodlands, on the contrary, provide hostplants for butterfly species feeding on broadleaved trees (e.g. *Quercus* sp. for *N. quercus*), have a more diverse herbaceous vegetation (with *Viola* sp. for *A. paphia*), offer a more varied structure for mate finding behaviour and probably provide more variation in microclimate than pine plantations.

Even though the maritime pine plantations hardly harboured any forest species, several threatened butterfly species were observed in these even-aged stands, such as *C. oedippus*, *M. dryas*, *H. morpheus* and *H. statilinus*. These species were rarely found in deciduous woodlands, probably because of their high canopy cover. Most threatened species were however more abundant in firebreaks than in pine stands. Firebreaks have a more diverse vegetation than pine stands and could therefore function as an essential reservoir/source in the landscape (Wahlberg et al. 2002). However, they are also disturbed by management practices and it seems likely that the large areas of pine stands play a role as alternative habitat and might improve connectivity for species occurring both in firebreaks and pine stands.

The presence of threatened butterfly species in a landscape dominated by pine plantations shows the possible conservation value of these types of landscapes. The

'Landes de Gascogne' forest is characterized by oligotrophic habitat conditions occurring over large areas; conditions that tend to disappear under agricultural and urbanisation pressure elsewhere. Species characteristic of nutrient poor conditions are therefore threatened in several European countries, but can still be observed regularly in the studied landscape.

Nevertheless, this study does not show the possible negative effects of pine plantations on butterfly species present before the massive afforestation carried out in 1850's. Before the afforestation the landscape was dominated by large, mainly wet heathlands. It seems likely that several butterfly species might have seriously declined as a consequence of the huge habitat transformation. Some of these species such as *Maculinea alcon*, *Plebejus argus* and *P. idas* are rare in the Landes de Gascogne forest and survive nowadays in isolated areas of heathland vegetation.

Conclusion

Three factors appear to have an important effect on butterfly richness and community composition in the studied pine plantation landscape: the presence of deciduous woodlands, the presence of firebreaks and the variation in understorey vegetation in pine stands and firebreaks which is related to soil moisture and management practices. Our study demonstrates the importance of interstitial habitats within plantation landscapes and shows that stand management can influence butterfly diversity, mainly by maintaining a diverse herbaceous layer.

Explanatory factors measured at the local scale (plot vegetation and habitat type) explained the largest part of community variation, but landscape factors explained an additional, independent part. This confirms the importance of multi-scale analyses to explain patterns of biodiversity and the need to adapt plantation forest management at both the stand and landscape level. Further studies are however needed to analyse the role and the spatial range of different landscape characteristics in determining butterfly diversity.

Acknowledgements We wish to thank Audrey Lugot, Manon Dupuich, Karine Payet and Zoé Delépine for their help during the field work. Annie Ouin and Marc Dufrêne gave valuable comments on an earlier version of the manuscript and Carlos Lopez-Vaamonde has kindly checked the English language. This study was financed by the European Union, ERDF-Interreg Atlantic Area, FORSEE project.

References

- Aberg J, Jansson G, Swenson JE, Angelstam P (1995) The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* 103:265-269
- Anonymus (1987) Tagfalter und ihre Lebensräume. Lepidoptero-logen-Arbeitsgruppe, Schweizerische Bund für Naturschutz, Basel
- Anthes N, Fartmann T, Hermann G, Kaule G (2003) Combining larval habitat quality and metapopulation structure - the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. *J Insect Conserv* 7:175-185
- Aune K, Jonsson BG, Moen J (2005) Isolation and edge effects among woodland key habitats in Sweden: is forest policy promoting fragmentation? *Biol Conserv* 124:89-95
- Baguette M, Petit S, Queva F (2000) Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *J Appl Ecol* 37:100-108
- Barbaro L, Pontcharrard 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
- Baz A, Garcia-Boyer A (1995) The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *J Biogeogr* 22:129-140
- Bergman KO, Askling J, Ekberg O, Ignell H, Wahlman H, Milberg P (2004) Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27:619-628
- Bink FA (1992) Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co, Haarlem
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055
- Brakefield P (1982) Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult behaviour, microdistribution and dispersal. *J Anim Ecol* 51:713-726
- Carey AB (2003) Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. *Forestry* 76:127-136
- Carnus JM, Parrotta J, Brockerhoff E, Arbez M, Jactel H, Kremer A, Lamb D, O'Hara K, Walters B (2006) Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* 104:65-77
- Clausen HD, Holbeck HB, Reddersen J (2001) Factors influencing abundance of butterflies and burnet moths in the uncultivated habitats of an organic farm in Denmark. *Biol Conserv* 98:167-178
- Cushman SA, McGarigal K (2002) Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landsc Ecol* 17:637-646
- Cushman SA, McGarigal K (2004) Hierarchical analysis of forest bird species-environment relationships in the Oregon coast range. *Ecol Appl* 14:1090-1105
- Debinski DM, Ray C, Saveraid EH (2001) Species diversity and the scale of the landscape mosaic: do scales of movement and patch size affect diversity? *Biol Conserv* 98:179-190
- Dennis RLH (1992) The ecology of butterflies in Britain. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Dennis RLH (2004) Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. *Ecol Entomol* 29:744-752
- Dennis RLH, Shreeve TG, Van Dyck H (2006) Habitats and resources: the need for a resource-based definition to conserve butterflies. *Biodivers Conserv* 15:1943-1966
- Duelli P (1997) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agric Ecosyst Environ* 62:81-91
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345-366
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169-175
- Ebert G, Rennwald E (1991) Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1 Tagfalter I. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487-515
- Greatorex-Davies JN, Sparks TH, Hall ML, Marrs RH (1993) The influence of shade on butterflies in rides of coniferised lowland woods in southern England and implications for conservation management. *Biol Conserv* 63:31-41
- Hanski I (1999) Metapopulation ecology. Oxford University Press Inc., New York.
- Hartley MJ (2002) Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *For Ecol Manag* 155:81-95
- Humphrey JW, Hawes C, Peace AJ, Ferris-Kaan R, Jukes MR (1999) Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *For Ecol Manag* 113:11-21

