

MINISTERE DE L'ENVIRONNEMENT

S.R.E.T.I.E.

Service de Recherche des Etudes et Traitement
de l'Information sur l'Environnement

E.G.P.N.

Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel

**CONSEQUENCES ECOLOGIQUES DE LA DEPRISE AGRICOLE
DANS UNE ZONE HERBAGERE**

ARANEIDES ET FLORE DANS LE PAYS D'AUGE

Agnès ASSELIN et Jacques BAUDRY



I.N.R.A.
SAD Normandie
14170 St Pierre/Dives

Laboratoire d'Evolution
des Systèmes Naturels
et Modifiés.
UNIVERSITE Rennes I

C.E.R.E.S.A.
Le Champ Niguel
35170 BRUZ

995
ENV



N° inv. 6334

Date : 2.11.89

N° inv. : 2456.

7.1.1 / ASSAMFN.

CONSEQUENCES ECOLOGIQUES DE LA DEPRISE AGRICOLE

DANS UNE ZONE HERBAGERE :

ARANEIDES ET FLORE DANS LE PAYS D'AUGE

Juillet 1989

CONTRAT N° 237018640210

Agnès ASSELIN C.E.R.E.S.A. Le Champ Niguel 35170 BRUZ (99 52 66 88)
et Laboratoire d'Evolution des Systèmes
Naturels et Modifiés, Université Rennes I,
Campus de Beaulieu, 35000 RENNES.

Jacques BAUDRY I.N.R.A.- S.A.D. Normandie, Lieury
14170 SAINT PIERRE SUR DIVES (Tel: 31 20 53 46)
Responsable Scientifique

Avec la collaboration de:

- Alain CANARD, Arachnologue à l'Université de Rennes
- Marie-Christine TROTEL, Pédologue au CERESA, Bruz

SOMMAIRE

NOTE DE SYNTHÈSE	3
INTRODUCTION	9
POSITION DU PROBLÈME	
DEPRISE ET ABANDON : PREMIERS CONSTATS	
OBJECTIFS DU RAPPORT	
PREMIÈRE PARTIE	
CHOIX D'UN NIVEAU D'ORGANISATION SPATIALE ET D'UN GROUPE BIOLOGIQUE.	
1.1 Les principaux concepts utilisés en écologie du paysage	19
1.1.1 Caractéristiques structurales des paysages	
1.1.2 Fonctionnement écologique des paysages	
1.1.3 Abandon/Déprise	
1.2 Les organismes utilisés en écologie du paysage	23
1.2.1 Les oiseaux	
1.2.2 Les mammifères	
1.2.3 Les coléoptères carabiques	
1.2.4 Les végétaux	
1.3 Choix des Aranéides	25
1.3.1 Le groupe taxonomique	
1.3.2 La prédation	
1.3.3 Sensibilité à la structure de la végétation	
1.3.4 Sensibilité aux modifications de milieu	
1.3.5 Dispersion/Colonisation	
1.3.6 Sensibilité à la structure du paysage	
DEUXIÈME PARTIE	
IMPLANTATION ET DÉROULEMENT DE LA RECHERCHE	
2.1 Description du site d'étude	35
2.1.1 Situation géographique	
2.1.2 Relief	
2.1.3 Géologie	
2.1.4 Pédologie	
2.1.5 Site d'étude	
2.1.6 Collecte des araignées	
2.1.7 Relevés de végétation	
2.2 Déroulement de la recherche	43
2.2.1 Echelle d'observation et d'interaction dans un paysage	
2.2.2 Groupes fonctionnels d'araignées	
2.2.3 Recherche d'une méthodologie adaptée	

TROISIEME PARTIE

RESULTATS DE RECHERCHE

- 3.1 Changes in grassland use. Consequences on landscape patterns and spider distribution. 51
- 3.2 Les Aranéides dans un espace agricole en mutation. 57
- 3.3 Effet de la déprise agricole sur les araignées des prairies. 75
- 3.4 Réflexions sur les analyses multivariées: Mise au point et Application d'une méthode adaptée à notre problématique. 85
- 3.5 Relations Végétation/Araignées/sol dans une prairie en déprise. 103
- 3.6 Hedgerow Networks as habitats for forest species : Implications for colonization of abandoned agricultural land. 117
- 3.7 Colonization of grassland under extensification by hedgerow species. 135

CONCLUSION 147

BIBLIOGRAPHIE GENERALE 151

CONSEQUENCES ECOLOGIQUES DE LA DEPRISE AGRICOLE
DANS UNE ZONE HERBAGERE :
ARANEIDES ET FLORE DANS LE PAYS D'AUGE

Agnès ASSELIN

Université de Rennes I

Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés
Campus de Beaulieu - 35042 RENNES Cédex

et C.E.R.E.S.A. - Le Champ Niguel - 35170 BRUZ

et Jacques BAUDRY

Institut National de la Recherche Agronomique
Département Systèmes Agraires et Développement
14170 LIEURY

FINANCEMENT : MINISTERE DE L'ENVIRONNEMENT - SRETIE/EGPN
Juillet 1989

NOTE DE SYNTHESE - PERSPECTIVES

Le rapport rendant compte des recherches menées dans le cadre de ce contrat ne constitue qu'une étape dans un ensemble de recherches portant sur les changements de l'utilisation des terres agricoles dans l'Ouest de la France et leurs conséquences écologiques. Cette note a pour objectif de présenter les principaux résultats acquis lors de cette recherche (présentés dans le rapport sous forme d'articles, certains en cours de publication) et de la replacer dans une perspective plus large. Les perspectives plus larges sont les recherches de l'INRA-SAD Normandie sur les transformations des territoires agricoles, le contrat STRETIE-EGPN sur les conséquences écologiques de la déprise associant l'INRA et l'Université de Rennes, les échanges au sein du réseau EUROMAB sur la transformation des paysages ruraux.

LA PROBLEMATIQUE DE RECHERCHE

L'évolution du contexte agronomique, technique et social de l'agriculture entraîne des modifications de l'utilisation du territoire: abandon, intensification, modification des usages et de la gestion par les agriculteurs. Plusieurs questions peuvent être posées : comment s'opèrent ces modifications ? Quelles sont leurs conséquences sur la structure des paysages, la répartition des espèces animales et végétales ? Comment évaluer les conséquences écologiques et agronomiques ? A quelles échelles d'espace et de temps ?

COMPTE RENDU DE LA RECHERCHE

Avant d'analyser le phénomène de déprise agricole, nous nous proposons d'explorer l'étude des interactions au sein d'une mosaïque paysagère. Pour ceci, deux groupes ont été retenus : les plantes phanérogames, élément visible et les aranéides, groupe connu pour sa sensibilité à la structure de la végétation et sa capacité de réaction rapide aux changements.

Dans le paysage étudié, où la prairie permanente est la forme dominante d'utilisation de l'espace, la déprise agricole se traduit par un abandon de l'entretien des parcelles (pas de fauche des refus) et des haies. Ceci entraîne une colonisation "en taches" par la fougère et surtout par la ronce. Ces taches constituent nos stations d'étude.

Les aranéides ont été collectées par chasse à vue dans 54 stations (4 à 6 collectes par an) et plus de 160 relevés de végétation ont été faits (tous ne sont pas exploités ici). Dans une parcelle en déprise, 2 ha particulièrement hétérogènes, le sol, la flore et les aranéides ont été recensés dans 19 stations.

. Résultats :

1 - Traitement des données : si la méthode de base (analyses multivariées) est standard pour la comparaison des peuplements des stations il nous a fallu mettre au point une démarche pour conduire ces analyses. Evaluer les changements de peuplements dus à la déprise nécessite la construction d'un référentiel multivarié, constitué des relevés des prairies, haies, bois. Les stations en déprise y sont projetées en tant qu'individus supplémentaires ; ceci permet de mesurer leur ressemblance avec les stations du référentiel.

La réflexion a aussi porté sur les échelles de perception de l'espace : pour la flore, la station s'est révélée être une échelle trop fine, les facteurs régulant les peuplements apparaissant mieux quand toutes les stations d'une parcelle sont agrégées.

2 - La flore dans les prairies en déprise : Dans la grande majorité des cas, la ronce s'installe, puis la fougère Grand Aigle (seule ou en association avec la ronce) ; ailleurs, l'églantier ou les orties se substituent au tapis de graminées fourragères. Les taches de ronces offrent un habitat nouveau pour les espèces des haies. Cet habitat est limité à la bordure de la tache (0,5 à 1 mètre), plus à l'intérieur rien ne pousse sous la ronce. La colonisation des taches de déprise dépend du pool d'espèces présentes dans les haies voisines (il est très rare que l'on trouve une espèce non présente dans ces haies), du comportement des espèces, certaines colonisent bien, d'autres ne colonisent pas (houx, if). La présence d'un couvert arbustif ou arborescent (qui se développe dans les ronciers anciens ou dans les lieux humides) intervient : cela crée un habitat stable et augmente le nombre d'espèces présentes.

Par ailleurs, les premières investigations montrent que les espèces prairiales résistent de façon différencées à l'extension des ronciers, certaines disparaissent totalement, d'autres (dactyle, houlque laineuse) subsistent.

3 - L'évolution du peuplement d'aranéides :

. Structure des peuplements :

Les espèces d'aranéides sont distribuées le long d'un continuum allant de prairies pâturées ou fauchées aux bois, en passant par les friches anciennes et les haies. Les araignées errantes sont seules sensibles au gradient prairies mésophiles - prairies hygrophiles.

Quand on **projette les stations en déprise** dans cet espace de référence, on constate que les stations des centres des prairies sont très proches des friches anciennes (corrélation élevée avec l'axe qu'elles déterminent), tandis que les stations de lisière se situent au centre de l'espace factoriel. Ces dernières sont plus hétérogènes, on y trouve un assemblage d'espèces largement répandues dans d'autres types de stations (bois, prairie...).

. Vitesse d'évolution :

Quand les relevés mensuels d'un roncier, fauché à un moment donné, sont projetés dans un espace de référence constitué de stations de prairie, friches, bois, on constate que la fauche éloigne la station des friches, la rapprochant des prairies. La repousse des ronces le mois suivant ramène cette station vers les friches.

. Flore/aranéides et proximité spatiale :

L'étude au niveau du paysage n'ayant fait apparaître d'autre effet d'interaction spatiale que l'effet de lisière, nous avons étudié une mosaïque à "grain fin" : une seule parcelle très hétérogène. Là encore, l'effet de la structure de la végétation locale s'est révélé prépondérant. Dans les stations en déprise, les peuplements d'aranéides sont identiques que ce soit la fougère ou la ronce qui colonise. Les stations dominées par le jonc ont un peuplement intermédiaire entre celui de la prairie à graminées et celui des taches de déprise. Tout se passe comme si le gradient de peuplement d'aranéides reflétait un gradient de perturbation, lié à l'intensité de pâturage.

CONCLUSION

. Si l'évolution de la flore dans les prairies en déprise est significativement liée à celle des haies environnantes, elle-même dépendant de la position dans le paysage, un tel phénomène n'a pas été mis en évidence pour les aranéides qui sont essentiellement sensibles aux conditions stationnelles. Les distances entre les différents types d'éléments de la mosaïque paysagère sont, sans doute, toujours inférieures aux distances de dispersion. Dans un même paysage, deux groupes biologiques différents peuvent se comporter de façon totalement différente.

. Conséquences écologiques de la déprise : il y a bien apparition de nouveaux habitats favorables aux espèces ne vivant pas dans les parcelles agricoles. L'intérêt des types d'habitat créés dans les conditions de sous-pâturage paraît assez limité. Parallèlement, il y a régression, voire disparition, des espèces prairiales.

. Les aranéides comme matériel biologique : l'utilisation de ce groupe comporte des contraintes importantes tant au niveau de l'échantillonnage qu'au niveau taxinomique. Leur intérêt réside dans leur vitesse de réaction et dans leur sensibilité aux conditions stationnelles. Ceci devrait aider à reconnaître des similitudes entre stations pour des travaux avec d'autres groupes. La recherche a permis de distinguer les ubiquités de celles inféodées à certains milieux.

PERSPECTIVES

- La gestion des espaces en déprise :

Les espaces étudiés sont toujours gérés, sans doute mal gérés tant d'un point de vue agronomique (perte de fourrage) que d'un point de vue écologique (expansion d'espèces banales).

Ceci pose le problème de la maîtrise du pâturage extensif et de la maîtrise des couverts végétaux. Ceci renvoie également à l'apparition de ces gestions dégradées (sont-elles si nouvelles ?), donc à l'activité agricole. La question n'est pas actuellement comment gérer les espaces en déprise, mais comment maîtriser, influencer les évolutions.

- L'activité agricole :

L'activité agricole n'a été caractérisée que de façon grossière dans ce rapport : fauche, pâture, labour... Les prairies étudiées ne sont pas fertilisées et sont pâturées uniquement par des bovins. En l'occurrence, des indicateurs tels que le chargement (quantité de bétail par unité de surface) paraissent peu pertinents. Le pâturage est tournant et les périodes de pâturage sont, sans doute, au moins aussi importantes. D'autre part, les animaux ne touchent absolument pas aux ronces, alors que les jeunes arbres sont écrasés ou broutés. Pour comprendre mieux les processus en cours, il faut connaître les conditions dans lesquelles un agriculteur n'entretient plus ses prairies (contraintes du milieu, statut de la parcelle, perspectives de succession...), mais aussi le comportement des animaux dans les parcelles.

En retour, il faudra s'interroger sur les conséquences de ces évolutions sur l'activité agricole elle-même.

Nota : L'abandon pur et simple de parcelles agricoles semble être un phénomène peu important et souvent paysager, leur évolution est très liée à l'activité agricole locale.

- Méthodes d'évaluation des modifications de peuplement :

Il est nécessaire de développer la recherche sur la constitution de référentiels d'évaluation et sur les échelles pertinentes.

- Effets sur les différents groupes biologiques :

Les conséquences sont à évaluer différemment selon les groupes, même à l'intérieur de ceux-ci les différentes espèces ne se comportent pas de la même façon. Actuellement, les travaux se poursuivent sur la flore et sont en cours sur les carabiques (sensibles à la structure du paysage) et les passereaux qui intègrent partiellement cette structure.

Deux axes de recherche sont à approfondir : l'importance des conditions initiales de déprise (l'abandon et le sous-pâturage créent des conditions écologiques très différentes) et les échelles spatio-temporelles de réactions des groupes biologiques. On s'interrogera aussi sur les conséquences de l'expansion de diverses espèces sur l'agriculture (déprédateurs, parasites, prédateurs).

. Importance de la déprise :

Ce que l'on sait mesurer, c'est la superficie abandonnée ; en Basse-Normandie, elle est quasiment nulle. Mais comment apprécier l'étendue du non-entretien, du sous-pâturage ? De quand datent-ils ? Quel apport possible de la télédétection ?

INTRODUCTION

Suite aux modifications récentes du marché mondial des produits agricoles (surplus généralisés et baisse des prix), de la politique Agricole Commune (quotas laitiers) et de l'avancement de l'âge de la retraite, est apparue la crainte et les premiers signes de changements profonds dans l'utilisation du territoire agricole français. Les diverses simulations prévoient l'abandon de 3 à 10 millions d'hectares (Haut comité de l'environnement, 1986). En Basse Normandie, région où se situe notre lieu de recherche, Le Pays d'Auge, un rapport du Conseil Economique et Social (1986) consacré à la déprise des terres agricoles, insiste sur les risques latents, tout en reconnaissant l'impossibilité actuelle d'évaluer quantitativement le phénomène.

Parmi les causes régionales avancées dans ce rapport figurent la diminution des revenus tirés de l'agriculture, les quotas laitiers, les retards en matière de remembrement et de drainage (qui favorisent l'intensification) et l'inadaptation de la fiscalité foncière. L'abandon ou la déprise des terres dus à des contraintes agronomiques ne devrait pas, selon ce rapport, dépasser 4% de la Surface Agricole Utile (S.A.U.) actuelle, soit 40 à 50000 hectares. Ceci souligne la difficulté sinon l'impossibilité d'appréhender le phénomène et son évolution à partir des seules données du milieu physique.

Ces perspectives d'évolution de l'espace rural posent des problèmes d'ordre social (diminution de la population active), économique (diminution des revenus des communes et de l'activité économique), environnemental (changement de la mosaïque d'occupation du sol) et écologique (changements floristiques et faunistiques).

Ce sont ces changements écologiques qui sont au centre de la recherche menée dans le cadre du contrat avec le Ministère de l'Environnement.

CONSEQUENCES ECOLOGIQUE DE LA DEPRISE :

POSITION DU PROBLEME

Si la déprise agricole est d'abord une diminution des perturbations répétées (fauche, pâturage...) affectant les caractères écologiques d'un lieu, cela n'est pas sans poser de problèmes quant à la préservation d'une faune et d'une flore liées à cette activité agricole et un large consensus (S.R.E.T.I.E., 1987) s'est dégagé pour analyser les conséquences négatives et positives de cette déprise.

Ces conséquences découlent de modifications entraînées par la déprise à plusieurs niveaux d'organisation des systèmes écologiques et de l'activité agricole: parcelle, exploitation, paysage, région.

Avant de décrire les phénomènes qu'une première approche a permis d'observer à ces différents niveaux, il est utile d'évoquer les différents mécanismes de déprise et d'abandon.

DEPRISE ET ABANDON :

PREMIERS CONSTATS

Nous distinguons ici l'abandon qui est un arrêt total de l'utilisation agricole des terres de la déprise que l'on peut définir comme une diminution progressive et irrégulière de l'utilisation et de l'entretien des parcelles et de leurs bordures. Ce phénomène est limité (à notre connaissance) aux prairies permanentes; il semble modifier considérablement les dynamiques écologiques constatées dans le cas des abandons complets. Il faut aussi considérer comme signe de déprise l'abandon de l'entretien des haies et des fossés.

L'abandon peut concerner des parcelles incluses dans une exploitation en activité ou des parcelles isolées, voire même des exploitations entières où toute activité a cessé. L'abandon "intra"-exploitation peut intervenir à tout moment alors que l'abandon "extra"-exploitation se produit lors d'un départ à la retraite ou d'une cessation d'activité.

Du point de vue écologique, cette diversité des processus et des vitesses d'abandon tend à augmenter l'hétérogénéité à divers niveaux d'organisation spatiale et rend plus complexe l'étude du phénomène. On doit se poser la question de la possibilité de comparaisons entre diverses situations de déprise, notamment pour l'établissement de trajectoires d'évolution à partir d'études synchroniques.

Les Phénomènes constatés :

- * **Au niveau parcellaire**, on constate, dans le Pays d'Auge, essentiellement l'apparition de taches de ronces ou de fougères, soit en bordure des champs (à partir des haies ou des bois), soit dans la parcelle. Dans quelques cas, on rencontre dans une même parcelle des taches de ronces et de fougères juxtaposées.

Dans les parcelles hétérogènes physiquement (pente/plat, sain/hydromorphe), la déprise peut ne toucher qu'une partie de la parcelle.

A ce niveau, on constate aussi un arrêt de l'entretien des haies et des fossés.

L'abandon des haies a des effets très différents selon l'état de celles-ci au moment de l'arrêt de l'entretien, en particulier la présence ou l'absence d'une strate arborescente (absence généralement liée à la mort des ormes) va considérablement modifier l'évolution des strates basses et leur fonctionnement écologique (rôle de corridor en particulier).

L'arrêt de l'entretien des fossés entraîne une modification de la circulation de l'eau en surface; les zones engorgées sur pente s'étendent. Le phénomène est d'autant plus marqué que le piétinement des animaux accentue les effets de l'absence d'entretien.

Dans les parcelles en déprise, il y a une forte augmentation de l'hétérogénéité. La figure 1 schématise nos premières observations.

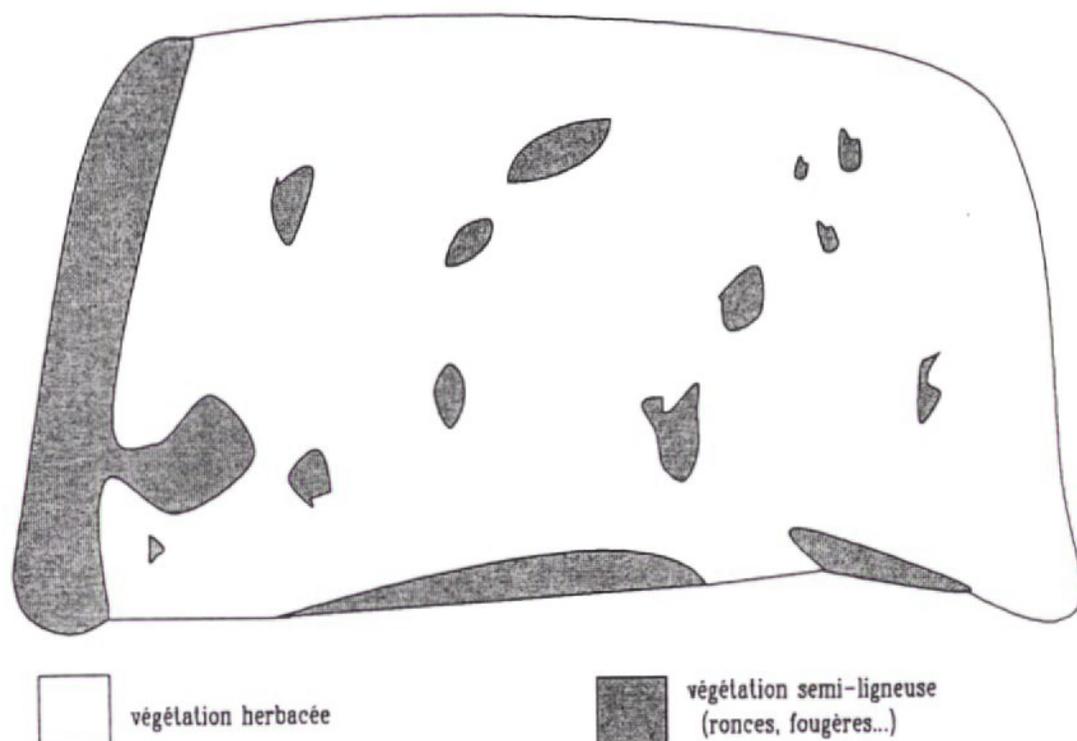


Figure 1:

La déprise à l'échelle parcellaire (1/2000) dans les prairies permanentes. La colonisation par les plantes non herbacées se fait à partir des bordures principalement.

- * Au niveau du paysage, les parcelles en déprise ou abandonnées peuvent être regroupées (dans une même unité topographique ou pédologique, dans une ancienne exploitation) ou dispersées. La déprise étant liée non pas au milieu physique en soi, mais à la façon dont ce milieu est perçu par un ou des agriculteurs dans un contexte particulier de système de production, elle est très difficilement prévisible.

Les différenciations dues à la déprise au niveau du paysage peuvent se traduire par une très grande augmentation de l'hétérogénéité, en relation avec la dispersion des parcelles en déprise ou par l'apparition de vastes espaces continus abandonnés (Figure 2). On peut dès maintenant poser l'hypothèse que les processus écologiques induits par la déprise seront différents selon les structures spatiales apparaissant au niveau du paysage.

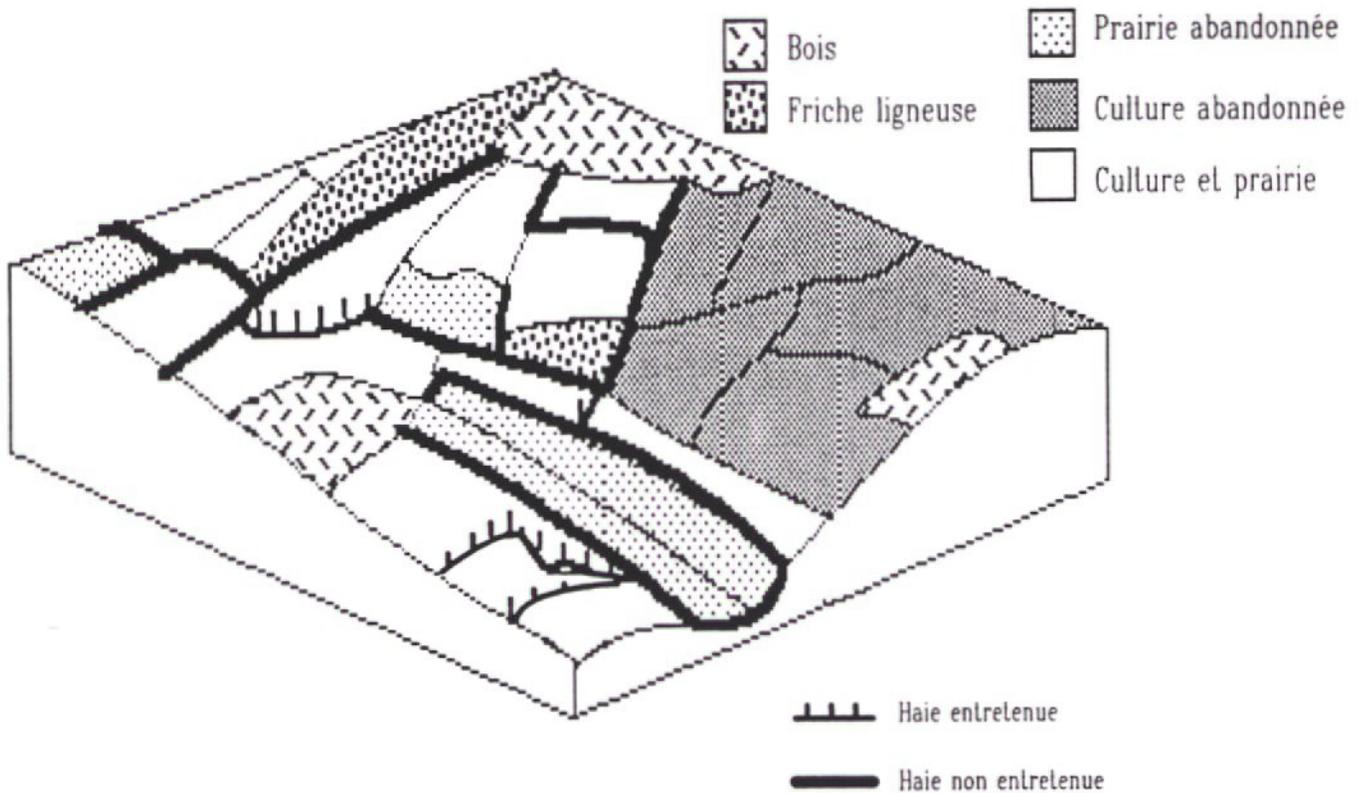


FIGURE 2

La déprise dans un paysage agricole (échelle proche du 1/10 000)

* Au niveau régional (petite région agricole):

On retrouve une grande variabilité dans la distribution spatiale des zones en déprise. A ce niveau, on peut poser l'hypothèse (à tester ultérieurement) que les contraintes du milieu physique sont importantes: abandon en premier des zones les plus pentues ou les plus hydromorphes (Figure 3).

A ce point d'avancement de notre recherche, il semble que les facteurs entraînant la déprise et déterminant sa répartition spatiale varient selon les niveaux spatiaux auxquels on appréhende le phénomène. L'analyse de la déprise et de ses conséquences écologiques requiert une démarche prenant en compte simultanément plusieurs niveaux d'organisation (Figure 3).

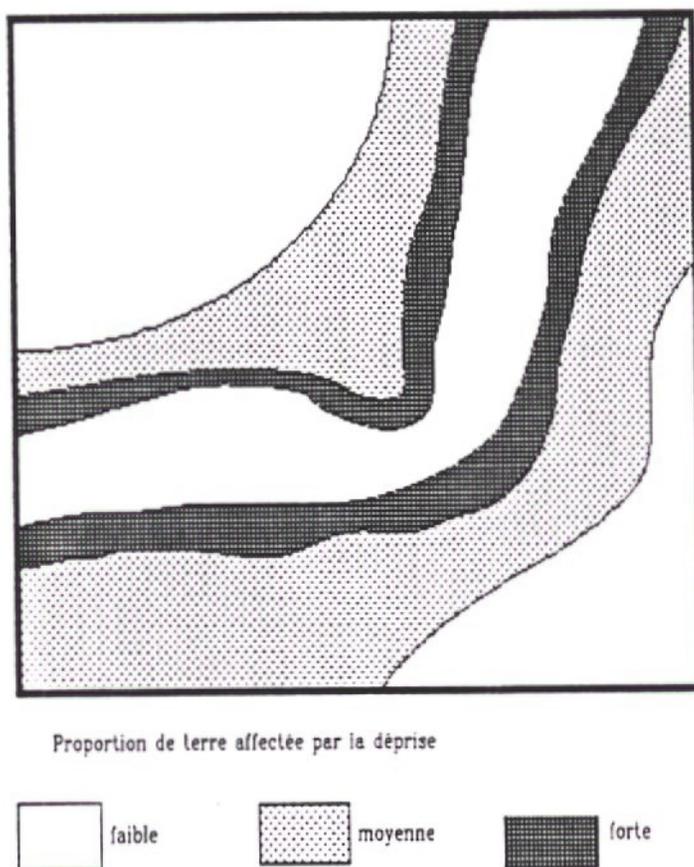


Figure 3:

Répartition schématique des terres en déprise au niveau régional (échelle proche du 1/250 000). On fait l'hypothèse qu'à ce niveau, il existe une relation entre l'importance de la déprise et les grandes structures géomorphologiques (pentes et bordures de plateau plus affectées).

OBJECTIFS DU RAPPORT:

Le présent rapport a pour objet de rendre compte de trois années de recherche. Sont successivement présentés:

1ère PARTIE: Les concepts généraux auxquels nous nous sommes rattachés tout au long de notre étude.

Les concepts développés en **Ecologie du Paysage** ont servi de base à notre réflexion, en particulier dans le choix de la méthodologie (étude d'une mosaïque de parcelles plutôt que des parcelles "types" dispersées), dans l'analyse des données recueillies sur le terrain (le comportement des stations soumises à la déprise est analysé comparativement à celui des stations voisines) et enfin dans l'interprétation des résultats, par rapport aux connaissances actuelles en Ecologie du Paysage.

2ème PARTIE: La démarche qui a été suivie au cours de l'étude.

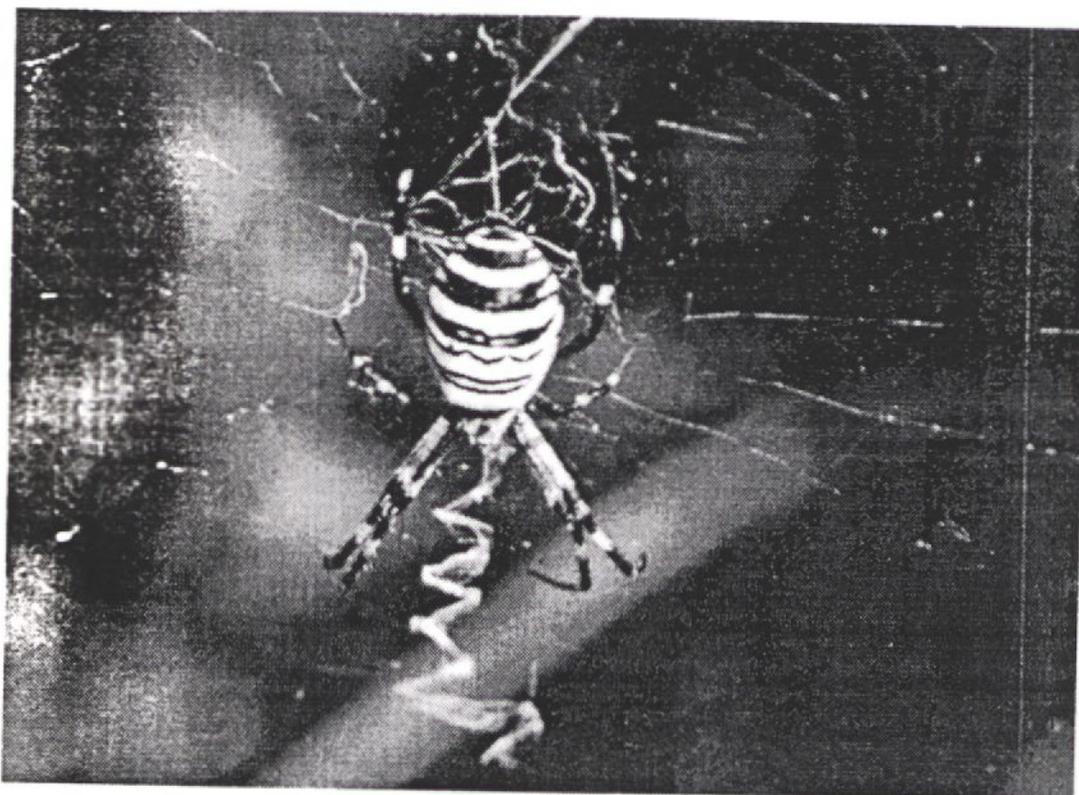
Nous présentons dans cette partie la démarche suivie en expliquant les principaux problèmes rencontrés. Ces problèmes sont de différents ordres et sont apparus à différents stades de la recherche. Il s'agit de problèmes liés aux niveaux d'organisation dans l'espace, au groupe faunistique retenu (les Aranéides) et enfin au traitement des données.

3ème PARTIE: Les résultats obtenus.

Les résultats sont présentés sans caractère progressif: nous exposons les résultats correspondant à différentes "pistes" que nous avons explorées au cours de notre recherche dans le souci d'apporter le maximum d'éléments de réflexion pour analyser et comprendre le phénomène de la déprise agricole.

PREMIERE PARTIE

**CHOIX D'UN NIVEAU
D'ORGANISATION SPATIAL
ET D'UN GROUPE BIOLOGIQUE**



1.1 LES PRINCIPAUX CONCEPTS D'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE :

Nous pouvons définir le paysage comme:

une mosaïque organisée d'éléments en interaction.

"Mosaïque organisée" signifie que les différents éléments du paysage ne sont pas répartis au hasard; leur existence, leur localisation dépend de contraintes physiques, de l'activité humaine, de la disponibilité de semences, de la présence de colonisateurs...

Les causes des modifications de l'utilisation du sol, donc du couvert végétal sont hors du propos de cette recherche et seront traités par ailleurs. Par contre, les effets de la transformation de la mosaïque végétale sur les peuplements animaux sont au coeur de notre problématique.

"Éléments en interaction" signifie que les éléments voisins dans l'espace échangent de l'énergie, des espèces animales et végétales, de l'eau...Ils ne sont pas indépendants les uns des autres. Ces échanges peuvent avoir lieu au travers le comportement d'organismes utilisant plusieurs types de milieux simultanément ou au cours de leur cycle de vie.

De cette perspective de recherche il ressort que **LE PAYSAGE**, tout comme **LA STATION**, constitue un niveau d'organisation pertinent pour une recherche en écologie.

1.1.1. CARACTÉRISTIQUES STRUCTURALES DES PAYSAGES :

GODRON et FORMAN (1983) décrivent comment les caractéristiques structurales d'un paysage changent quand les activités humaines sont modifiées. Ils prennent le cas d'un gradient d'intensité croissante allant d'un paysage naturel à une forêt aménagée ou des prairies permanentes, puis aux cultures, pour aboutir à un territoire urbanisé. Les caractéristiques structurales prises en compte par les auteurs sont l'origine, la taille, la forme et le nombre de taches ainsi que le type de corridor en ligne, en bande ou le long d'un cours d'eau (FORMAN et GODRON, 1981), les réseaux et la matrice. Selon GODRON et FORMAN (1983), "certaines de ces caractéristiques offrent une réponse linéaire aux modifications du paysage mais la plupart ont des réponses en pics positifs ou négatifs aux niveaux intermédiaires".

BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1982) ont mis au point une méthode pour calculer la diversité spatiale à partir de la cartographie des unités écologiques. Ces auteurs ont établi un indice de diversité dérivé de la formule de Shannon. La comparaison de paysages d'indices différents ou l'évolution de l'indice d'un paysage (sous l'effet de changements de pratiques agricoles ou d'un aménagement) est donc rendue possible.

1.1.2. FONCTIONNEMENT ECOLOGIQUE DES PAYSAGES :

Les flux d'énergie et de matières entre les divers éléments d'un paysage font l'objet de travaux en écologie du paysage (FORMAN et GODRON, 1986). C'est le cas des circulations du vent, du son, des gaz, de l'eau, des particules de sol, des animaux et des végétaux.

L'écologie du paysage s'intéresse aux interactions entre les éléments adjacents d'un paysage et aux liaisons qui peuvent exister entre eux (corridors). Le chercheur devra donc établir des relations entre la structure du paysage et son fonctionnement (BAUDRY et MERRIAM, 1988). Beaucoup d'études sur le fonctionnement écologique d'un paysage ont été réalisées en paysages bocagers. Le réseau de haies confère au paysage une structure facile à caractériser. Ainsi l'influence de la structure bocagère sur la vitesse du vent a-t-elle été étudiée: Au niveau régional, le bocage crée une certaine rugosité dans le paysage (boisements épars, réseau de haies) qui diminue la vitesse du vent (CABORN, 1957). La réduction de la vitesse du vent est de 30% par rapport à une zone témoin sans bocage (GUYOT, 1983).

Les circulations d'espèces animales et végétales dans les paysages bocagers font également l'objet de nombreux travaux (WEGNER et MERRIAM, 1979; BUREL, 1988; BAUDRY, 1985).

1.1.3. ABANDON/DEPRISE :

Dans le cas où il y a modification de la structure du paysage du fait de l'abandon, la colonisation des terres abandonnées par les végétaux a été analysée par rapport aux modèles de succession proposés par CONNELL et SLATYER (1977) (ESCARRE et al, 1983; INOUE et al, 1987). Des éléments non cultivés tels que les bois, les landes, les friches, peuvent jouer le rôle de source d'espèces (USHER, 1986; ALTIERI et al, 1986). Le rôle des oiseaux dans les processus de colonisation des friches en région Méditerranéenne a été décrit par DEBUSSCHE et al (1985).

La déprise, telle qu'elle existe dans le Pays d'Auge, entraîne également d'importantes modifications dans la structure du paysage, mais celles ci ne sont pas du même ordre. En effet, contrairement à l'abandon, la déprise suppose un minimum d'intervention de l'homme (fauchages irréguliers) et de l'animal (pâturage très extensif). Cela contribue à accentuer l'hétérogénéité intraparcélairé liée aux caractéristiques physiques des prairies. A l'intérieur des prairies permanentes on observe le développement de taches de ronces, de fougères, de joncs ou d'arbustes. La parcelle ne peut plus être considérée comme une entité homogène si bien que l'étude du phénomène de la déprise nécessite un changement d'échelle de perception des phénomènes écologiques.

Sur le plan du fonctionnement écologique, plusieurs questions se posent:

- Quels sont les processus de colonisation des taches?. D'où viennent les semences ?. Comment sont-elles transportées ?, sur quelles distances?.
- Existe-t-il des échanges entre les taches ?.
- Quelles conséquences cela entraîne-t-il sur la richesse spécifique au niveau de la parcelle ? au niveau du paysage ?.

1.2. LES ORGANISMES UTILISES EN ECOLOGIE DU PAYSAGE :

Pour répondre à ces questions, divers groupes d'organismes peuvent être utilisés. En écologie du paysage, les plus couramment utilisés sont les oiseaux, les mammifères, les micro-mammifères, les carabes et les plantes.

1.2.1. LES OISEAUX :

L'utilisation des oiseaux en écologie du paysage a permis de mettre en évidence plusieurs "effets paysage":

- un effet corridor : MAC CLINTOCK et al (1977) notent un effet positif du corridor sur la richesse spécifique des oiseaux d'un petit bois connecté à un grand.
- un effet de la taille des îlots boisés : le nombre d'espèces d'oiseaux présentes dans un bois est d'autant plus important que la taille du bois est grande (GALLI et al, 1976; WHITCOMB et al in BURGESS et SHARPE,1981).
- un effet lisière : FROCHOT (1987) et FULLER et al (1987) ont montré que certaines espèces présentent un effet lisière significativement positif.

Si les oiseaux font l'objet de tant d'études en écologie du paysage, c'est parce que, comme le souligne BLANDIN (1986), il existe une relation entre la structure des communautés d'oiseaux et celle de la végétation. Les travaux de BLONDEL (1979) et ceux de ERDELEN (1984) illustrent la sensibilité des oiseaux à la structure de la végétation et en particulier la relation entre la richesse spécifique et le nombre de strates végétales.

Cependant, BLANDIN (1986) fait remarquer qu'il n'est pas impossible que la réputation des oiseaux comme bon indicateur écologique soit un peu surfaite et qu'il faut éviter de tomber dans le piège des "indicateurs d'évidence".

Dans le cadre d'une étude biogéographique, BLONDEL et CHOISY (1983) ont mis en évidence les différents niveaux de perception (station, biotope, secteur, région, continent) auxquels les peuplements d'oiseaux peuvent être étudiés. En écologie du paysage, il semble que les oiseaux apportent des réponses à des échelles et sur des pas de temps bien précis:

- Selon CLAVREUL (1984), les oiseaux nicheurs peuvent constituer de bons indicateurs du degré d'ouverture d'un paysage rural.
- BUREL (1987) a montré que les oiseaux n'apportent pas de réponses lors de l'étude d'un territoire de 1 km de large en bordure de forêt.

1.2.2. LES MAMMIFERES :

Les mammifères peuvent apporter des réponses en écologie du paysage au niveau régional ou continental et sur des échelles de temps très importantes. De nombreux travaux ont été réalisés dans le cadre de la théorie de la biogéographie insulaire de MAC ARTHUR et WILSON (1967). C'est le cas de ceux cités par HARRIS (1984) qui font état d'une augmentation du nombre d'espèces en relation avec l'augmentation de la taille du site. PICTON (1979) a étudié l'effet des perturbations dues à l'homme dans 24 sites de taille différente en région montagneuse aux Etats Unis sur des populations endémiques de mammifères. Il montre que leur taux d'extinction est inversement proportionnel à la taille du site considéré.

Cas des micro-mammifères :

Les travaux de MERRIAM et de ses collaborateurs ont montré l'importance de la structure du paysage (en particulier les paysages agricoles) sur les populations de micro-mammifères. FAHRIG et al (1985) ont mis au point un modèle dynamique simulant les changements de taille de populations dans une série d'îlots boisés interconnectés. Avec l'espèce Peromiscus leucopus, les prédictions du modèle sont vérifiées: les populations de souris des bois isolés ont un taux de croissance inférieur à celles des bois interconnectés. WEGNER et al (1979) et MIDDELTON et al (1981,1983) s'accordent sur la fonction primordiale du réseau de haies pour la circulation des micromammifères à l'intérieur d'un paysage agricole et en particulier pour les échanges entre populations de bois épars.

1.2.3. LES COLEOPTERES CARABIQUES :

Les coléoptères carabiques ont été utilisés dans quelques études en écologie du paysage. Des phénomènes à l'échelle de la parcelle et de quelques km² ont pu être mis en évidence:

- à l'échelle de la parcelle: Selon CLAVREUL (1984), les carabes peuvent illustrer l'hétérogénéité intraparcélaire du fait de leur sensibilité aux différences microclimatiques. Ils peuvent être utilisés comme indicateurs du degré d'intensification des cultures.
- à l'échelle de quelques km²: BUREL (1988) a étudié la distribution des carabes dans une forêt et dans les haies qui lui sont connectées. Elle a montré que certaines espèces ne se trouvent qu'en forêt, d'autres utilisent les haies comme "péninsule" (leur densité décroît plus la distance à la forêt augmente) ou comme "corridor" (ces espèces circulent le long des haies). BUREL (1988) a montré que certains éléments du paysage tels que les chemins bordés de 2 haies jouent un rôle très important dans les processus de colonisation des espèces forestières. C'est en effet à partir de ces chemins que les carabes forestiers peuvent coloniser des haies assez éloignées de la forêt.

1.2.4. LES VEGETAUX :

BAUDRY (1985) montre comment les plantes sylvatiques se propagent à partir d'une source (un bois) le long des haies. Selon les espèces, la colonisation peut se faire jusqu'à une distance plus ou moins longue de la source. BAUDRY souligne également l'importance de la largeur de la haie et du type de connexion entre les haies sur les probabilités de présence des espèces forestières.

1.3. CHOIX DES ARANEIDES :

A notre connaissance, ce groupe n'a pas encore été utilisé dans l'étude écologique des paysages. Il nous a cependant paru pertinent de l'utiliser compte tenu de ses caractéristiques écologiques et de caractéristiques des milieux en déprise. Ces derniers se distinguent essentiellement par l'apparition de taches de ronces et/ou de fougères de quelques mètres carrés dans les prairies et un mauvais entretien des haies; or les Aranéides sont des prédateurs très sensibles à la structure de la végétation et à priori à des échelles spatiales très fines.

Plusieurs éléments relevés dans la bibliographie sont à l'origine du choix des Aranéides:

MAELFAIT et al (1988) définissent trois critères qui font des aranéides un groupe intéressant à utiliser comme indicateur écologique en Belgique:

- Une connaissance précise de la taxonomie, de la biogéographie et de l'écologie des espèces.
- Un grand nombre d'espèces dans une multitudes de biotopes.
- Des techniques d'échantillonnage efficaces.

1.3.1. Le groupe taxonomique :

Les araignées vivent dans tous les milieux: terrestres, aquatiques, en zone côtière, dans les grottes...C'est un groupe très vaste qui compte un peu plus de 1500 espèces en France (CANARD ,1984). Pour les espèces d'Europe du Nord, plusieurs ouvrages de détermination peuvent être consultés. Citons par ordre chronologique :

- SIMON (1914-1937) "Les Arachnides de France",
- WIEHLE (1931-1963) "Spinnentiere oder Arachnoidea",
- LOCKET et MILLIDGE (1951-1953) et LOCKET, MILLIDGE et MERRETT (1974) "British Spiders"

En Belgique, une banque de données résultant d'inventaires effectués dans de nombreux habitats, donne des indications sur la biogéographie et l'écologie des différentes espèces recensées dans le pays (MAELFAIT et al, 1988).

En France, il existe quelques données régionales sur la répartition des espèces:

- Catalogue des araignées des Pyrénées, 1985, par BOSMAN et KEER.
- Les araignées de l'Ouest de la France, en préparation, par CANARD.

Les ouvrages généraux de détermination donnent quelques indications relatives à l'habitat des espèces: principaux milieux où on les trouve (bois, lande, friche, prairie, habitation...), caractéristiques microclimatiques de l'habitat (hydromorphie, intensité lumineuse...)

Dans la grande majorité des travaux d'écologie sur les araignées, les auteurs séparent, dans leur analyse, les araignées errantes des araignées à toiles. Cette distinction peut paraître arbitraire; elle sépare néanmoins deux groupes de prédateurs qui n'auront pas forcément le même impact sur les populations de proies et qui ne présentent pas la même répartition dans l'espace. (Les araignées à toiles vivent dans les différentes strates de la végétation).

Analysant plus finement les différents modes de chasse, CANARD (1984) distingue 8 groupes fonctionnels:

- Araignées errantes à chasse nocturne
- Araignées errantes à chasse diurne
- Araignées chassant à l'affût
- Araignées construisant des toiles en tube
- Araignées construisant des toiles en réseau
- Araignées construisant des toiles en nappe et se tenant suspendues sous leur toile
- Araignées construisant des toiles en nappe et se déplaçant sur leur toile
- Araignées à toile géométrique

Il peut être intéressant de comparer l'importance relative de chacun des groupes ainsi définis dans des paysages de structures différentes et de suivre l'évolution de leur composition spécifique respective lorsque le paysage est modifié.

1.3.2. La prédation :

Les proies capturées par les araignées sont en grande majorité des insectes. Pardosa lugubris (araignée errante, lycosidae) capture environ 76% d'insectes et 24% d'araignées (EDGAR, 1969). Selon NYFFELER (1982), Araneus quadratus et Argiope bruennichi (deux argiopidae à toile géométrique) se nourrissent d'une forte proportion de diptères de petite taille (entre 70 et 80%). De nombreuses études ont été menées pour tenter d'évaluer l'impact réel des araignées sur les populations d'insectes. D'après KAJAK (1971), les forts coefficients d'élimination d'insectes (25 à 40% des diptères adultes) associés aux fortes densités d'araignées dans certains milieux, permettent de penser que ces prédateurs affectent sensiblement la taille des populations d'insectes. En ce qui concerne les araignées à toiles d'une prairie abandonnée, NYFFELER (1982) estime qu'elles capturent en moyenne 38 insectes/m²/jour, soit 150 Kg de poids frais d'insectes par hectare et par an. Notons qu'il faut ajouter à ces chiffres les captures dues aux araignées errantes vivant dans ces mêmes milieux.

De telles données ont conduit les chercheurs à voir dans les araignées d'éventuels auxiliaires pour lutter contre les insectes ravageurs des cultures. Des résultats encourageants ont été obtenus en Israël dans la lutte contre une larve de lépidoptère (Spodoptera littoralis) qui s'attaque aux pommiers (MANSOUR et al, 1980b). En Pologne, en Grande-Bretagne, aux Etats-Unis et en Asie, le rôle des araignées en tant qu'agent limitateur de populations d'insectes ravageurs a été prouvé sur des cultures très variées: pomme de terre, céréales, coton, riz...(KAJAK, 1965; BISHOP, 1981; SUNDERLAND et al, 1986). Malgré ces résultats, l'efficacité réelle des araignées contre les ravageurs ne fait pas l'unanimité. Ce sont des prédateurs opportunistes et les modifications intervenant dans leur régime alimentaire reflètent tout à fait les variations de densités d'insectes observés dans le milieu (KAJAK ET AL, 1968; EDGAR, 1969; MANSOUR et al, 1980a). RIECHERT (1974) pense que les araignées peuvent se déplacer vers les sites où les densités d'insectes augmentent.

Ces principaux résultats font apparaître l'intérêt des araignées comme "agents stabilisateurs" des populations d'invertébrés tant dans les milieux naturels que dans les paysages agricoles (RIECHERT, 1974).

1.3.3. Sensibilité à la structure de la végétation :

DUFFEY (1962) relève l'importance de la structure de la végétation sur la répartition des espèces. Il a montré comment deux araignées errantes *Pardosa pullata* et *Pardosa nigriceps* se répartissent dans une prairie en fonction de la hauteur de la végétation (respectivement en zone à végétation basse et en zone à végétation plus haute). Entre *Pardosa pullata* et *Pardosa prativaga*, DEN HOLLANDER et LOF (1972) précisent que les mâles et les femelles de *P.prativaga* ainsi que les femelles avec cocon de *P.pullata* préfèrent les zones à végétation haute tandis que les mâles et les femelles sans cocon de *P.pullata* préfèrent la végétation basse. Le même type de répartition dans la végétation s'observe avec des araignées à toiles (linyphiidae et argio-pidae) (DUFFEY, 1966; BROWN, 1981). GREENSTONE (1984) note une corrélation positive entre la diversité spécifique des araignées à toile et la diversité des hauteurs de végétation.

L'agencement des végétaux dans l'espace, leur enchevêtrement, semble être aussi un critère de choix de l'habitat pour certaines espèces. ROBINSON (1981) a testé les préférences de 8 espèces pour des habitats d'architecture différente: 2 préfèrent les substrats horizontaux et 1 les verticaux. Toutes les espèces sont sensibles à la quantité de matière (treillis de jute et cordages) employée expérimentalement au laboratoire et, en milieu naturel, l'auteur pense qu'il existe une bonne corrélation entre l'abondance des araignées et la quantité de branchage et de feuillage d'un buisson.

Le choix de l'habitat des araignées est déterminé par un ensemble de facteurs et il semble que les araignées soient plus influencées par de petites différences dans la structure de la végétation ou du microclimat (densité de végétation, variation de température, intensité lumineuse, point de fixation de la toile...) que par la disponibilité de la nourriture (DUFFEY, 1962; ENDERS, 1973; GREENSTONE, 1984).

1.3.4. Sensibilité aux modifications du milieu :

L'étude des Aranéides dans les paysages agricoles révèle la grande rapidité de ce groupe à réagir aux modifications de l'environnement. Les araignées ont du s'adapter non seulement à des habitats artificiels (constructions...) mais aussi à de nouvelles pratiques qui se succèdent à un rythme très rapide comme les labours, pâturages, fauchage...- (DUFFEY, 1975). Des études illustrent l'influence du pâturage et du piétinement par les moutons sur les densités d'araignées et sur la microdistribution des espèces (DUFFEY, 1962; DELCHEV et KAJAK, 1974).

Expérimentalement, DUFFEY (1975) a montré les différences de sensibilité au piétinement de plusieurs espèces: Oedothorax fuscus est peu sensible alors que Pirata hygrophilus, Porrhomma convexum, Bathypantes gracilis et Trachygnella nudipalpis ne sont plus du tout représentées dans les zones subissant le piétinement. Les araignées sont donc plus ou moins sensibles aux modifications du microhabitat liées à ces perturbations.

Le labour, le hersage, la moisson sont autant de pratiques qui peuvent altérer considérablement la taille et la composition des peuplements d'invertébrés dans les cultures (MANSOUR et al, 1983). Les effets du fauchage sur quelques familles d'araignées ont été reportés par HOWELL et PIENKOWSKI (1971) (in MANSOUR et al, 1983). Les jeunes thomisidés et salticidés diminuent mais des espèces telles que Pachygnatha tristriata et les lycosidés ne sont pas affectées. D'autre part SOUTHWOOD et VAN EMDEN (1967) ne relèvent pas de différences significatives entre le nombre d'araignées d'une prairie fauchée ou non.

Tous ces travaux illustrent à la fois la sensibilité des communautés d'araignées aux modifications même légères du milieu et l'aptitude de nombreuses espèces à s'adapter à de nouvelles situations ou à exploiter de nouveaux habitats pratiquement sitôt leur création (DUFFEY, 1975; CLAUSEN, 1986).

1.3.5. Dispersion/colonisation :

La colonisation des milieux par de nouvelles espèces dépend de leurs capacités de dispersion et de la proximité d'habitats différents (HUHTA, 1971).

Un des principaux modes de dispersion des araignées est la dispersion par le vent. Ce comportement fut décrit dès 1827 par BLACKWALL; il est entièrement passif, les araignées n'ayant pas le contrôle de la direction ni probablement celui de la durée de leur "vol" (SOUTHWOOD, 1962). Plusieurs familles d'araignées ont développé ce comportement. Les captures d'araignées "aéronautes" sont très fructueuses au printemps et en automne ; une forte majorité de linyphiidés (de 70 à 80%) est alors capturée (BRISTOWE, 1939; YAERGAN, 1975).

Deux groupes d'araignées aéronautes peuvent être distingués (HUHTA, 1971):

- les araignées qui se dispersent par le vent dès l'éclosion (en saison chaude)
- les Linyphiidés qui "volent" à la fois aux cours de leur premiers stades de développement et au stade adulte (principalement au printemps et à l'automne).

Dans la recherche des facteurs déclenchant le comportement de dispersion par le vent, plusieurs hypothèses ont été avancées: l'influence de facteurs climatiques tels que l'amplitude thermique journalière, la vitesse du vent, l'instabilité de l'air au dessus de la végétation...a été testée (YEARGAN, 1975 ; VUGTS et VAN WINGERDEN, 1976).

Aucune relation directe entre le nombre d'araignées présentes dans le milieu et le phénomène de dispersion par le vent n'a pu être établie (SOUTHWOOD, 1962). Selon DUFFEY (1956), ce comportement correspond à une phase du cycle de vie de certaines espèces mais n'est en aucun cas déclenché par de mauvaises conditions climatiques ou trophiques. HUHTA (1971) évoque une interaction entre des facteurs physiques et physiologiques notamment chez les linyphiidés.

On constate que les araignées ainsi dispersées occupent des milieux variés, plutôt temporaires (DUFFEY, 1956).

Peu de travaux concernent d'autres modes de dispersion. Citons toutefois les résultats de HEYDEMANN (1960, in HUHTA, 1971) qui a mis en évidence la colonisation d'une zone côtière nouvellement isolée de la mer par une digue, par des araignées venant des milieux adjacents et se déplaçant sur le sol. L'auteur réfute d'autant plus facilement l'hypothèse d'une colonisation par le vent que dans ce secteur, les vents dominants soufflent de la mer.

Quelques études illustrent l'évolution des communautés d'araignées dans des successions végétales. Ces études concernent essentiellement les peuplements forestiers: LUCZAK (1963) montre qu'il existe une corrélation positive entre la composition spécifique, la richesse, l'abondance, la fréquence des espèces et l'âge des résineux plantés. HUHTA (1971) a étudié les successions d'araignées errantes après une coupe dans une forêt de résineux et après passage du feu. De 0 à 7 ans après la coupe ou le feu, il y a colonisation par des espèces de milieu ouvert et il faut entre 7 et 13 ans pour que la communauté d'araignées retrouve sa composition d'avant traitement. Le déboisement entraîne une augmentation de la proportion d'araignées errantes par rapport aux araignées à toiles (HUHTA, 1971; COYLE, 1981).

1.3.6. Sensibilité à la structure du paysage :

La colonisation par les araignées se fait à partir des milieux voisins (HUHTA, 1971; NYFFELER, 1982; WEBB et al, 1984; LUCZAK, 1986). Ceci apparaît très nettement dans les études concernant les communautés d'araignées des champs cultivés. Après le labour ou la moisson, une forte proportion d'araignées et de cocons ayant été décimée, la recolonisation s'effectue à partir des milieux adjacents ou des milieux naturels plus éloignés tels que les forêts, les haies, les prairies naturelles, les friches...(LUCZAK, 1986). Dans les paysages bocagers, les haies offrent un milieu naturel à partir duquel les espèces peuvent coloniser les parcelles cultivées (ALTIERI et SCHMIDT, 1986). Les lisières de champs ou de prairies sont d'ailleurs plus riches que le centre des parcelles (DOANE et DONDALE, 1979; MAELFAIT, 1987).

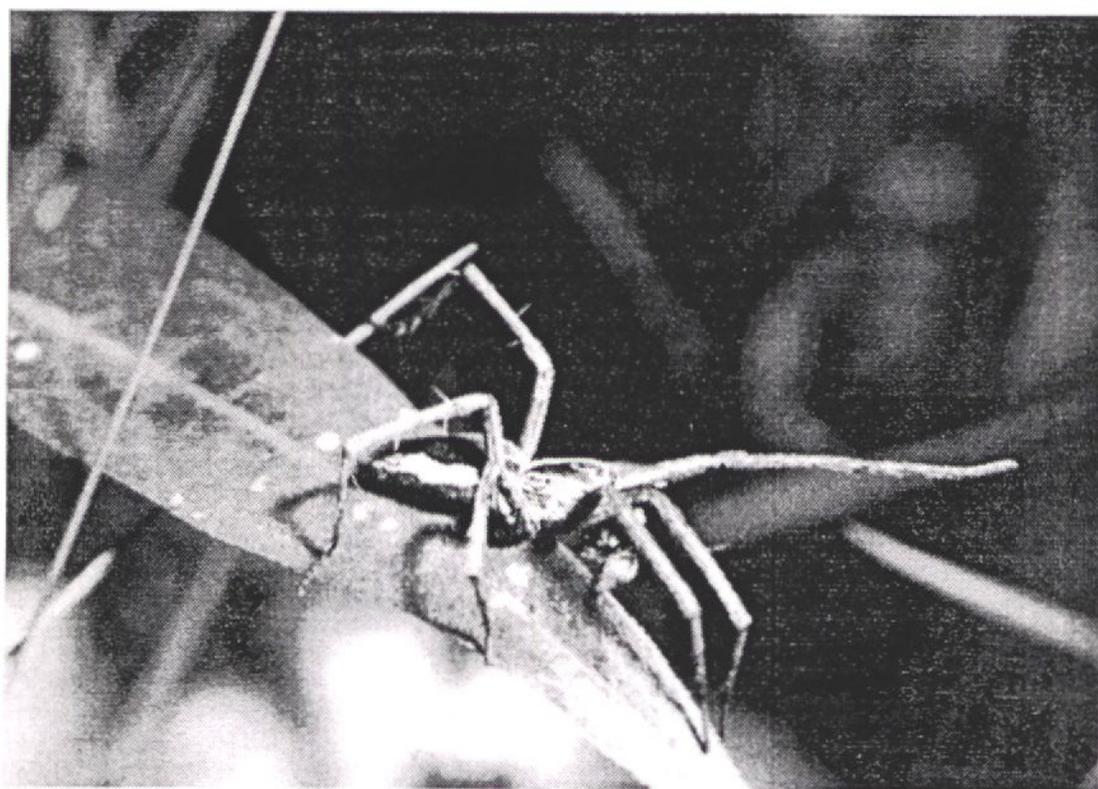
HUHTA (1971) note un "effet barrière" exercé par les forêts entourant une parcelle déboisée : la colonisation par les espèces de milieux ouverts est limitée par les forêts adjacentes. Selon cet auteur, certaines araignées errantes vivant dans les forêts voisines seraient attirées par les zones déboisées et viendraient s'y reproduire, tandis que les araignées typiques des milieux ouverts auraient à franchir les obstacles formés par les forêts (en se déplaçant grâce au vent, par exemple).

Dans les landes à végétation dense, WEBB et al (1984) montrent qu'il existe une corrélation positive entre la richesse spécifique de la lande et la proportion de bois l'entourant tandis qu'il y a une corrélation négative avec la proportion de prairies.

Selon LUCZAK (1986), l'interprétation de l'établissement et de l'évolution d'un peuplement d'araignées dans un milieu donné ne peut s'affranchir d'une étude de la structure entière du paysage qui l'entoure.

DEUXIEME PARTIE

**IMPLANTATION ET DEROULEMENT
DE LA RECHERCHE**



2.1 DESCRIPTION DU SITE D'ETUDE :

2.1.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE :

Nous avons choisi d'étudier la déprise dans un secteur situé en basse Normandie, dans le Pays d'Auge (Fig.4). Le site de l'étude se trouve précisément à la limite entre les départements du Calvados de l'Orne, sur les communes des Autels-Saint-Bazile, Tortisambert (14) et du Renouard (61).

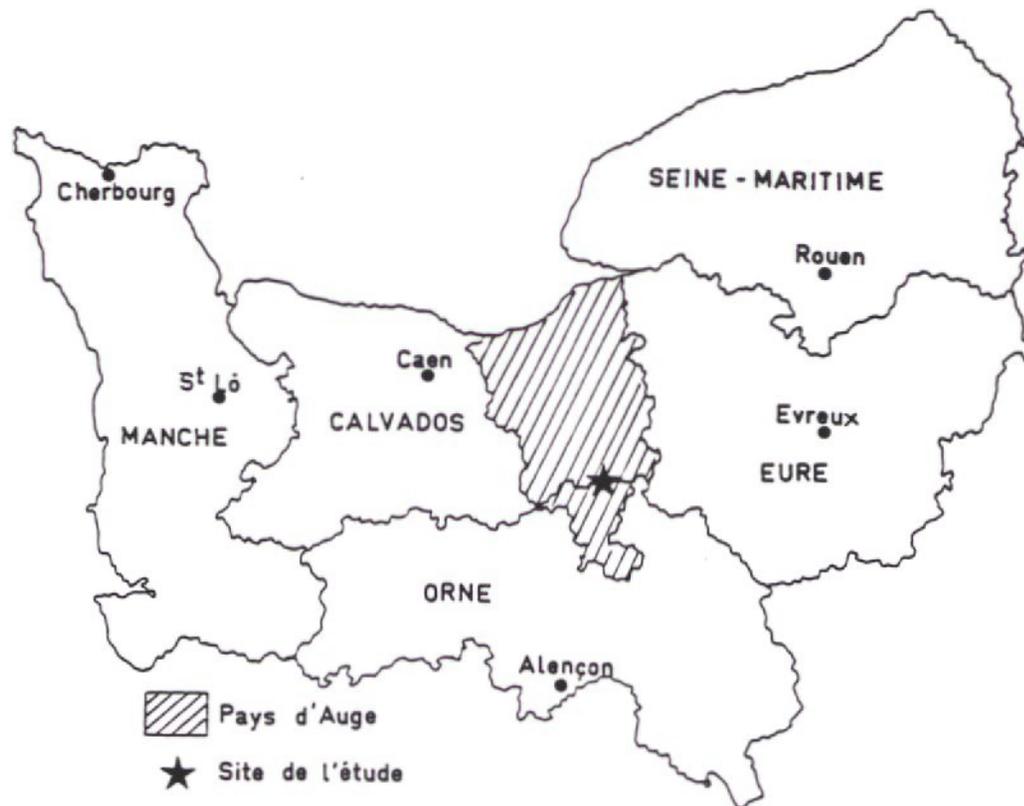


FIGURE 4

Localisation géographique de l'étude

2.1.2. RELIEF : (Fig.5)

Notre site d'étude est divisé en deux parties:

- l'une est localisée sur un étroit plateau situé entre la vallée de la Monne (rivière affluent de la Vie) et celle de l'Aubette (ruisseau qui rejoint l'Oudon à quelques kms).
- L'autre s'étend depuis le plateau jusque sur le versant ouest de la vallée de la Monne, sur la commune des Autels-Saint-Bazile. Ce versant présente un relief particulièrement accentué avec d'étroits vallons aux pentes très raides.

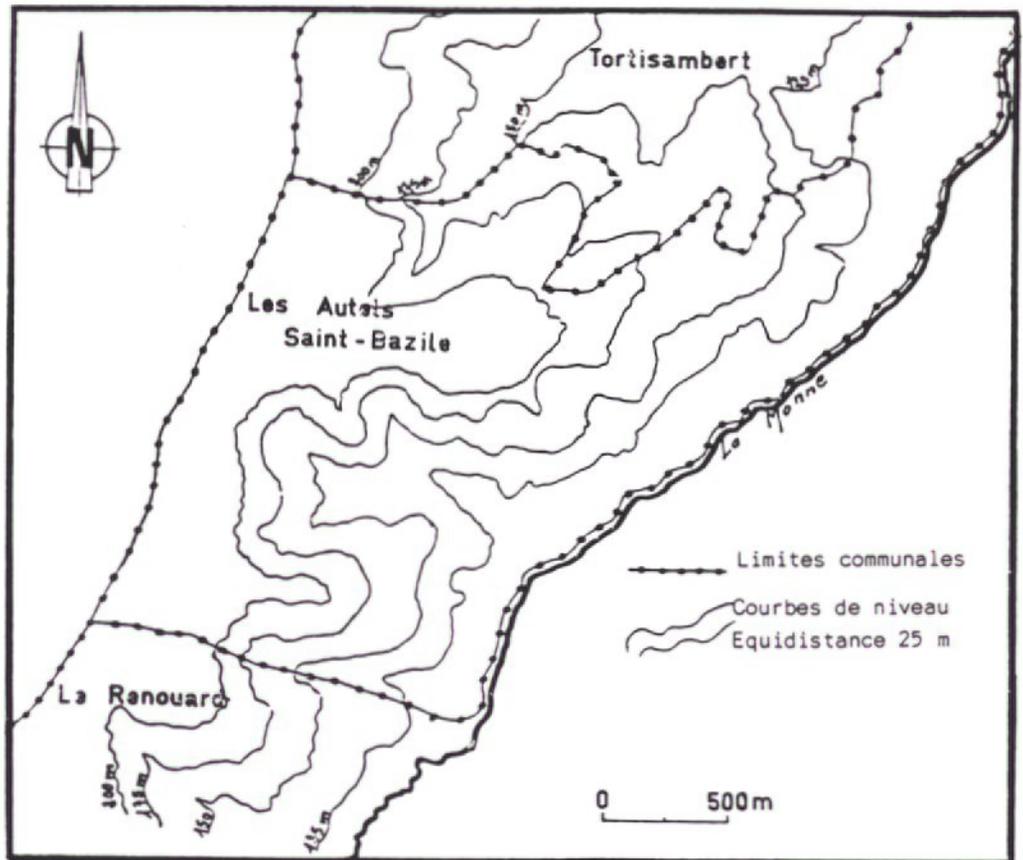


FIGURE 5 : RELIEF DU SECTEUR D'ETUDE

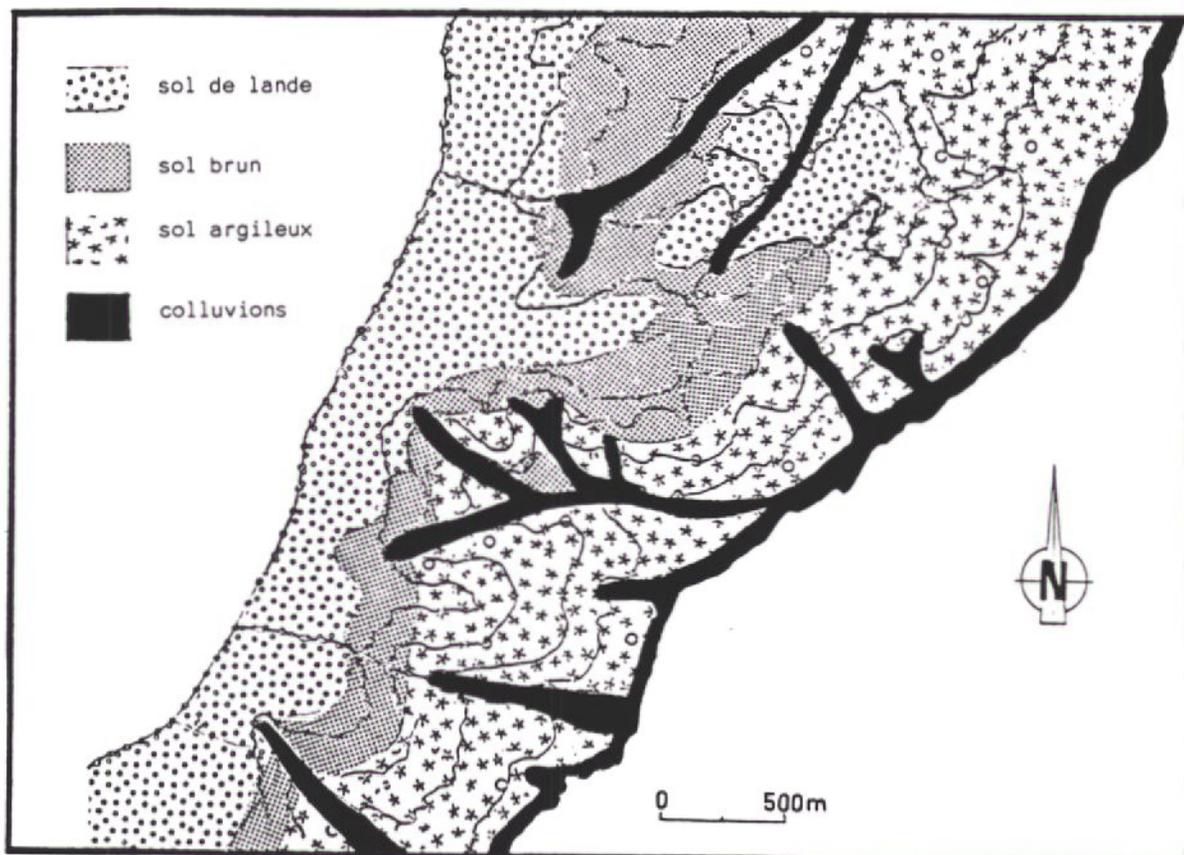


FIGURE 6 : CARTE PEDOLOGIQUE DU SECTEUR D'ETUDE

2.1.3. GEOLOGIE :

A partir de la carte géologique au 1/80 000, nous avons pu déterminer les grandes structures géologiques concernant notre secteur d'étude:

Il se compose d'argiles oxfordiennes recouvertes par des calcaires cénomaniens qui se présentent sous la forme de calcaires jaunâtres, caverneux et durs. Enfin, les sommets sont recouverts d'un manteau d'argiles à silex.

2.1.4. PEDOLOGIE :

Une carte pédologique (Fig.6) couvrant l'ensemble du territoire étudié a été établie à partir de sondages à la tarière (environ un sondage pour 8 hectares).

Les résultats font apparaître une parfaite superposition des limites géologiques et pédologiques:

- Sur les argiles à silex (en position de plateau) on trouve un sol de lande à texture limono-sableuse de couleur noire et présentant une faible capacité de réserve en eaux.

Sur les calcaires cénomaniens (position haut de pente), le sol est un sol de type brun à texture limoneuse ou argileuse. On observe, à ce niveau, d'importantes variations de la texture du sol dans l'espace.

- Sur les argiles oxfordiennes, on trouve un sol argileux à texture sablo-argileuse de couleur orangée ou bleu/vert. Les risques de ruissellement sont importants et la couche limoneuse peu épaisse qui recouvre cette argile tend à subir des phénomènes de glissement.

Il existe également des zones sourceuses localisées principalement au niveau des contacts géologiques entre le cénomanien et l'oxfordien.

2.1.5. LE SITE D'ETUDE :

En Figure 7 nous avons cartographié le secteur dans lequel les stations ont été choisies. On remarque immédiatement, à la lecture de cette carte, une grande diversité de nature de parcelles.

Dans ce secteur, nous avons réalisé deux saisons de terrain: Février à Juillet 1987 et Mai-Juin 1988, au cours desquelles nous avons échantillonné les araignées et la végétation.

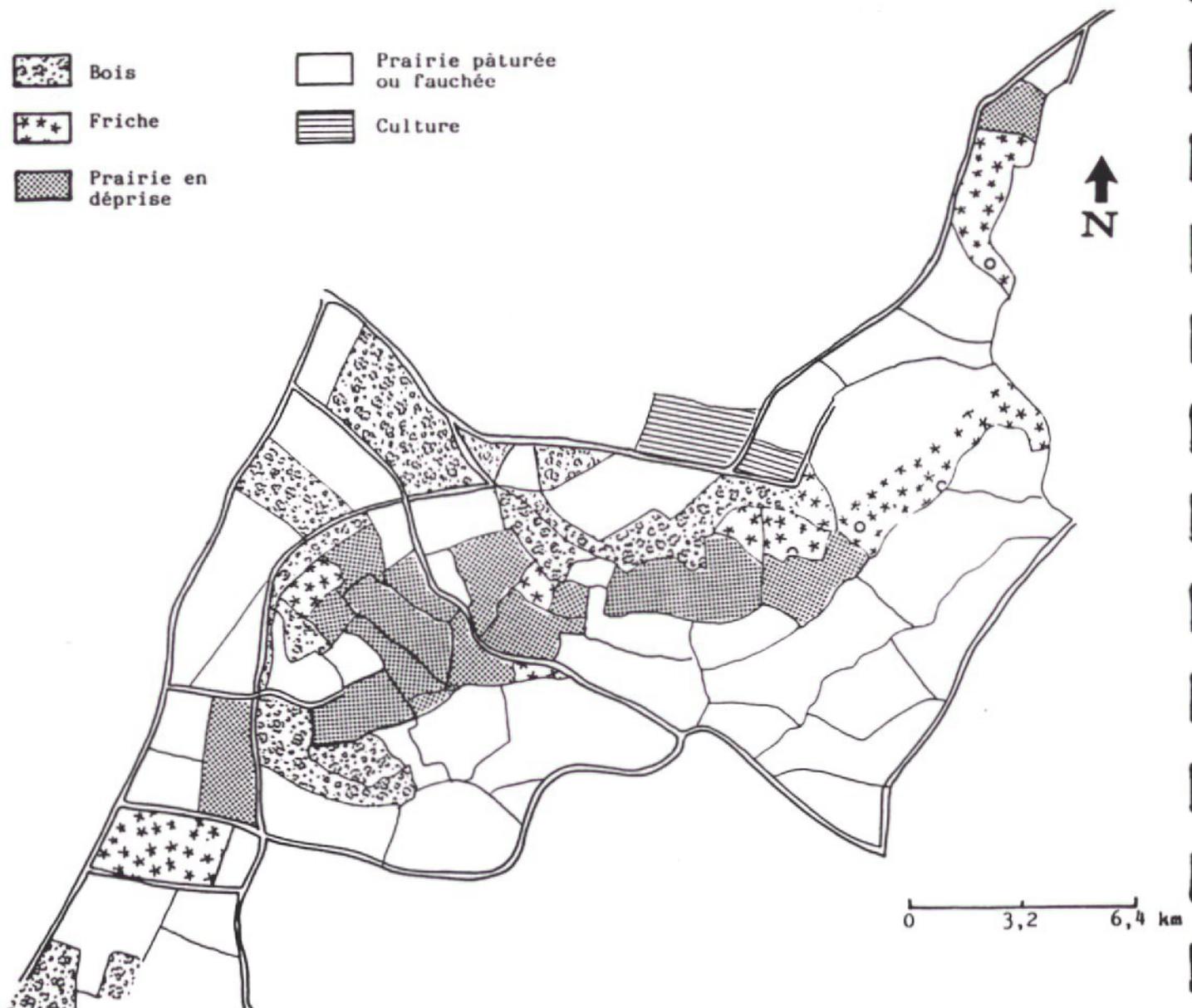


FIGURE 7:

Cartographie de la zone étudiée montrant les principales formes d'occupation du sol



VERSANT EN DEPRISE ETUDIE

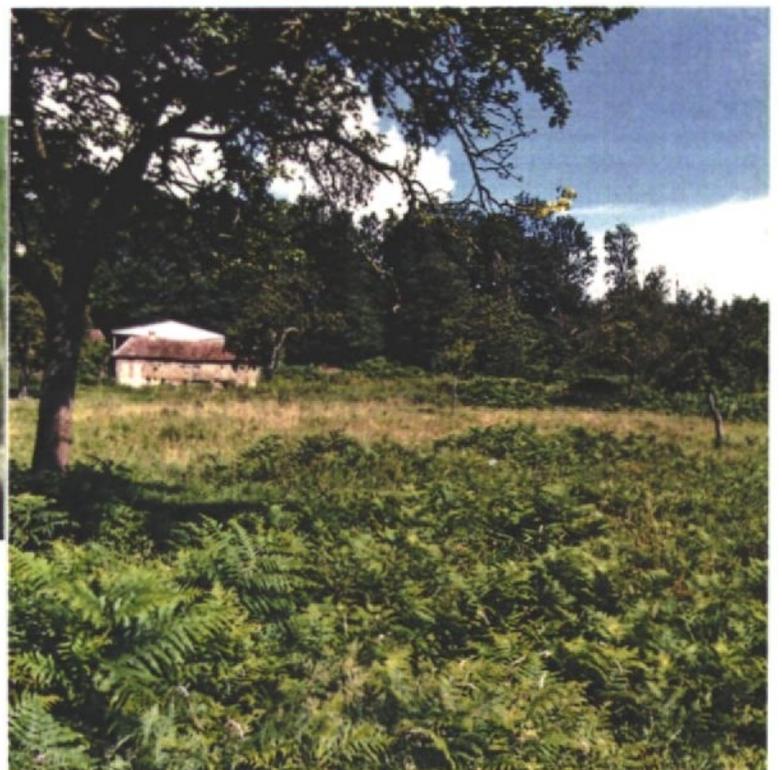


RONCIERS EN TACHE
DANS UNE PRAIRIE
EN DEPRISE

ENFRICHEMENT PAR LES FOUGERES



UNE THOMISE



2.1.5.1. Collecte des araignées :

La technique d'échantillonnage des araignées qui a été retenue pour l'ensemble de cette étude est la chasse vue sur une surface limitée (2m²). Cette méthode nous a paru bien convenir à notre problématique (TURNBULL, 1973 ; DUFFEY et al, 1974 ; CANARD, 1981). Les araignées sont capturées à l'aide d'un aspirateur à bouche et conservées dans l'alcool avant d'être déterminées au laboratoire.

Plusieurs approches des relations Araignées / Déprise sont testées en choisissant différentes échelles d'observation du phénomène:

* Transect :

Nous avons aussi étudié des parcelles situées le long d'un transect partant du plateau et descendant le long du versant ouest dans la vallée de la Monne.

9 stations ont été retenues (voir la Figure 8):

- 2 champs cultivés sur plateau (maïs et orge)
- 2 bois (feuillus et résineux)
- 2 friches (herbacée humide et fougères)
- 1 pairie en déprise (dans les ronciers et entre les ronciers)
- 1 prairie pâturée.

Les araignées ont été récoltées une fois par mois pendant 6 mois (de Février à Juillet 1987).

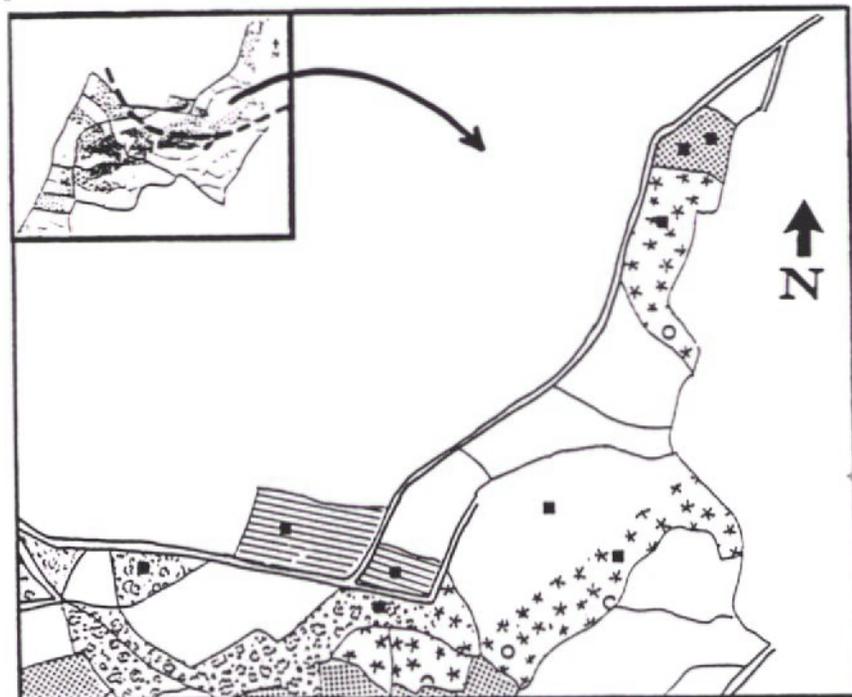


FIGURE 8:
Localisation des points du transect (.)