- Jeanneret P, Schupbach B, Luka H (2003) Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agr Ecosyst Environ* 98:311-320
- Karsholt O, Razowski J (1996) *The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist*. Apollo Books
- Kerr G (1999) The use of silvicultural systems to enhance the biological diversity of plantation forests in Britain. *Forestry* 72:191-205
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2003) How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *J Biogeogr* 30:889-900
- Lafranchis T (2000) *Les papillons de jour en France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope, Mèze
- Li HB, Wu JG (2004) Use and misuse of landscape indices. *Landsc Ecol* 19:389-399
- Mac Arthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Maes D, Van Dyck H (1999) *Dagvlinders in Vlaanderen - Ecologie, verspreiding en behoud*. Stichting Leefmilieu/Antwerpen i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud en Vlaamse Vlinderwerkgroep, Brussel
- Mazerolle MJ, Villard MA (1999) Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review. *Ecoscience* 6:117-124
- McGarigal K, Cushman SA, Neel MC, Ene E (2002) FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.
- Moore SE, Allen HL (1999) Plantation forestry. In: Hunter MLJ (ed) *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*, Cambridge University Press, New York
- Oxbrough AG, Gittings T, O'Halloran J, Giller PS, Smith GF (2005) Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle. *For Ecol Manag* 212:171-183
- Pollard E, Yates TJ (1993) *Monitoring butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman & Hall, London
- Schmitt T (2003) Influence of forest and grassland management on the diversity and conservation of butterflies and burnet moths (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperidae, Zygaenidae). *Animal Biodiversity and Conservation* 26:51-67
- Schneider C, Fry GLA (2001) The influence of landscape grain size on butterfly diversity in grasslands. *J Insect Conserv* 5:163-171
- Shreeve TG, Mason CF (1980) The number of butterfly species in woodlands. *Oecologia* 45:414-418
- Stefanescu C, Herrando S, Paramo F (2004) Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *J Biogeogr* 31:905-915
- Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol Lett* 3:449-456
- Ter Braak CJF (1986) Canonical Correspondance Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179
- Thomas CD (1995) Ecology and conservation of butterfly metapopulations in the fragmented British landscape. In: Pullin AS (ed) *Ecology and conservation of butterflies*, Chapman & Hall, London
- Thomas CD, Harrison S (1992) Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *J Anim Ecol* 61:437-446
- Thomas JA, Bourn NAD, Clarke RT, Stewart KE, Simcox DJ, Pearman GS, Curtis R, Goodger B (2001) The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *P Roy Soc Lond B Bio* 268:1791-1796
- Timbal T, Maizeret C (1998) Biodiversité végétale et gestion durable de la forêt landaise de pin maritime : bilan et évolution. *Rev For Fr* 5:403-424
- Van Swaay CAM, Warren MS (1999) *Red Data book of European butterflies (Rhopalocera)*. Council of Europe Publishing, Strasbourg
- Wahlberg N, Klemetti T, Hanski I (2002) Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly. *Ecography* 25:224-232
- Weibull AC, Bengtsson J, Nohlgren E (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23:743-750
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol* 3:385-397
- Wiens JA (1995) Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137:97-104

Détermination de la biomasse aérienne du sous-bois de peuplements adultes de Pin maritime : contribution à la quantification des stocks de carbone forestier à l'aide d'indicateurs de couvert.

par

Annabel Porté^{1*}, Raphaël Dulhoste¹, Sandra Lopez¹, Alexandre Bosc¹, Céline

Meredieu¹, Rémi Teissier² du Cros, Pierre Trichet¹, Frédéric Bernier⁴, Denis

Loustau³

Avec la collaboration technique de : Stéphanie Arigoni¹, Francis Bourrinet², Régis Burlett¹, Nicolas Cheval⁴, Hannele Jaukinen¹, Frédéric Lagane¹, Catherine Lambrot¹, Thierry Labbé¹, Michel Sartore¹, Valérie Savornin¹, Laurent Séverin⁴

1. INRA Unité de Recherches EPHYSE – 69 route d'Arcachon – 33612 Cestas Cedex

* Tel. 05 57 12 28 95 – Fax. 05 56 68 05 46 – annabel.porte@pierroton.inra.fr

2. IFN – 62 rue de Laseppe – 33000 Bordeaux

3. INRA Unité de Recherches EPHYSE – 71 avenue Edouard Bourlaux BP81 – 33883 Villenave d'Ornon Cedex

4. INRA Unité Expérimentale de l'Hermitage – 69 route d'Arcachon – 33612 Cestas Cedex

Résumé

Des mesures de biomasse destructives de sous-bois ont été réalisées sur une série de peuplements de Pin maritime en Landes méso-hygrophile, mésophile et sèche. Nous avons estimé le stock de carbone dans ce compartiment de la forêt à 1.75 tC ha⁻¹, en moyenne. Une forte variabilité existe résultant des conditions stationnelles.

D'autre part, nous avons construit un indice volumique de sous-bois pouvant servir d'indicateur des stocks de carbone dans la biomasse aérienne du sous-bois. Cet indice est calculé à partir des notations de recouvrement par espèce et de hauteurs moyennes réalisées classiquement par l'Inventaire Forestier National (IFN) sur ses points de sondage. Nous l'avons comparé aux données de biomasse acquises durant cette étude ;

des relations significatives ont été mises en évidence pour les herbacées, les fougères et les mousses. Il conviendrait d'adapter la méthode en travaillant par espèce pour améliorer la relation pour les ligneux.

Introduction

La gestion durable des peuplements forestiers implique d'assurer conjointement les fonctions sociales, économiques et écologiques de la forêt, pour les temps présent et futur (Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement 1992). Lors de la Conférence Interministérielle pour la Protection des Forêts en Europe (Helsinki 1993), une série de 6 critères a été présentée afin d'évaluer cette gestion durable. L'un de ces critères correspond à la conservation et l'amélioration des ressources forestières en terme de contribution au cycle global du carbone.

Les mesures de flux de carbone réalisées sur un échantillon d'écosystèmes forestiers en Europe font ressortir une forte variabilité inter-site du bilan net de carbone de l'écosystème (Valentini et al. 2000). Les auteurs soulignent notamment que l'un des éléments les plus mal connus est la contribution du sous-bois à cet ensemble ; son importance varie suivant l'âge des peuplements, le climat, la fertilité du site et la composition spécifique du peuplement. D'après Dupouey et al. (2000), le stock moyen de carbone dans le sous-étage (sous-bois vivant + bois mort) des forêts françaises est de 4 %, ce qui correspond pour les pinèdes landaises à 2.5 tC ha⁻¹ en moyenne. Cette estimation ne tient pas compte de la variabilité des conditions rencontrées dans le massif forestier landais. Ces résultats demandent donc à être complétés.

D'autre part, nous ne disposons pas à l'heure actuelle d'indicateurs permettant d'évaluer correctement et simplement les stocks de carbone en sous-bois de ces forêts. Armand et al. (1993) ont établi des relations permettant d'estimer la biomasse individuelle d'arbustes, connaissant le volume d'espace qu'ils occupent. Par analogie à cette technique, nous avons proposé d'utiliser des notations de recouvrement au sol par espèce du sous-bois comme indicateurs de leur biomasse. Cette étude s'intègre dans le projet FORSEE (financé avec l'aide de l'Union européenne, FEDER - Interreg IIIB Espace atlantique) qui vise à élaborer un guide régional pour l'évaluation de la gestion durable des forêts.

Le premier objectif de notre étude était de préciser la contribution du sous-bois au stock de carbone de différents peuplements du massif landais ; le second objectif était d'évaluer la pertinence des notations de recouvrement réalisées en routine par l'IFN (Inventaire Forestier National) comme estimateurs des stocks de biomasse aérien du sous-bois. Plusieurs méthodes ont été testées, afin de pouvoir faire évoluer, éventuellement, les pratiques d'inventaire.

Méthodologie

Une estimation de la biomasse aérienne du sous-bois forestier a été réalisée en juillet 2005 sur une sélection de 14 peuplements de Pin maritime âgés de 25 à 35 ans (Figure 1). Ils ont été sélectionnés selon leur appartenance aux différents types de landes : méso-hygrophile, mésophile, sèche.

La biomasse du sous-bois a été mesurée dans 20 emplacements carrés de 1 x 1 m répartis dans un cercle de 1 ha (rayon 56.4 m). Le relevé floristique et la description du couvert absolu au sol ont été réalisés sur un cercle central de 15 m de rayon. (Figure 2).

Le couvert de la végétation a été décrit par strate (ligneux supérieurs à 2 m de hauteur, ligneux inférieurs à 2 m de hauteur, herbacées et fougères, mousse). Au sein de chaque strate, le recouvrement absolu est noté par espèce et exprimé en 1/4 (notation classique) ou en 1/10^{ème} (notation précise). Pour chaque espèce, la hauteur moyenne a été estimée visuellement.

Afin de pouvoir confronter biomasse et indices de couvert, l'échantillonnage de biomasse a été réalisé de façon emboîtée : 5 emplacements positionnés aléatoirement dans le cercle interne et 15 emplacements placés aléatoirement dans le reste de la zone d'analyse. La totalité du sous-bois présent sur chaque emplacement a été prélevée par groupe d'espèces : les herbacées (H) , les fougères (F), les ligneux inférieurs à 2 m (LB), les ligneux supérieurs à 2 m (LH) et les mousses (M). Pour chaque prélèvement de 1 m², nous avons noté la présence (notée 1/20) ou non (notée 0/20) de chacun de ces groupes d'espèces ; la somme de ses notations nous a permis de calculer une fréquence d'apparition par peuplement échantillonné. Pour les ligneux (LB et LH), ces notations ont été réalisées par espèces ou genre. Les prélèvements ont ensuite été séchés à l'étuve à poids constant (65°C) puis pesés pour déterminer la biomasse sèche. Les compartiments chlorophylliens et non chlorophylliens ont été séparés sur les végétaux ligneux afin de disposer d'une estimation de la répartition de la biomasse entre les compartiments ligneux et verts, réalisant la photosynthèse. Les données sont exprimées en tonnes de matière sèche par hectare (t MS.ha⁻¹) ou transformées en tonnes de carbone par hectare (t C.ha⁻¹) en considérant la valeur de 50% pour la teneur en carbone.