* Mosaïque de parcelles sur plateau:

Nous avons également choisi d'étudier les conséquences de la déprise à partir de parcelles contiguës parmi lesquelles on compte non seulement des prairies en déprise et des friches mais aussi des prairies bien entretenues pâturées ou fauchées, des bois... Toutes ces parcelles sont intégrées dans un réseau de haies bocagères plus ou moins bien entretenu.

26 stations ont été définies à l'intérieur de cette mosaïque (voir la figure 9):

- 4 centres de prairies (E1,D1,G1,J2)
- 2 centres de bois (B0,K0)
- 2 centres de friches (F1,F2)
- 1 prairie en déprise (dans les taches de ronces A2 et entre ces taches A1)
- 13 lisières (bandes de 5 mètres le long de la haie bordant une parcelle) (A3,A4,A5,D2,E2,E3,G2,G3,F3, F4,F5,J1,J3)
- 3 haies (C0,I0,L0)

Dans ces 26 stations, les araignées ont été récoltées une fois par mois pendant 6 mois (de Février à Juillet 1987).

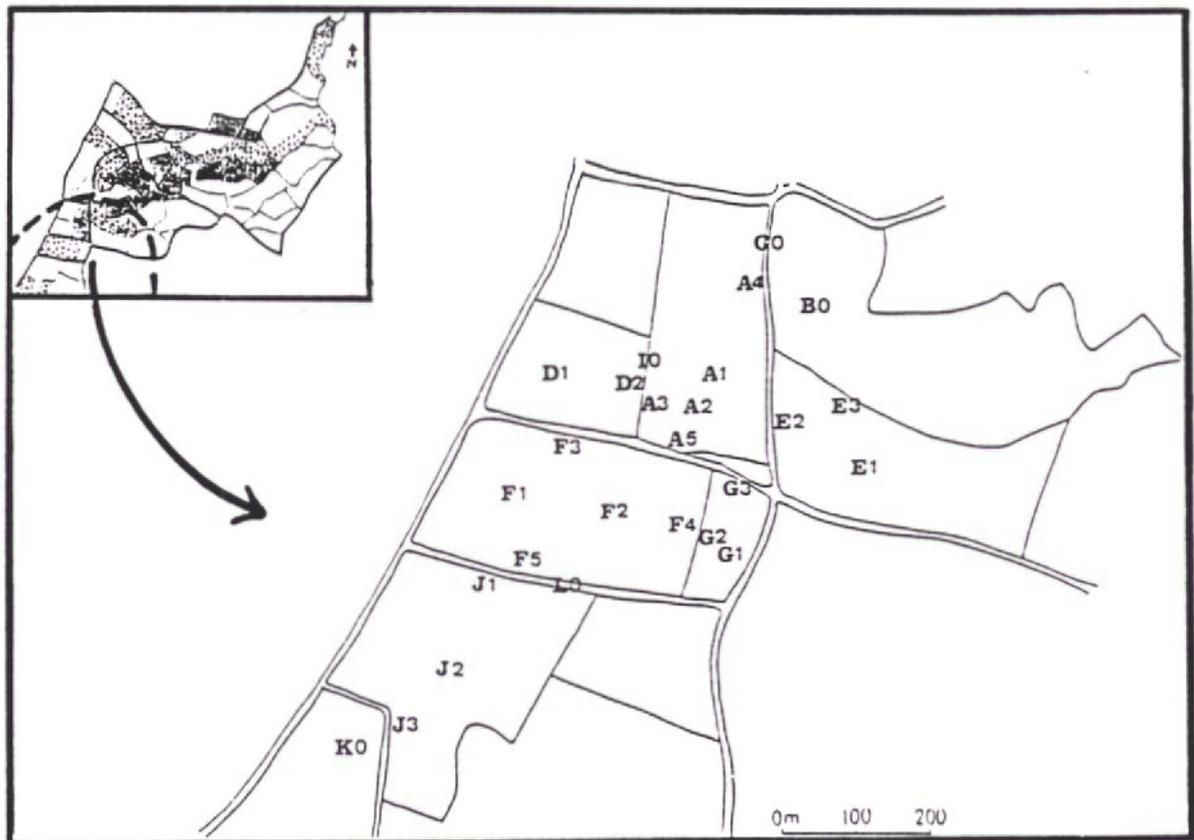


FIGURE 9:
Localisation des stations dans la mosaïque

* Mosaïque de végétation à l'intérieur d'une parcelle en déprise (parcelle DA):

Il s'agit d'une parcelle de l'ordre de 4 hectares en position de pente et qui se caractérise par une très forte hétérogénéité de la couverture végétale. 19 stations ont été choisies dans cette parcelle de façon à illustrer la variété de la couverture végétale (voir la figure 10). Il s'agit:

- de parties en prairies pâturées de façon très extensive (stations 11,26,37),
- de parties à joncs dominants extrêmement humides notamment à cause de l'absence d'entretien des fossés (stations 12,22,27,31),
- de fougères et/ou d'orties sous forme de taches plus ou moins étendues (stations 25 et 14),
- de ronciers formant d'énormes masses buissonnantes un peu partout dans la parcelle (stations 13,21,23, 24,28,32,34,35)
- et aussi de quelques arbustes (églantier, station 33).

Dans ces stations, les araignées ont été récoltées 4 fois entre mai et juin 1988.

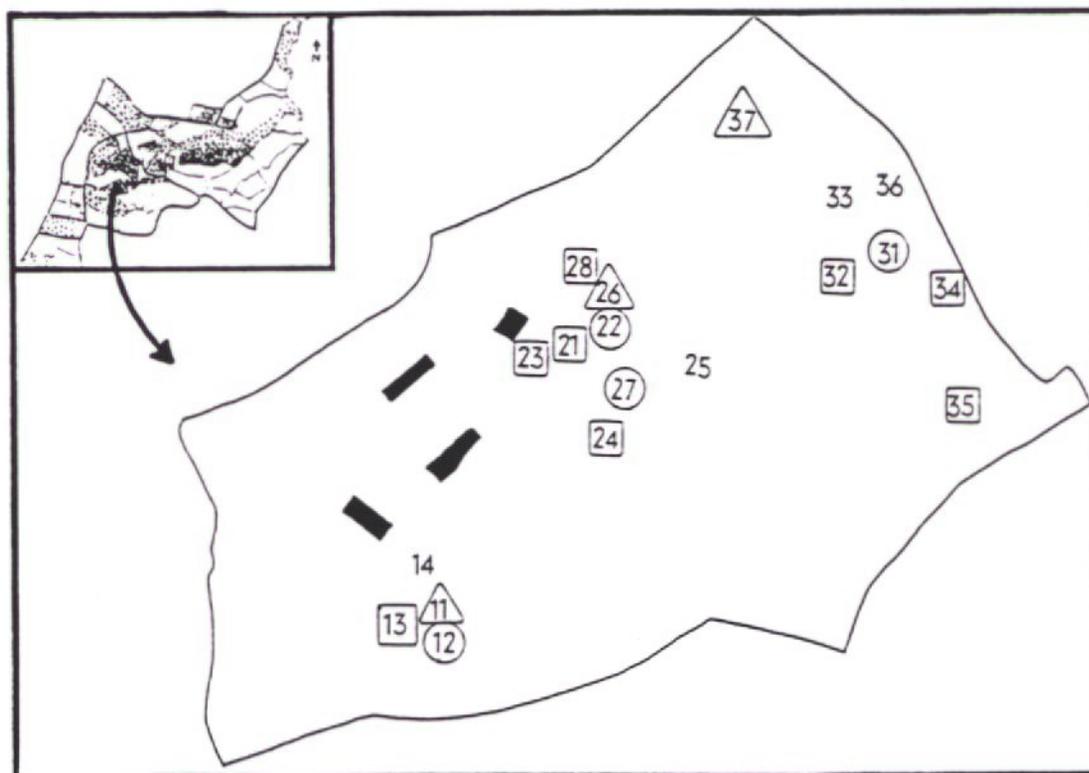


FIGURE 10:
Localisation des stations dans la prairie en déprise

△	Prairie mésophile	○	Prairie humide	□	Ronciers		
25	Fougères	14	Orties	36	Brachypodes	33	Eglantier

2.1.5.2. Relevés de végétation:

Des relevés floristiques ont été effectués dans le secteur étudié. Certains sont uniquement qualitatifs (présence des espèces), d'autres sont de type quantitatif (estimation de la contribution à la biomasse de chaque plante):

* La végétation des haies, bois, friches et taches de déprise a été étudiée de façon qualitative sur le secteur d'étude et en particulier dans la partie la plus affectée par la déprise (voir Figure 11). 107 relevés ont ainsi été réalisés.

* D'autre part, dans chaque station de la parcelle en déprise DA (Figure 10), la végétation a été notée, la contribution à la biomasse de chaque plante étant estimée.



FIGURE 11:
Localisation des relevés de végétation dans
la zone étudiée

2.2 DEROULEMENT DE LA RECHERCHE:

A partir des résultats obtenus dès 1987, plusieurs voies de recherche ont été exploitées. Certaines ont été couronnées de succès (voir en 3ème PARTIE les articles publiés), d'autres, pour diverses raisons, n'ont pu aboutir.

Nous exposons dans cette 2ème PARTIE les principales questions et réflexions que nous ont inspiré les premiers résultats obtenus. Nous verrons ainsi successivement:

- * ce qui nous a amené à modifier notre plan d'échantillonnage en 1988 par rapport à 1987 (paragraphe 2.2.1)

- * pourquoi nous avons cherché à regrouper les araignées en groupes fonctionnels (paragraphe 2.2.2)

- * Comment nous avons été amené à mettre au point une méthodologie mieux adaptée au traitement de nos données (paragraphe 2.2.3)

2.2.1. ECHELLE D'OBSERVATION ET D'INTERACTION DANS UN PAYSAGE:

Le postulat de base de l'écologie du paysage est que les éléments du paysage ne fonctionnent pas, n'évoluent pas de façon isolée: ils sont en interaction constante.

Mettre en évidence ces interactions suppose un certain type d'échantillonnage, en continu dans l'espace et cela nécessite également une réflexion sur les types d'interactions et les conditions de leur expression. Cela pourra conduire, le cas échéant, à ne pas les appréhender lors de travaux sur le terrain.

Notion d'interaction:

Les résultats dont nous disposons sur les bocages (INRA & al, 1976; BAUDRY, 1985; BUREL, 1989) ou la dispersion des graines en espace ouvert (CLAVREUL, 1984; DEBUSSCHE & al, 1985) font apparaître deux points essentiels:

- un effet spécifique: que ce soit pour les graines des arbres, des herbacées ou pour les carabes, on note des réactions différentes selon les espèces: certaines se dispersent au loin, d'autres à de faibles distances et cela, dans le même paysage.
- un effet stationnel: pour qu'une espèce colonise une station, il ne suffit pas qu'il y ait une source de propagules et une structure favorable, il faut également des conditions stationnelles adéquates (ex: milieu ombragé pour les espèces forestières)

Ces deux effets sont schématisés sur la figure 12.

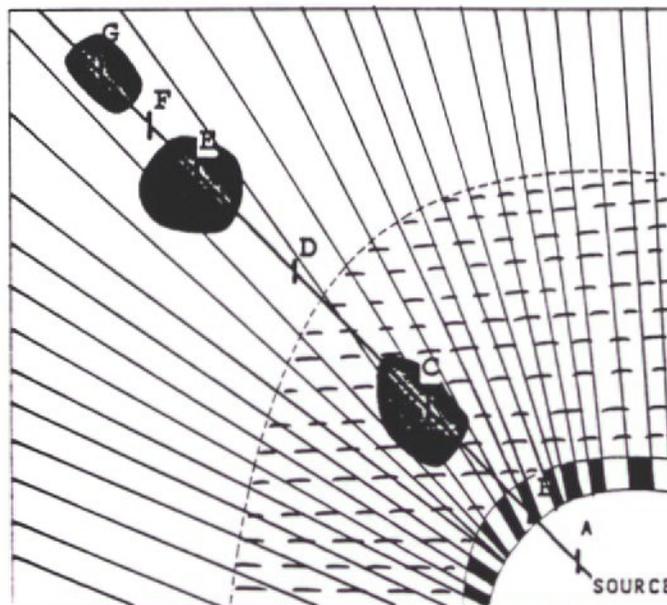
Conséquences pour le plan d'échantillonnage:

Pour mettre en évidence les interactions, il faut un plan d'échantillonnage adapté. Ainsi, sur la Figure 12, les interactions de la source d'espèces E2 avec l'environnement ne seront mises en évidence qu'en échantillonnant en C. En B, on notera un effet lisière du au type d'habitat particulier à la frontière entre la source et le milieu extérieur. Comme les espèces de type E1 se dispersent sur l'ensemble du paysage, on ne notera pas de différence entre E et G (aux effets aléatoires près). Les différences entre D et F d'une part et entre F et G d'autre part, peuvent être attribuées à des différences de type d'habitat et non à des effets de voisinage.

Ainsi, s'il n'y a pas d'échantillonnage en C, on saisit uniquement les interactions E1 et l'effet lisière "comme si" il n'y avait pas d'effet de voisinage; la distance à la source n'affecte pas les peuplements.

Les travaux cités en référence à propos de la notion d'interaction avaient pour objectif la mise en évidence de ces interactions. L'échantillonnage a été conçu en fonction de cela.

Ici, notre propos est l'étude des conséquences des conséquences de la transformation d'un paysage agricole, la conception de l'échantillonnage a été différente: il est adapté à l'échelle parcellaire qui est celle à laquelle les transformations s'opèrent. On ne met en évidence que deux types d'interactions: l'effet lisière et l'effet de type E1 (dispersion sur l'ensemble de l'espace). De ce fait, les différences de peuplements entre points peuvent être attribuées à des effets de stations et non à la structure particulière du paysage. Celle-ci doit exister mais toute nouvelle tache de ronces est suffisamment près d'une haie ou d'un bois pour être colonisée par de nouvelles espèces.



-  Habitat adéquat
-  E1 Espèces se dispersant sur l'ensemble de la zone étudiée;
Tous les habitats adéquats sont affectés
-  E2 Espèces à faible rayon de dispersion
-  Effet lisière
- A...F Points échantillon

Figure 12: Comportement des espèces, effets stationnels, Interactions dans un paysage et plan d'échantillonnage

2.2.3. RECHERCHE D'UNE METHODOLOGIE ADAPTEE:

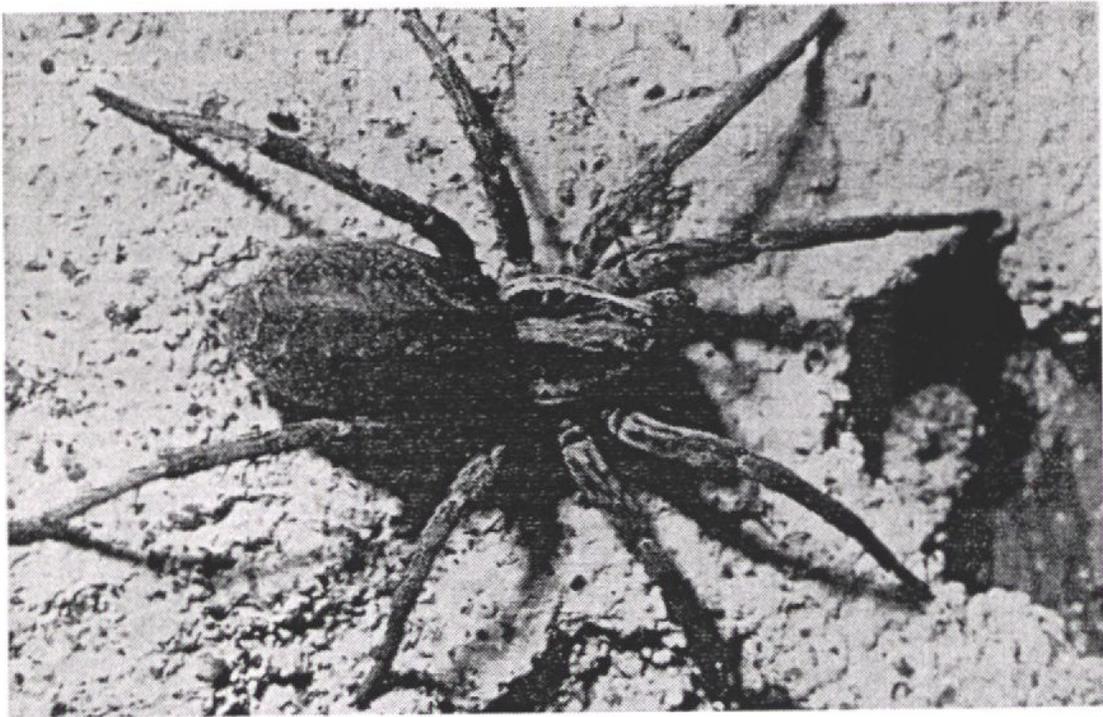
Le traitement des données est sans doute l'une des phases les plus délicates d'un travail de recherche. Ayant à notre disposition une large gamme "d'outils", il convient dans un premier temps de sélectionner ceux qui sont applicables à notre étude, puis les ayant testés, il faut ensuite s'assurer qu'ils permettent de répondre aux questions posées au départ. Grâce à la puissance de calcul de la micro-informatique, nous n'avons pas été limités par la taille des tableaux, ce qui nous a permis de réaliser des analyses relativement importantes quant à la quantité d'information prise en compte.

Pour illustrer les relations entre les espèces (ou les groupes d'espèces) et les stations nous avons fait appel aux analyses multivariées (Classifications Ascendantes Hiérarchiques C.A.H. et Analyse Factorielle des Correspondances A.F.C.). Nous avons ainsi pu montrer l'existence de gradients continus d'espèces entre les stations dans l'espace factoriel. Cet espace factoriel sert aussi de cadre à l'étude des dynamiques temporelles (voir Article, paragraphe 3.4).

Toutefois, pour étudier les dynamiques d'un paysage, il nous a fallu intégrer, en plus des unités paysagères "classiques" de la région agricole étudiée, des éléments changeants ou nouveaux du paysage. Ceci entraîne inévitablement des modifications dans l'espace factoriel de référence. Pour palier à ce problème, nous avons réfléchi à la définition d'un espace factoriel stable dans lequel les éléments nouveaux ou changeants n'interviennent qu'en tant qu'éléments supplémentaires (voir paragraphe 3.3).

TROISIEME PARTIE

**RESULTATS
DE RECHERCHE**



**3.1 CHANGES IN GRASSLAND USE.
CONSEQUENCES ON LANDSCAPE PATTERNS
AND SPIDER DISTRIBUTION**

in SCHREIBER K.F. "Connectivity in Landscape Ecology"

Proceedings of the 2nd International Seminar of
the "International Association for Landscape Ecology"

MUNSTER (R.F.A.) 1988

CHANGES IN GRASSLAND USE CONSEQUENCES ON LANDSCAPE PATTERNS AND SPIDER DISTRIBUTION

A. ASSELIN

Introduction:

The recent changes in European Common Agricultural policy due to agricultural surplus (quotas for milk, decrease of the price of other products...) are changing agricultural systems at the farm and field level. Among these changes, total or progressive abandonment of less favoured areas are the most obvious in many countries (BRANDT & AGGER, this volume). In France, the notion of less favoured areas is extending from the Mediterranean and mountain zones to regions with a traditionally thriving agriculture. Normandy, where our study is being carried out, is an agricultural region based on dairy cows. Dairy products such as butter and wellknown cheeses (camembert), cider and Calvados are produced and have made this region very rich in the past. Permanent grasslands often planted with apple-trees or pear-trees cover up to 85% of agricultural land.

Ecological consequences of changes in grassland management have been studied by many authors (MORRIS 1971; DUFFEY et al. 1974). In "The Pays d'Auge" (Normandy), principal consequences are a decrease of stocking rate on certain grasslands and more arable lands are used to produce maize (*Zea mays*) or cereals. This is a beginning of changes and some grasslands are neglected:

- stopping of mowing ungrazed grass
- stopping of hedgerows, dykes, springs and drains management.

This is not a complete abandonment but a progressive process.

Nowadays, extensive grazing occurs in some farms with very irregular management of grasslands and hedgerows. A complete abandonment is expected at least in farms with important physical constraints.

A- PHYSICAL CONSTRAINTS:

The study area is typical of the Pays d'Auge. It is a plateau made of a calcareous and clayey material. In the upper part, calcium has been washed away. The plateau is cut by valleys with steep slopes. On the slopes, a layer of heavy clay is found under the calcareous clayey material. The abundance of clay creates problems of soil humidity. So grassland is the most appropriate land use.

B- CHANGES IN LANDSCAPE:

The consequences for the landscape of the region are development of patches of bramble (*Rubus fruticosus* ssp.), bracken (*Pteridium aquilinum*) and willow (*Salix* sp.) or rush (*Juncus* sp.) in wet areas. These patches become to be very numerous inside of fields or progress from hedgerows around them (Fig. 1). The landscape changes from a coarse grain (woodlots, grasslands) to a very fine grain landscape (patches of *Rubus*, *Pteridium*, *Juncus*,...). Patchy colonisation increases landscape diversity at the scale of few hectares.

Another important consequence for the landscape is the decrease of hedgerow and dyke network management. Hedgerows are not trimmed, so they become wider. From year to year, bramble progresses from hedgerows into fields. Dead elms, very abundant in this region, fall and make breaks in the hedgerow canopy. In this case, *Rubus* covers the ground till the center of the hedgerow and

inhibits growth of any other plant specially forest herbs, so corridor function of the hedgerow for forest species disappears more or less.

C- BIOLOGICAL PATTERNS:

The taxonomic group of Araneae has been chosen as biological material to assess changes at the landscape level. Spiders are usually abundant in any landscape element and have a high position in the trophic chain exclusively predators, they feed of insects (80% of their preys)(EDGAR 1969; KAJAK 1971; NYFFELER 1982). Spiders are very sensitive to vegetation structure (DUFFEY 1962; GREENSTONE 1984) like birds which are usually used in landscape studies at a broader scale(BLONDEL 1983; FROCHOT 1987; FULLER et al. 1987; OPDAM et al. 1987). Spiders have to adapt to new environments and DUFFEY (1975) explains: "examples provide some evidence of sensitivity of spider associations to small-scale environment changes and the ability of many species to adapt to new situations or exploit new habitats almost immediately they are created". In agricultural landscape, ploughing, mowing and grazing effects on spiders communities have been studied by many authors (SOUTHWOOD et al. 1967; DELCHEV et al. 1974; MANSOUR et al. 1983). The colonisation of areas by new species depends on their capacity for dispersal, on the one hand and on the proximity of the different habitats, on the other (HUHTA 1971). Many spider species have developed aerial dispersal behaviour (SOUTHWOOD 1962; YEARGAN 1975; VUGTS et al. 1976). In his studies on colonisation of a tidal habitat separated from the sea by damming, HEYDEMAN (1960, in HUHTA, 1971) shows evidence of dispersal of spiders by land.

Few studies concern the influence of landscape structure on spiders communities. Colonisation of arable fields by spiders coming from neighbour areas has been described(NYFFELER 1982; WEBB et al. 1984; LUCZAK 1986). Forest surrounding a clear-cut area may act as barriers for the dispersion of open-land species (HUHTA 1971). Species richness is more important at the edge of a field or a grassland than at the center (MAELFAIT et al. this volume).

How do spiders react to changes occurring in our landscape?

Sample area and method :

Spiders were sampled in a mosaic (65 ha) of 8 parcels of land (mixed woodlot, deciduous woodlot, mowed grassland, grazed grassland, abandoned grassland) which are separated by hedgerows, tracks or roads. Spiders were sampled by visual search in quadrats of two square meters during 6 months (only cumulated results of February and March 1987 are presented here). 26 sampled areas were chosen: the center of each parcel and in bramble patches, on their edges and in some hedgerows.

In the first year study, the mosaic was chosen as to stay on the same type of soils and it should enable us to:

- understand species exchanges between adjacent areas (woodlot/grassland, hedgerow/abandoned grassland,...)

- understand consequences on spider assemblages of the development of very fine grain landscape elements.

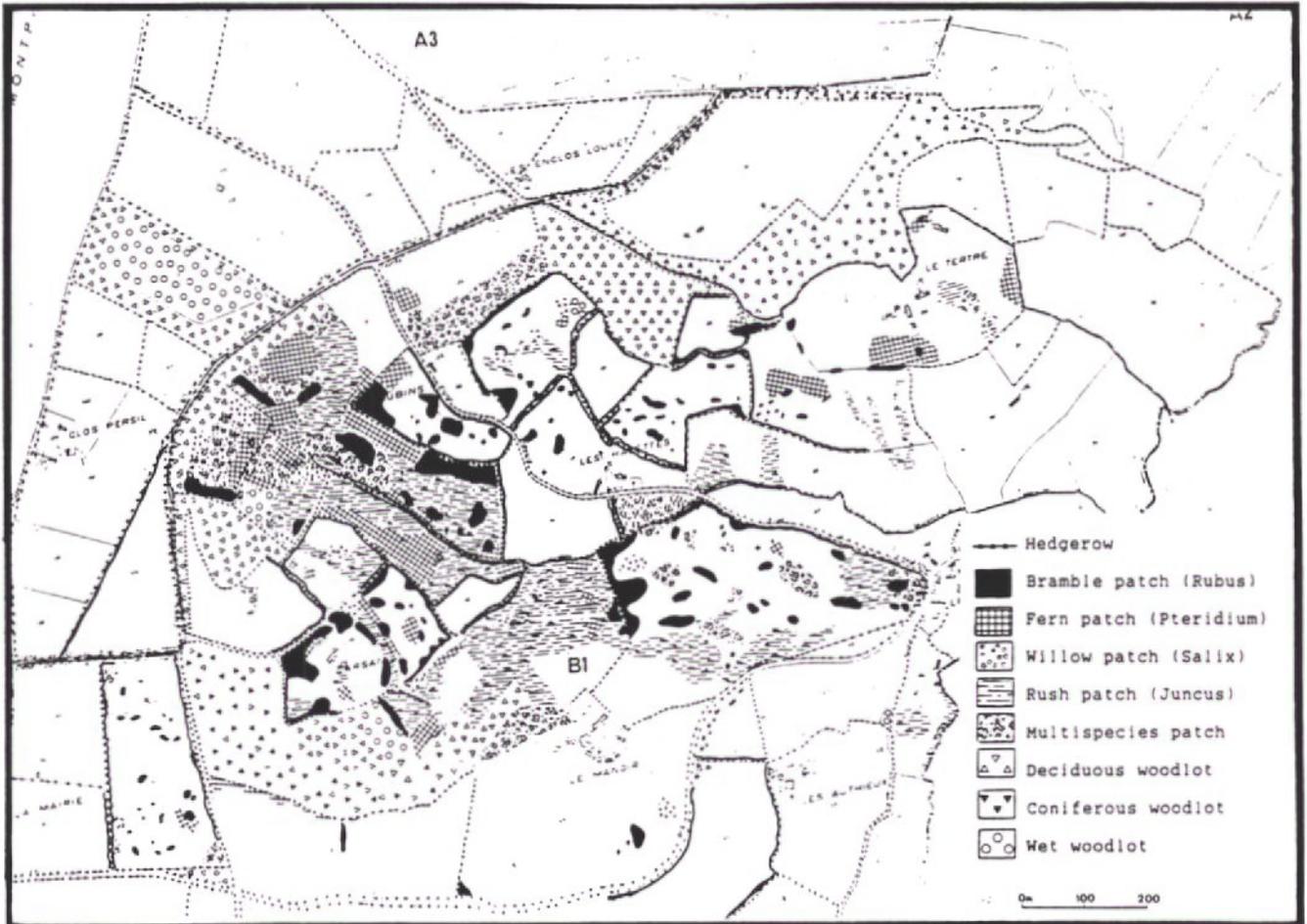


Fig. 1: Landscape map

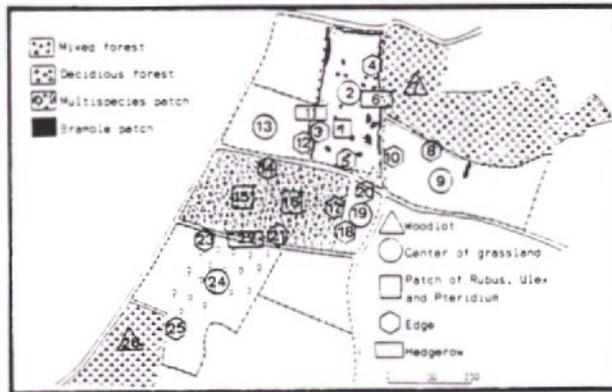


Fig. 2: Sample mosaic

Results:

Correspondance analysis (JAMBU et LEBEAUX 1978) was chosen to analyse relations between sites (the 26 samples) and spiders (69 species)(Fig. 3). This method is appropriate to study environmental gradient (AUSTIN 1985).

On the first axis of the correspondance analysis, grassland samples are isolated from the others : spiders species of grassland (grazed pastures and meadows) are very different from those of

woods or oldfields. Determinant factors for axis 1 seems to be the height of vegetation (according to the great sensitivity of spiders to vegetation structure).

On the second axis, two samples (one hedgerow and a grassland edge) are isolated. On the third axis, woodland stations are separated from oldfield stations. Edges samples are gathered at the intersection of axis 1 and 3 (Fig. 3).

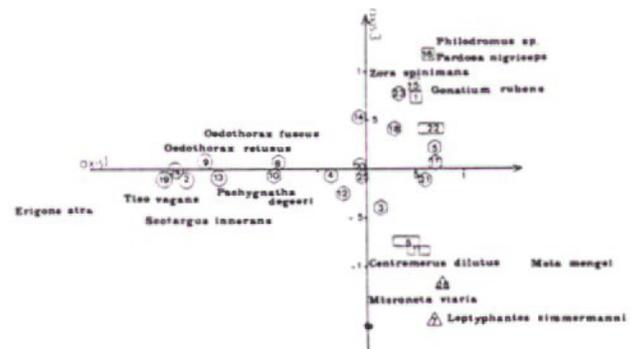


Fig. 3: Samples and species on the plan of axis 1 and 3 of of correspondance analysis.

Interaction among landscape elements :

This preliminary analysis allows us to see examples of neighbourhood effects on species composition:

Species composition of grassland edges number 25 is affected by the contiguous wood number 26 and species composition of the second edge number 23 is affected by the oldfield number 16.

Hedgerow spiders assemblages are influenced by the nature of connected uncultivated elements:

- the woodlot number 7 for the hedgerow number 6 or 11
- the oldfield numbers 15, 16 for the hedgerow number 22.

We assume these effects are due to species movements among landscape elements.

Effects on species richness : (Fig.4)

Species richness increases gradually when samples of the different parts of meadow are added to one another. Development of patches of *Rubus* (due to changes in agricultural practices) affects species richness too.

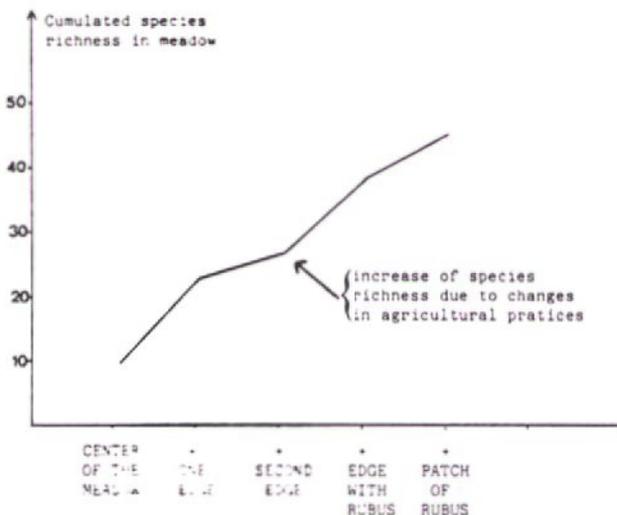


Fig. 4: Effect on species richness

Conclusion :

Spiders are very sensitive to vegetation cover and landscape structure. Contiguous and connected landscape elements affect species composition of grassland edges and hedgerows. Biological functioning (connectivity) is directly relatable to connectedness in this mosaic (BAUDRY & MERRIAM, this volume). Changes in agricultural practices influence species richness.

Discussion - Questions :

Patchy colonisation of bramble, bracken,... increases landscape heterogeneity. We hypothesize that this mosaic landscape illustrates changes in agricultural practices before conversion to another land use or abandonment. This is an intermediate stage. Many questions are arising :

- How will the landscape change in the next few years if agricultural trends are the same? What would be the differences with a complete abandonment?

DUFFEY E. et al (1974) explain : "The mosaic situation of patchy scrub, where there are grassland, edge and woodland species, may persist for variable periods of time especially where the soil differs locally in depth and nutrient status, and where there is interference by man in cutting, burning or by the grazing of domestic animals".

- What is the speed of colonisation by *Rubus* and *Pteridium*? Development of *Rubus* in hedgerows till the center inhibits corridor effect for forest plant species. How *Rubus* or *Pteridium* patches affect colonisation by other species?
- What is the global trend of species richness at landscape level?

Bibliography

- AUSTIN M.P., 1985 : Continuum concept, ordination methods, and niche theory - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16 : 39-61.
- BAUDRY J. & H.G. MERRIAM, 1987: Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes - 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology, Connectivity in Landscape Ecology, Münster (FRG), 1987.
- BLONDEL J. & J.P. CHOISY, 1983: Biogéographie des peuplements d'oiseaux différentes échelles de perception: de la théorie à la pratique - *Acta Oecologica. Oecol. Gener.* 4 (1) : 89-110.
- BRANDT J. & P. AGGER, 1987: The influence of EEC-agricultural policy on the conditions for development of habitat structures in rural landscapes: some Danish experiences - 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology, Connectivity in Landscape Ecology, Münster (FRG), 1987.
- DELICHEV K. & A. KAJAK, 1974: Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVI. Effect of pasture management on the number and biomass of spiders (Araneae) in two climatic regions (the Pieniny and the Sredna gora mountains) - *Ekol. polska.* 22(3/4):693-710.
- DUFFEY E., 1962: A Population Study of Spiders in Limestone Grassland. Description of study area, sampling methods and population characteristics - *J. Anim. Ecol.* 31: 571-599.
- DUFFEY E. & M.G. MORRIS, 1974: Grassland Ecology and Wildlife Management - Chapman and Hall, London, 280 p.
- DUFFEY E., 1975: Habitat selection by spiders in man-made environments - *Proc. 6th Int. Arachnol. Congr.*, Amsterdam, 1974 : 53-67.
- EDGAR W.D., 1969: Prey and predators of the Wolf spider *Lycosa lugubris* - *J. Zool.*, 159 : 405-411.
- FROCHOT B., 1987: Synergism in bird communities: a method to measure edge effect - *Acta Oecologica. Oecol. Gener.* 8(2):253-258.
- FULLER R.J. & P.A. WHITTINGTON, 1987: Breeding bird distribution within Lincolnshire ash-line woodlands: the influence of rides and the woodland edge - *Acta Oecologica. Oecol. Caner.*, 8 (2) : 259-268.
- GREENSTONE H.M., 1984: Determinants of web spiders species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability - *Oecologia*, 62 :299-304.
- HUHTA V., 1971: Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning - *Ann. Zool. Fennici.*, 8 (4) : 483-542.
- JAMBU M. & M.O. LEBEAUX, 1978: Classification automatique pour l'analyse des données - Dunod 210p.
- KAJAK A., 1971: Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. IX. Production and consumption of field layer spiders - *Ekol. Pol.*, 19 (15) : 197-211.
- LUCZAK J., 1986: The distribution of spiders and the structure of their communities under the pressure of agricultural and industry - *Les colloques de l'INRA, N36, Impact de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures*, Poznan (Pologne), 1985.
- MAELFAIT J.P., R. DEKEER & K. DESENDER, 1987: The arthropod community of the edge of an intensively grazed pasture - 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology, Connectivity in Landscape Ecology, Münster (FRG), 1987.
- MANSOUR F., D.B. RICHMAN & W.H. WHITCOMB, 1983: Spider Management in Agroecosystems: Habitat Manipulation: *Environ. Manage.*, 7(1) : 43-49.
- MORRIS M.G., 1971: The management of grassland for the conservation of invertebrate animals - *Symp. Br. Ecol. Soc.*, 11 : 527-552.

- NYFFELER M., 1982: Field studies on the ecological Role of spiders as insect predators in agroecosystems (abandoned grassland, meadows and cereal fields) – Thesis, Swiss Federal Institut of Technology, Zurich.
- OPDAM P. & A. SCHOTMAN, 1987: Small woods in rural landscape as habitat islands for woodland birds – *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 8 (2) : 269–274.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1962: Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat – *Biol.Rev.*, 37 : 171–214.
- SOUTHWOOD T.R.E. & H.F. VAN EMDEN, 1967: A comparison of the fauna of cut and uncut grassland – *Z. ang. Ent.*, 60 : 188–198.
- VUGTS H.F., W.K.R.E. VAN WINGERDEN, 1976: Meteorological aspects of aeronautic behaviour of spiders – *Oikos*, 27 : 433–444.
- WEBB N.R., R.T. CLARKE & J.T. NICHOLAS, 1984: E2Invertebrate diversity on fragmented Calluna–heathland : effect of surrounding vegetation. *Journal of Biogeography*, 11 : 41–46.
- YEARGAN K.V., 1975: Factors influencing the aerial dispersal of spiders (Arachnida : Araneida) – *Journal of Kansas Entomological Society*, 48 (3) : 403–408.

Acknowledgements:

Financial support for this study was provided by the Ministre de l'Environnement : grant n86284.

I thank Jacques BAUDRY for help and stimulation all along this first year study.

Address of author:

ASSELIN Agns.
C.E.R.E.S.A.
Centre d'Etudes et de Recherches sur l'Environnement et les Sols pour l'Aménagement
Le champ Niguel Bruz 35170.
France.

Aus: K.-F. Schreiber (Hrsg.): Connectivity in Landscape Ecology
Proceedings of the 2nd International Seminar of the "International
Association for Landscape Ecology"
Münstersche Geographische Arbeiten 29, 1988, Münster

3.2 LES ARANEIDES DANS UN ESPACE

AGRICOLE EN MUTATION

Version révisée du 16/05/1989
soumise pour publication à la revue

ACTA OECOLOGICA

LES ARANEIDES DANS UN ESPACE AGRICOLE EN MUTATION

par Agnès ASSELIN* et Jacques BAUDRY**

* Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés
Université de Rennes I, 35000 RENNES.

** Institut National de la Recherche Agronomique, Département
de Recherche sur les Systèmes Agraires et le Développement, Lieury, 14170
SAINT-PIERRE-SUR-DIVES

MOTS CLES: Aranéides, Déprise agricole, Paysage.

RESUME:

Les conséquences écologiques des changements d'utilisation de l'espace rural sur les peuplements d'Aranéides sont abordées à travers une comparaison synchronique interparcellaire. Les araignées sont échantillonnées par chasse à vue sur des surfaces délimitées dans 19 stations, de Février à Juillet, à raison d'un prélèvement par mois. Les résultats obtenus montrent la prépondérance du facteur **Structure de la Végétation** sur la répartition des espèces. Bien que les stations se situent dans un ensemble contigu de parcelles, aucun effet de leur proximité n'a pu être mis en évidence. Les variations de peuplements observées pour quelques stations (cultures et prairies en déprise) au cours des 6 mois de prélèvement illustrent la capacité des Aranéides à réagir rapidement aux changements de structure de la végétation.

SPIDERS (ARANEIDAE) IN A CHANGING AGRICULTURAL LANDSCAPE

KEY WORDS: Agricultural Land abandonment, Spiders, Landscape ecology

ABSTRACT:

Ecological consequences for spiders of land-use changes in rural areas is addressed by a synchronic comparison of parcels. Spiders were sampled by visual searching on fixed areas in 19 sites, monthly, from February till July. Results show the overriding importance of vegetation structure on species spatial distribution. Though the sites were in contiguous parcels, no effect due to their proximity has been showed. Changes in species composition during the 6 months in some sites (ploughed land, abandoned patches in grassland) example the capacity of spiders to react quickly to changes in vegetation structure.

Les modifications actuelles des paysages ruraux (déprise agricole, labour des prairies) ne peuvent être sans conséquences sur le fonctionnement écologique des paysages concernés. Si les effets négatifs de l'intensification demeurent un sujet de recherche (PARK, 1988), les conséquences de l'abandon d'une part importante de la surface agricole suscitent bien des interrogations, si ce n'est des inquiétudes (SRETIE, 1987). La disparition d'espèces inféodées aux milieux ouverts ou aux perturbations régulières induites par l'activité agricole (fauche, pâturage, labour) n'est pas à exclure si de grandes superficies sont touchées. Inversement, de nouveaux habitats peuvent apparaître et la taille des zones non cultivées peut augmenter, ce qui pourrait favoriser l'installation de nouvelles espèces (la richesse spécifique étant ou non augmentée). Ceci conduit à s'interroger sur les façons de pratiquer l'agriculture avec des objectifs environnementaux (GOLLEY & GOLLEY, 1988).