Biomasse du sous-bois de peuplements de Pin maritime

1.1 Avant-propos : cas des ligneux de plus de 2 m

Les ligneux hauts ont été retirés de l'analyse car il est apparu que les relevés de recouvrement ne correspondent pas avec les relevés de biomasse, et réciproquement : aucune des deux méthodologies employées (indice de couvert et prélèvements de biomasse) n'a permis de déterminer correctement ce compartiment du sous-bois. Ceci est probablement lié à la forte hétérogénéité spatiale de leur distribution ; un traitement par inventaire similaire à celui appliqué à la strate arborée, pourrait être mise en oeuvre pour estimer sa contribution aux stocks du sous-bois.

1.2 Structuration en fonction des caractéristiques des peuplements

Selon les sites, nous avons observé la présence ou non dans le groupe des ligneux de deux espèces d'ajoncs (*Ulex europaeus* et *U. minor*), de nombreuses Ericacées (*Erica* sp., *Calluna vulgaris*), de chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), de bourdaine (*Rhamnus frangula*), de semis de chêne (*Quercus ilex*, *Q. petraea*, *Q. suber*), de semis de pin (*Pinus pinaster*). Les notes de fréquence ainsi que les valeurs moyennes de biomasse par groupes d'espèces sont présentés sur la Figure 3, plan principal de l'ACP (Analyse en Composantes Principales). L'axe 1 permet de discriminer les sites en fonction de la proportion de fougères (F0FOU, BFOU) et ligneux (BLBN, BLBV, F0BRU) : côté gauche, se situent les sites présentant beaucoup de fougères en fréquence (F0) et en biomasse (B) et de chèvrefeuille (F0LON) et peu de ligneux ; côté droit ceux présentant beaucoup de ligneux dont la bruyère (F0BRU). L'axe 2 oppose les sites en

Projet FORSEE – Rapport régional Aquitaine – Partie 4 – www.iefc.net

fonction de la présence forte d'herbacées (en haut) et la présence forte de mousses (en bas).

L'opposition visualisée sur l'axe 1 entre fougères et ligneux semble traduire la perturbation anthropique du sous-bois liée aux travaux sylvicoles de débroussaillage. Timbal et Caze (2005) ont montré que les faciès à fougère ne constituent pas un type de Landes à proprement parler mais la dégradation de Landes méso-hygrophiles à molinie (*Molinia coerulea*) et fougère (*Pteridium aquilinum*) liée aux actions anthropiques. Ce phénomène est déjà connu des forestiers qui rattachent le fort développement des fougères au débroussaillage (entraînant la fragmentation des rhizomes) puis constatent leur disparition progressive avec le temps, conjointement au développement de végétaux ligneux et herbacés. La perturbation supprime une grande partie des ligneux du sous-bois et facilite le développement opportuniste de la fougère. Plus le temps passe après la perturbation, plus les ligneux se développent et deviennent prépondérants, limitant le développement de la fougère (Demounem et Legigan 1988).

L'axe 2 peut s'interpréter comme un gradient d'humidité, opposant les conditions plus humides des Landes méso-hygrophiles où se développent les herbacées, essentiellement la molinie, aux conditions plus sèches caractérisées par la présence en quantité de mousses. L'abondance de la molinie est classiquement reconnue comme indicatrice de conditions humides (Rameau et al. 1989, Guinaudeau 1964, Timbal et Caze 2005) et l'abondance de mousses (*Pleurozium schreberi* et *Dicranum scoparium*) est indiquée comme caractéristiques des Landes sèches (Timbal et Caze 2005).

Les sites secs de Vielle se caractérisent par l'abondance de mousse et une forte biomasse totale et s'opposent aux sites de Lande méso-hygrophile (plus humide) à forte abondance de Molinie (Bray, Retjons, Nezzet1232, MarcheprimeC5 et H5). Du côté gauche du graphe (Figure 3) se regroupent les sites mésophiles à forte abondance de fougère (Marcheprime C21, Herm 49, Losse 41, Messanges, Vieux Boucau). Ce type de Lande et d'association végétale est présenté plutôt comme le résultat de l'action anthropique sur les Landes méso-hygrophiles. Ce groupe s'étale le long de l'axe 2, distinguant des sites plus ou moins humides.

1.3 Biomasse estimée

Les valeurs de biomasse aérienne totale¹ estimées par ha varient entre 1.5 tMS ha⁻¹ de matière sèche à 8.2 tMS ha⁻¹ (Tableau I, Figure 4). Les sites sont présentés de gauche à droite selon leur classement en type de Landes, du plus humide vers le plus sec. Ce classement a été réalisé à partir des relevés floristiques sur les placettes, en prenant les critères de communautés végétales et d'espèces indicatrices de Timbal et Caze (2005).

Tous sites confondus, on estime une biomasse moyenne de 3.5 tMS ha⁻¹ soit un stock de 1.75t ha⁻¹ de carbone. Il apparaît des fortes variations au sein de chaque type de Landes. Le type "Sec" montre de fortes valeurs de biomasse, systématiquement supérieures à la moyenne calculée sur cet échantillonnage.

¹ A partir de ce point, la biomasse totale du sous-bois est employée pour faire référence à l'ensemble des herbacées, des fougères, des ligneux de moins de 2 m et des mousses, à l'exclusion des ligneux de plus de 2 m.

On retrouve certains indicateurs classiques de type de Landes : présence d'herbacées (principalement molinie) en Landes dites méso-hygrophiles et mésophiles, et quasi-disparition en Landes dites sèches. Simultanément, les fougères sont en plus forte proportion en Landes mésophiles (entre 20 et 80% de la biomasse totale). La fougère est cependant présente dans des peuplements dits en Lande méso-hygrophile et dits en Lande sèche. La biomasse de mousse est considérable, représentant en moyenne 1/3 de la biomasse (32 %, écart-type= 25 %) notamment dans les Landes dites sèches (57, 77 et 61 % sur les sites de Soustons, Vielle 1 et 2).

Contribution à l'estimation des stocks de carbone forestier à l'aide d'indicateurs de couvert

Nous avons déterminé pour chaque groupe végétal un indice volumique (phytovolume) : il correspond à la somme pour toutes les espèces du groupe du produit de la note de recouvrement (exprimée en %) par la hauteur moyenne mesurée de l'espèce ($\Sigma(\text{recouvrement} \times \text{hauteur})$). Il apparaît de très bonnes relations entre le stock de carbone de chaque groupe d'espèces du sous-bois et ces indices volumiques (Figure 5). Les relations pour les fougères et les ligneux bas sont de forme linéaire, et suivent une allure de puissance pour les mousses et les herbacées. Ce type de relations entre biomasse et phytovolume avait déjà été établi avec succès en région méditerranéenne sur des espèces arbustives de sous-bois (Armand et al. 1993).

Si on utilise uniquement les relevés de biomasse réalisés dans le cercle interne décrit lors des notations de couvert, nous n'obtenons pas de relations significativement correctes entre l'indice volumique et la biomasse du sous-bois. De même, nous avons testé l'utilisation de notation de recouvrement classiquement appliquées par l'IFN : inspirées du code Braun-Blanquet, elles correspondent à des notations par classe de recouvrement de 25%. Leur utilisation ne donne pas de résultats aussi satisfaisants en terme de relation avec la biomasse. Les notations plus précises par classe de recouvrement de 1/10 sont donc préférables.

Compte tenu de la forte variabilité des végétaux ligneux rencontrés (ajoncs, bruyère, callune, bourdaine), la relation obtenue pourrait sans doute être améliorée en travaillant par espèce, plutôt qu'en les regroupant dans le groupe d'espèces Ligneux bas.

Néanmoins, les relations restent significatives et d'excellente qualité ; cela indique que les relevés floristiques associés à des mesures de hauteur moyenne et des notations de recouvrement permettent d'estimer correctement les stocks de carbone de sous-bois dans les peuplements de Pin maritime.

Afin que les inventaires réalisés par l'IFN puissent éventuellement servir d'indicateurs de stock de carbone en sous-bois, il serait donc nécessaire de compléter les actuelles mesures de recouvrement par des estimations de hauteur moyenne ; il conviendrait aussi d'affiner les notations de recouvrement réalisées habituellement par 1/4.

Conclusion

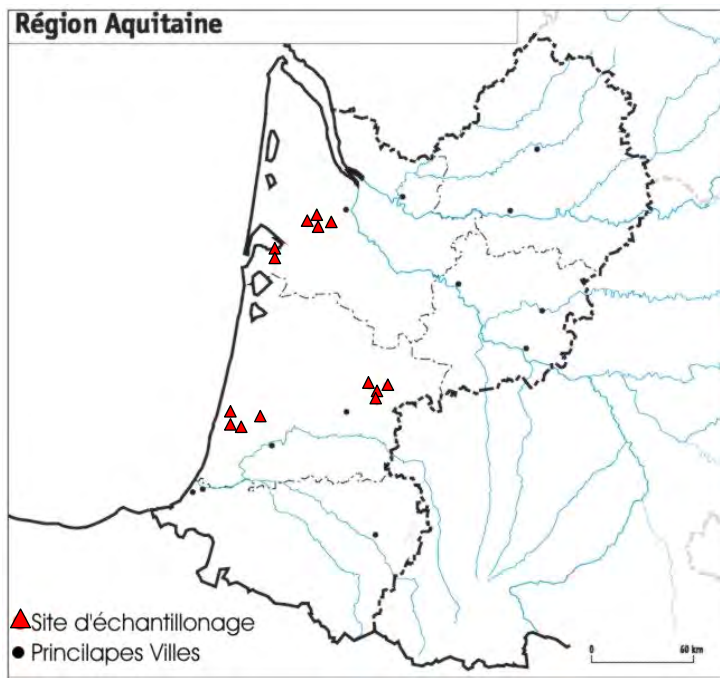
Cet échantillonnage de sites en fonction du type de Landes a permis d'accroître la connaissance que nous avons des stocks de carbone dans les sous-bois forestiers des peuplements de Pin maritime des Landes de Gascogne âgés entre 25 et 35 ans. La valeur calculée est en moyenne de 1.75 tC ha^{-1} , avec une gamme allant de 0.75 à 4.12 tC ha^{-1} .