Notre problématique est d'étudier les effets de texture (type d'utilisation du sol) et de structure (organisation spatiale) des paysages agricoles sur la distribution des Aranéides.

Le groupe des Aranéides nous a paru bien convenir à la mosaïque paysagère étudiée où la déprise entraîne l'apparition de taches de ronces de quelques mètres carrés dans les prairies permanentes, alors que les passereaux, par exemple, réagissent à des modifications de texture de l'ordre de l'hectare. En outre, les araignées constituent un groupe intéressant pour ce genre d'études car elles sont présentes dans tous les milieux avec un nombre d'espèces relativement important (MAELFAIT & al, 1988). Ces prédateurs présentent une grande diversité de modes de chasse et colonisent tous les sites épigés depuis le sol jusqu'aux plus hautes branches des arbres. Par rapport à d'autres groupes d'arthropodes (insectes holométaboles notamment), elles présentent l'avantage de pouvoir être dénombrées toute l'année (absence de phase ovulaire ou larvaire). Quant aux facteurs qui influent sur leur répartition spatiale, les résultats sont actuellement controversés: Pour MORSE & FRITZ (1982), les Thomises (araignées errantes) quittent ou restent sur leur site de chasse en fonction de l'abondance des proies. DUFFEY (1962), ENDERS (1973) et GREENSTONE (1984) quant à eux, ont montré la prépondérance de la structure de la végétation par rapport au facteur alimentaire sur la répartition des espèces. On peut toutefois affirmer que les araignées sont très sensibles à la structure locale de la végétation. Des travaux ont montré qu'à une très grande échelle (de l'ordre du dm²), le choix de l'habitat est influencé par des différences (même petites) dans la structure de la végétation (DUFFEY, 1962; HOLLANDER & LOF, 1972). L'un des principaux modes de dispersion des araignées est la dispersion par le vent. Il s'agit d'un comportement passif (SOUTHWOOD, 1962) correspondant à une phase du cycle de vie de certaines espèces de Linyphiidés et d'Erigonidés principalement mais aussi de certaines Thériidiidés et Tétragnathidés (DUFFEY, 1956) qui occupent des milieux variés (BRISTOWE, 1939; YEARGAN, 1975; HUHTA, 1971). Comme on peut le constater à travers les recherches bibliographiques de CHRISTOPHE & al (1979), peu de choses sont connues sur les autres modes de dispersion-colonisation. Citons toutefois les travaux d'HEYDEMANN (1960) qui montrent la colonisation d'une zone côtière par les araignées errantes à partir des milieux adjacents.

Le travail sur le terrain a permis d'aborder deux questions principales:

1- Décrire les peuplements associés à chaque unité écologique élémentaire du paysage étudié: taches de végétation de type herbacé (prairies), semi-ligneux (fourrés, ronciers) ou ligneux (bois).

2- Pour les milieux ayant une dynamique de végétation rapide (cultures, ronciers broyés...), étudier l'évolution du peuplement au cours des 6 mois.

Ce deuxième point permettra de juger de la capacité des peuplements d'araignées à réagir aux changements. Nous faisons l'hypothèse que si les araignées sont sensibles aux changements rapides (de l'ordre de la semaine ou du mois, comme ceux qui se produisent dans les cultures), elles le seront aussi, à fortiori, aux changements plus lents (modification de la végétation du fait de la déprise dans les prairies).

I SITE DE L'ETUDE:

La zone étudiée se situe en Normandie, dans une région agricole orientée vers l'élevage bovin: Le Pays d'Auge. L'élément dominant du paysage est la prairie permanente souvent plantée de pommiers à cidre et de poiriers. Des haies boisées délimitent les parcelles formant un réseau bocager à large maille. Les plateaux à sols peu profonds sont boisés (enrésinés principalement).

Deux modifications principales affectent actuellement le paysage de cette région:

- mise en culture des prairies les plus saines
- sous-utilisation de certaines prairies en raison de certaines contraintes agronomiques, de contraintes de structure d'exploitation ou de désintensification générale de la production. Cette sous-utilisation entraîne l'apparition de zones de refus et facilite la colonisation d'espèces non consommées telles que les ronces qui gagnent peu à peu du terrain.

II METHODES:

2.1 CHOIX DES STATIONS

Nous avons échantillonné les araignées dans 19 stations situées au centre de différentes parcelles (Carte en Figure 1). Notre approche se situe à deux niveaux:

- Au niveau parcellaire. Différents types de parcelles ont été étudiées: des cultures, des prairie pâturées ou fauchées, des prairies en déprise, des friches et des bois.

- Au niveau d'un paysage: Les stations 1 à 9 sont situées dans des parcelles contigües. Si des interactions existent entre elles, le gradient de peuplement sera affecté par les distances entre les stations (BUREL, 1989).

Les numéros correspondent aux N° des stations:

- 1 Station herbacée dans une prairie en déprise.
- 2 Sous-bois sombre de feuillus et résineux mélangés.
- 3 Prairie de fauche.
- 4 Prairie pâturée.
- 5 Semi-ligneux (Ronces et Fougères dominants) dans une prairie en friche abandonnée depuis 30 ans.
- 6 Semi-ligneux dans la même friche dans une partie où l'ajonc domine.
- 7 Prairie pâturée avec des refus.
- 8 Prairie pâturée.
- 9 Sous-bois clair de feuillus avec de nombreux ronciers.
- 10 Culture Maïs.
- 11 Culture Orge.
- 12 Sous-bois clair de feuillus.
- 13 Prairie pâturée.
- 14 Friche à fougères exclusivement.
- 15 Sous-bois très sombre de résineux denses.
- 16 Friche herbacée haute et humide.
- 17 Station herbacée dans une prairie humide en déprise.
- 18 Roncier dans une prairie en déprise (1).
- 19 Roncier dans une prairie en déprise (17).

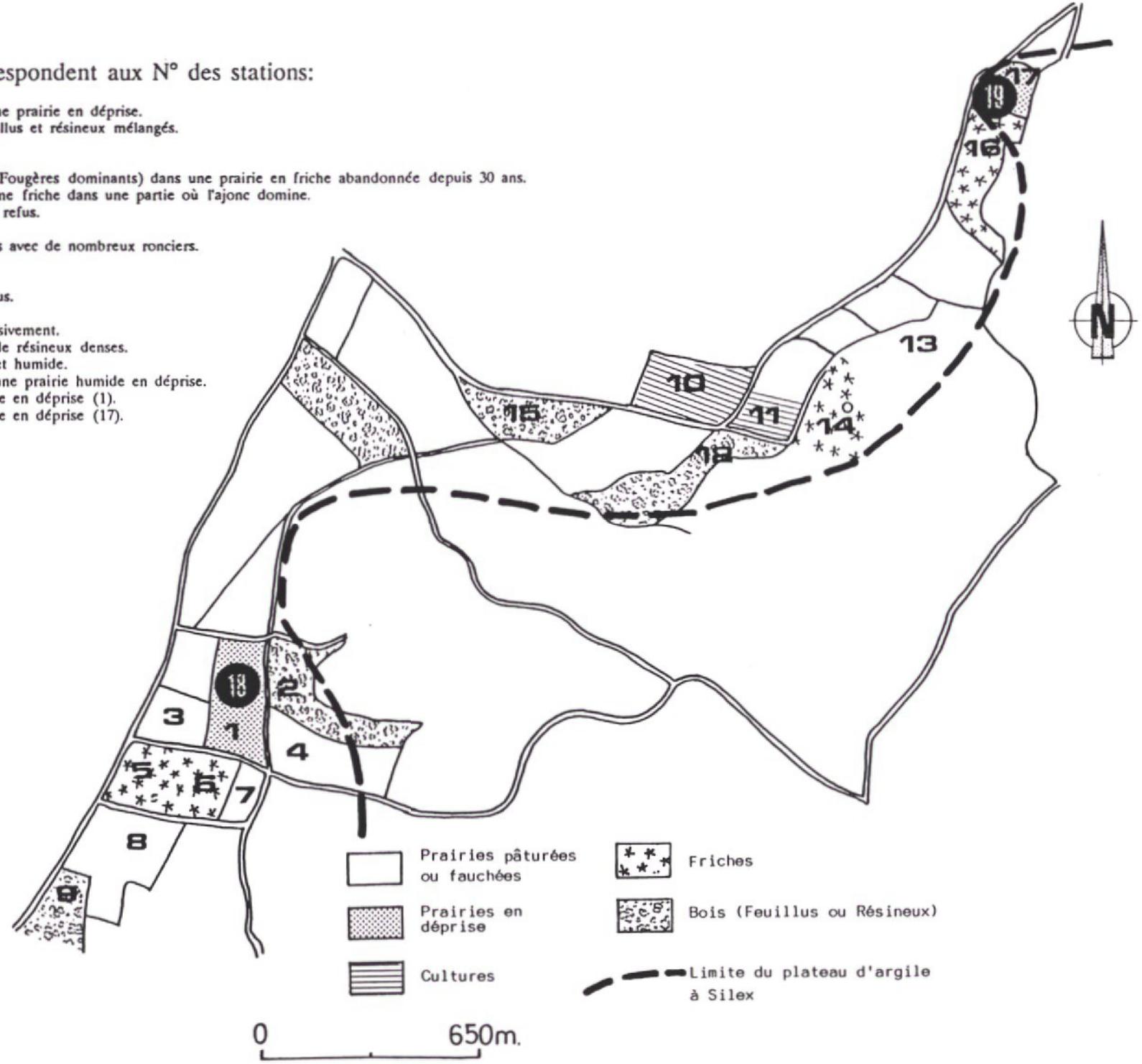


FIGURE 1: CARTE DE LOCALISATION DES STATIONS.

Afin d'avoir un gradient de dynamique de végétation qui soit le plus complet possible, des stations boisées ont été étudiées en complément de l'espace agricole.

Pour cette première recherche, nous nous sommes limités géographiquement à un plateau d'argile à silex (sauf pour les stations 17 et 19) afin que des gradients d'humidité ne viennent pas interférer avec ceux qui sont liés à la dynamique de la végétation (PEET & LOUCKS, 1977).

2.2 METHODE DE PRELEVEMENT

Chaque station est échantillonnée à l'aide d'un quadrat de 2 m² placé au centre des parcelles et dans lequel les araignées sont récoltées à vue, pendant 40 minutes, à l'aide d'un aspirateur à bouche. Seules la surface du sol et les strates basses de la végétation (herbacées et buissonnantes quand elles sont représentées) sont échantillonnées. A la lumière des études sur la validité et l'efficacité relative des diverses techniques utilisées en arachnologie (TURNBULL, 1973; DUFFEY, 1974; CANARD, 1981), la chasse à vue sur des surfaces limitées nous a semblé être bien adaptée à notre problématique. Les prélèvements ont eu lieu une fois par mois pendant 6 mois, de février à juillet 1987. Compte tenu des variations dans les cycles biologiques des espèces (YSNEL & al, 1986), cette période de 6 mois a permis de capturer la grande majorité des espèces au moins une fois à leur stade adulte. De plus, les dynamiques de la végétation (prairies, cultures) ont pu être intégrées.

2.3 TRAITEMENT DES DONNEES

Compte tenu de l'homogénéité de la méthode d'échantillonnage, les données ont pu être traitées en abondance. Le tableau des abondances (stations/espèces) a été analysé par une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC, programme Ancorr de la bibliothèque statistique ADDAD) suivie d'une Classification Ascendante Hiérarchique sur les stations (CAH, programme CAH2CO du logiciel ADDAD) (JAMBU & LEBEAUX, 1978). Aux groupes de stations ainsi mis en évidence, nous associons un groupe d'espèces; Ces espèces "associées" sont celles qui contribuent significativement à l'inertie des axes de l'AFC ou celles qui sont exclusivement récoltées dans les stations du groupe considéré.

Dans un premier temps, les résultats concernant les 6 mois de prélèvement ont été cumulés. Pour certaines stations, les prélèvements mensuels ont été placés en éléments supplémentaires de façon à cerner l'évolution printemps/été des peuplements.

135 espèces d'araignées ont été déterminées. Ne sont retenues dans l'analyse que les espèces dont au moins deux individus ont été récoltés, si bien que le traitement porte sur 96 espèces (liste des espèces en annexe).

Les jeunes non identifiables à l'espèce ont été supprimés sauf les jeunes du genre *Philodromus* qui ont été regroupés ensembles. Seuls des adultes de l'espèce *P. dispar* ont été trouvés.

III RESULTATS:

3.1 ETUDE DES ECHANTILLONS CUMULES PAR STATION:

Cette étude concerne seulement les stations 1 à 17.

L'analyse Factorielle des Correspondances fait apparaître un gradient dans la distribution des espèces. Lorsqu'on réalise la classification hiérarchique des stations avec les dix premiers facteurs de l'AFC (79% de l'inertie totale), on obtient 3 groupes:

- Groupe A: stations 3,4,7,8,10 et 13, soit les prairies et le champ de maïs
- Groupe B: stations 1,5,6,11,14,16 et 17, soit les friches, les prairies en déprise (partie herbacée) et le champ d'orge
- Groupe C: stations 2,9 12 et 15, c'est-à-dire les bois.

La projection de ces groupes dans le plan factoriel (1,2), qui représente 33% de l'inertie totale du nuage, est illustrée en Figure 2:

Le groupe A s'isole sur l'axe 1, tandis que les groupes B et C s'opposent sur l'axe 2. On remarque que pour le groupe A, beaucoup de stations sont situées en dehors de l'ellipse d'inertie du groupe: Cela révèle une forte hétérogénéité entre les stations. On note également que les stations 1 (partie herbacée dans une prairie en déprise) et 11 (champ d'orge), bienqu'étant rattachées au groupe B d'après par la Classification Hiérarchique, ont, dans le plan factoriel (1,2), une position intermédiaire entre A et B. Ceci est lié au fait que la classification a été réalisée en prenant en compte les dix premiers facteurs de l'AFC alors que la figure 2 représente la projection des groupes dans le plan factoriel 1,2.

Groupe A :

Les stations qui composent ce groupe sont toutes des stations à végétation herbacée, en général peu élevée: prairies pâturées ou fauchées et cultures. (Notons toutefois que, pour le dernier prélèvement en Juillet dans le maïs, la végétation atteignait alors 1,50m mais le feuillage ne couvrait pas complètement le sol).

Le peuplement d'araignées associé à ces milieux se caractérise par une forte proportion d'araignées à toile. Citons les espèces les plus représentées:

- des Erigonidés (57%) Dicymbium nigrum, Erigone atra, E.dentipalpis, Millenaria inerrans, Oedothorax fuscus et O.retusus et
- des Tétragnathidés Pachygnatha degeeri.

On trouve aussi des espèces errantes: Pardosa palustris et Alopecosa pulverulenta.

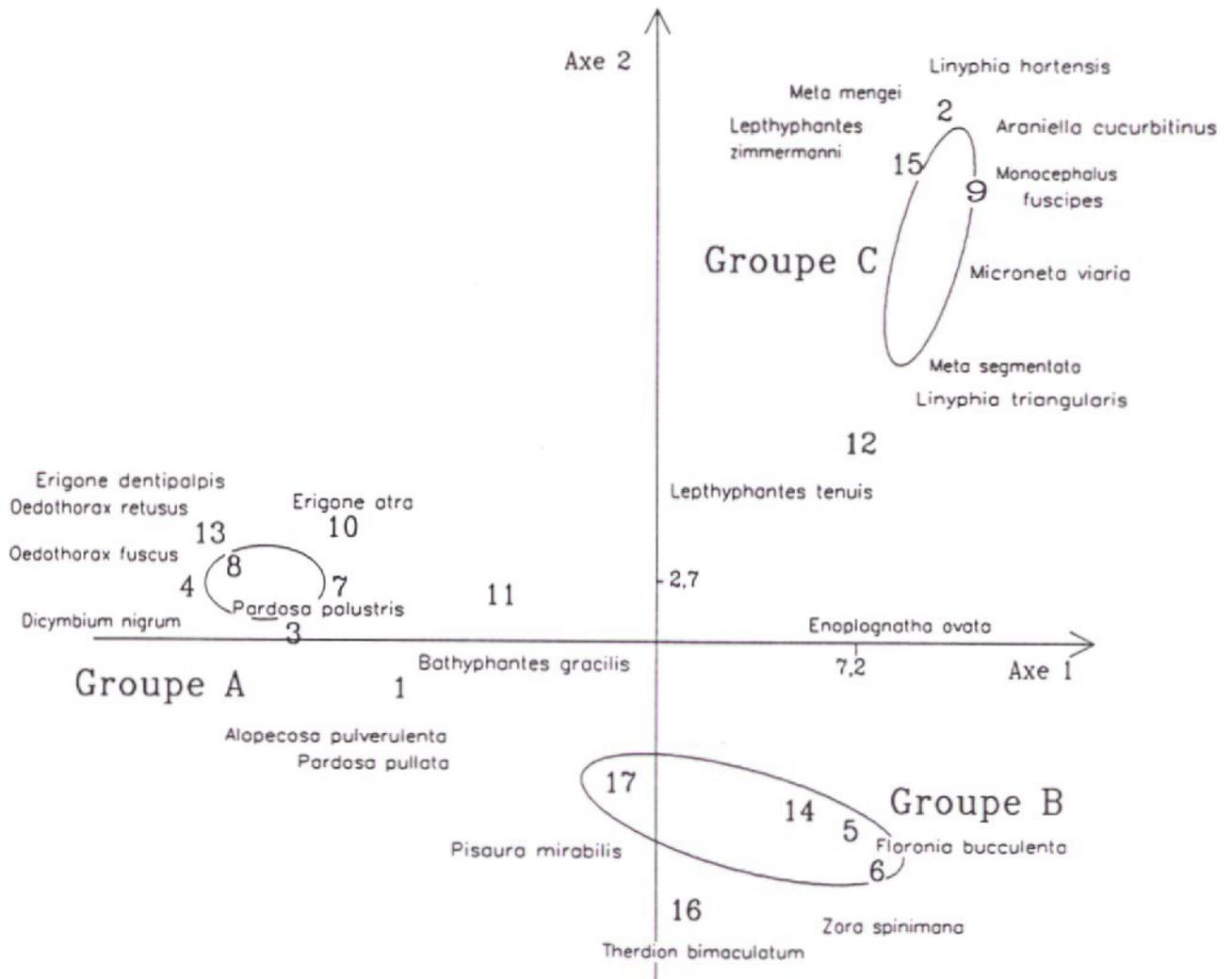


FIGURE 2: Projection des groupes de stations et de quelques espèces dans le plan factoriel défini par les axes 1 et 2 de l'A.F.C.

(Les ellipses dessinées correspondent aux ellipses d'inertie des groupes)

Groupe B :

Les stations qui composent ce groupe se caractérisent par une végétation dense de type buissonnant avec des ronces, des fougères, des ajoncs... Les parcelles en déprise appartiennent aussi à ce groupe.

Parmi les espèces caractéristiques, on trouve 38% d'araignées errantes (le plus fort pourcentage observé entre les groupes). Les Clubionidés notamment sont assez abondantes: Agroeca brunnea, Clubiona terrestris, C.lutescens, C.reclusa. Zora spinimana et Pisaura mirabilis sont très abondantes dans les friches et, dans une moindre mesure dans les prairies en déprise. Elles contribuent significativement à l'inertie de l'axe 2.

Toutes les Theridiidés récoltés sont associés à ce groupe.

Groupe C:

Sont rassemblées dans ce groupe toutes les stations boisées:

- bois de feuillus avec sous-bois riche
- bois de résineux ou de mélange avec sous-bois pauvre

Les espèces associées sont en grande majorité des araignées à toile: Meta mengei, M.segmentata et Araniella cucurbitinus (trois Argiopidés), Lepthyphantes zimmermanni, Microneta viaria et Linyphia hortensis (trois Linyphiidés) et une Erigonidé: Monocephalus fuscipes.

Aucun effet distance n'a pu être mis en évidence à cette échelle d'analyse. Les peuplements des stations contigues (1 à 9) ne présentent pas plus de similitudes entre eux qu'avec ceux des stations plus éloignées. Ceci est vrai tant pour le peuplement d'araignées pris dans son ensemble que pour les sous-ensembles des araignées à toile et des araignées errantes. Le facteur prépondérant sur lequel les regroupements de stations ont été opérés est le type de milieu: herbacé, buissonnant ou boisé.

Sur la figure 3 sont portées les richesses spécifiques de chaque groupe (nombre total d'espèces présentes dans le groupe, toutes les stations du groupe étant cumulées) ainsi que le nombre d'espèces propres à chaque groupe et à leurs intersections. On remarque que le groupe B (Friches, Prairies en déprise et champ d'orge) est le plus riche avec 74 espèces dont 15% sont communes avec les deux autres groupes (espèces très ubiquistes), 34% sont communes uniquement avec le groupe A et 27% avec le groupe C. Il y a donc des potentialités d'échanges entre les stations du groupe B et les autres.

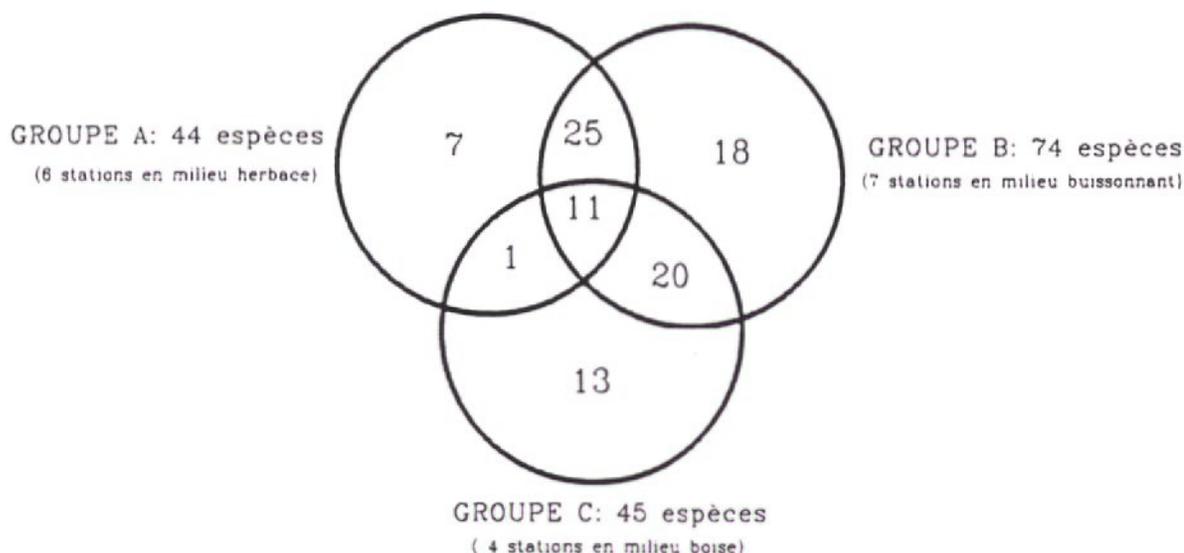


FIGURE 3: Illustration du nombre d'espèces propres à chaque groupe de stations et à leurs intersections.

3.2 ETUDE DES VARIATIONS DANS LE TEMPS DE QUELQUES STATIONS:

3.2.1 Cas des cultures:

Dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes (Figure 2) les deux stations de culture, maïs (10) et orge (11), sont proches l'une de l'autre. Toutefois, la station 10 est "attirée" par le groupe A tandis que la station 11 occupe une position intermédiaire entre les groupes A et B.

Les champs ont été labourés puis ensemencés en mai. Le Tableau I donne l'évolution de la hauteur de la végétation de février à juillet.

TABLEAU I: EVOLUTION DES DEUX CULTURES DE FEVRIER À JUILLET.

	FEVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET
ORGE	rejets d'orge	labour	labour	orge <30cm	orge 50cm	orge 80cm
code	<u>111</u>	<u>112</u>	<u>113</u>	<u>114</u>	<u>115</u>	<u>116</u>
MAIS	chaume maïs	chaume maïs	labour	maïs <30cm	maïs 50cm	maïs >1m50
code	<u>101</u>	<u>102</u>	<u>103</u>	<u>104</u>	<u>105</u>	<u>106</u>

Dès que l'orge lève en mai, il y a formation d'un tapis végétal assez dense, tandis que dans le maïs la couverture végétale est très limitée jusqu'au début de l'été.

La figure 4 illustre la projection des prélèvements effectués chaque mois (codes 110 à 116 et 101 à 106) dans le plan factoriel (1,2). Ces prélèvements sont placés en éléments supplémentaires dans l'analyse factorielle.

- MAIS : Les six prélèvements se situent tous autour des stations du groupe A, c'est à dire des stations prairiales. La "trajectoire des changements" tourne autour d'un point moyen.

- ORGE : Les trois premiers prélèvements (février, mars, avril) sont proches des stations du groupe A, tandis que les trois derniers (mai, juin, juillet) sont à l'opposé sur l'axe 1 (entre les friches et les bois). Les araignées sont donc sensibles à la pousse de la végétation c'est à dire au changement de structure qui se produit dans un laps de temps très court (de l'ordre de la semaine).

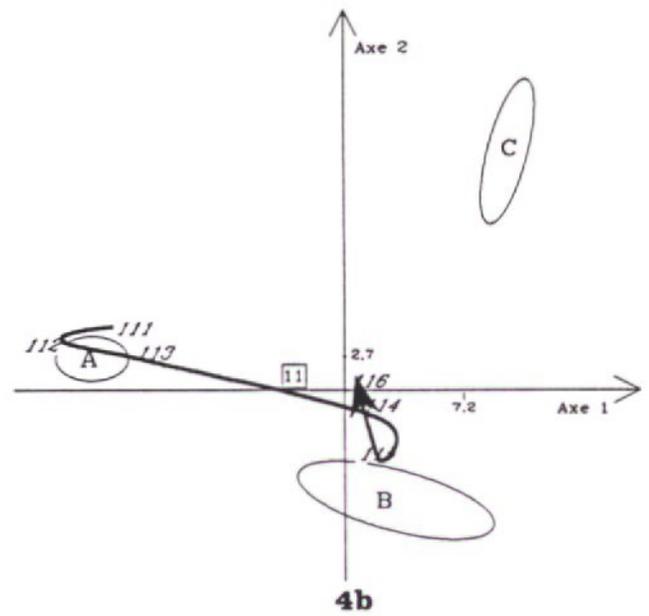
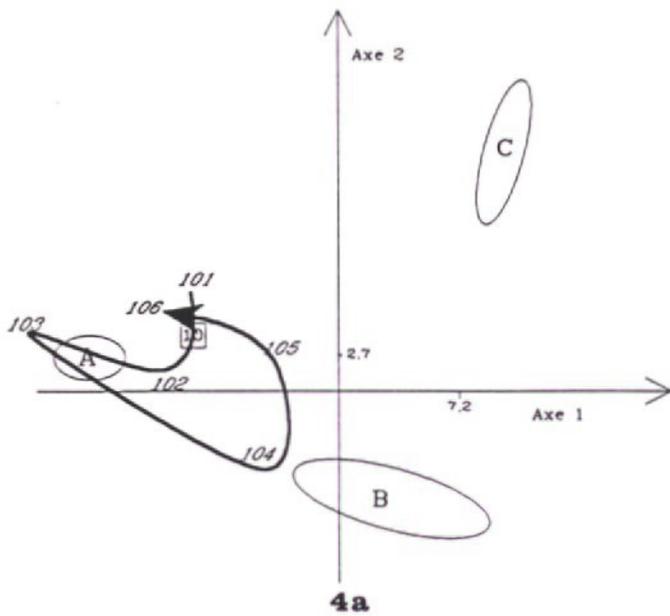


FIGURE 4:

FIG.4a: Projection des stations 101 à 106 (Maïs de Février à Juillet) dans le plan factoriel (1,2).

FIG.4b: Projection des stations 111 à 116 (Orge de Février à Juillet) dans le plan factoriel (1,2).

(Les ellipses dessinées correspondent aux ellipses d'inertie des groupes. 10 et 11 sont les points moyens des stations)

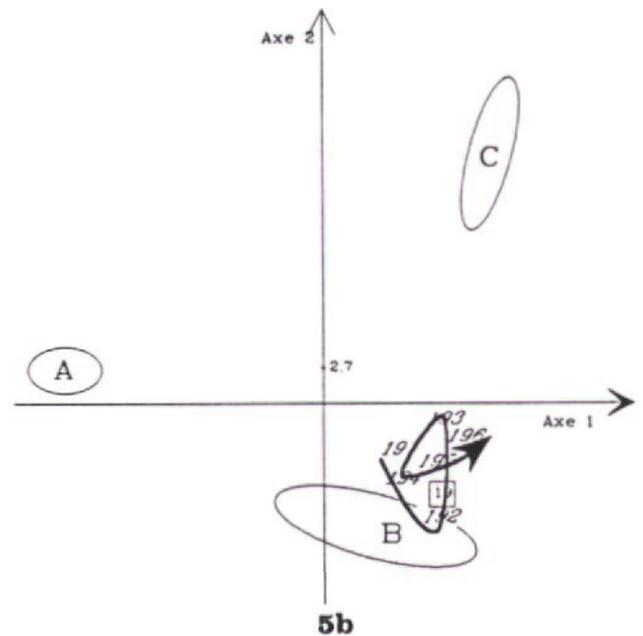
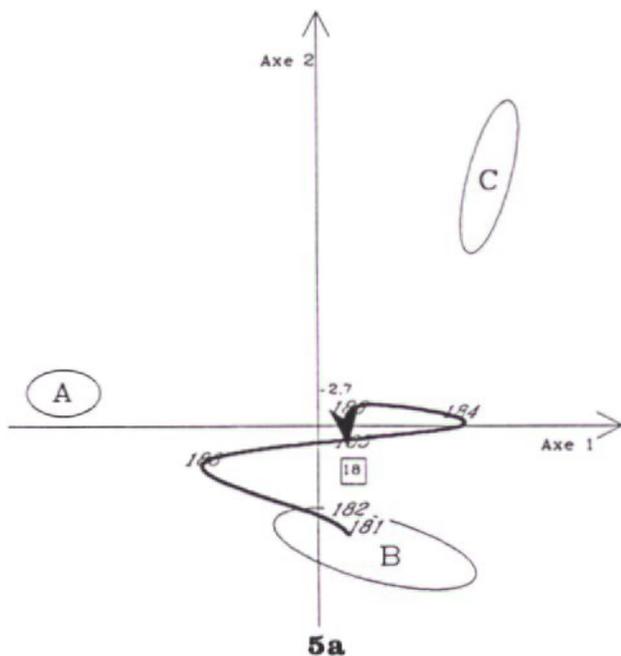


FIGURE 5:

FIG.5a: Projection des prélèvements 181 à 186 (tache de ronces 18 de Février à Juillet) dans le plan factoriel (1,2).

FIG.5b: Projection des prélèvements 191 à 196 (tache de ronces 19 de Février à Juillet) dans le plan factoriel (1,2).

(Les ellipses dessinées correspondent aux ellipses d'inertie des groupes. 18 et 19 sont les points moyens des stations)

3.2.2 Cas des parcelles en déprise:

Les stations 1 et 17 sont situées dans la partie herbacée de 2 prairies en déprise. Les araignées vivant dans les taches de ronces situées à l'intérieur de ces prairies ont été échantillonnées: stations 18 et 19.

* Station 18: Petit roncier (5 mètres de diamètre). Courant avril (avant le prélèvement 183), les ronces ont été broyées, puis, aucun autre traitement n'ayant été effectué, elles ont repoussé rapidement.

* Station 19: Grosse tache de ronce (15 mètres de diamètre).

Les prélèvements mensuels effectués dans les taches (181 à 186 et 191 à 196) (Tableau II) ont été placés en éléments supplémentaires dans l'AFC. La Figure 5 illustre leur projection dans le plan factoriel (1,2):

TABLEAU II: CARACTÉRISTIQUES DES TACHES DE RONCES DE FEVRIER A JUILLET.

(hauteur moyenne des ronces qui forment les taches)

Parcelle	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet
18	0m80	0m80	0	0m20	0m40	0m70
code	181	182	183	184	185	186
19	1m50	1m50	1m50	1m50	2m	2m
code	191	192	193	194	195	196

Tous les points placés en supplémentaires sont situés entre les groupes B et C, légèrement plus proches du groupe B.

Les 6 prélèvements mensuels dans la station 19 (191 à 196) sont bien groupés autour du point moyen 19. Par contre, pour la station 18, le peuplement est moins stable: le prélèvement 183 est "attiré" par les prairies. On y trouve des espèces abondantes dans ces milieux: Pardosa palustris, Alopecosa pulverulenta, Pachygnatha degeeri. L'effet du broyage des ronces (changement de structure de la végétation à une échelle très fine) est donc rapidement perçu par les araignées.

IV DISCUSSION

Si les analyses multivariées font ressortir un gradient "classique" de Prairies à Friches et Bois, elles permettent également la mise en évidence de ressemblances entre peuplements d'araignées de végétations à priori très différentes telles que des friches à ronces, fougères ou ajoncs (5,6,14), un champ d'orge (11) et une friche à graminées (16). Ce contraste apparent entre les stations ne doit pas cacher le continuum existant au niveau de la distribution des espèces.

Le cas du groupe B qui comprend les friches, les prairies en déprise (partie herbacée) et le champ d'orge, est intéressant: C'est le groupe le plus riche (74 espèces). Si cette richesse spécifique élevée peut être imputée à la diversité des milieux rassemblés dans le groupe B, elle ne doit cependant pas masquer les similitudes entre les peuplements des stations. En observant la position relative de ces stations dans l'espace (Carte en Figure 1), on constate que les stations herbacées dans les prairies en déprise (1 et 17) et le champ d'orge (11) sont tous proches d'une friche. Les friches (stations 5,6,14 et 16) ont 15 espèces en commun, ce qui représente, selon les friches, entre 40 et 60% du peuplement. Sur ces 15 espèces communes, certaines se retrouvent dans les autres stations du groupe B:

- 4 dans la station 1 (21% du peuplement)
- 10 dans la station 17 (38% du peuplement)
- 8 dans la station 11 (35% du peuplement)

Ces résultats semblent indiquer qu'à partir des friches, les araignées peuvent coloniser des milieux voisins comme ici les prairies en déprise ou les cultures. Remarquons que la station 10 (culture de maïs) "classée" avec les prairies du groupe A ne jouxte pas de friche. Cette dernière remarque semble conforter l'idée selon laquelle, les similitudes de peuplement entre les stations du groupe B sont dues à la proximité d'une friche. Toutefois, notre échantillonnage est tel que nous n'avons pas de prairie en déprise qui ne jouxte pas une friche. Grâce à une étude quantitative comparée des peuplements d'araignées de milieux adjacents et éloignés d'une friche, on devrait pouvoir préciser ultérieurement ce rôle de "réservoir" des friches.

Quelques familles d'araignées sont particulièrement bien représentées dans certains types de milieux:

* Les Erigonidés en prairie: il s'agit d'espèces construisant de petites toiles en nappe dans les strates basses de la végétation (à la base des graminées par exemple) et même entre les mottes de terre dans un champ labouré. C'est le cas d'Erigone atra et d'Oedothorax retusus, deux espèces à fort pouvoir de dispersion puisqu'elles sont disséminées par le vent (DUFFEY, 1956).

* Les Thériidiés dans les friches buissonnantes: Ces araignées construisent des toiles en réseau qui interceptent les proies en les déséquilibrant. Les espèces récoltées sont en accord avec les résultats obtenus en lande par CANARD (1984); Theridion simile, T. varians, T. bimaculatum et Anelosimus vittatus colonisent la strate arbustive de la végétation (ronces, ajoncs, fougères).

L'espace factoriel sert aussi de cadre à l'étude des dynamiques temporelles, où l'on voit certains changements de structure de végétation faire parcourir le gradient d'espèces aux différents prélèvements effectués au cours du temps.

Effet de la mise en culture:

Toutes les espèces qui colonisent à la fois le maïs et l'orge sont des espèces ubiquistes ou qui préfèrent les milieux ouverts.

Le maïs qui reste très longtemps avec un sol à nu, est colonisé par des espèces à fort pouvoir de dissémination (araignées "aéronautes" abondantes en prairies). Par contre, dans l'orge, à partir du moment où la plante forme un couvert végétal suffisamment dense, on observe la présence de certaines espèces inféodées aux milieux plus fermés: Pardosa nigriceps et P. pullata, deux araignées errantes et Lepthyphantes zimmermanni, une Linyphiide aéronaute.

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par LUCZAK (1979) en Pologne : "Crop fields are colonized by spiders from adjoining environments and by those spiders from distant environments which are able to reach crops by the air".

Effet de l'apparition de taches de déprise dans les prairies:

Le peuplement d'araignées des taches de ronces est plus proche de celui des milieux buissonnants tels qu'ils sont représentés par les stations de friches 5,6,14 et 16 que de celui des milieux herbacés au centre desquels les taches se développent. Juste après le broyage des ronces, le peuplement de la station 18 tend à se rapprocher de la station 1 (partie herbacée de la prairie). On a récolté en avril des espèces fréquentes dans la station 1: Alopecosa pulverulenta, Pardosa palustris et Pachygnatha degeeri. Très vite, dès le mois de mai, le peuplement des taches se rapproche de ce qu'il était avant le broyage. Des espèces abondantes dans les stations à végétation dense sont alors récoltées: Theridion bimaculatum, Enoplognatha ovata et Meta segmentata.

V CONCLUSION:

Cette analyse du peuplement d'Aranéides dans une mosaïque de parcelles, dont chaque type de végétation a été considéré comme une niche écologique (KOLASA, 1989), souligne le rôle prépondérant de la STRUCTURE DE LA VEGETATION sur la répartition des espèces. La structure paraît plus discriminante que les différences entre espèces végétales dominantes. Il est possible que la proximité de milieux riches en espèces (Friches) influence le peuplement de parcelles voisines, mais le territoire étudié ne présente pas suffisamment de structures spatiales contrastées pour que cela puisse être testé plus avant.

Notre travail a mis en évidence les capacités des araignées à réagir très vite aux changements de structure de la végétation. Il en résulte qu'un phénomène tel que la déprise dans les prairies permanentes qui entraîne d'importants changements dans la structure de la végétation, sera rapidement intégré par ces arthropodes et en particulier au niveau de la composition spécifique des peuplements. Sur le plan écologique, il s'agit de modifications non négligeables de la répartition des espèces dans l'espace:

- diminution du spectre de répartition des araignées prairiales

et

- augmentation du spectre de répartition des araignées inféodées aux milieux à végétation dense.

REMERCIEMENTS: Nous remercions A.CANARD pour ses conseils et son aide dans la détermination des araignées ainsi que le Ministère de l'Environnement pour son soutien financier (aide 86-284). Les remarques de deux lecteurs anonymes ont contribué à améliorer une version antérieure du texte.

ANNEXE : LISTE DES ESPECES

(Commune des Autels Saint-Bazile, Calvados)

ARAIGNEES ERRANTES

CLUBIONIDAE	<i>Agroeca brunnea</i>	ERIGONIDAE	<i>Ceratinella scabrosa</i>
	<i>Clubiona lutescens</i>		<i>Dicymbium nigrum</i>
	<i>Clubiona reclusa</i>		<i>Dismodicus bifrons</i>
	<i>Clubiona terrestris</i>		<i>Erigone atra</i>
	<i>Phrurolithus minimus</i>		<i>Erigone dentipalpis</i>
	<i>Scotina celans</i>		<i>Gonatium rubens</i>
ZORIDAE	<i>Zora spinimana</i>		<i>Gongylidiellum latebricola</i>
ANYPHAENIDAE	<i>Anyphaena accentuata</i>		<i>Gongylidium rufipes</i>
MIMETIDAE	<i>Ero cambridgei</i>		<i>Micrargus herbigradus</i>
	<i>Ero furcata</i>		<i>Millenaria inerrans</i>
	<i>Ero tuberculata</i>		<i>Oedothorax apicatus</i>
SALTICIDAE	<i>Neon reticulatus</i>		<i>Oedothorax fuscus</i>
LYCOSIDAE	<i>Alopecosa pulverulenta</i>		<i>Oedothorax retusus</i>
	<i>Aulonia albimana</i>		<i>Ostarius melanopygius</i>
	<i>Pardosa amentata</i>		<i>Pocadicnemis pumila</i>
	<i>Pardosa nigriceps</i>		<i>Savignia frontata</i>
	<i>Pardosa palustris</i>		<i>Tiso vagans</i>
	<i>Pardosa prativaga</i>		<i>Walkenaera antica</i>
	<i>Pardosa pullata</i>		<i>Walkenaera monoceros</i>
	<i>Trochosa ruricola</i>		<i>Walkenaera vigilax</i>
PISAUROIDAE	<i>Pisaura mirabilis</i>	LINYPHIIDAE	<i>Bathypantes approximatus</i>
THOMISIDAE	<i>Misumeta vatia</i>		<i>Bathypantes gracilis</i>
	<i>Oxyptila trux</i>		<i>Centromerita bicolor</i>
	<i>Philodromus sp.</i>		<i>Centromerus aequalis</i>
	<i>Thanatus striatus</i>		<i>Diplostyla concolor</i>
	<i>Tibellus oblongus</i>		<i>Floronia bucculenta</i>
	<i>Xysticus cristatus</i>		<i>Lepthyphantes mengei</i>
	<i>Xysticus lanio</i>		<i>Lepthyphantes peltata</i>
			<i>Lepthyphantes tenuis</i>
			<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>
			<i>Lepthyphantes ericaeus</i>
			<i>Linyphia furtiva</i>
			<i>Linyphia hortensis</i>
			<i>Linyphia montana</i>
			<i>Linyphia pusilla</i>
			<i>Linyphia triangularis</i>
			<i>Microneta viaria</i>
			<i>Monocephalus fuscipes</i>
			<i>Neriene clathrata</i>
			<i>Poecilometes globosa</i>
		ARGIOPIDAE	<i>Araneus cornutus</i>
			<i>Araniella curcurbitinus</i>
			<i>Agalenatea redii</i>
			<i>Mangora acalypha</i>
			<i>Meta mengei</i>
			<i>Meta segmentata</i>
			<i>Zilla diodia</i>
			<i>Zygiella atrica</i>
		TETRAGNATHIDAE	<i>Pachygnatha clerki</i>
			<i>Pachygnatha degeeri</i>
			<i>Tetragnatha montana</i>

ARAIGNEES A TOILE

AMAUROBIIDAE	<i>Amurobius fenestralis</i>
Theridiidae	<i>Anelosimus vittatus</i>
	<i>Theridion bimaculatum</i>
	<i>Theridion sisyphium</i>
	<i>Theridion varians</i>
	<i>Enoplognatha ovata</i>
	<i>Robertus lividus</i>
DICTYNIDAE	<i>Dictyna flavescens</i>
	<i>Dictyna latens</i>
HAHNIIDAE	<i>Hahnia helveola</i>
	<i>Hahnia montana</i>
AGELENIDAE	<i>Coelotes terrestris</i>
	<i>Tegenaria picta</i>

**3.3 EFFET DE LA DEPRISE AGRICOLE
SUR LES ARAIGNEES DES PRAIRIES**

EFFET DE LA DEPRISE AGRICOLE SUR LES ARAIGNEES DES PRAIRIES

Nous étudions une prairie en déprise (A), c'est à dire une prairie où le pâturage est très extensif et dans laquelle se développent des ronciers sous forme de taches de taille plus ou moins grande et où les haies ont tendance à s'élargir vers l'intérieur de la parcelle (les arbres ne sont taillés et les roncés ne sont pas maîtrisés). Cette prairie est attenante à une prairie de fauche (D) d'un côté et une prairie pâturée (E) de l'autre avec des haies comme séparation. 12 points d'échantillonnage sont définis:

Prairie en déprise A:

- A1: partie herbacée
- A2: tache de roncés au centre
- A3: lisière
- A4: lisière
- A5: lisière

Prairie de fauche D:

- D1: centre de la prairie
- D2: lisière

Prairie pâturée E:

- E1: centre de la prairie
- E2: lisière
- E3: lisière

Haies:

- C0: haie entre A et E
- I0: haie entre A et D.

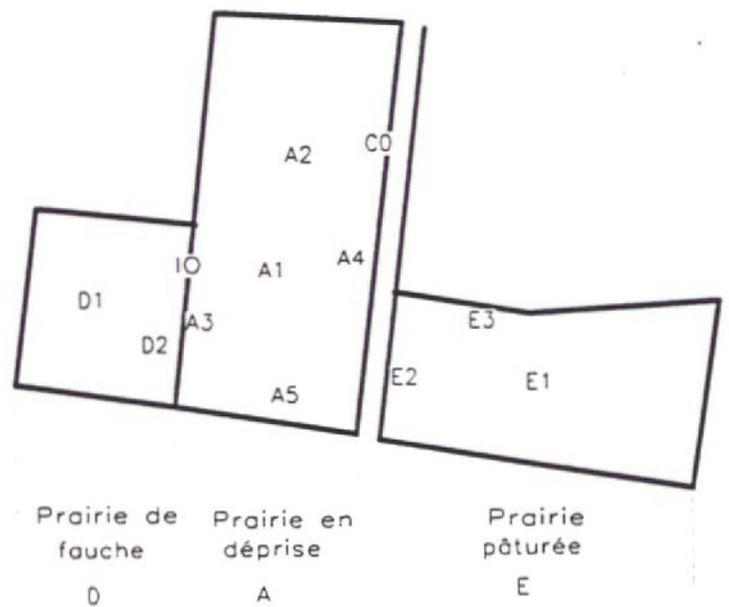


FIGURE 1

Localisation des stations dans les parcelles

Les araignées sont regroupées en 7 modes de chasse. Nous appelons Structure du Peuplement, la répartition des araignées (en fréquences) entre les différents modes de chasse.

TRAITEMENT DES DONNEES:

Le tableau des fréquences d'individus par mode chasse est recodé de façon à éclater les valeurs de fréquences en plusieurs classes. Certains mode de chasse étant beaucoup plus représentés que d'autres, nous avons des classes différentes selon les modes de chasse:

N°	MODE DE CHASSE	CLASSES
1	Errantes nocturnes	[0,2%] [2,6%] [6,20%]
2	Errantes diurnes	[0,5%] [5,15%] [15,25%] [25,50%]
3	Errantes chassant à l'affût	[0,5%] [5,10%] [10,30%]
4	Toile en réseau	[0,5%] [5,10%] [10,20%] [20,50%]
5	Toile en nappe et se tenant SOUS la toile	[0,40%] [40,50%] [50,60%] [60,90%]
6	Toile en nappe et se tenant SUR la toile	[0,1%] [1,20%]
7	Toile géométrique	[0,5%] [5,10%] [10,50%]

Nous obtenons un tableau constitué de 23 classes de fréquences d'individus et 12 stations à partir duquel nous construisons un tableau de Burt (Tableau croisé de 23 colonnes et 23 lignes qui établit le nombre de fois où, dans une station donnée, une classe de fréquence a été associée à une autre classe de fréquence donnée). Nous réalisons une Analyse Factorielle des Correspondances sur ce tableau auquel nous ajoutons, en tant qu'individus supplémentaires, les 12 stations. Nous obtenons ainsi la projection des stations dans l'espace factoriel défini par les fréquences d'individus entre les 7 modes de chasse.

RESULTATS:

La projection des stations dans le plan factoriel défini par les axes 1 et 2 de l'AFC est illustrée en figure 2.

La Classification hiérarchique réalisée sur les stations met en évidence 5 groupes de stations:

- Les lisières A5 et A3
- La tache de ronces A2 et les lisières E2 et E3
- Les Haies I0 et C0
- Les lisières D2 et A4
- Les zones herbacées A1, D1, E1

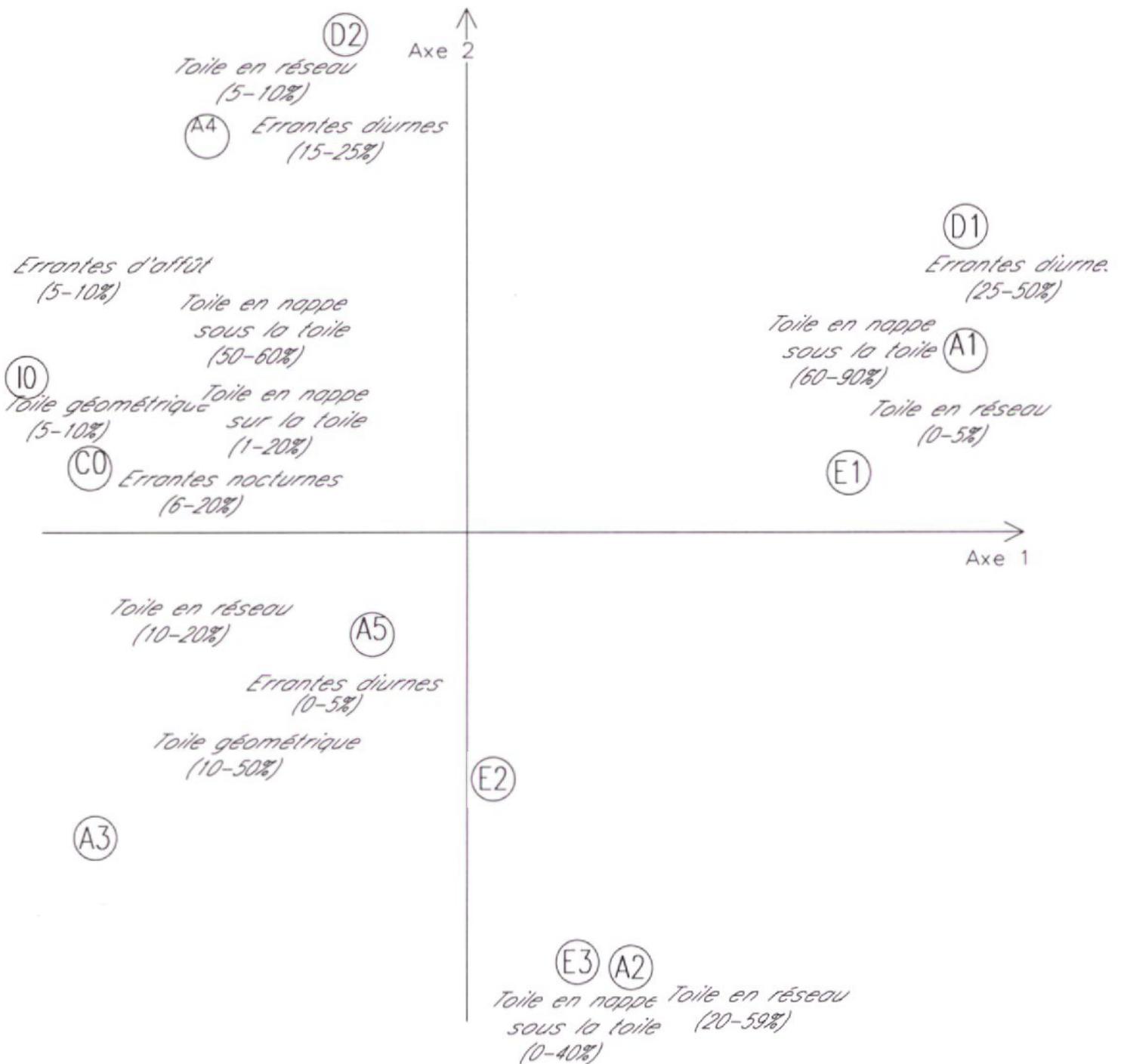


FIGURE 2:

Projection des stations et des classes de modes de chasse qui contribuent significativement à l'inertie des axes factoriels 1 et 2.

DISCUSSION:

Analyse de l'hétérogénéité de la parcelle A:

1) **Partie herbacée:**

Le fait que A1 (partie herbacée dans la prairie en déprise) se trouve dans le même groupe que les autres stations de prairies (D1 et E1) indique que ces stations ont la même Structure du peuplement caractérisée par:

- une forte proportion d'araignées errantes diurnes (25 à 50%)
 - une forte proportion d'araignées faisant des toiles en nappe et se tenant sous la toile (60 à 90%)
- et
- une faible proportion d'araignées à toile en réseau (0 à 5%).

Il semble donc, que dans les parties herbacées de la prairie A, la Structure du peuplement d'araignées prairiales ne soit pas affectée par la déprise telle qu'elle se manifeste ici. Toutefois on peut s'interroger sur la composition spécifique de ce peuplement:

S'agit-il des mêmes espèces ? ou bien est-ce qu'il y a remplacement d'une communauté par une autre ?

a) les araignées errantes diurnes:

Nombre d'individus récoltés dans les stations prairiales:

	A1	E1	D1
<i>Pardosa pullata</i>	5	2	24
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	4	0	4
<i>Pardosa palustris</i>	16	13	8
<i>Pardosa prativaga</i>	1	0	1

Les espèces errantes diurnes (4 Lycosidés) présentes en A1 ont été récoltées aussi dans les prairies voisines.

b) les araignées faisant une toile en nappe et se tenant sous la toile:

Nombre d'individus récoltés dans les stations prairiales:

	A1	E1	D1
<i>Pachygnatha degeeri</i>	35	62	42
<i>Bathyphantes gracilis</i>	3	0	4
<i>Dicymbium nigrum</i>	10	28	14
<i>Tiso vagans</i>	6	1	5
<i>Pocadicnemis pumila</i>	2	0	0

b) les araignées errantes chassant à l'affût:

Nombre d'individus par station:

	A2	A1	A3	A4	A5
<i>Philodromus</i> sp.	4	0	16	1	2
<i>Pisaura mirabilis</i>	9	2	0	3	0
<i>Xysticus cristatus</i>	4	2	0	5	0

Pisaura mirabilis et *Xysticus cristatus* font partie du peuplement de A1 (on les trouve aussi dans les autres stations prairiales E1 et D1). On peut penser que la colonisation de A2 se fait directement à partir de la station voisine A1. Nous n'avons pas récolté de *Philodromus* en A1, par contre ils sont nombreux en A3.

Remarquons qu'il s'agit là aussi d'espèces communes. Elles sont proportionnellement un peu plus abondantes en A2.

3) Flux d'espèces entre A1 et A2:

Entre A1 et A2, la structure de peuplement est très différente. C'est avec les araignées faisant une toile en réseau qu'elle est le plus contrastée:

Forte proportion en A2 (plus de 20%) et faible proportion en A1 (moins de 5%).

Est-ce-que les araignées abondantes en A1 subsistent en A2 ?

a) les araignées errantes diurnes:

Considérons les trois espèces les plus abondantes en A1:

	A1	A2	A3	A4	A5
<i>Pardosa pullata</i>	5	6	2	2	2
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	4	1	2	4	0
<i>Pardosa palustris</i>	16	5	0	0	0

Ces trois espèces sont présentes en A2; elles sont soit aussi abondantes qu'en A1 (*P.pullata*) ou moins bien représentées qu'en A1 (*P.palustris*, *Alopecosa pulverulenta*).

Remarquons que *P.pullata* ne colonise pas les lisières.

A l'exception de Pocadicnemis pumila, toutes les autres espèces qui sont en A1 le sont aussi en E1 et/ou en D1.

La composition spécifique du peuplement d'araignées en A1 est comparable à celle observée dans la prairie fauchée voisine. Ces résultats montrent que l'état de déprise étudié ici (larges étendues herbacées parsemées de ronciers) n'affecte pas la composition spécifique du peuplement d'araignées vivant dans les parties herbacées.

2) Partie semi-ligneuse:

Les ronces se développent à la fois en tache au centre de la parcelle et au niveau des lisières où la haie s'élargit nettement.

La classification hiérarchique indique que les stations A2, A3, A4, A5 ne sont pas toutes dans les mêmes groupes.

Certaines se caractérisent par une forte proportion d'araignées à toile en réseau (M54) et d'araignées errantes chassant à l'affût et peu d'araignées faisant des toiles en nappe et se tenant sous la toile. C'est le cas de A2 qui est plutôt comparable à E2 et E3.

D'autres ont une forte proportion d'araignées à toile géométrique (M83). C'est le cas de A3 et A5.

Origines des espèces présentes en A2:

Considérons les modes de chasse bien représentés en A2:

a) les araignées faisant des toiles en réseau:

Nombre d'individus par station:

	A2	A1	A3	A4	A5	C0	I0
Enoplognatha ovata	35	0	18	8	12	17	11
Theridium bimaculatum	11	0	2	4	4	1	1

Ces deux espèces ne sont pas présentes dans la partie herbacée de la prairie en déprise, par contre, elles sont présentes dans les lisières et les haies. Ce sont des espèces très communes. Leur abondance en A2 semble indiquer qu'elles sont plutôt opportunistes, capables de coloniser rapidement un nouveau milieu propice, avec des effectifs relativement importants.

b) Les araignées faisant une toile en nappe et se tenant sous la toile:

	A1	A2	A3	A4	A5
<i>Pachygnatha degeeri</i>	35	17	4	20	5
<i>Bathyphantes gracilis</i>	3	2	2	2	3
<i>Dicymbium nigrum</i>	10	1	1	0	3
<i>Tiso vagans</i>	6	0	0	0	0
<i>Neriere clathrata</i>	0	22	3	8	28
<i>Floronia bucculenta</i>	0	4	1	13	10

Le comportement de ces espèces est très variable: certaines ne semblent pas affectées par l'apparition des ronciers (*P.degeeri*, *Bathyphantes gracilis*), d'autres sont nettement moins abondantes en A2 et dans les lisières qu'en A1 (*Dicymbium nigrum*). Enfin certaines ne sont pas présentes à la fois en A1 et A2: *Tiso vagans*, *Neriere clathrata*, *Floronia bucculenta*.

CONCLUSION:

Nous n'avons étudié qu'une seule prairie en déprise à un moment donné. Il y a donc un seul stade de déprise pris en compte et il serait intéressant de tester la validité des résultats dans plusieurs prairies et à différents stades de déprise.

La déprise entraîne la juxtaposition dans l'espace de communautés d'araignées dont la structure est très différente: Dans les parties herbacées, on observe une forte proportion d'araignées errantes diurnes (Lycosidés) et d'araignées faisant des toiles en nappe (Erigonidés et espèces du genre *Pachygnatha*) et peu d'araignées faisant des toiles en réseau. Dans les taches de ronces qui se développent au centre des prairies en déprise, on trouve une forte proportion d'araignées faisant des toiles en réseau (Thériidiidés) et d'araignées errantes chassant à l'affût (Philodromidés, Thomisidés) tandis que les araignées faisant des toiles en nappe sont faiblement représentées. Nous avons montré comment se mettent en place des échanges entre ces communautés en fonction des différents comportements des espèces. La figure 3 illustre ces différents comportements.

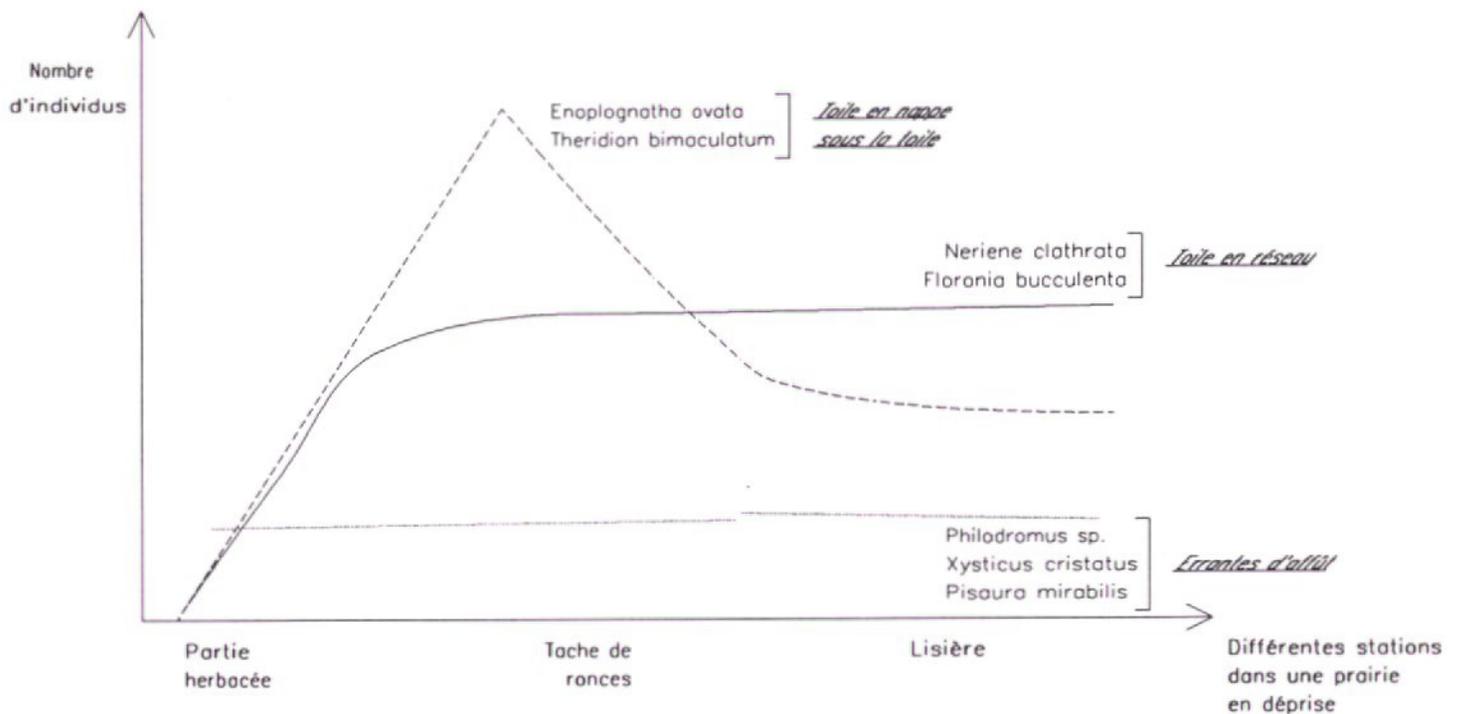
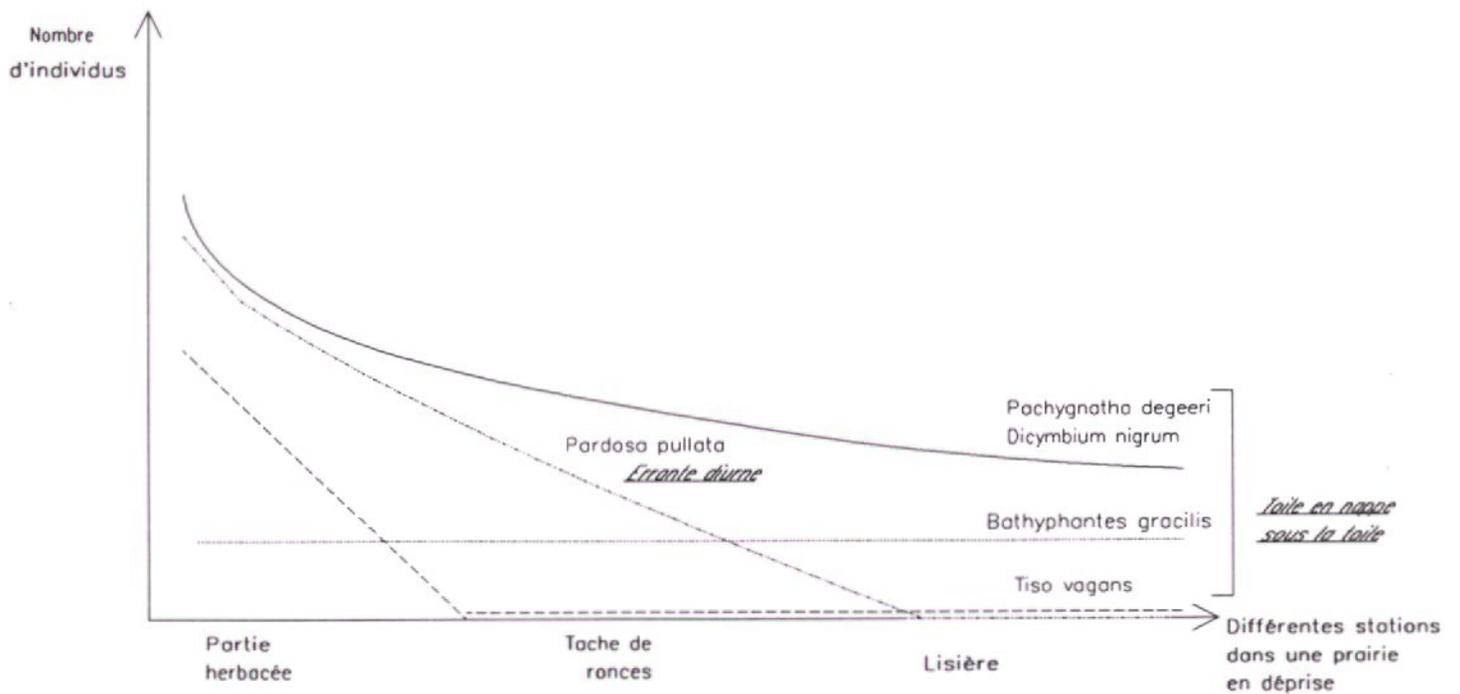


FIGURE 3:

Comparaison du nombre d'individus de quelques espèces entre les différentes parties d'une station en déprise

3.4 REFLEXIONS SUR LES ANALYSES MULTIVARIEES

**MISE AU POINT ET APPLICATION D'UNE METHODE
POUR EVALUER LA POSITION DE NOUVEAUX ELEMENTS
DE PAYSAGE LE LONG D'UN GRADIENT ECOLOGIQUE**

MISE AU POINT ET APPLICATION D'UNE METHODE POUR EVALUER LA POSITION DE
NOUVEAUX ELEMENTS DE PAYSAGE LE LONG D'UN GRADIENT ECOLOGIQUE

INTRODUCTION:

L'étude de la composition spécifique de différents éléments juxtaposés dans un paysage permet de mettre en évidence des gradients continus depuis les milieux ouverts (prairies, pelouses) jusqu'aux milieux fermés (forêts). Les méthodes d'analyse statistiques multivariées sont particulièrement bien adaptées à l'étude des gradients (AUSTIN, 1985).

L'étude des dynamiques d'un paysage (éléments ajoutés, modifiés ou supprimés) est plus délicate dans la mesure où chaque changement entraîne une modification de l'espace factoriel, rendant l'interprétation des gradients impossibles. Dans le cas de changements rapides d'éléments ou d'éléments présentant un caractère instable, on introduit inévitablement des distorsions dans l'espace de référence.

Nous proposons de résoudre ce problème d'analyse grâce à l'utilisation d'un espace référentiel stable dans lequel les éléments nouveaux ou changeants sont placés comme éléments supplémentaires alors que les éléments principaux (éléments actifs dans la détermination de l'espace de référence) sont les éléments stables du paysage. Nous présentons ici une méthode utilisant l'Analyse Factorielle de Correspondances pour comparer les peuplements d'Aranéides entre des unités paysagères très variées et en particulier l'influence de l'apparition du phénomène de déprise dans un paysage agricole.

METHODES STATISTIQUES MULTIVARIEES:

Les méthodes statistiques multivariées consistent à analyser un tableau de I lignes et J colonnes et à en donner une représentation géométrique qui rende compte des associations entre les éléments du tableau. Pour cela, chaque élément du tableau i (ou j) est représenté par son profil auquel on affecte une masse proportionnelle au total de la ligne (ou de la colonne) (BENZECRI J.P. et F., 1984). L'ensemble des profils constitue un nuage dans un espace multidimensionnel.

Parmi toutes les méthodes d'analyses statistiques multivariées, nous avons retenu:

- L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) qui assure une symétrie parfaite entre les deux ensembles en correspondance I et J (BENZECRI J.P. et F., 1984). L'AFC permet d'analyser des variables dont la distribution est quelconque et elle permet également de coder les

données. Pour chiffrer les différences entre profils, l'AFC se base sur une métrique de χ^2 . Sont calculés également le centre de gravité des nuages et l'écart des nuages par rapport aux axes principaux d'inertie ou axes factoriels définis par l'AFC. On juge la validité d'une AFC en fonction du % d'inertie représenté par les facteurs que l'on peut interpréter.

- La Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) qui regroupe en classes les différents éléments du tableau à partir des facteurs issus d'une AFC.

Nous utilisons les programmes Ancorr (pour l'AFC) et Cah2co (pour la CAH) de la bibliothèque statistique ADDAD (JAMBU et LEBEAUX, 1978).

RECOLTE DES DONNEES:

Nous avons échantillonné les araignées par chasse à vue à l'aide d'un aspirateur à bouche dans 44 stations différentes:

20 STATIONS DE REFERENCE	[- 6 prairies permanentes mésophiles - 5 prairies humides à joncs - 3 haies - 3 friches - 3 Bois
23 STATIONS ILLUSTRANT LA DEPRISE	[- 10 Ronciers en tache - 9 Lisières de prairies plus ou moins envahies par les ronces - 1 tache d'Ortie - 1 tache de Brachypode - 1 tache de fougère - 1 tache arbustive (églantier)

(Voir la description des stations en annexe).

6 prélèvements (de février à juillet 1987) ou 4 prélèvements (en mai et juin 1988) ont été réalisés dans ces stations. 58 espèces d'araignées dont au moins 5 individus ont été récoltés dans les stations de référence, ont été retenues.

Les résultats sont exprimés en Présence/Absence (tous les prélèvements étant cumulés):

TABLEAU A: $X_{ij}=1$, si l'espèce j est présente dans la station i
 $X_{ij}=0$, si l'espèce j n'est pas présente dans la station i

Pour chaque espèce il y a donc deux alternatives: Présence (1) ou Absence (0). Le Tableau A est donc un tableau binaire (ou booléen) comprenant $2 \cdot 58 = 116$ colonnes et on peut lui associer un Tableau de BURT (Tableau B), c'est à dire un tableau de contingence croisant deux ensembles de variables (dans notre cas, on réalise le croisement sur les espèces):

TABLEAU B: X_{ij} = Nb de stations où les espèces i et j ont été récoltées ensembles

Plus une espèce est récoltée dans un grand nombre de stations et plus son poids est élevé. Les espèces ont donc un poids proportionnel à leur fréquence et si deux espèces sont toujours ensembles, elles auront le même profil.

On réalise une AFC du tableau croisé (Tableau B) et on porte en éléments supplémentaires les lignes du tableau disjonctif complet (Tableau A) de façon à montrer les liens entre les Espèces (éléments du tableau croisé) et les Stations (éléments supplémentaires). On apprécie la corrélation d'un élément supplémentaire avec un facteur x grace:

- au cosinus COS de l'angle formé par l'axe x et le rayon joignant le centre du nuage à la projection de l'élément. La corrélation est d'autant meilleure que le cosinus sera proche de 1 et

- à la qualité de la représentation QLT qui est la somme des cosinus carrés des angles formés par les axes interprétés et le rayon joignant le centre du nuage à la projection du point. Plus QLT est proche de 1 et meilleure est la qualité de la représentation.

CONSTRUCTION D'UN ESPACE MULTIDIMENSIONNEL DE REFERENCE :

Dans le cas exposé ci-dessus, toutes les stations contribuent à l'élaboration du tableau de BURT si bien que l'on fait jouer le même rôle aux stations qui sont affectées par la déprise et par celles qui ne le sont pas. Il en résulte qu'avec cette méthode, chaque fois que l'on introduit une nouvelle station dans l'analyse, l'espace multidimensionnel est modifié et subit des distorsions.

Pour pouvoir étudier les conséquences d'un changement de structure du paysage, il nous a donc semblé souhaitable de disposer d'un **espace référentiel stable** défini avant l'apparition des changements.

Nous réalisons cet espace référentiel en prenant en compte, dans l'établissement du tableau croisé, uniquement les 20 stations dites "de référence" qui ne sont pas affectées par la déprise. Les espèces dédoublées en 116 classes participent à la définition des axes de l'AFC, tandis que les stations sont portées en éléments supplémentaires.

(Voir en Figure 1 le schéma d'analyse des données)

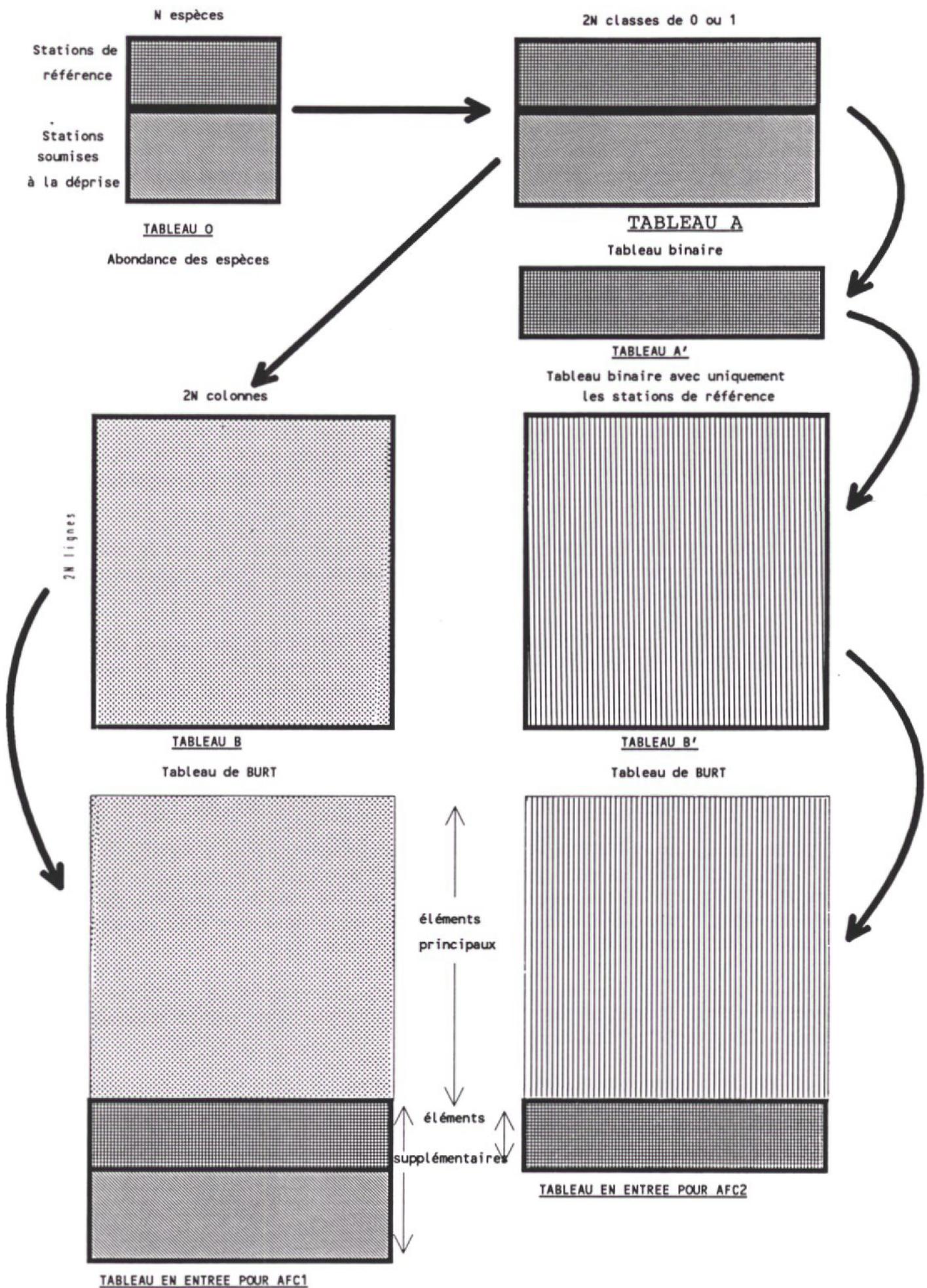


FIGURE 1: SCHEMA D'ANALYSE DES DONNEES

PROJECTION DES STATIONS SOUMISES A LA DEPRISE :

En projetant dans cet espace de référence les stations affectées par la déprise, on peut voir leur ressemblance ou leur absence de ressemblance avec les milieux présents au préalable. On place ces stations en éléments supplémentaires et on fait l'AFC avec le même tableau de BURT. On cherche ainsi à visualiser la place des stations en déprise le long des gradients mis en évidence dans l'espace factoriel de référence.

RESULTATS:

1) Comparaison des résultats obtenus avec les deux tableaux de Burt :

Le premier tableau croisé a été établi en considérant l'ensemble des 44 stations (Tableau B) tandis que le second ne prend en compte que les 20 stations de référence (Tableau B'). Les deux tableaux de Burt ont la même taille puisque, dans les deux cas, 58 espèces d'araignées dédoublées en 116 classes (0 ou 1) sont retenues; il s'agit donc de tableaux (116 x 116).

Une AFC est réalisée sur chacun de ces tableaux (AFC1 et AFC2), les stations étant placées en éléments supplémentaires. Pour les 4 premiers facteurs extraits, on compare les valeurs propres et les pourcentages d'inertie afférents aux divers axes factoriels:

TABLEAU I: Valeurs propres et % d'inertie
obtenus avec les deux AFC

AXES	1	2	3	4
B: AFC1 Val. propres	0,03185	0,01864	0,00676	0,00331
% inertie	42%	25%	9%	4%
B':AFC2 Val. propres	0,06950	0,02220	0,00710	0,00542
% inertie	59%	19%	6%	5%

Les valeurs propres sont très faibles dans les deux cas. BENZECRI J.P et F (1984) font remarquer que l'ordre de grandeur des valeurs propres varie beaucoup d'une analyse à l'autre en fonction notamment de l'amplitude des différences entre les éléments analysés. On s'intéresse aux différences relatives entre les valeurs propres.

On constate que les pourcentages d'inertie obtenus sur les deux premiers axes sont supérieurs avec la deuxième AFC. Dans le cas du tableau B' (AFC2), 78% de l'inertie est expliquée par les deux premiers facteurs contre 67% avec le tableau B (AFC1).

2) Interprétation des axes factoriels issus de AFC2:

Quatre facteurs sont interprétables:

Premier facteur: le long de l'axe 1, on observe un gradient de fermeture du milieu qui s'étend depuis les prairies mésophiles à végétation herbacée rase jusqu'aux stations boisées.

Second facteur: sur l'axe 2 les prairies humides sont opposées aux prairies mésophiles.

Troisième facteur: L'axe 3 oppose les friches aux prairies humides, deux classes de stations à structure de végétation différente.

Quatrième facteur: L'axe 4 correspond à une différenciation des stations influencées par la présence d'arbres:

- Les stations boisées proprement dites, où le couvert arborescent constitue un filtre important pour les rayons du soleil (K0 T6 B0)

et - Les haies qui sont plus exposées au soleil (C0 I0).

La Classification Ascendante Hiérarchique réalisée sur les quatre premiers facteurs permet de définir 5 classes: Bois, Haies, Friches, Prairies Humides et Prairies Mésophiles (Figure 2). On constate une bonne corrélation des classes soit avec le premier facteur (Bois, Haies et Prairies mésophiles), soit avec le second (Prairies humides, Friches) (voir le Tableau II).

CLASSES	COS Fac1	COS Fac2	QLT moyen
Bois	-0,854	0,520	0,641
Haies	-0,989	0,147	0,790
Friches	-0,627	-0,779	0,507
Prairies H	0,557	-0,830	0,483
Prairies M	0,848	0,530	0,560

TABLEAU II: Valeurs des COS et des QLT

(COS= Cosinus des angles formés par les axes 1 et 2 et le rayon joignant le centre de la classe et le centre du nuage. QLTmoyen= moyenne des qualités de la représentation des stations d'une classe pour les quatre facteurs interprétés).

Le plan factoriel (1,2) représente 78% de l'inertie totale. La projection des classes issues de la Classification hiérarchique CAH2 dans ce plan factoriel est illustrée par la figure 3 page suivante.