Nous avons mis en évidence que l'indice volumique utilisé ici présente un fort intérêt potentiel pour estimer la valeur moyenne du stock de carbone dans la biomasse aérienne du sous-bois, au sein d'une classe d'âge de peuplements de Pin maritime. Cet indice repose sur des notations de recouvrement par espèce et de hauteur moyenne, simples à obtenir sur le terrain. Il sera intéressant d'une part de résoudre les difficultés rencontrées pour la strate de ligneux haut de plus de 2 m et d'autre part pour les ligneux de moins de 2 m d'accroître la précision de la relation établie en travaillant par espèce. Outre les questions liées à l'estimation et la gestion des stocks de carbone, ces résultats riches d'information sur la quantité de biomasse du sous-bois pourront profiter aux études et aux organismes (ARDFCI) visant à caractériser les risques d'inflammabilité en milieu forestier.

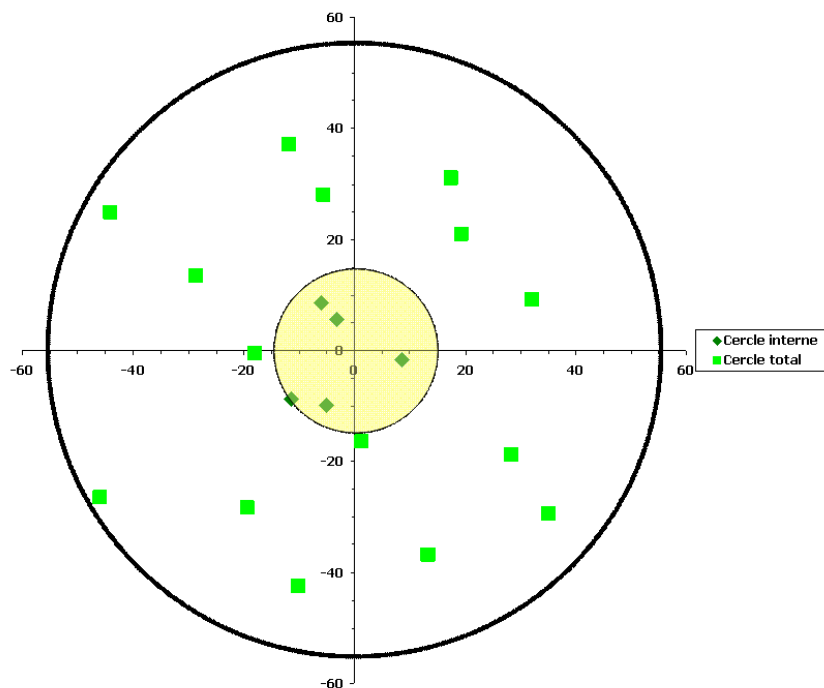
Compte tenu de la variabilité rencontrée pour un même type de Landes, il serait intéressant d'élargir l'échantillonnage à des sites d'âges différents mais également conduits selon des scénarios sylvicoles contrastés en terme de fréquence et d'intensités des interventions pour tester les relations établies ici.

Bibliographie

- Armand D., Etienne M., Legrand C., Maréchal J. et Valette JC. 1993. Phytovolume, phytomasse et relations structurales chez quelques arbustes méditerranéens. *Ann.Sci.For.* 50: 79-89.
- Demounem R. et Legigan P. 1988. Les Landes et l'homme. Centre d'animation du Graoux (Ed.), Belin-Beliet, France. 144 p.
- Dupouey J.-L., Pignard G., Badeau V., Thimonier A., Dhôte J.-F., Nepveu G., Bergès L., Augusto L., Belkacem S. et Nys C. 2000. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Rev.For.Fr.* LII (n° special) : 139-154.
- Timbal J et Caze G. 2005. Inventaire des habitats forestiers du site-pilote du bassin-versant du Canteloup (40). 52 pp. Consulté le 14/10/05 http://www.pierroton.inra.fr/IEFC/activites/FORSEE/rapports/FORSEE_Aquitaine.C4.flore.pdf
- Valentini R. and his collaborateurs. 2000. Respiration as the main determinant of carbone balance in European forests. *Nature*, vol 404, 20 april.

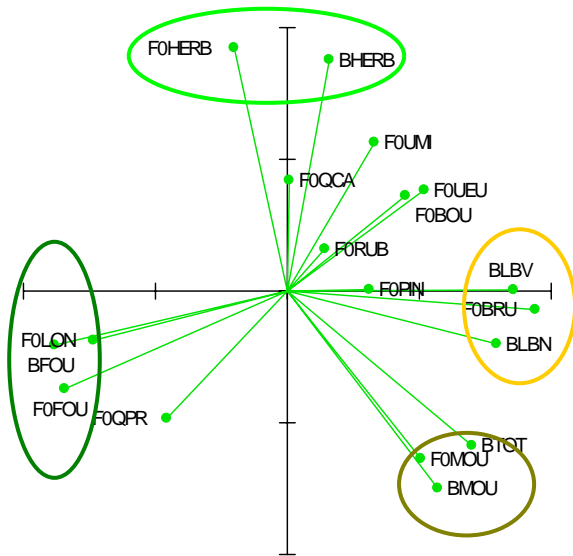


Carte de l'Aquitaine présentant la localisation des peuplements inventoriés.

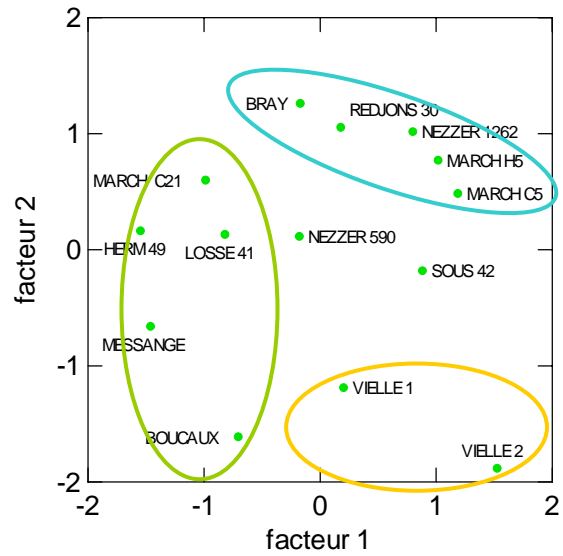


Disposition des points d'échantillonnage de sous-bois réalisés dans une zone couvrant 1 ha dans chaque peuplement. La notation de couvert absolu par strate a été opérée dans la zone centrale (cercle interne de rayon=15 m) où 5 prélèvements de biomasse ont été réalisés. Les mesures destructives de biomasse ont été complétées par un échantillon de 15 points supplémentaire dans la zone externe de rayon =56.4 m.