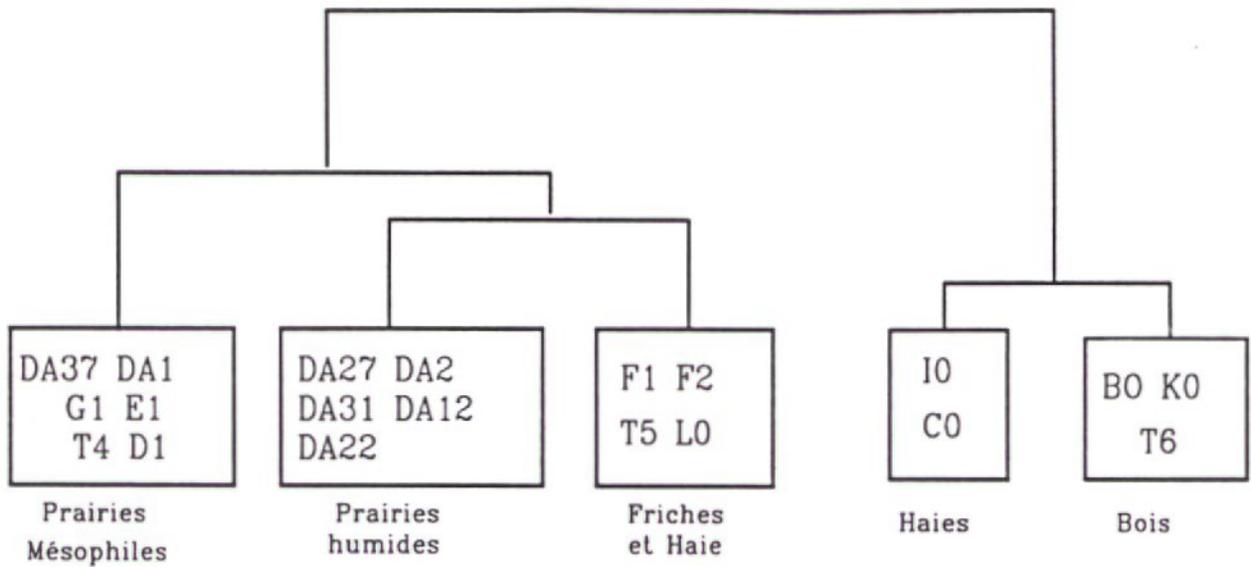


FIGURE 2:
Représentation des classes de la hiérarchie

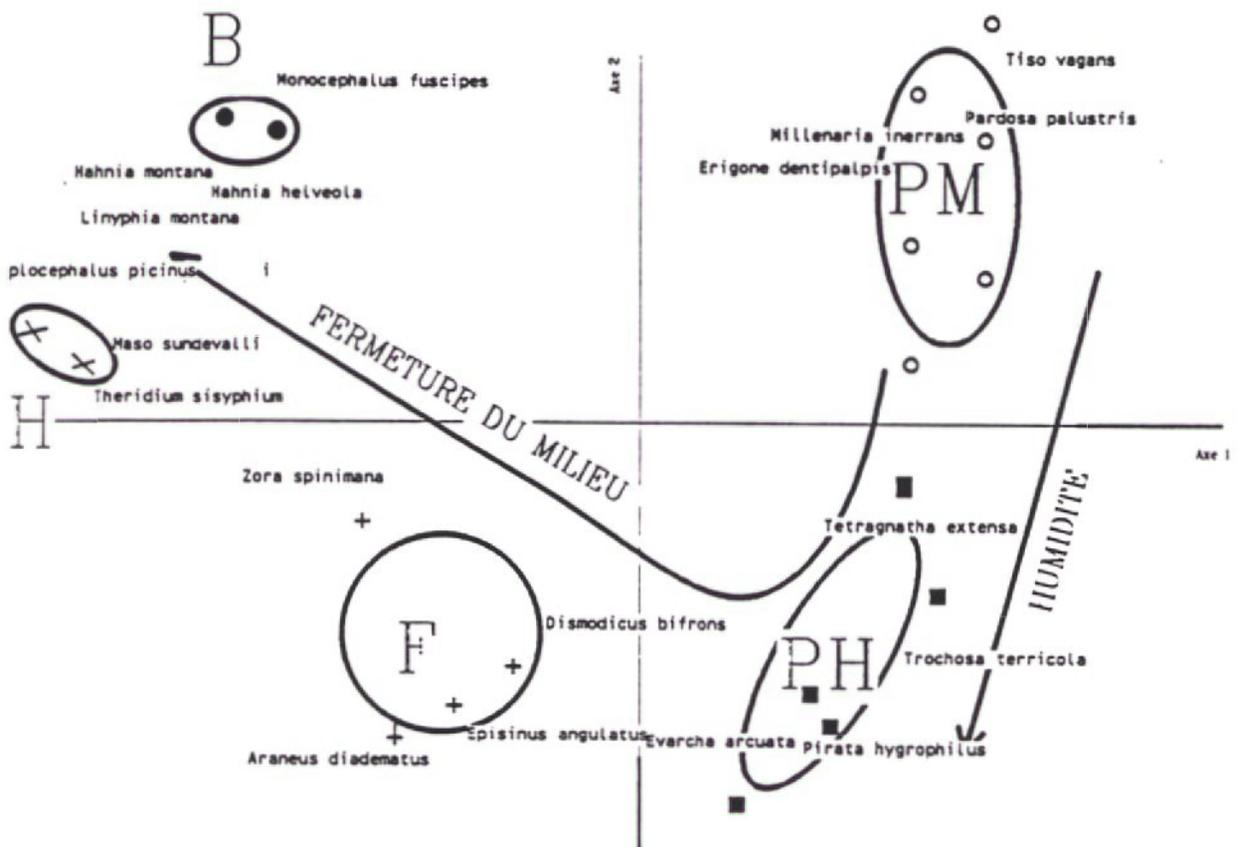


FIGURE 3: Projection des classes de stations de référence dans le plan factoriel (1,2) (78% d'inertie)

Les ellipses dessinées sont les ellipses d'inertie des classes
B=Bois H=Haies F=Friches PH=Prairies humides PM=Prairies mésophiles

Le long de l'axe 1, on trouve les stations boisées B, les haies H puis les friches F, les prairies humides à végétation herbacée haute PH et enfin les prairies mésophiles à végétation herbacée rase PM. Ces deux dernières classes PM et PH s'opposent sur l'axe 2. Deux gradients sont mis en évidence dans ce plan factoriel:

FERMETURE DU MILIEU et HUMIDITE.

La figure 4 illustre la répartition des 58 espèces récoltées entre les cinq classes de stations.

COMPARAISON DES RICHESSES SPECIFIQUES MOYENNES POUR LES 5 CLASSES DE STATIONS:

	Bois	Haies	Friches	Prairies humides	Prairies mésophiles
Richesse Spécifique Moyenne	15,7	24,0	23,5	18,8	14,3
Ecart type	2,3	4,2	3,7	3,0	2,1

TABLEAU III: Richesse spécifique moyenne de chaque classe de stations

Les moyennes varient entre 14,3 et 24 espèces par station mais les différences entre ces moyennes ne sont pas significatives.

3) Utilisation de l'espace factoriel de référence pour analyser la déprise:

On se propose maintenant de conserver l'espace factoriel défini avec les espèces et interprété par rapport aux 20 stations de référence comme un "espace factoriel de référence". On projette les stations soumises à la déprise dans cet espace en les portant en éléments supplémentaires dans l'AFC2.

La classification hiérarchique (Fig.5) réalisée avec les stations soumises à la déprise met en évidence 2 groupes de stations:

- Groupe L: lisières de prairie
- Groupe T: taches de déprise (surtout des ronciers) à l'intérieur des prairies.

La projection des deux groupes dans le plan factoriel (1,2) est présentée en figure 6:

On constate qu'ils sont assez proches l'un de l'autre; le groupe des lisières étant situé au niveau du centre du nuage, on ne peut pas interpréter sa position (la qualité de la représentation est très faible $QLT = 0,116$). Quant au groupe de taches de déprise, il est "tiré" vers les friches F: $COS(\text{axe } 2) = -0,822$ et $QLT = 0,416$.

FIGURE 4: REPARTITION DES ESPECES DANS LES 4 CLASSES DE STATIONS

* Espèces contribuant significativement à l'inertie des axes 1,2,3 ou 4 (au moins l'un des 4 axes interprétés)
 (CTR = Contribution Relative à l'inertie de l'axe > 2*(1000/116)=17)

MILIEUX	Herbacé ras	Herbacé haut et humide	Buissonnant	Arborescent haies bois
ESPECES				
<i>Oedothorax fuscus</i>	— . —			
* <i>Millenaria inerrans</i>	— . —			
<i>Erigone atra</i>	— . —			
* <i>Erigone dentipalpis</i>	— . —			
* <i>Tiso vagans</i>	— . —			
* <i>Pardosa palustris</i>	— . —			
* <i>Oedothorax retusus</i>	— . —			
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	—————			
* <i>Pirata latitans</i>	—————			
* <i>Pachygnatha degeeri</i>	—————		—————	
<i>Clubiona reclusa</i>	—————		—————	
<i>Bathypantes gracilis</i>	—————		—————	
<i>Xysticus cristatus</i>	—————		—————	
<i>Pardosa pullata</i>	—————		—————	
* <i>Pisaura mirabilis</i>	—————		—————	
<i>Dicymbium nigrum</i>	—————			—————
* <i>Ero cambridgei</i>	—————			—————
* <i>Pirata hygrophilus</i>	—————	—————		
* <i>Tetragnatha extensa</i>	—————	—————		
* <i>Trochosa terricola</i>	—————	—————		
* <i>Evarcha arcuata</i>	—————	—————		
* <i>Theridiosoma gemmosum</i>	—————	—————		
<i>Pachygnatha clercki</i>	—————		—————	
<i>Floronia bucculenta</i>	—————		—————	
* <i>Pocadicnemis pumila</i>	—————		—————	
* <i>Mangora acalypha</i>	—————		—————	
<i>Pardosa amantata</i>	—————		—————	
* <i>Theridium bimaculatum</i>	—————		—————	
<i>Enoplognatha ovata</i>	—————		—————	
<i>Neriere clatratha</i>	—————		—————	
<i>Linyphia triangularis</i>	—————		—————	
* <i>Dismodicus bifrons</i>	—————		—————	
* <i>Araneus diadematus</i>	—————		—————	
* <i>Episinus angulatus</i>	—————		—————	
<i>Zora spinimana</i>	—————		—————	
<i>Meta mengei</i>	—————		—————	
* <i>Meta segmentata</i>	—————		—————	
* <i>Leptyphantes mengei</i>	—————		—————	
<i>Clubiona terrestris</i>	—————		—————	
* <i>Leptyphantes zimmermanni</i>	—————		—————	
* <i>Leptyphantes ericaeus</i>	—————		—————	
<i>Clubiona lutescens</i>	—————		—————	
* <i>Theridium sisyphium</i>	—————			— . —
* <i>Maso sundevalli</i>	—————			— . —
* <i>Tegenaria picta</i>	—————			— . —
* <i>Diplocephalus picinus</i>	—————			— . —
* <i>Tetragnatha montana</i>	—————			—————
<i>Anyphaena accentuata</i>	—————			—————
<i>Oxyptila trux</i>	—————			—————
* <i>Microneta viaria</i>	—————			—————
* <i>Linyphia hortensis</i>	—————			—————
* <i>Hahnna montana</i>	—————			—————
* <i>Coelotes terrestris</i>	—————			—————
* <i>Linyphia montana</i>	—————			—————
* <i>Hahnna helveola</i>	—————			—————
<i>Monocephalus fuscipes</i>	—————			— . —

NOMBRE D'ESPECES

16

23

25

30

28

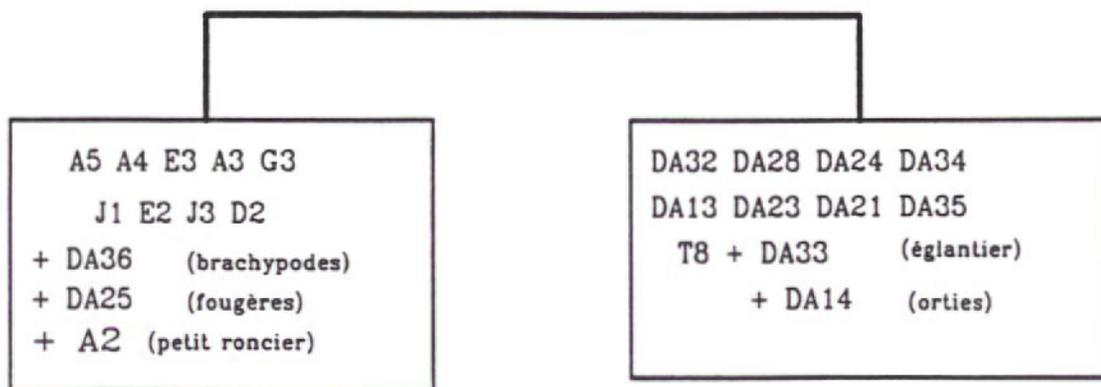


FIGURE 5:

Représentation de la hiérarchie entre les stations
soumises à la déprise

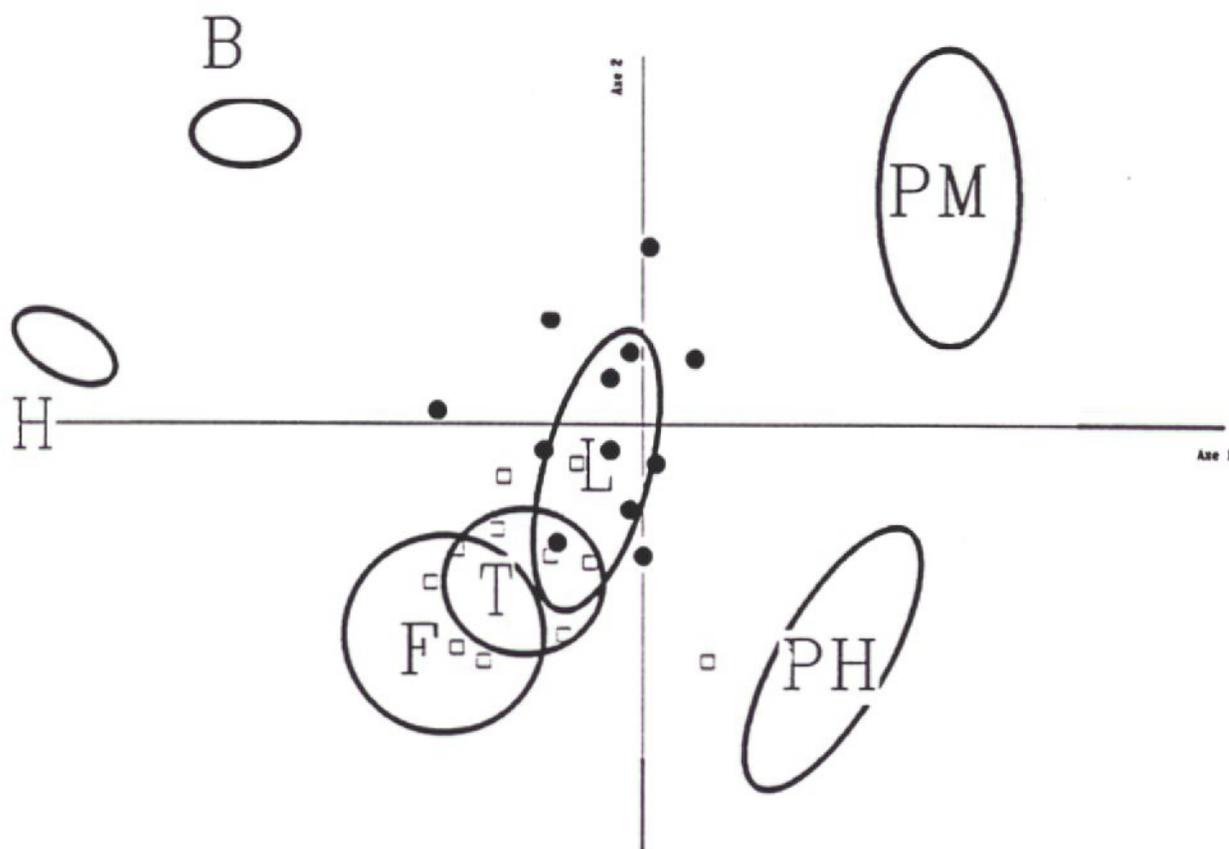


FIGURE 6: Projection des stations soumises
à la déprise dans le plan factoriel (1,2) de référence

Les ellipses dessinées sont les ellipses d'inertie des classes
 B=Bois H=Haies F=Friches PH=Prairies humides PM=Prairies mésophiles
 L=Lisières T=Taches

RICHESSSE SPECIFIQUE:

	Lisières	Taches
Richesse Spécifique Moyenne	18,0	19,1
Ecart-type	6,3	2,2

TABLEAU IV: Richesse spécifique moyenne des lisières et des taches

Les richesses spécifiques des 2 groupes sont comparables et l'on remarque que les lisières sont plus différentes entre elles que ne le sont les taches qui, elles, ont plus tendance à se ressembler.

En cumulant les relevés concernant les stations de lisières d'une part et les stations de taches d'autre part, on obtient 30 espèces dans les taches et 31 dans les lisières. La comparaison de ces "peuplements cumulés" montre qu'ils ont 17 espèces en commun. Il s'agit d'espèces assez ubiquistes récoltées également dans au moins deux autres groupes de stations (Bois, Haies, Friches ou Prairies):

Araignées errantes: Pardosa amentata, P.pullata, Pisaura mirabilis, Clubiona terrestris, C. reclusa, Zora spinimana.

Araignées à toile: Floronia bucculenta, Neriene clathrata, Linyphia triangularis, L.hortensis, Bathypantes gracilis, Enoplognatha ovata, Theridion bimaculatum, Episinus angulatus, Meta mengei, M.segmentata, Mangora acalypha.

Considérons maintenant les espèces qui différencient les lisières des taches. Leur distribution entre les différents groupes de stations est illustrée en Figures 7 et 8.

ESPECES	BOIS	HAIES	FRICHES	LISIÈRES	PRAIRIES HUM.	PRAIRIES MESO.
	<i>Tegenaria picta</i>		_____		_____	
<i>Diplocephalus picinus</i>		_____		_____		
<i>Trochosa terricola</i>				_____	_____	
<i>Coelotes terrestris</i>	_____	_____		_____		
<i>Microneta viaria</i>	_____	_____		_____		
<i>Lepyphantes ericaeus</i>		_____	_____	_____		
<i>Pachygnatha clercki</i>			_____	_____		_____
<i>Alopecosa pulverulenta</i>				_____	_____	
<i>Oxyptyla trux</i>	_____	_____		_____		
<i>Dicymbium nigrum</i>		_____		_____	_____	
<i>Xysticus cristatus</i>			_____	_____	_____	
<i>Pachygnatha degeeri</i>			_____	_____	_____	
<i>Leptyphantes mengei</i>	_____	_____	_____	_____		
<i>Leptyphantes zimmermanni</i>	_____	_____	_____	_____		

FIGURE 7:

Spectre de répartition des espèces présentes dans les lisières et pas dans les taches.

On remarque que mis à part *Tegenaria picta* et *Diplocephalus picinus* qu'on trouve uniquement dans les haies et les lisières et *Trochosa terricola* qui vit à la fois dans les prairies humides et les lisières, toutes les autres espèces des lisières sont largement répandues dans les autres groupes de stations.

ESPECES	BOIS	HAIES	FRICHES	TACHES	PRAIRIES HUM.	PRAIRIES MESO.
	<i>Meta merianae</i>				_____	
<i>Evarcha arcuata</i>				_____	_____	
<i>Theridiosoma gemmosum</i>				_____	_____	
<i>Tetragnata extensa</i>				_____	_____	
<i>Araneus diadematus</i>			_____	_____	_____	
<i>Theridium varians</i>			_____	_____	_____	
<i>Anyphaena accentuata</i>			_____	_____	_____	
<i>Theridium sisypium</i>		_____		_____	_____	
<i>Ero cambridgei</i>		_____		_____	_____	
<i>Dismodicus bifrons</i>			_____	_____	_____	
<i>Clubiona lutescens</i>		_____	_____	_____	_____	
<i>Tetragnatha montana</i>	_____	_____		_____	_____	
<i>Linyphia montana</i>	_____	_____		_____	_____	

FIGURE 8:

Spectre de répartition des espèces présentes dans les taches et pas dans les lisières.

L'espèce Meta merianae n'a jamais été récoltée ailleurs que dans les taches de ronces. D'autre part, une majorité d'espèces (62%) ne se trouve que dans un seul autre groupe de stations. On compte 3 espèces communes avec les prairies humides (Evarcha arcuata, Theridiosoma gemmosum et Tetragnatha extensa), 3 espèces communes avec les friches (Araneus diadematus, Theridion varians et Anyphaena accentuata) et 1 espèce commune avec les haies (Theridion sisypium).

DISCUSSION - CONCLUSION :

Si les méthodes d'analyses multivariées sont aujourd'hui couramment utilisées en écologie, en particulier du fait qu'elles permettent d'analyser des variables à distribution quelconque, il est nécessaire d'adapter ce type d'analyses aux particularités des études écologiques. L'intérêt de ce type d'analyses pour mettre en évidence des gradients écologiques et définir ainsi un espace multidimensionnel de référence servant à caractériser un milieu ou un paysage a été illustré à travers de nombreux travaux (PEET et LOUCKS, 1977).

Notre recherche a consisté en une analyse des conséquences du phénomène de déprise sur un groupe d'invertébrés (Les Aranéides) à l'aide d'un espace factoriel de référence établi avec des stations qui ne sont pas soumises à la déprise.

Grâce à l'établissement de tableaux de Burt, nous accordons aux espèces un rôle prépondérant dans la définition des axes factoriels. Nous avons montré que l'interprétation des axes factoriels est beaucoup plus satisfaisante quand on construit le tableau de Burt uniquement avec les stations de référence plutôt qu'avec toutes les stations. Ceci conforte notre hypothèse de départ selon laquelle il est préférable de définir un espace fixe où les gradients sont interprétables et d'y projeter ensuite les stations soumises au phénomène étudié.

En procédant de cette façon, nous avons défini dans l'espace factoriel fixe de référence, deux gradients principaux le long desquels les araignées se distribuent:

- la fermeture du milieu qui est illustrée par la répartition des espèces le long du premier axe factoriel depuis les prairies jusqu'aux bois
- et
- l'humidité qui s'observe le long de l'axe 2 sur lequel les prairies mésophiles s'opposent aux prairies hydromorphes. Ces dernières se caractérisent surtout par une forte proportion d'araignées errantes: Pirata latitans, Pirata hygrophilus.

Ces deux facteurs sont en accord avec ceux qu'indique TRETZEL (1952) pour qui les deux principaux facteurs déterminants dans le choix des biotopes sont l'exposition lumineuse et l'humidité. De nombreux auteurs s'accordent également sur l'importance de la structure de la végétation dans la répartition des araignées (DUFFEY, 1962,1966; HOLLANDER et LOF, 1972; BROWN, 1981; GREENSTONE, 1984).

La projection des stations soumises à la déprise dans cet espace factoriel met en évidence deux groupes:

Les lisières (bandes de 5 mètres de large le long des haies qui limitent les prairies) qui, du fait de la déprise, sont plus ou moins envahies par les ronciers. Leur caractère de milieux "intermédiaires" est illustré par leur position centrale dans l'espace factoriel de référence.

Les taches de déprise, ronciers principalement, qui se développent à l'intérieur des prairies et dont le peuplement est proche de celui des friches.

Le peuplement des lisières est composé à la fois d'espèces prairiales et d'espèces sensibles à la présence d'arbres comme celles des haies et des sous-bois clairs auxquelles il faut ajouter les espèces vivant dans les ronciers (ces derniers progressant de la haie vers la lisière). Il s'agit donc d'un peuplement de nature et d'origine complexe et multiple, d'où la position des stations de lisière à l'intersection des axes factoriels 1 et 2.

Quant aux taches de déprise à l'intérieur des prairies, elles constituent, dès leur apparition, des milieux nouveaux d'où sont exclues bon nombre d'espèces prairiales et qui sont colonisés par les espèces abondantes dans les friches (*Zora spinimana*, *Enoplognatha ovata*, *Theridium bimaculatum*, *Episinus angulatus*) et les espèces abondantes dans les prairies humides à végétation herbacée haute telles que *Tetragnatha extensa*, *Theridiosoma gemmosum*.

Ceci nous conduit à distinguer deux processus très différents:

- au niveau des lisières, une juxtaposition (avec cohabitation) d'espèces de milieux très différents (Prairies, Haies, Friches, Bois),

- tandis qu'au niveau des taches de déprise situées à l'intérieur des prairies, on constate un remplacement du peuplement d'araignées prairiales par un peuplement composé d'espèces de milieux herbacés hauts, buissonnants et des haies.

ANNEXE: DESCRIPTION DES STATIONS ECHANTILLONNEES
(Commune Les Autels-Saint-Bazile, Département du CALVADOS)

TYPE	N°	Description des stations
PRAIRIES MESOPHILES	D1	Position de plateau- Fauchée
	E1	Position de plateau- Pâturée
	G1	Position de plateau- Pâturée faiblement
	T4	Position de pente- Pâturée
	DA1	Position de pente- Pâturée
	DA37	Position de pente- Pâturée faiblement
PRAIRIES HUMIDES	DA27	Position de pente- Joncs dominants
	DA2	Position de pente- Joncs dominants
	DA31	Position de pente- Joncs dominants
	DA12	Position de pente- Joncs dominants
	DA22	Position de pente- Joncs dominants
FRICHES	F1	Position de plateau- Ronces et Fougères
	F2	Position de plateau- Ajoncs et Fougères
	T5	Position de pente- Fougères
HAIES	L0	Haie en bordure de la friche F1
	I0	Haie située entre D1 et une Prairie en déprise
	C0	Haie située entre B0 et une prairie en déprise
BOIS	B0	Bois de feuillus et résineux mélangés (sous-bois sombre)
	K0	Bois de feuillus (sous-bois clair)
	T6	Bois de résineux (sous-bois très sombre)
LISIERES	A3	Lisières de prairie en déprise avec ronciers
	A4	progressant vers le centre de la prairie.
	A5	
	E2	Lisière de prairie pâturée- Quelques ronciers
	E3	Lisière de prairie pâturée- Fougères et ronces
	J1	Lisières de prairie pâturée avec ronces progressant
	J3	vers le centre de la parcelle
	D2	Lisière de prairie de fauche- Quelques ronciers
	G3	Lisière de prairie pâturée- Quelques ronciers
TACHES DE DEPRISE	A2	Petit roncier dans une prairie en déprise
	DA36	Tache de brachypodes dans une prairie en déprise
	DA25	Tache de fougères dans une prairie en déprise
	DA32	
	DA28	
	DA24	
	DA34	Roncier de grande taille (minimum 2m de haut
	DA13	et 4m de diamètre) dans une prairie en déprise
	DA23	
	DA21	
	DA35	
	T8	
	DA33	Buisson d'égantier dans une prairie en déprise
	DA14	Massif d'orties dans une prairie en déprise

**3.5 RELATIONS VEGETATION/ARAIGNEES/SOL
DANS UNE PRAIRIE EN DEPRISE**

RELATIONS VEGETATION/ARAIGNEE/SOL
DANS UNE PRAIRIE EN DEPRISE

La conséquence la plus visible du phénomène de déprise est le développement d'une forte hétérogénéité à l'intérieur de la parcelle concernée. Nous nous proposons d'étudier ici l'hétérogénéité intraparcélaire à travers la végétation, les araignées et le sol.

A - DESCRIPTION DES STATIONS ET ECHANTILLONNAGE :

La parcelle retenue est une prairie en déprise de 4 hectares environ dans laquelle nous avons échantillonné 19 stations (Figure 1). Ces stations représentent pratiquement tous les types de végétation qu'on rencontre dans cette parcelle: taches de prairies mésophiles, prairies humides, ronciers, arbustes (églantier), fourrés denses à fougères, orties ou brachypodes.

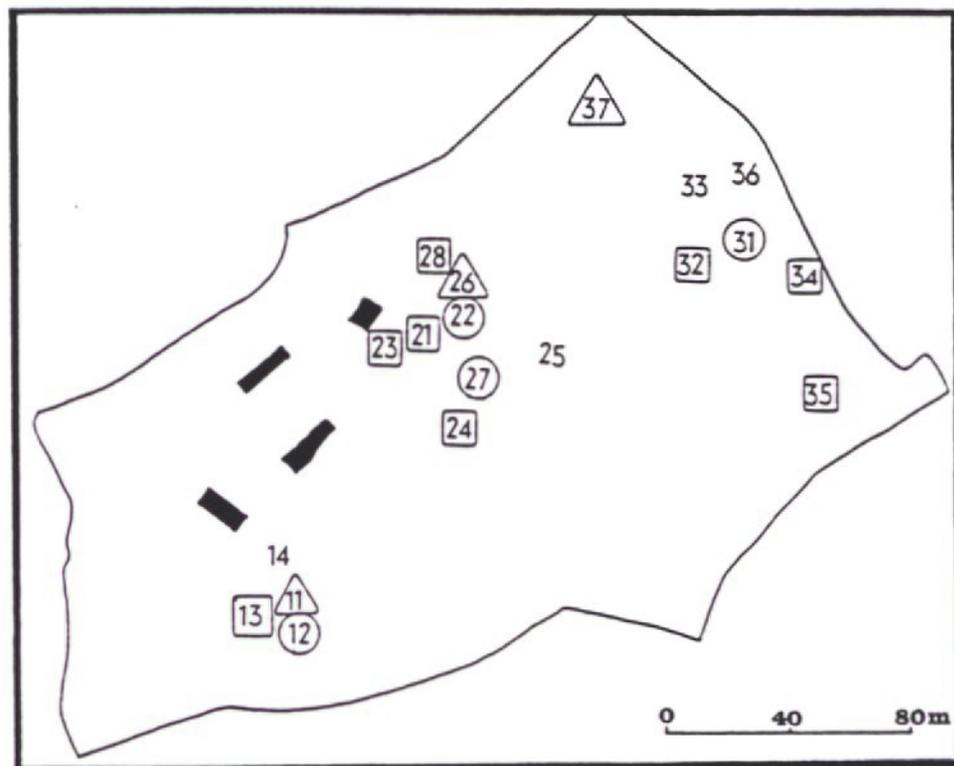


FIGURE 1:

PLAN DE LA PARCELLE EN DEPRISE ET LOCALISATION DES STATIONS:

△ prairie mésophile prairie humide □ roncier

25 fougère 14 ortie 36 brachypode 33 églantier

Pour chaque station, nous avons effectué:

- un relevé de végétation: les plantes sont déterminées au niveau spécifique (sauf Phléum et Carex) et leur contribution à la biomasse évaluée en %. 90 espèces ont été répertoriées sur l'ensemble des 19 stations. Seules les mieux représentées (contribution supérieure à 5% sur l'ensemble des relevés) ont été conservées pour cette étude, ce qui réduit à 46 le nombre d'espèces utilisées.

- une étude qualitative des caractéristiques du sol grâce à un sondage à la tarière à main. Nous avons indiqué: la profondeur du sol, sa texture, la nature de la roche mère et l'hydromorphie du sol.

- le peuplement d'Aranéides est évalué grâce à 4 séries de prélèvements au cours des mois de Mai et Juin 1988. Les araignées sont capturées par chasse à vue pendant un temps limité (30 minutes) à l'aide d'un aspirateur à bouche puis elles sont conservées dans l'alcool. 3102 individus répartis en 94 espèces ont été ainsi récoltés. Les espèces les mieux représentées (au moins 5 individus récoltés dans l'ensemble des stations) ont été conservées pour les traitements, soit 55 espèces d'araignées.

B- ETUDE DE LA VEGETATION:

1) Traitement des données:

Dans un premier temps, le tableau de données sur la végétation a été recodé: Chaque espèce est divisée en 2 ou 3 classes de contribution de façon à obtenir un tableau disjonctif complet (en 0 et 1). Nous ajoutons à ce tableau les caractéristiques de sol précédemment définies (soit 13 classes). Nous construisons ensuite un tableau croisé (ou tableau de BURT) qui calcule, pour toutes les espèces prises 2 à 2, le nombre de stations où elles sont présentes simultanément.

Une Analyse Factorielle des Correspondances est effectuée sur ce tableau:

Les éléments principaux de l'AFC sont les espèces végétales tandis que les caractéristiques de sol et les stations sont placées en variables supplémentaires. L'espace factoriel ainsi défini est donc entièrement déterminé par les végétaux.

2) Résultats:

Sur les trois premiers facteurs de l'AFC, le pourcentage d'inertie est de 60 %. Seules les espèces qui contribuent significativement à l'inertie des axes (CTR >20) sont prises en compte dans les résultats et portées en figure 2 (pour les autres, l'AFC ne permet pas de statuer). Sur la figure 2 sont également représentées les stations et les caractéristiques de sol dont la corrélation avec les axes est significative (COR > 0,3).

Dans le plan factoriel (1,2), deux groupes de végétaux s'isolent:

- un groupe d'espèces associé aux prairies mésophiles (stations 37 et 11) composé de Bellis perennis, Lolium perenne, Agrostis alba, Holcus lanatus, Trifolium pratense, T.repens, Ranunculus acris, Plantago lanceolata, Cynosurus cristatus, Lotus corniculatus, Cerastium caespitosum, Carex sp., Phleum sp.

- un groupe d'espèces lié aux prairies humides (stations 12 et 22) avec Scirpus palustre, Juncus effusus, J.lamprocarpus, Lycopus europaeus, Equisetum limosum, Galium palustre, Polygonum aviculare, Poa trivialis.

Sur l'axe 2, les sols calcaires secs s'opposent aux sols argileux humides.

Sur l'axe 3 (voir la projection des espèces dans le plan factoriel 1,3), deux types de zones enfrichées se différencient en fonction des végétaux présents:

- Rosa arvensis, Genista tinctoria, Pteridium aquilinum, Stellaria graminea, Achillea millefolium Equisetum arvense.

et

- Solanum dulcamara, Rubus fruticosus, Fraxinus excelsior.

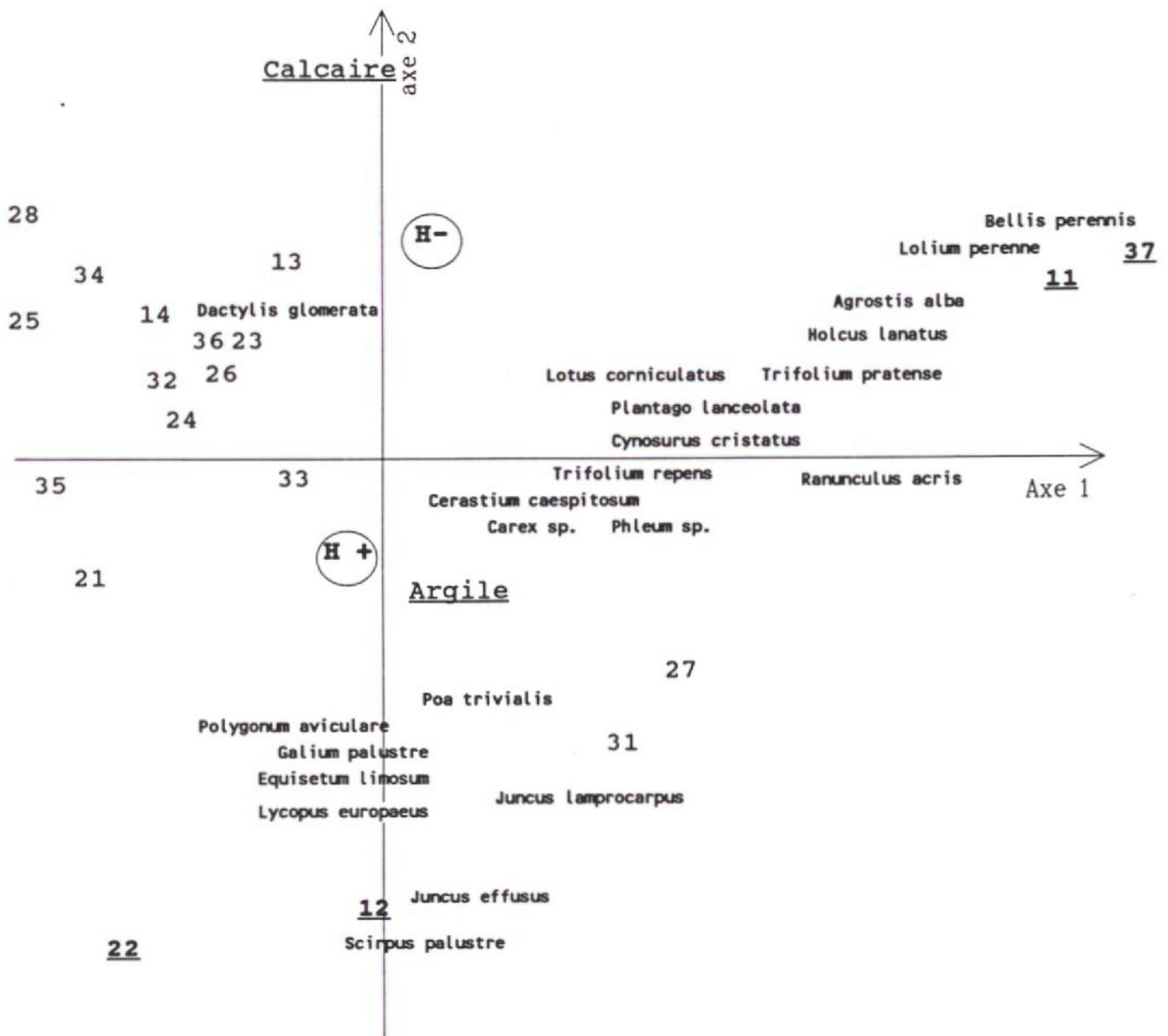


Fig2a: Plan factoriel (1,2)

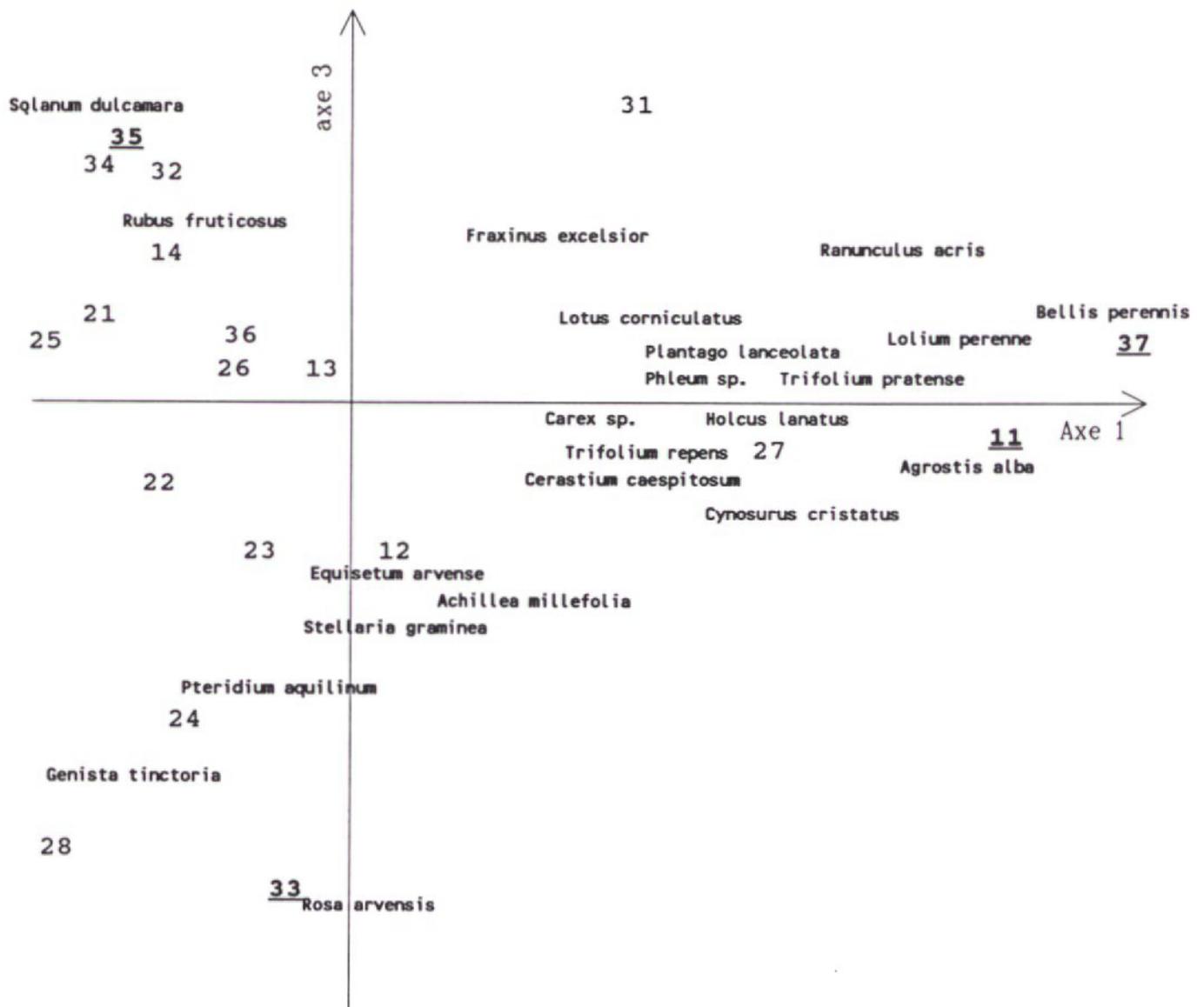


Fig2b: Plan factoriel (1,3)

FIGURE 2:

Projection dans les plans factoriels:

- des espèces qui contribuent significativement à l'inertie des axes
- des stations (les N° soulignés correspondent aux stations qui sont bien corrélées avec les axes)

et des principales caractéristiques des sols

(H- pour les sols non humides et H+ pour les sols hydromorphes)

C- ETUDE DES PEUPELEMENTS D'ARANEIDES:

1) Traitement de données:

Les données sur les araignées sont traitées en présence/absence. Nous disposons donc d'un tableau disjonctif complet à partir duquel nous établissons un tableau croisé qui calcule le nombre de stations dans lesquelles deux espèces ont été récoltées ensemble. Une AFC est réalisée sur ce tableau: Les araignées en sont les éléments principaux tandis que les végétaux, les caractéristiques de sol et les stations sont portés en variables supplémentaires. Une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) réalisée sur les végétaux permet de définir des groupes de plantes dont on analysera la position dans l'espace factoriel défini par les araignées.

2) Résultats:

Les trois premiers facteurs de l'AFC correspondent à 76 % de l'inertie totale du nuage de points. Les figures 3a et 3b présentent les plans factoriels 1,2 et 1,3 issus de l'espace factoriel défini par les araignées; les espèces qui contribuent significativement ($CTR > 36$) à l'inertie des axes y sont reportées ainsi que les 4 classes de végétaux (éléments supplémentaires de cette AFC) résultant d'une CAH sur les végétaux.

Le troisième facteur sépare bien les 4 classes les unes des autres, c'est pourquoi nous avons porté en figure 3b les espèces végétales qui sont bien corrélées ($COR > 0,3$) avec les axes.