Cercle des corrélations



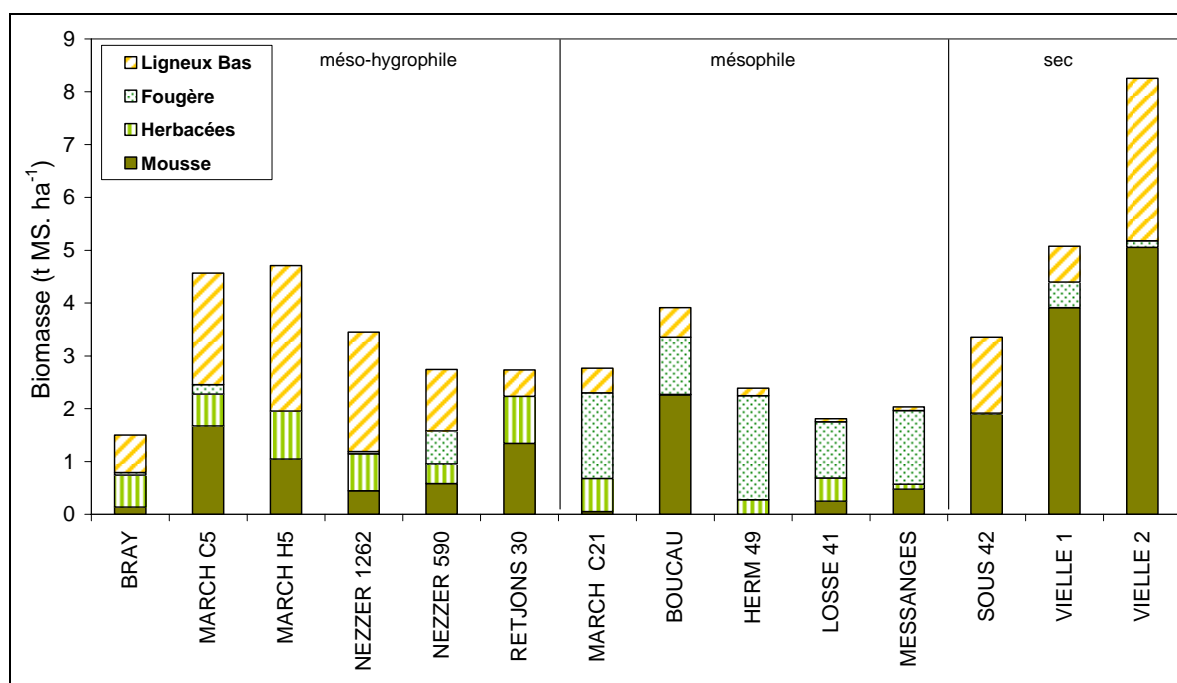
Distribution des sites



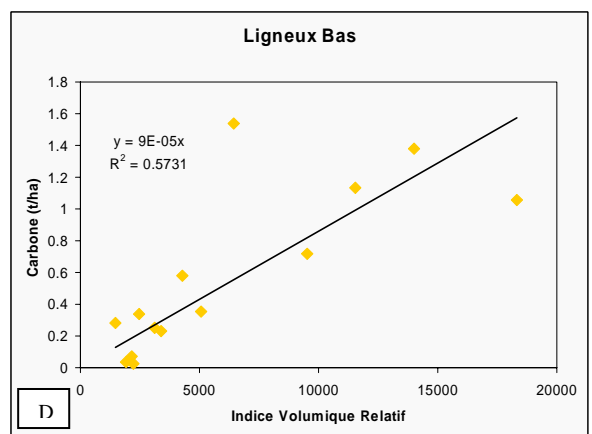
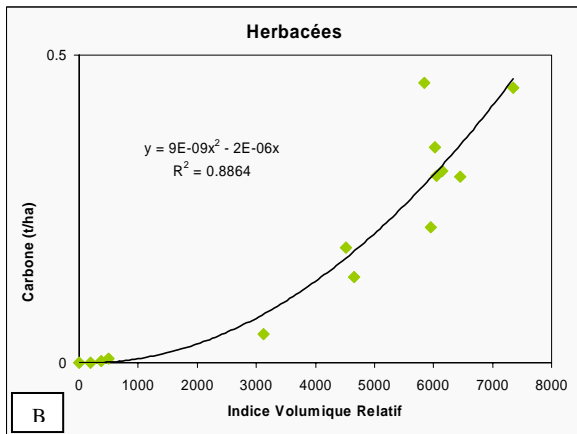
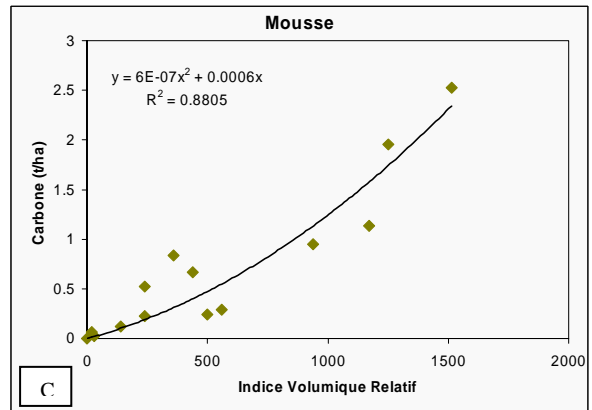
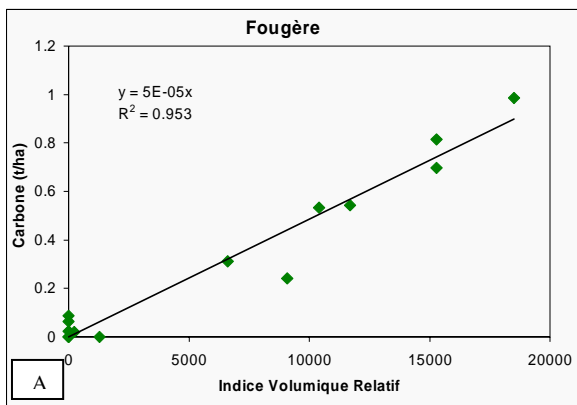
Analyse en composantes principales des variables de biomasse par groupe d'espèces et des notations de fréquence d'apparition des groupes d'espèces dans l'échantillon réalisé dans chaque peuplement. Le cercle des corrélations présente la structuration des variables mesurées et leur corrélation avec les axes principaux : BFOU = biomasse de fougère, BMOU = biomasse de mousse, BLBV = biomasse de ligneux bas –partie chlorophyllienne, BLBN biomasse de ligneux bas –partie non chlorophyllienne, BHERB = biomasse d'herbacées, BTOT = biomasse totale, FOFOU = fréquence de fougère, FOMOU = fréquence de mousse, FOLON = fréquence de chèvrefeuille, FOQPR = fréquence de chêne à feuilles persistantes, FOQCA = fréquence de chêne à feuilles caduques, FORUB = fréquence de ronce, FOUEU = fréquence d'ajonc d'Europe, FOUMI = fréquence d'ajonc nain, FOBOU = fréquence de bourdaine, FOPIN = fréquence de semis de pins, FOBRU = fréquence de bruyères, FOHERB = fréquence d'herbacées. Le graphe de droite présente la répartition des sites dans le plan défini par les variables mesurées.

Biomasse de sous-bois par groupe d'espèces (t MS ha⁻¹). Le type de Landes correspond à la classification présentée par Timbal et Caze (2005) et réalisée à partir des relevés floristiques de cette étude.

Site	Type de lande	Biomasse (t/ha)				
		Fougère	Herbacées	Ligneux Bas	Mousse	Totale
BRAY	Méso-hygrophile	0.0481	0.6052	0.7099	0.1360	1.4992
MARCH C5	Méso-hygrophile	0.1750	0.6082	2.1141	1.6706	4.5679
MARCH H5	Méso-hygrophile	0.0000	0.9099	2.7555	1.0451	4.7106
NEZZER 1262	Méso-hygrophile	0.0397	0.7013	2.2622	0.4460	3.4493
NEZZER 590	Méso-hygrophile	0.6231	0.3749	1.1631	0.5799	2.7411
RETJONS 30	Méso-hygrophile	0.0000	0.8930	0.5013	1.3416	2.7359
MARCH C21	Mésophile	1.6258	0.6243	0.4643	0.0525	2.7669
BOUCAU	Mésophile	1.0844	0.0041	0.5622	2.2635	3.9143
HERM 49	Mésophile	1.9687	0.2773	0.1428	0.0000	2.3887
LOSSE 41	Mésophile	1.0630	0.4405	0.0550	0.2476	1.8060
MESSANGES	Mésophile	1.3928	0.0924	0.0693	0.4778	2.0323
SOUS 42	Sèche	0.0000	0.0141	1.4339	1.9018	3.3498
VIELLE 1	Sèche	0.4838	0.0009	0.6797	3.9116	5.0759
VIELLE 2	Sèche	0.1250	0.0000	3.0727	5.0548	8.2524
	Moyenne	0.6164	0.3962	1.1419	1.3663	3.5207
	(écart-type)	(0.6860)	(0.3358)	(1.0211)	(1.5187)	(1.7503)



Biomasse par hectare de sous-bois (t MS ha⁻¹) estimée pour chaque site échantillonné. Les trois zones correspondent à leur classification en type de Landes, du plus humide au plus sec. La classification correspond à celle présentée dans Timbal et Caze (2005) et se base sur les relevés floristiques réalisés par l'IFN dans les peuplements de cette étude.



Relations entre la biomasse de sous-bois et l'indice volumique de couvert par groupe d'espèces ($\Sigma(\text{recouvrement} \times \text{hauteur})$). (A) Fougères, (B) Herbacées, (C) Mousses, (D) Ligneux bas ($H < 2m$).