Sur le premier axe factoriel, les araignées des milieux herbacés (Pocadicnemis pumila, Oedothorax retusus, Dicycymbium nigrum, Pachygnatha degeeri, Alopecosa pulverulenta, Xysticus cristatus, Pirata latitens) s'opposent à celles des milieux buissonnants (Tetragnatha montana, Theridion varians).

Le deuxième axe isole les espèces Lepthyphantes zimmermanni, Nesticus cellulanus (typique des milieux sombres), Episinus maculipes et Clubiona lutescens, qui sont abondantes dans les stations à fougères, orties ou dans les brachypodes. Le troisième axe engendre une opposition entre les milieux herbacés ras de type mésophile et les milieux herbacés hauts (Trochosa terricola, Tetragnatha extensa) et plutôt hydromorphes (P.hugophilus).

Dans le plan factoriel (1,3), se dessine un gradient d'intensité de pâturage le long duquel s'orientent les classes de végétaux:

- A: Groupement herbacé non humide à graminées prairiales dominantes Lolium perenne auxquelles s'ajoutent Cynosurus cristatus, Plantago lanceolata et Hypericum perforatum.

- B: Groupement herbacé riche: Holcus lanatus, Anthoxanthum odoratum, Carex sp., Ranunculus acris, Solanum dulcamara, Rumex acetosa, Cerastium caespitosum.

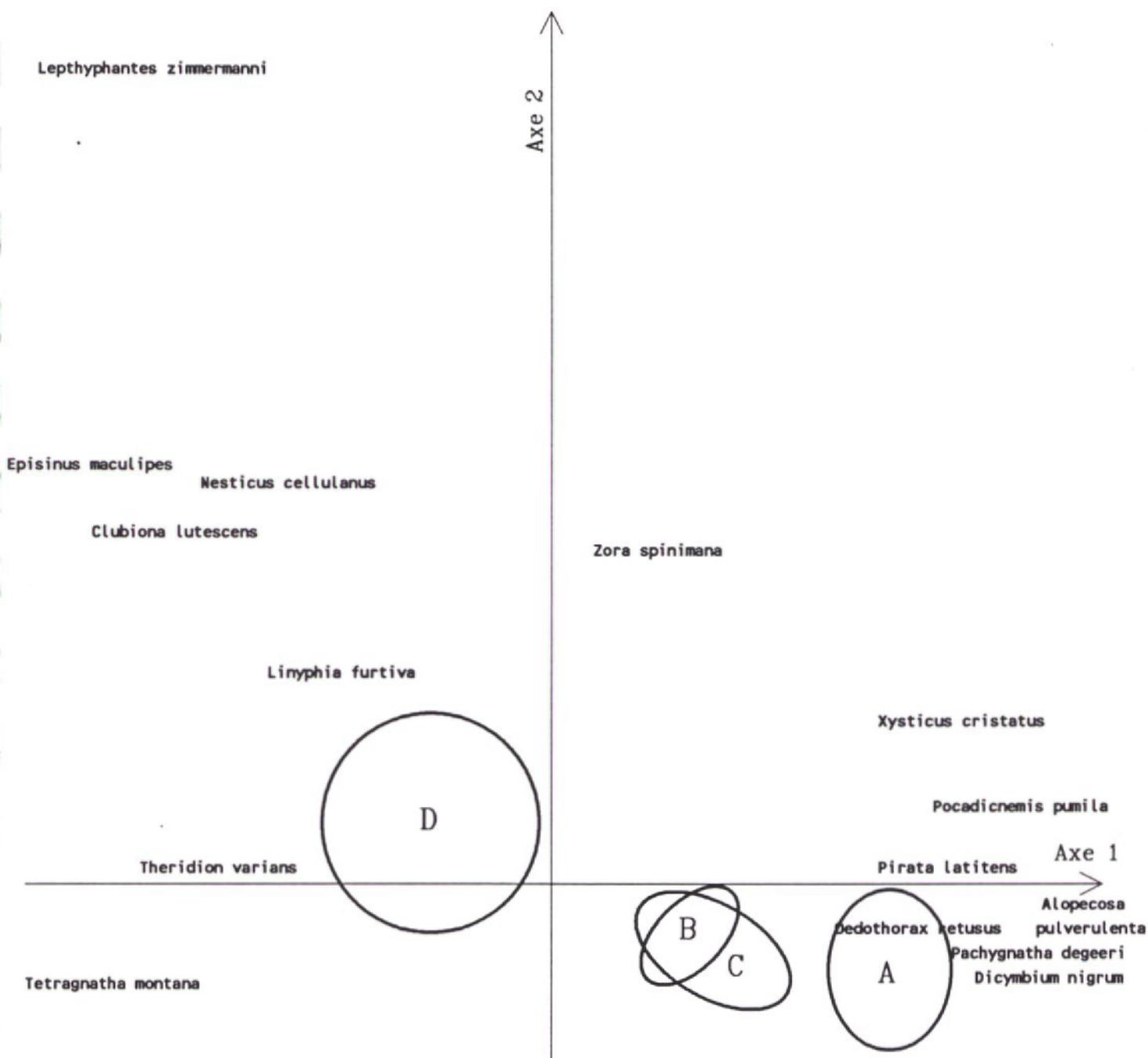


Fig 3a: Projection dans le plan factoriel (1,2)

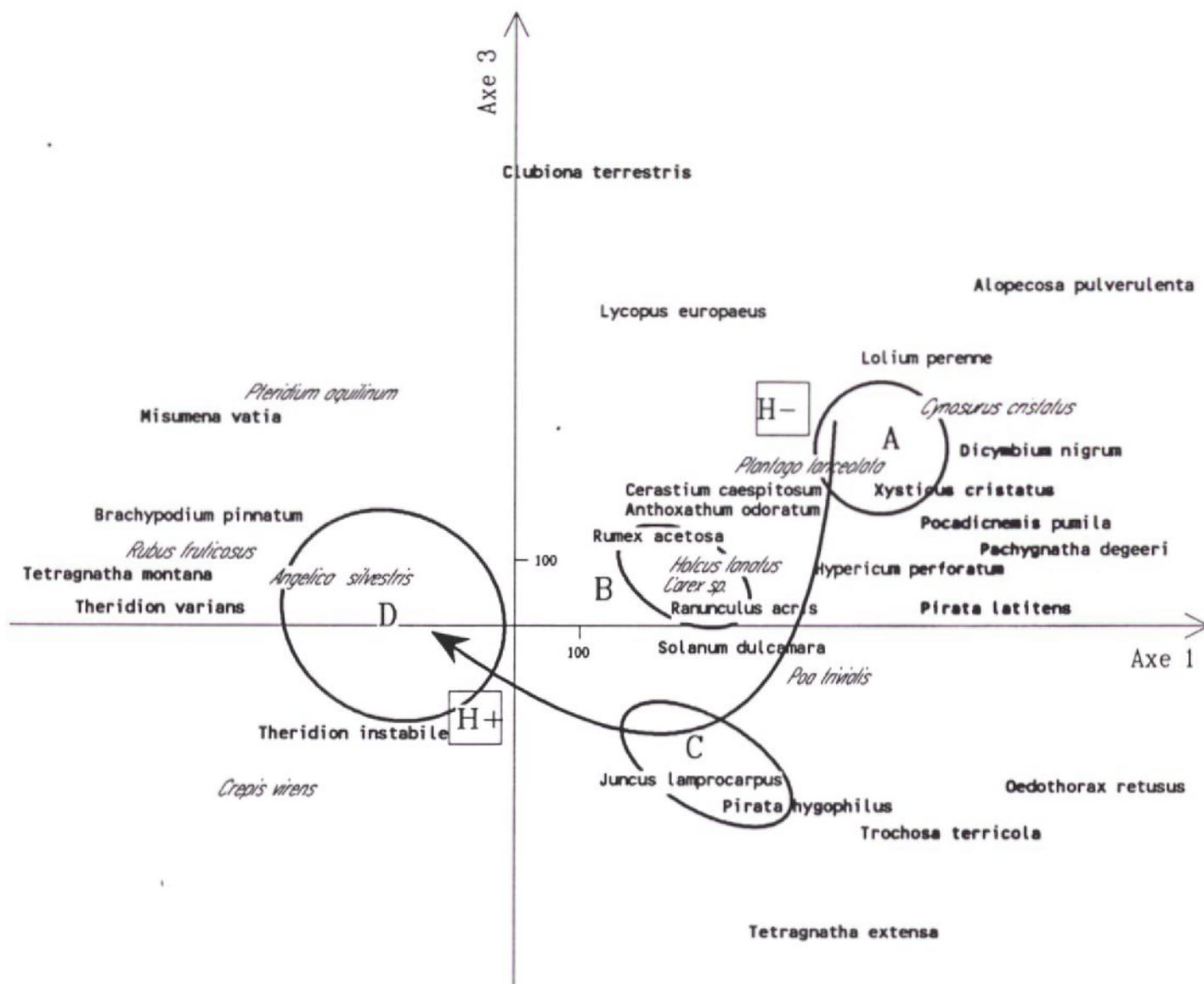


Fig 3b: Projection dans le plan factoriel (1,3)

FIGURE 3:

Projection des groupes de végétaux (ellipses A,B,C et D) dans l'espace factoriel défini par les araignées. Les araignées qui contribuent significativement à l'inertie des axes sont portées en caractères gras. Les végétaux qui sont bien corrélés avec les axes sont en italique. H+ correspond aux sols hydromorphes et H- aux sols non humides.

→ Gradient d'intensité de pâturage.

- C: Groupement herbacé haut et humide avec une espèce dominante: Juncus lamprocarpus.

- D: Groupement correspondant à l'enfrichement par la ronce Rubus fruticosus ou la fougère aigle Pteridium aquilinum ainsi que Brachypodium pinnatum, Angelica silvestris et Crepis virens.

D CONCLUSION:

Grâce à l'étude comparative des relations ESPECES/STATIONS avec les végétaux et les araignées, nous avons montré que les araignées donnent plus d'indications sur les dynamiques d'abandon que sur les espèces végétales elles-mêmes. Alors qu'au niveau de la végétation l'enfrichement par la ronce ou par la fougère représente deux voies bien distinctes du phénomène d'abandon, les araignées ont tendance à considérer toutes les zones non pâturées comme étant plus semblables entre elles que les zones pâturées mésophiles et humides. Les araignées sont donc sensibles aux perturbations plus qu'à la spécificité des plantes.

Cette conclusion serait incomplète si on n'y ajoutait une remarque très importante: le comportement des araignées tel qu'il a été analysé jusqu'ici prend en compte, de façon globale, l'ensemble du peuplement d'araignées; or il convient, pour affiner les résultats, de considérer d'une part le comportement des araignées à toile et d'autre part celui des araignées errantes.

Nous avons vu que l'espace factoriel défini par les araignées faisait ressortir 3 grands types de milieux: les prairies permanentes mésophiles, les prairies permanentes humides et les friches. Pour les araignées errantes et les espèces à toile, il existe un pool d'espèces communes à tous ces milieux; il s'agit d'espèces très ubiquistes. Certaines espèces ne se rencontrent que dans un seul milieu tandis que d'autres sont présentes dans 2 milieux à la fois. Ces relations espèces/milieux sont illustrées sur les figures 4 et 5. On remarque qu'en dehors des araignées très ubiquistes, il n'y a pas d'espèces errantes communes aux ronciers et aux prairies humides. Avec les araignées à toile, nous n'avons pas trouvé d'espèces présentes uniquement dans les prairies humides ni d'espèces qui soient communes aux ronciers et aux prairies mésophiles (en dehors du pool d'espèces présentes partout).

Les comportements des araignées errantes et des araignées à toile sont donc différents. L'opposition RONCIERS/PRAIRIES HUMIDES est plutôt liée aux araignées errantes tandis que celle existant entre RONCIERS et PRAIRIES MESOPHILES est plutôt du fait des araignées à toile.

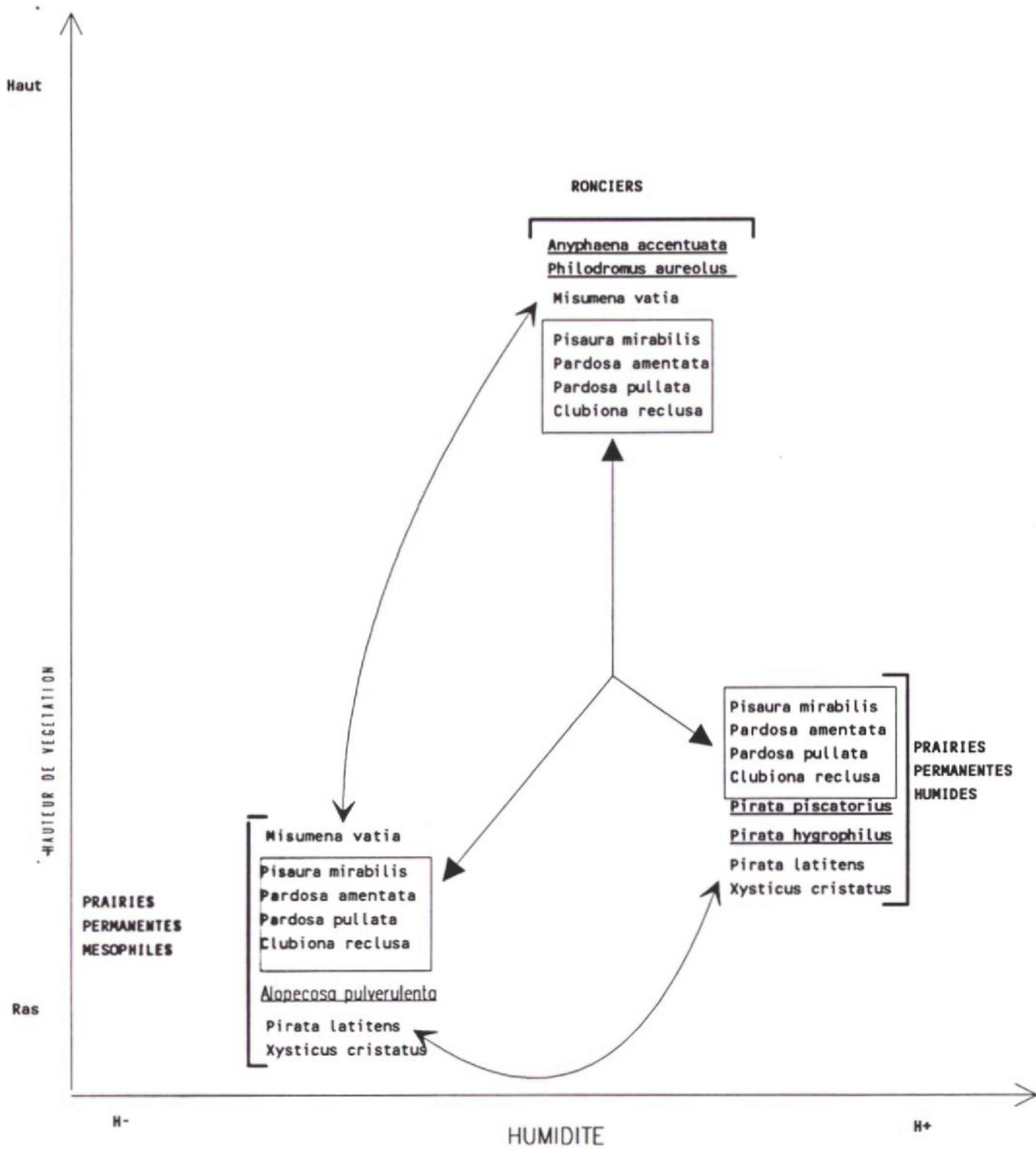


Fig 4a: Araignées errantes

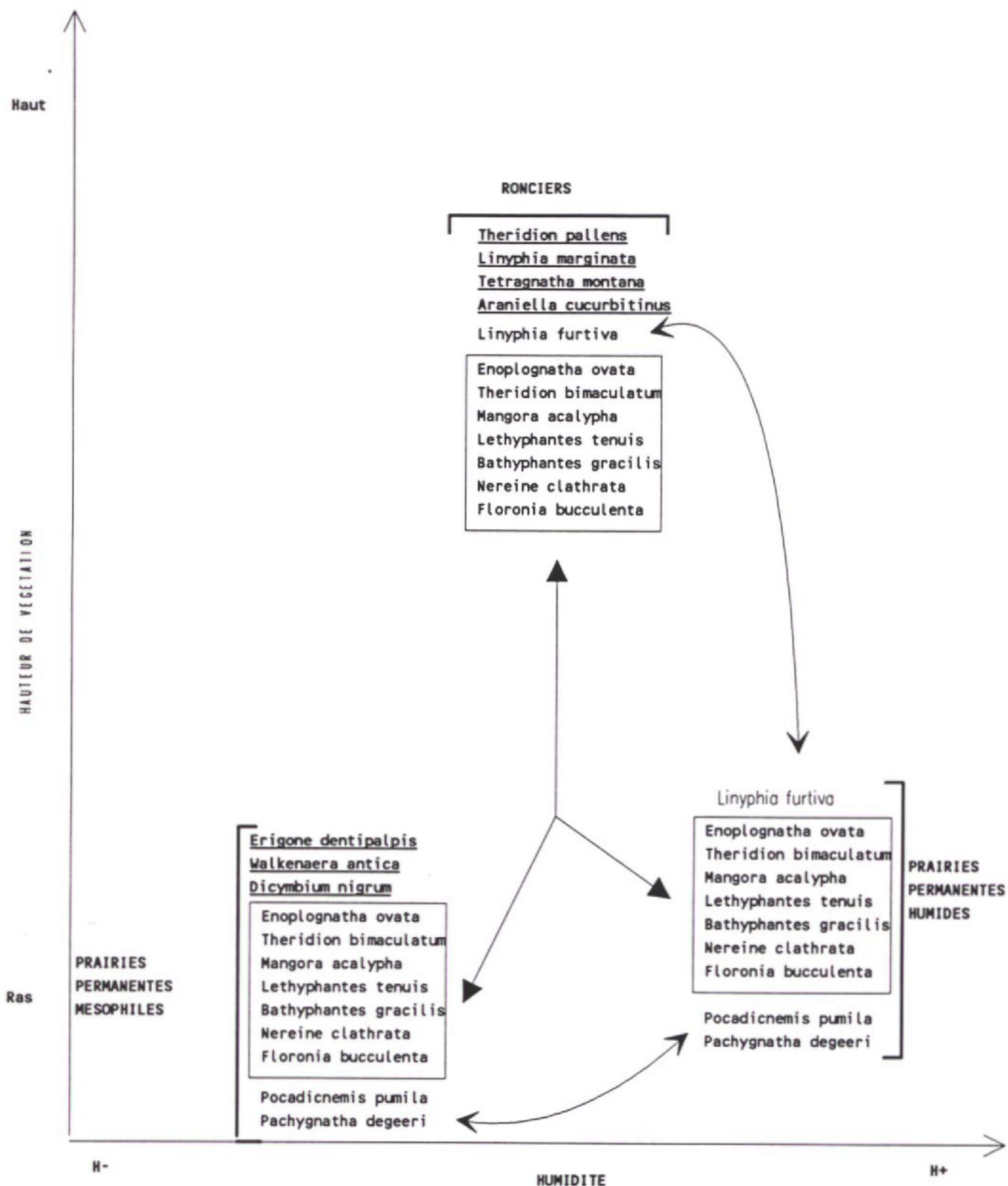


Fig 4b: Araignées à toile

FIGURE 4:

Principales espèces entrant dans la composition des peuplements d'Aranéides des milieux "types" définis dans la prairie en déprise.

Espèces en italique: présentes partout - Espèces soulignées: présentes uniquement dans un type de milieu - Espèces en caractères normaux: communes à deux milieux.

**3.6 HEDGEROW NETWORKS AS HABITATS FOR FOREST SPECIES:
Implications for Colonization of Abandoned Agricultural Land**

Françoise BUREL* et Jacques BAUDRY**

- * Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés
Université de Rennes I, Avenue du Général Leclerc
35042 RENNES Cedex, FRANCE
- ** Institut National de la Recherche Agronomique
Département de Recherche sur les Systèmes Agraires et le Développement
Lieury, 14170 SAINT-PIERRE-SUR-DIVES, FRANCE

A paraître dans

BUNCE B. (ed) DISPERSAL OF SPECIES IN AGRICULTURAL LAND
Belhaven Press.

1. INTRODUCTION

Hedgerows have long been recognized as possible habitats for species that are usually found in forests or woodlots, because of their requirements in terms of micro-environmental conditions: shade, humidity, no trampling etc. This has been shown for mosses by Richards (1928), herbs and shrubs by Helliwell (1975), Forman and Baudry (1984), for snails by Cameron et al (1980), for small mammals by Middleton and Merriam (1981), for insects by Lefeuvre et al, 1976. These species are called "forest species" hereinafter. This is of interest for species conservation in agricultural landscapes, and also because hedgerows can be sources of disseminules of plants or dispersing animals able to colonize nearby available sites. These new sites are forecast to be more numerous as agricultural land will be put out of production either within set-aside programmes of EEC or under other socio-economical constraints.

In this paper we shall address four main questions:

- 1) under which conditions are hedgerows suitable habitats for forest species?
- 2) compare to a forest how many species do actually live in hedgerows?
- 3) do all species and groups of species react the same way?
- 4) do those species actually colonize available nearby sites?

In our general discussion, we present general principles for a model of the dynamic of biological changes in a hedgerow network landscape where agricultural land is being abandoned.

Those principles are derived from research carried in three landscapes in the New-Jersey piedmont (USA), eastern Brittany (France) and central Normandy (France).

In the first two case studies, we shall see how forest species move out of a forest in hedgerows, considering plants and ground beetles. The third case is a preliminary investigation of colonization of ungrazed patches in meadows surrounded by hedgerows.

The research is done at the landscape level, which is appropriate to understand the distribution of species among the different biotopes of a given area. This is a level of organization that allows the study of interactions between elements (Forman, 1981, 1987, Ryszkowski and Kedzoria, 1987, Baudry, *in press*), movement of species

(Wegner and Merriam, 1979, Fahrig and Merriam, 1985) and colonization processes on a short time scale (Johnson, 1988).

The developing theory of landscape ecology (Golley, 1987, Turner, 1987, Baudry, 1989) emphasizes the role of connections between landscape elements. When considering spatial features, the degree to which the various elements are connected is termed "connectedness", when considering processes (movements, fluxes,...), it is termed "connectivity" (Baudry and Merriam, 1988).

2. COLONIZATION OF HEDGEROWS BY FOREST PLANT SPECIES IN THE NEW-JERSEY PIEDMONT

2.1 Study area

Two hedgerow networks (570ha, 60 hedgerows, 14.7km and 460ha, 58 hedgerows, 15.5km) and connected woodlots have been searched for forest plant species during summer 1982, east of New-Brunswick (Baudry and Forman unpublished data). Presences were recorded on a map. In these landscapes land have been cleared for agriculture in the 17th century, except for a few remanent woodlots. Durind the 30's and 40's there has been a shift in agricultural systems from cattle raising to crop production. Fences were no longer managed and as fence posts are used as perches by birds, a strip of bird dispersed trees and shrubs (*Prunus serotina* being dominant) developped along fences. These hedgerows are neither pruned or coppiced, their width increased over time and disturbances are minimum.

Our hypothesis was that if forest species use hedgerows as corridors to move into farmland, their frequency would be a function of distance from forest sources.

2.2 Results

Preliminary results (Baudry, 1984, 1988) indicate that the number of forest species found in hedgerows is a function of both hedgerow width and distance from sources. Hedgerow width is important because the wider they are, the more similar they are to forest interior for ground flora. A width inferior to 4 metres is a deterrant for most species.

In this paper we present the results at species level.

Frequency of all forest species in hedgerows is affected by both width and distance from woodlots (Table 1). But not all the species follow the same pattern: some (*Viburnum acerifolium*, *Podophyllum*, *Polygonatum*, *Smilacina*, *Sanicula*) are only found in hedgerows connected to woods, while others are found till 2 km from woodlots (maximum possible distance in the studied landscapes) (Table 2).

number of hedgerows	total %		DISTANCE TO WOODS			HEDGEROW WIDTH			
			<150 m	150-500 m	> 500 m	0-4 m	4-8 m	8-12 m	> 12 m
118			40	47	30	23	26	26	25
<i>Viburnum prunifolium</i>	43	36.4	50.0	30.6	32.2	13	31.8	50	52
<i>Viburnum dentatum</i>	17	14.4	23.8	6.7	12.9	4.4	6.8	7.7	24
<i>Geum canadense</i>	47	39.8	59.5	31.1	25.8	0	27.3	73.1	64
<i>Impatiens capensis</i>	42	34.6	57.1	22.2	25.8	0	22.7	61.5	64
<i>Galium aparine</i>	25	21.2	23.8	24.4	12.9	8.7	9.1	42.3	32
<i>Ranunculus abortivus</i>	14	11.9	16.6	8.9	9.7	0	0	23.1	32
<i>Circea quadrisulcata</i>	10	8.5	14.2	2.2	9.7	0	4.5	11.5	20
<i>Polygonum biflorum</i>	5	4.2	9.5	2.2	0	0	0	7.7	12
<i>Smilacina racemosa</i>	6	5.1	9.5	4.4	0	0	2.3	11.5	8

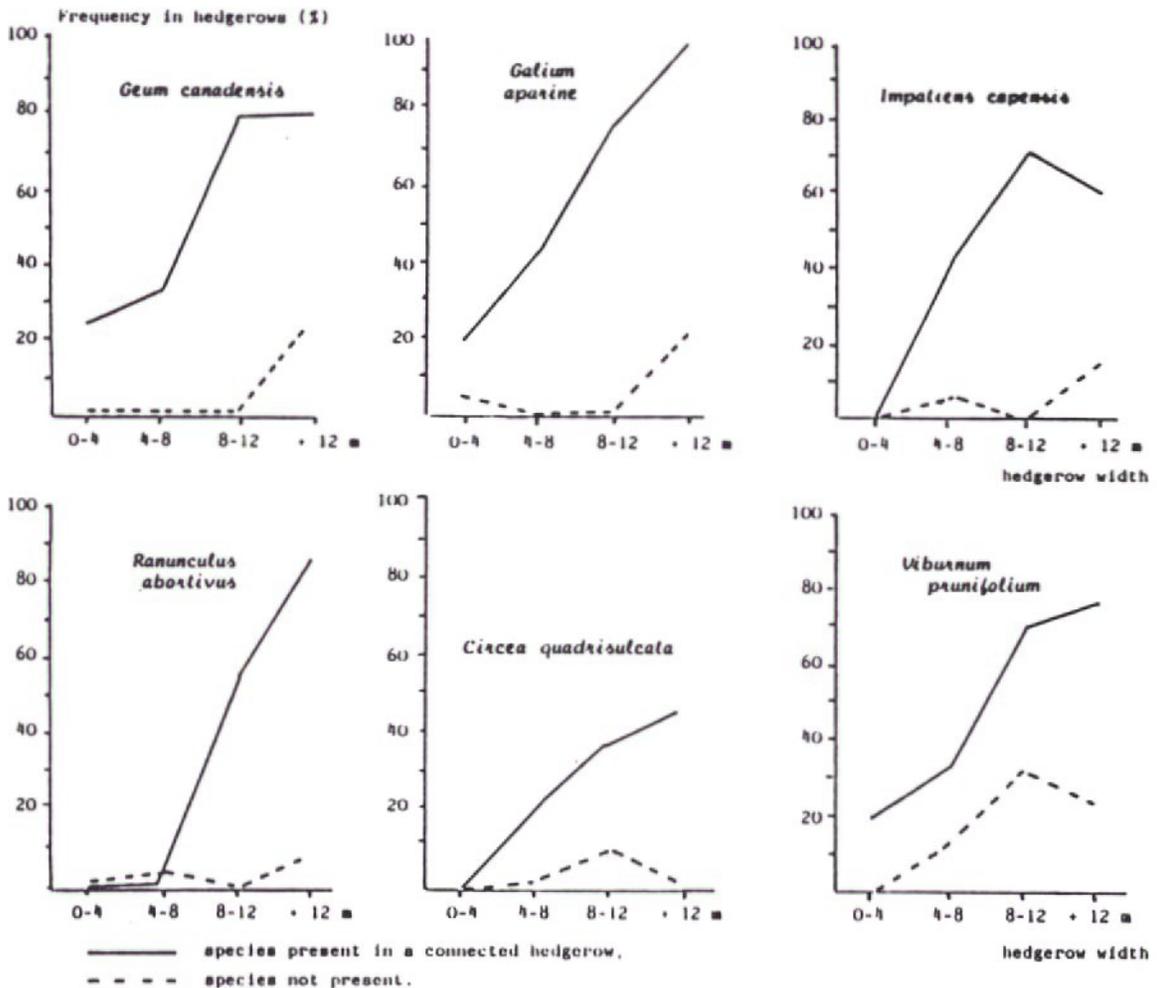
Table 1: frequency of forest species in New-Jersey hedgerows: effect of distance to woods and hedgerow width

species	MAXIMUM DISTANCE (metres)			
	nearest neighbour		from species source	
	straight forward	along hedgerows	straight forward	along hedgerows
<i>Viburnum acerifolium</i>	-	-	50	50
<i>Podophyllum peltatum</i>	-	-	200	200
<i>Polygonatum biflorum</i>	-	-	300	400
<i>Smilacina racemosa</i>	-	-	-	-
<i>Sanicula sp</i>	-	-	400	400
<i>Circea quadrisulcata</i>	400	400	700	800
<i>Viburnum dentatum</i>	500	1600	1000	1200
<i>Ranunculus abortivus</i>	400	1200	1300	1400
<i>Geum canadense</i>	500	800	1000	1400
<i>Viburnum prunifolium</i>	800	1400	1100	1400
<i>Impatiens capensis</i>	700	800	1100	1600
<i>Galium aparine</i>	1200	2000	1300	2000

Table 2: Maximum distance between plants of the same species and from species source (woodlots) in New-Jersey hedgerows

Distance to nearest neighbour varies also from 400 to 2000 m. Poor colonizers are seldom found in narrow (< 8m) hedgerows (Table 1). Good habitat conditions enhance colonization and further movement.

There is an other factor of overriding importance: connectedness in networks (Figure 1). The most frequent (>20 %) species are more frequent in wide hedgerows connected to one where the species is present. Movements are step by step processes. Hedgerows may provide potentially good habitat, without sheltering any forest species (Table 3). The nine hedgerows presented in the table, are more than 8 m wide, they are connected to hedgerows with no forest species. Even though they are mostly within maximum distance of colonization given in Table 2, they are almost not colonized, except by *Viburnum prunifolium*, a bird dispersed shrub.



1 : Connectedness effect on colonization of hedgerows of various width by forest species.

SPECIES	HEDGEROW									% potential effective
	M6	J8	J18	J28	J29	J31	J32	J52	J56	
<i>Viburnum prunifolium</i>	-	+	-	+	+	+	+	-	-	55.5
<i>Geum canadense</i>	+	0	-	-	+	-	-	-	-	25.0
<i>Impatiens capensis</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	0
<i>Galium aparine</i>	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0
<i>Viburnum dentatum</i>	0	0	-	0	0	-	-	0	-	0
<i>Circea quadrisulcata</i>	-	0	0	0	0	-	-	0	0	0

+ : species present

- : species could be present (distance to nearest neighbour less than maximum distance)

0 : nearest neighbor further than maximum distance

Table 3: Colonization of wide hedgerows connected to narrow ones in New-Jersey

2.3 Conclusion

Presence of forest plant species is related to at least three factors:

*habitat conditions (hedgerow width)

*landscape structure: distance to woodlots and connectedness

*species dispersal characteristics: some species are more easily dispersed than others (opposition between bird dispersed shrubs and autochorous herbs)

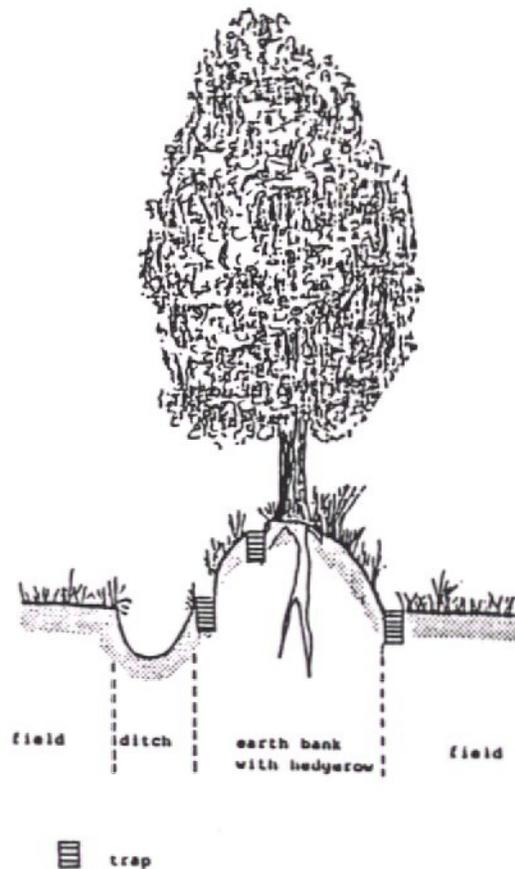
3. CARABIDS DISTRIBUTION IN A HEDGEROW NETWORK ATTACHED TO A FOREST IN BRITTANY

3.1 Study area, sampling procedure

The study area is located north of the Forêt de Rennes, an old forest dominated by *Quercus pedunculata*, *Quercus sessiliflora*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betula*.

Farmland adjacent to the forest is mainly grassland (permanent grassland in wet areas, biennial fodder elsewhere) with two cereal fields. Each field is surrounded by hedgerows situated on an earthen bank 50-75 cm high, bordered by a ditch, which may no longer exist because of the lack of maintenance. Pollarded oaks are the most common trees, hedgerows differ for shrub density. More details can be found in Burel (1988, 1989).

Carabids have been sampled in the forest (2 lines of 8 pitfall traps 10 m apart, perpendicular to the edge) and in hedgerows (26 sets of 3 traps every 50 m: one trap on the top of the bank and one on each side) (Figure 2)



2 : Location of pitfall traps in hedgerows.

3.2 Results

In this paper we shall only mention general patterns, differences in species behaviour and comparison with flora, see references for details.

***General pattern:**

A correspondance analysis (Benzecri, 1973) was performed with all hedgerow traps and all the species. Plot of scores of traps on the second axis against distance to the forest shows three groups: (Figure 3) (Burel, 1988)

1) traps on grazed sides of earthen banks, except within the first hundred metres out of the forest: their species composition is not affected by distance.

2) traps on the top of earthen banks or ungrazed, shrubby sides: species composition varies according to distance from the forest, the best model fitted by the relationship between factorial scores and distance is parabola ($r^2 = 0.72$).

3)traps along tracks bordered by two hedgerows, even far from the edge, species composition remains close to that of forest edge. Tracks can be considered as wide corridors.

A closer look at species composition shows that the three groups differ mainly in terms of number of forest species: almost none (except near the edge) in group 1), they are present in groups 2) and 3).

When forest species are looked at individually, they can be splitted in three groups according to how far they are found from the forest (Burel, 1989).

a)forest core species: they are only found near the edge (100m)

b)forest peninsula species: they use hedgerows as forest peninsula for 500m, they are not found further out.

c)forest corridor species: they use hedgerows as corridors and are found at any distance from the forest. This has been confirmed by a sampling of the region as far as 15 km from the forest.

Table 4 gives the distribution of forest species into the various groups.

FOREST CORE SPECIES

- * *Argutor oblongpunctatus*
- * *Abax parallelus*
- * *Procustes purpurascens*
- * *Batenus livens*
- * *Hadrocarabus problematicus*

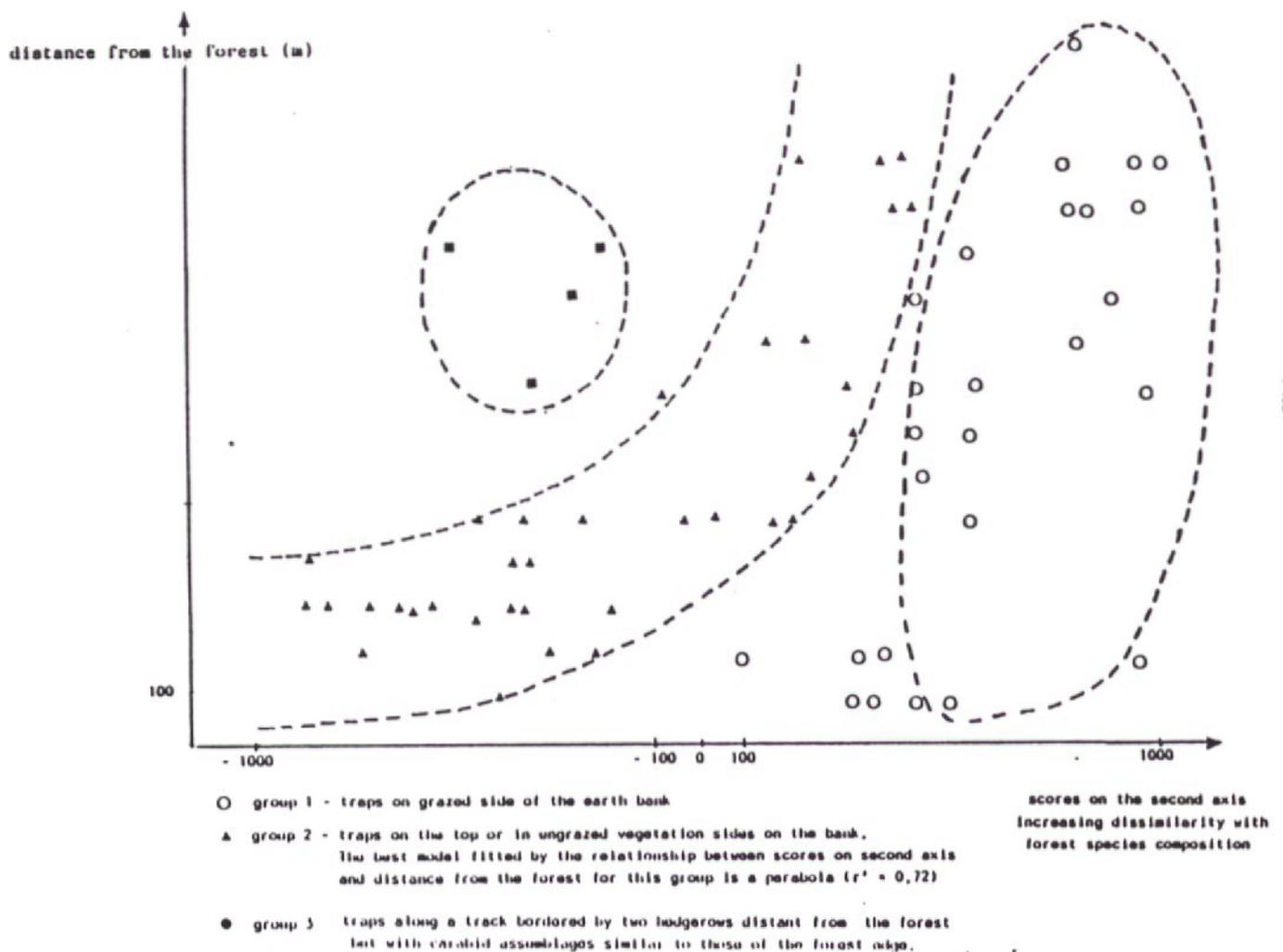
FOREST PENINSULA SPECIES

- * *Abax ovalis*
- * *Archicarabus nemoralis*
- * *Platysma nigrum*
- * *Argutor strennus*

FOREST CORRIDOR SPECIES

- * *Abax ater*
- * *Carabus granulatus*
- * *Chaetocarabus intricatus*

Table 4: Forest species dispersal behaviour in hedgerows



3 : Relationship between distance from forest and the scores of pitfall traps on the second axis of a correspondance analysis (from BUREL, 1988).

All those species do not fly, their speed of dispersal is very low, and they rarely reach more than 300 metres from the point of release, when experimentally removed from their natural habitat (Rijnsdorp, 1980; Rivard, 1965).

3.3 Carabids and plants

Flora has been sampled in 50 metres long contiguous plots. No distinction was made among the various position of species on the earthen bank. The ordination of

samples and species by correspondance analysis does not show any gradient related to distance from the forest, even though some forest species such as *Circea*, *Polygonatum*, are found in hedgerows. Plant species composition seems to be more under the constraint of management practices (pruning, coppicing of shrubs, grazing by cattle...) than landscape structure. Former management may have allow colonization by forest plants now absent. It is also possible that sampling at a finer scale (distinction between top of bank and sides) would lead to patterns similar to those exhibited by carabids.

In this case information given by carabids and plants is quite different which implies that several groups must be studied to understand distribution patterns in landscapes.

3.4 Conclusion

Forest carabids species have different ability to colonize hedgerows. Three main factors appear to control species composition as in the case of plants in New-Jersey:

- * Species characteristics: "core", "peninsula", "corridor" forest species
- * Hedgerow structure: presence of an earthen bank, shrub density...
- * Landscape structure: distance from the forest, tracks bordered by hedgerows

Different groups (e.g. plants and carabids) have different distribution in landscapes

4. COLONIZATION OF UNGRAZED PATCHES IN A HEDGEROW NETWORK-GRASSLAND IN NORMANDY

4.1 Study area

Research on ecological consequences of land use changes is now being done in the Pays d'Auge, a formerly wealthy agricultural region. Due to various reasons (quotas on milk production, aging farmers, physical constraints...), more and more meadows are poorly managed: ungrazed grass is left uncut, as well as invading brambles and bracken. This leads to a fine grain landscape with small (2 to 20 m wide) patches within grassland. Meadows are surrounded by hedgerows that shelter many forest herbs and shrubs, so the site was useful to gain more insight on interactions between hedgerows and abandoned patches.

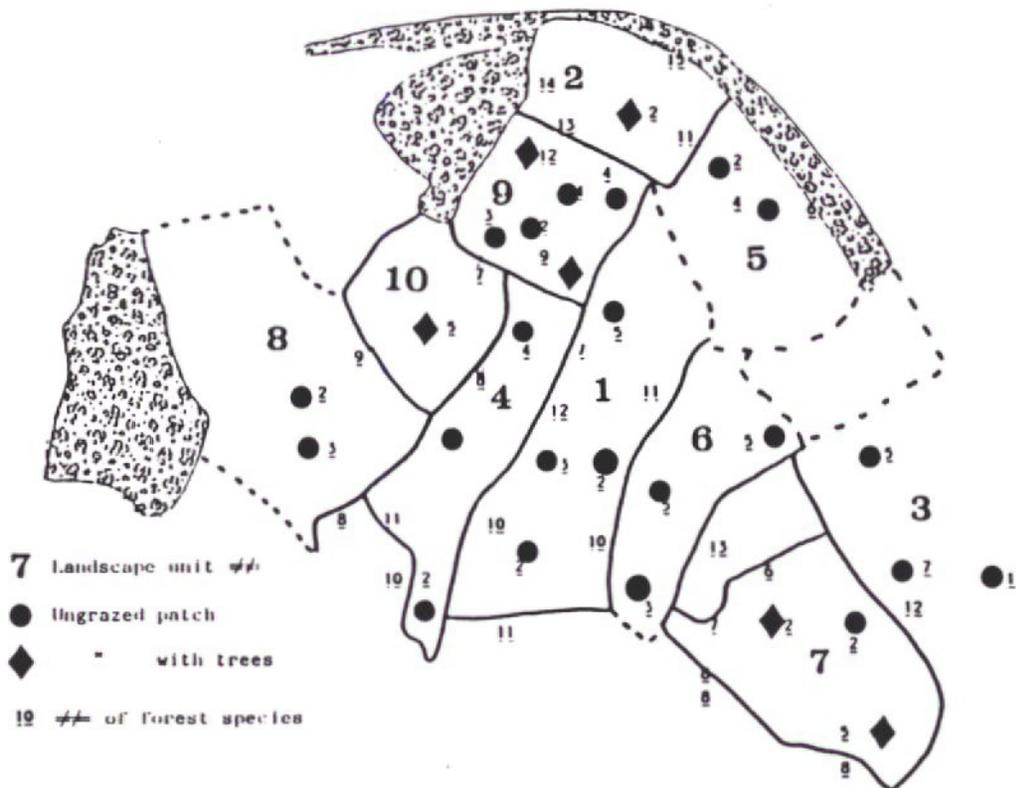
We present part of an ungoing study of such a landscape where plant species composition of hedgerows, woods and patches were recorded. Woodlots in the landscape

were farmland 40-50 years ago. We shall focus on forest species to see which ones are present in hedgerows and colonize patches.

4.2 Results

Twenty forest species, present in hedgerows and woodlot, were recorded in more than two landscape elements. These species are more frequent in hedgerows (mean number of presence: 10.3, from 6 to 15) than in patches (mean number: 3.9, from 2 to 12).

To study colonization, we considered 10 landscape units each being composed of a meadow with patches (not all the patches were sampled) and surrounding hedgerows, the set of sources (Figure 4). For each unit Table 5 shows if species are present in any source (hedgerows, woodlots) and any patch.



4 : Location of samples in the study of land abandonment.

species	W&H P		total	H & W P															
																		total	total
<u>Galium aparine</u>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	20	10	10
<u>Corylus avellana</u>	1	1	1		1	1	1		1		1		1	1	1	1	14	10	4
<u>Veronica chamaedris</u>	1		1		1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	17	10	7
<u>Olechoma hederacea</u>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	17	10	7
<u>Stellaria holostea</u>	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	16	8	8
<u>Geranium robertianum</u>	1		1		1		1		1	1	1		1	1	1	1	14	10	4
<u>Stachis sylvatica</u>	1	1	1		1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	14	8	6
<u>Viola riviniana</u>	1		1		1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	12	9	3
<u>Circea lutetiana</u>	1		1		1		1		1	1	1		1		1	1	12	9	3
<u>Mercurialis perennis</u>	1		1		1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	11	9	2
<u>Athyrium filix-femina</u>	1		1		1	1	1		1		1		1		1	1	10	7	3
<u>Polygonatum multiflorum</u>	1		1		1		1		1		1		1	1	1	1	10	8	2
<u>Adoxa moschatellina</u>	1		1		1		1		1		1		1	1	1	1	10	9	1
<u>Euphorbia amygdaloides</u>	1		1		1		1		1		1		1	1	1	1	9	8	1
<u>Ajuga reptans</u>	1								1	1	1		1	1	1	1	9	6	3
<u>Ilex aquifolium</u>	1				1		1		1		1		1	1	1	1	7	7	0
<u>Arum maculatum</u>	1		1		1				1		1					1	7	6	1
<u>Taxus baccata</u>	1								1		1		1	1	1	1	5	5	0
<u>Crataegus oxyacantha</u>	1		1		1				1		1					1	5	5	0
<u>Primula acaulis</u>			1						1				1			1	4	4	0

Table 5: Forest species in the 10 landscape units;

Thirteen species out of 20 are present in at least 8 set of sources. Their ability to colonize patches varies greatly: only two species (*Galium aparine*, *Stellaria holostea*) are always present in at least one patch when they are present in a source. *Glechoma*, *Stachys* and *Veronica* are intermediate colonizers, all other species succeed in less than 1 case out of 2. Some species (*Ilex aquifolium*, *Taxus*, *Crataegus oxyacantha*, *Primula acaulis*) are not present in any patch.

Three species (*Adoxa moschatellina*, *Euphorbia amygdaloides*, *Arum maculatum*) colonized the same patch, a one with shrubs, very close (few metres) to a woodlot and a hedgerow (Figure 4). This patch is also one of the two patches where *Polygonatum multiflorum* was found.

Other rich patches (7 to 9 species) have a good shrub cover, they are probably older (but most of the patches are visible on the 1972 air photo) and/or less disturbed.

Cases are too diverse and too few to perform any statistical test. More research, based on those preliminary results will follow. We assume that hedgerows are sources of forest species, but as there is no similar landscape (grassland with patches, atlantic climate...) with no hedgerow, the actual effect of hedgerows cannot be tested.

4.3 Conclusion

This third case study also show there are more species in sources than in sinks. Three factors appear to affect colonization of abandoned patches:

- *Species dispersal behaviour
- *distance from the source
- *vegetation structure (presence of shrubs) which is probably closely related to time in such changing landscapes.

Disturbances by animal trampling and grazing (which may inhibit colonization by palatable species) and man (some patches are burnt, cut or sprayed with herbicides, from time to time) are, with no doubt, important factors; but they cannot be assessed by a single year study.

5. DISCUSSION

5.1 Theoretical and methodological points

Most of our results were obtained by studying distribution patterns at the landscape level. When doing this one must keep in mind that landscapes cannot be reduced to a set of various land-uses or elements; it is the

spatial arrangement of these various elements (the landscape structure) that drives ecological processes. The importance of the distance between elements have been showed to be of major importance in all the three case studies. We are not interested in the species composition of landscapes as a whole, but in the species composition of the various elements. The implication of this is that the research must be done at different levels of organization at the same time (hedgerows, tracks, patches, adjacent elements, landscapes). Patch dynamic is related to nearby hedgerow species composition which depends upon the place of hedgerows in the landscape. As shown by hierarchy theory (Allen and Starr, 1982), higher levels (landscape) constraint the behaviour of lower levels (patch), which, in turn change the overall structure and landscape functioning: dispersal and colonization change landscapes in a way that facilitate further dispersion and colonization. Spatial structure and positive feed-back loops may be as important as species behaviour on coarse time scales. Plants that disperse the further can create adequate habitats for poorer colonizers and so forth.

5.2 General principles for models and hypotheses in the study of forest species dispersal in hedgerow network landscapes:

- * Hedgerows are, first of all, sources of trees and shrubs, some can easily colonize new areas, creating habitats for forest species

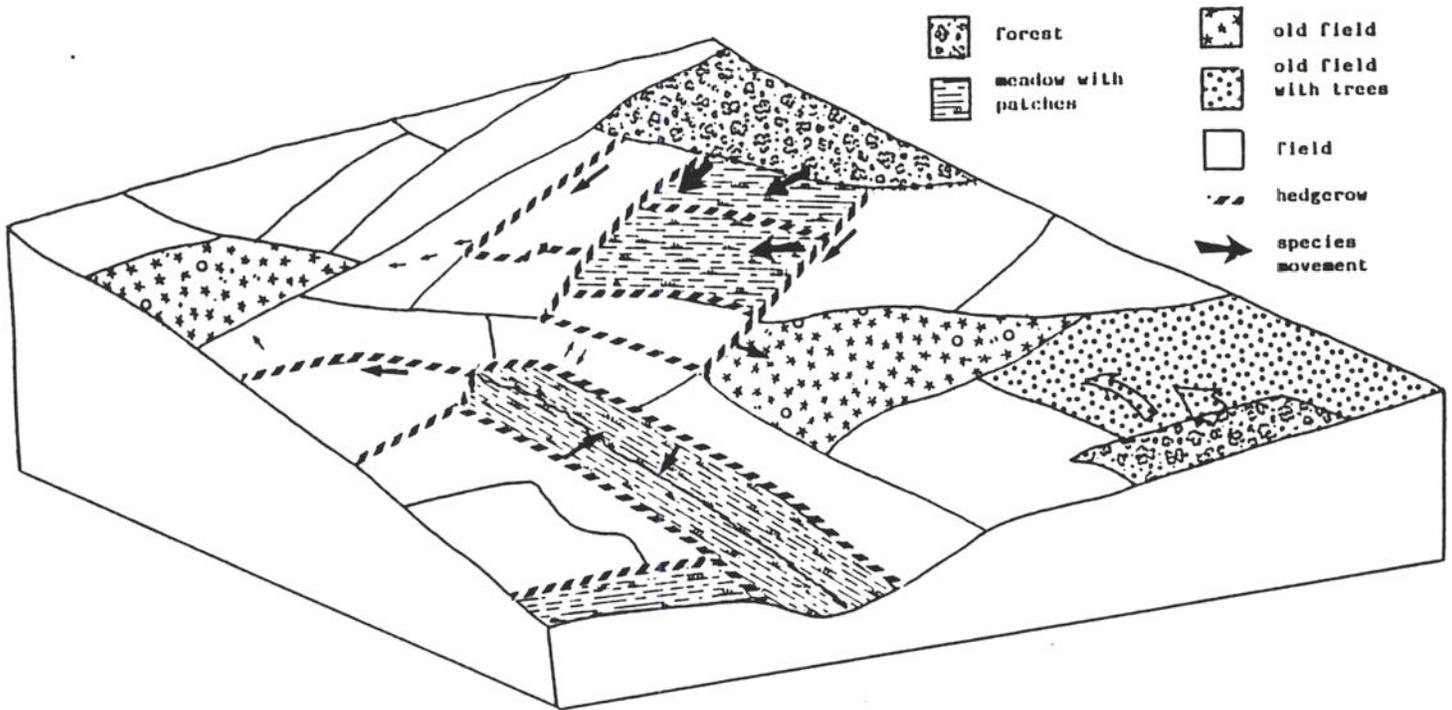
- * Only a small number of herbaceous and insect species can live in hedgerows, compare to a forest. This number is a function of:

 - hedgerow structure and management regime

 - landscape structure (distance from a forest, connectedness within a network)

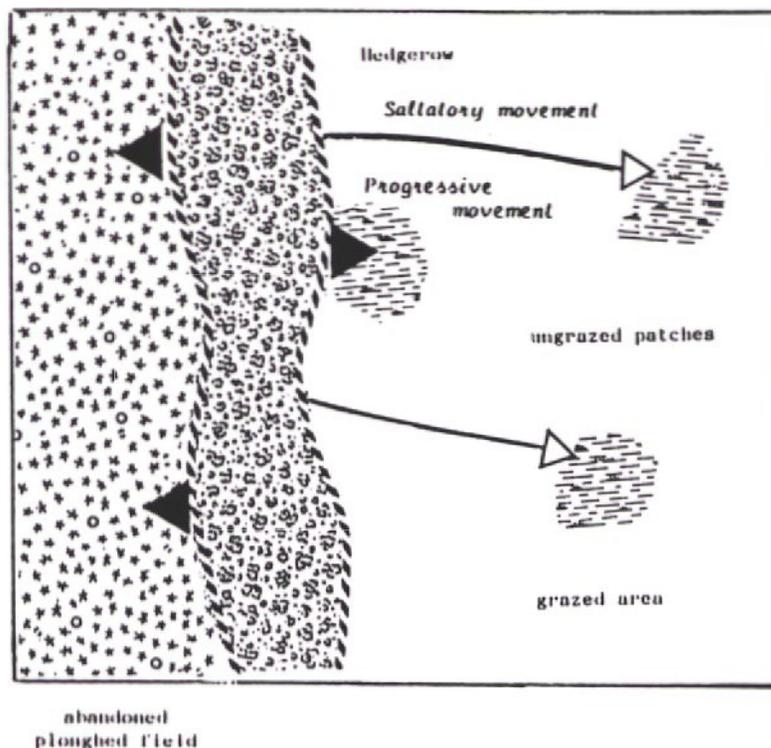
- * Within a given landscape not all groups of species and not all the species within a group follow the same distribution pattern. Scale of dispersal, resistance to disturbance segregate various patterns. In the future, grouping of individuals according to dispersal behaviour may prove to be useful to understand interactions between landscape elements. Using "species" to differentiate individuals may be too fine a scale that introduces "noise" in the data.

In order to build a model (Figure 5), we must consider 1) the landscape level 2) the local level. At the landscape level species disseminules (or individuals) leave forest along corridors (rarely across fields), thrive in large shady ones (local level) and move on. They seldom reach isolated old fields, that will be mainly colonized by wind dispersed species. Old field colonized by trees become route for forest species movement. In our studies, the number of (plant, carabid) forest species decreases till about 600 m out then levels off.



5 : General principles of species movement and old fields colonization in hedgerow network landscapes.

5.3 Colonization of abandoned land: In the case of ungrazed patches in meadows still used by cattle, only species able to move from hedgerows to patches by saltatory movement can establish in new sites. Patches contiguous to hedgerows are exceptions, species spreading by progressive movement (vegetative reproduction, autochory) are found in them. In the case of ploughed fields being abandoned, there will be no disturbance by animals and colonization would begin all along hedgerows, shrubs and trees changing progressively habitat conditions and forest herbs and carabids following (Figure 6). This more or less like the New-Jersey case study. Apart from this there are other differences between grassland and ploughed land: initial soil cover and soil pollution by pesticides or fertilizers (Long, 1987).



6 : Types of species movement in various conditions of land abandonment.

6. CONCLUSION

Hedgerows can be relatively good reservoirs of forest species in agricultural landscapes. Their presence will speed up colonization processes in case of abandonment of agricultural land and give rise to patches of good biological quality. In open field landscapes, wind dispersed species (e.g. *Salix*, *Populus*, *Fraxinus*...) followed by bird dispersed ones (*Prunus*) will invade rapidly abandoned land, but it may take centuries to have the ground flora and slow moving animals to come in.

Acknowledgements: Research in New-Jersey was made possible by financial support of the French Ministry for Research and the US National Science Foundation and field assistance of P. Ensminger, T. Breden, M. McDonnell and P. Bresnaham. Research in Brittany and Normandy was partly supported by the French Ministry for Environment (Comité Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel). We thank A. Asselin for field assistance in Normandy.

**3.7 COLONIZATION OF GRASSLAND UNDER EXTENSIFICATION
BY HEDGEROW SPECIES**

Jacques BAUDRY

Institut National de la Recherche Agronomique
Département Systèmes Agraires et Développement
Lieuury 14170 SAINT-PIERRE-SUR-DIVES, FRANCE

Communication invitée

BRITISH CROP PROTECTION COUNCIL WEEDS - 1989

Brighton 20-23 Nov. 1989

COLONIZATION OF GRASSLAND UNDER EXTENSIFICATION BY HEDGEROW SPECIES

Jacques BAUDRY

Institut National de la Recherche Agronomique
Département Systèmes Agraires et Développement
14170 Lieury FRANCE

ABSTRACT

Colonization of grassland under extensification (low stocking rate) was investigated in Normandy, France, in 11 1-4 ha contiguous meadows. Rubus is a dominant species in ungrazed patches. Those patches provide habitats to other hedgerow species. Species composition of patches is very dependent on surrounding hedgerows species pool. Species differ in their ability to colonize new patches. A fine scale study of a meadow shows that persistence of sward species under ungrazed patches also differ.

INTRODUCTION

World food market conditions, new EEC regulations (milk quotas, set-aside programs), changing farming structure under new social conditions (aging farmers, pressure of environmentalists..) provide new challenging questions on how to manage our land, for what purposes? Terms as "set aside", "extensification", "land abandonment" are now wide spread among agriculturists as well as among ecologists. Those terms imply more or less controlled changes in agricultural systems at field, farm and micro-regional levels with possible benefits for ecological conservation (new non agricultural habitats, possibility to control erosion, nutrient leaching...) and also possible negative effects on production capability (spreading of weeds or noxious species). If these new questions on the interactions between agriculture and environment deserve attention (Park, 1988), the understanding of ongoing processes requires a rather complex approach (Golley & Golley, 1988; Brossier, in press) with a merging of ecological technical and economical points of view.

In this paper I will focus on extensification in grassland in hedgerow network landscapes, in central Normandy, France. What is extensification? a fuzzy concept, a cliché? As pointed out by Tirel (1987) the word can be applied to a large variety of ratios input/output in agriculture. Here our interest is in land use extensification, a low input/output ratio when land surface area is considered. In farming systems where grassland is dominant, this means no fertilizer, a low stocking rate on a yearly basis, a low labor input for grassland management on often large farms. That is to say, from a technical stand point, that the emerging agricultural systems or the ones to be engineered are different from the ones that were existing prior the intensification period (general increase of inputs) of the last decades. Ways to design and to manage such systems have to be found would they be primarily for agricultural purposes or for conservation purposes (Thalen et al, 1987).

Regarding the effects on meadows species composition observation of extensive use of certain grassland areas can be made. For the time being researchers mostly focus on grassland species composition (Hopkins & Wainwright, 1989; Baudry et al, 1988; Losvik, 1988; Vivier & Baudry, 1988). Studies on the invasion of grassland by woody, semi-woody or thorny species,

that can be the starting point of a succession toward some kind of woodland, are few and primarily done for conservation purposes (Buttenschon, 1988; Thalen et al, 1987). Buttenschon, in Denmark, focused on the establishment of woody species in grassland, but did not consider Rubus, a dominant pioneer in our area. The study show a difference between pioneer wind dispersed species that can only establish themselves under non-grazing regimes and species of more mature stages (e.g. Quercus) less sensitive to grazing. The purpose of Thalen's work is to propose a model of vegetation dynamic under extensification.

From an ecological point of view, grassland in the temperate zone is a pioneer stage where succession is stopped by heavy human or human induced disturbance (cutting, grazing, spraying). As extensification is meant to reduce these types of disturbances, this may allow successional processes to take place and, ultimately, lead to a conversion of grassland into shrubby-woody vegetation. This will decrease the amount of fodder available to cattle, but also may create opportunities for species of non-agricultural land to expand their habitat.

MATERIAL AND METHODS

The study area

The area where the investigations were made (le Pays d'Auge) is predominantly covered by grassland, grazed by cattle. Meadows are 1-6 ha large and are surrounded by hedgerows, where elm was once the dominant, along with ash and hawthorn. Dairy production is the main production but meat production, as a by-product is also economically and technically important. Milk quotas, physical constraints, lead to changes in land use: ploughing on the one side, extensive grazing on the other side, even within a farm. In fact stocking rate has never been high (<1.5 cattle unit per ha and often barely above 1). Increase in farm size (from ha in 19 to ha in 19), decrease of the number of total working units led to land management problems. Formerly farmers had time to do the cleaning of their meadows by hand, they had time to manage their hedgerows, even if some did not. Nowadays, only mechanical work is done, either cutting or spraying hedgerows or brambles or bracken fern. Even this not always done, specially when farmers only have the parcel for one year (they purchase the grass, do not rent the land). In the mean time even the instant stocking rate stays low, grassland vegetation goes out of control and ungrazed patches are spreading and are invaded by bramble (Rubus fruticosus) and/or bracken (Pteridium aquilinum) that are often abundant in surrounding hedgerows. Invading patches can be from 1 to 20 meters wide, they can also spread from hedgerows.

Sampling

To study the colonization of grassland by hedgerow species we sample hedgerows and bramble/bracken patches, hereinafter designated as patches, in 11 contiguous meadows. Hedgerows are connected to woods that can serve as a source of species (Baudry, 1988; Burel & Baudry, in press). A total of 39 hedgerows and 51 patches were sampled. Not all the patches of every meadow was sample because they were too numerous. Presence of species in any sampled plot was recorded. Field work was done in June 1987 and June 1989. In addition one particularly heterogeneous and derelict meadow was sampled

in June 1988. In 21 plots of all types of vegetation, including normally grazed patches, we estimate the contribution of each species to the total biomass. This was done to assess not only the invasion by hedgerow species, but also the disappearing of grassland species.

Data analysis

Both data set were analyzed using correspondence analysis (CA) a multivariate method developed by Benzecri (1973, 1984). This yield a gradient of samples whose proximity indicates ressemblance and also a gradient of species, where the proximity means high co-occurrence. For details on data analysis in plant ecology, see Legendre and Legendre (1984, 1987), Orloci (1988) and Kent and Ballard (1988). But, as the purpose of each study was different, the analysis were carried out with different approaches.

The 11 meadows study

Only species present in more than 10% of the samples were retained. The CA was performed on the matrix hedgerows X species, so hedgerow species formed the background of the factorial space. To compare hedgerows and patches species compositions, the aggregates samples of hedgerows and patches of each meadow were mapped in the factorial space as supplementary elements. Doing so the species that are in patches but not in hedgerows do not play any role. As the number of hedgerows and patches sampled in the different meadows we consider only presence or absence of species in the aggregate instead of the total number of patches it was present in a meadow. Individual patches were also mapped as supplementary elements.

The heterogeneous meadow study

All the recorded species present in at least 5% of the plot were used. As some plot were very specific (2 composed almost only of bracken, one of Brachypodium pinnatum and one of Rosa canina) they were only used as supplementary elements in the CA plots X species.

RESULTS

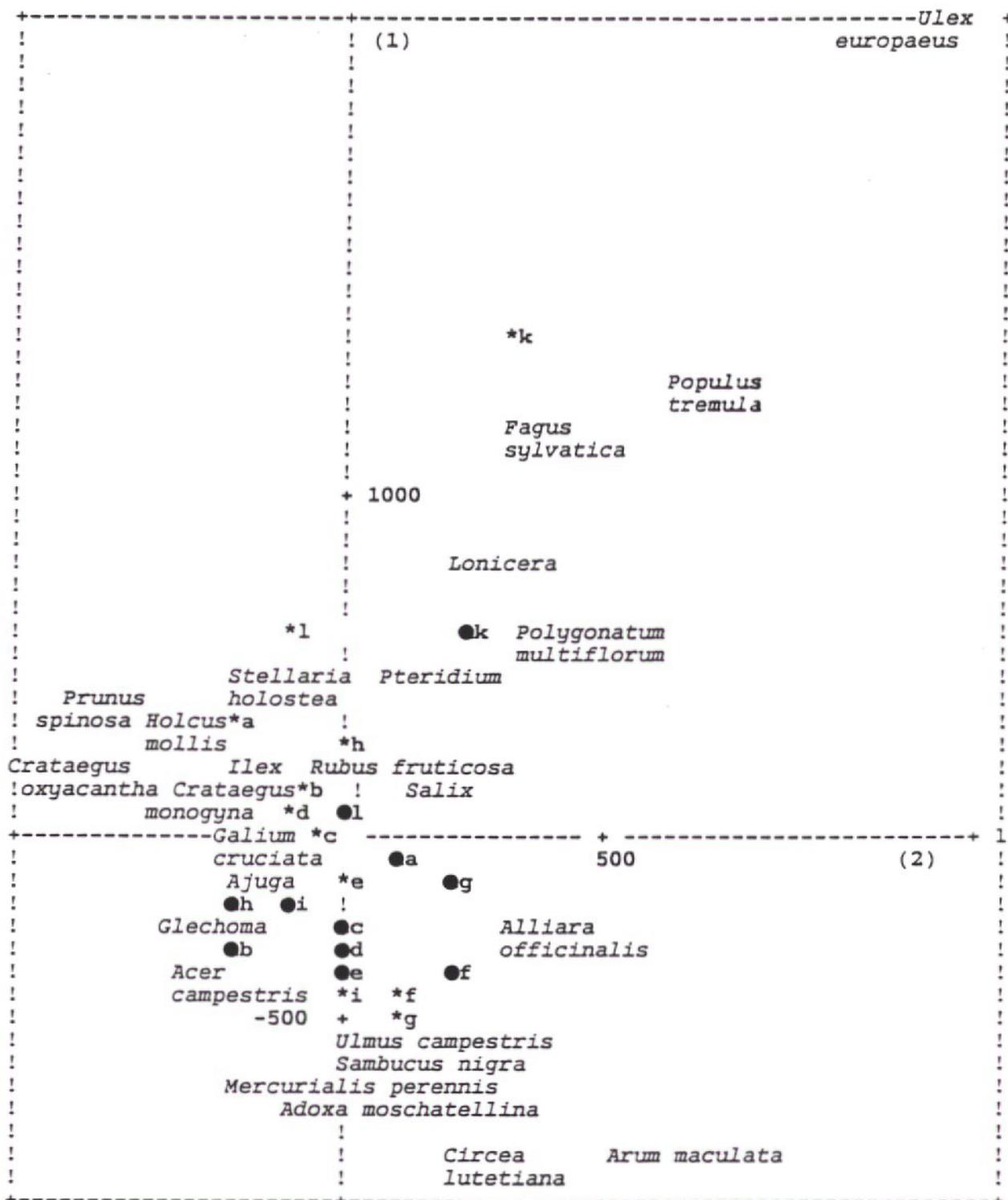
Colonization of ungrazed patches by hedgerow species

Gradient of hedgerow species composition

The first axis (13.3 % of the variance) opposed species such as Ulex europaeus, Fagus sylvatica, Populus tremula, Pteridium aquilinum and Lonicera peryclimenum on the positive part to Circea lutetiane, Adoxa moschatellina, Mercurialis perrenis and Ulmus campestris in the negative part (Fig.1). It is an opposition between species characteristic of the leached soils of the plateau to species of nutrient rich soils on the slope. It should be noted that the low eigenvalue (0.178) indicates that the gradient is not steep.

Differentiation along the second axis (8.9 % of the variance) is less clear. On the plateau there is an opposition between Ulex, Populus on the one side and Crataegus monogyna, Prunus spinosa on the other side; as they can all be considered as early successional species, this may indicate different pathways of succession. On the slope Arum maculata and Alliaria officinalis may indicate a high content in nitrogen.

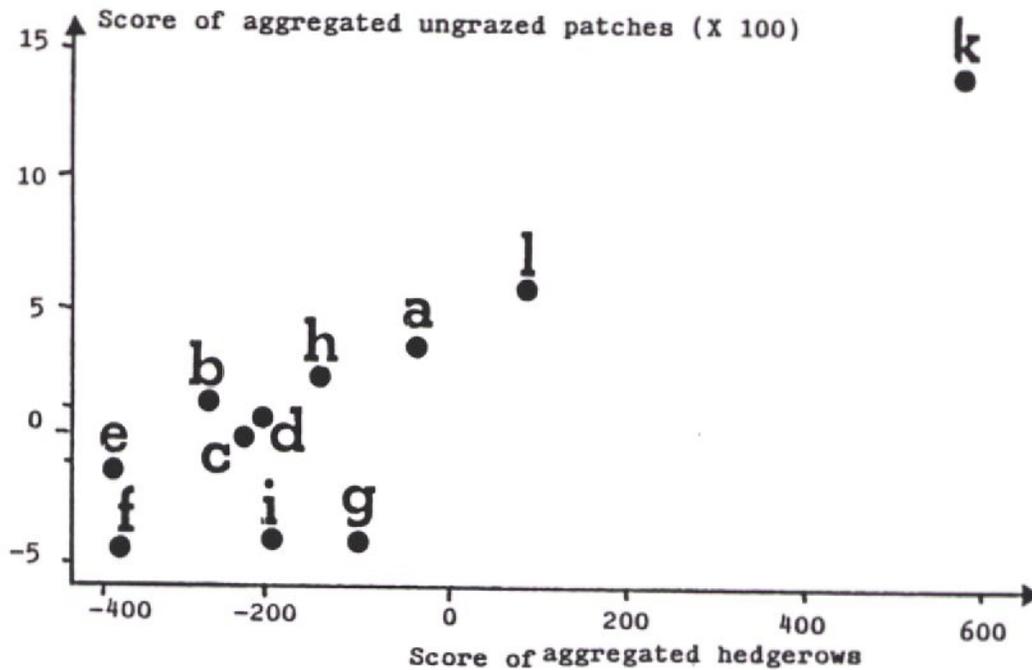
Fig. 1 Plan (1) (2) of the correspondance analysis performed on the species composition of single hedgerows. Only the species contributing to the inertia of the axes are shown. Aggregated sampled of hedgerows (●) and patches (*) are mapped as supplementary elements. Letters refer to meadows.



Resemblance between patches and hedgerows

Fig.1 shows the place of the aggregate on the factorial plan and fig.2 the relationships between the scores of the aggregate patches and hedgerows on the first axis for each meadow. They are highly correlated ($r=0.88$, $p<0.001$) which means that patches species composition is highly dependent of the one of surrounding hedgerows. The general pattern is that patches tend to have a higher score on the first axis, the underlying process may be that species of rich mesic wood cannot colonize patches easily. We will examine latter the behavior of the different species.

Fig.2: Relationships between ungrazed patches and hedgerows (aggregated at field scale) on the first axis of CA



Though the relationship is statistically significant, fig. 2 shows that 3 patches deserve more attention (patches "g", "i" and "f"). In meadow "g" only one patch was sampled, it is situated on a wet rich soil spot, while upper hedgerows are on the plateau, so the patch score is lower on the first axis, because it provides habitat to rich soil species. Meadow "i" is also physically heterogeneous and has tree dominated patches inhabited by mesic rich soils species. Hedgerows of meadow "f" are at the bottom of axis one, its patches are also wet and wooded and close to hedgerows, so there are few differences in species composition between the two. Habitat conditions play a role in addition to nearby species pool in the process of colonization. When patches are looked at individually, it appears that wooded ones are closed to woodlots, toward the bottom of axis one.

A closer look at species

To assess the colonization ability of species we compute a ratio R of the the number of times a species is present in both hedgerows and patches in a meadow versus its frequency in hedgerows. This confirms the assumption that species at the bottom of axis 1 (especially under -500, see fig. 1) have a lower colonization ability than species with a higher score (Fig. 3). R is totally independent from the species frequency in hedgerows, that means that a species may live under hedgerow conditions or had time to colonize them but may be rare under patch conditions or had not enough time to get into them. This is consistent with the fact that woody patches (hedgerow conditions) have more hedgerow species than others. Species frequency in patches is a function of colonization ability (Fig.4).

Fig.3: Relationship between the colonization ability of species and their score on the first axis

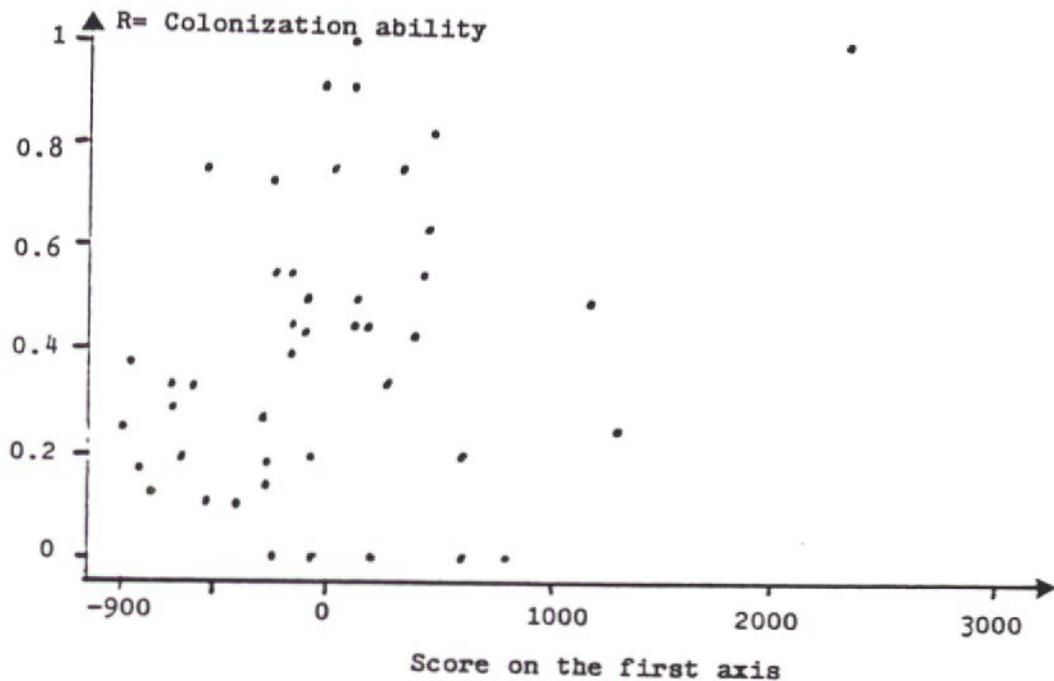


Table 1 gives the frequency of species in aggregated hedgerows and patches and their ability to colonize patches. Some species (e.g. Alliaria officinalis, Taxus baccata, Crataegus oxyacanta, Ilex aquifolium, Caerophyllum temulum) were never found in patches, while other (Rosa canina, Galium aparine, Galium cruciata, Glechoma hederacea) are frequent, not to speak of Rubus and Pteridium which not only are frequent are abundant too.

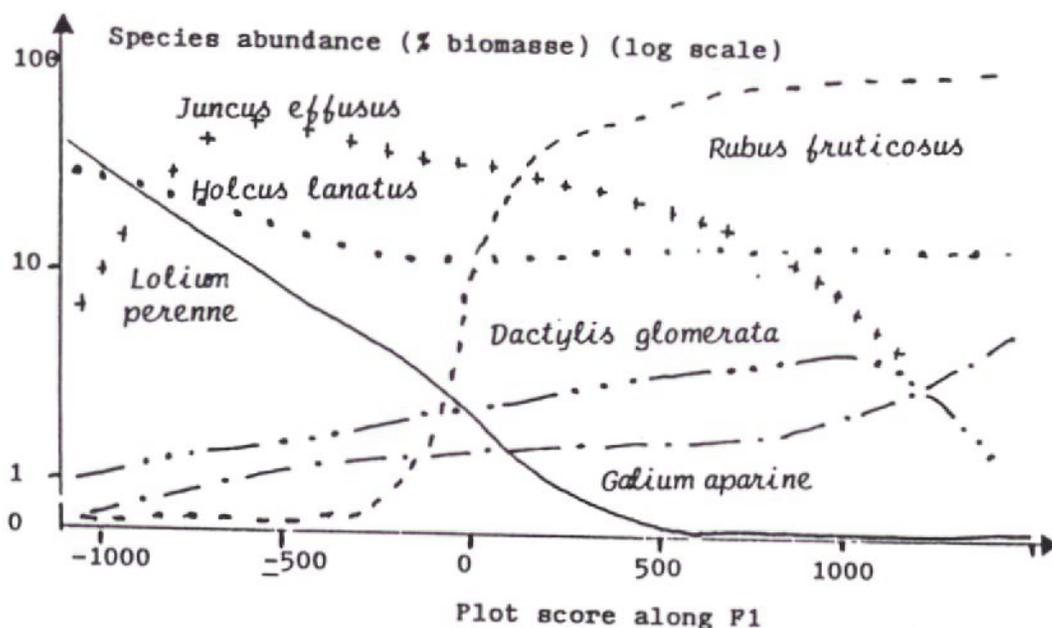
Colonization of ungrazed patches and persistence of grassland species

This fine scale study shows a very high contrast between the different plots: high eigen values for the first three factors of the CA (0.68, 0.61, 0.59). On plan of axes 1 and 3 two main gradients show off: on axis 1 an opposition between ungrazed patches and meadow vegetation, that splits into mesic and wet vegetation along axis 3. This gives 3 types of vegetation, dominated by Rubus and/or Pteridium, the second by Juncus sp and the third by Lolium perenne, Holcus lanatus, Trifolium repens. But these species do not have the same distribution along axis 1. Lolium perenne is concentrated at the negative end, Pteridium at the positive one, while Rubus is present almost everywhere on the positive part. Cynosurus is on the negative part, but other common, if not abundant, grasses such as Anthoxantum odoratum, Dactylis glomerata or even Holcus lanatus stay all along the gradient. Holcus mollis is only present when Rubus and/or Pteridium are abundant., in these conditions legumes almost disappear. So if dominant species do not overlap in space, which is clearly seen in the meadows, many other species are more equally distributed (Fig.5). Among the hedgerow species labeled "good colonizer" at landscape level (11 meadows), apart from Rubus, Pteridium, and Holcus mollis only Galium aparine is some what abundant, though Galium cruciata is present. On the other hand Geum urbanum was found more frequent than at landscape level. Which warns us to be cautious if we want to generalize results from one level to the other.

Table 1: List of species in the landscape study (frequency >10%) with their scores on axes 1 (f1) and 2 (f2) of CA. "Hedgerow" is their frequency in the aggregated samples of hedgerows and "patch" in the aggregated samples of patches; "Ratio" is a measure of their patch colonization ability (see text for details)

species	f1	f2	hedgerow	patch	Ratio
<i>Alliaria officinalis</i>	-227	552	10	0	0
<i>Taxus baccata</i>	-57	15	7	0	0
<i>Crataegus oxyacantha</i>	200	-765	7	0	0
<i>Ilex aquifolium</i>	203	-210	11	0	0
<i>Caeratophyllum temula</i>	606	234	5	0	0
<i>Lonicera periclymenum</i>	805	329	5	1	0
<i>Euphorbia sylvatica</i>	-527	206	9	1	.11
<i>Acer campestre</i>	-380	-369	9	1	.11
<i>Adoxa moschatellina</i>	-759	-49	8	1	.13
<i>Cornus sanguinea</i>	-261	-503	7	1	.14
<i>Arum maculatum</i>	-825	827	6	2	.17
<i>Geum urbanum</i>	-261	73	11	2	.18
<i>Ulmus campestris</i>	-629	129	10	2	.20
<i>Ajuga reptans</i>	-60	-266	5	6	.20
<i>Polygonatum multiflorum</i>	613	580	10	2	.20
<i>Ficaria verna</i>	-896	751	4	1	.25
<i>Populus tremula</i>	1300	1139	4	1	.25
<i>Hedera helix</i>	-280	69	11	3	.27
<i>Mercurialis perennis</i>	-673	-266	7	3	.29
<i>Athyrium filix-femina</i>	-680	966	9	3	.33
<i>Sambucus nigra</i>	-591	16	6	3	.33
<i>Primula acaulis</i>	286	933	3	1	.33
<i>Circea lutetiana</i>	-862	429	8	4	.38
<i>Viola sp</i>	-151	360	10	4	.40
<i>Prunus spinosa</i>	389	-728	7	3	.43
<i>Tamus communis</i>	-93	88	9	4	.44
<i>Fraxinus excelsior</i>	-135	-344	11	5	.45
<i>Crataegus monogina</i>	127	-226	11	5	.45
<i>Corylus avellana</i>	151	-42	11	5	.45
<i>Prunus avium</i>	189	-379	11	5	.45
<i>Veronica chamaedris</i>	-78	21	10	6	.50
<i>Salix atrocinerea</i>	142	113	8	6	.50
<i>Fagus sylvatica</i>	1183	463	2	2	.50
<i>Geranium robertianum</i>	-212	222	11	6	.55
<i>Stachys sylvatica</i>	-158	37	11	6	.55
<i>Quercus pedunculata</i>	433	-241	11	6	.55
<i>Stellaria holostea</i>	466	-300	8	6	.63
<i>Glechoma hederacea</i>	-234	-21	11	8	.73
<i>Fragaria vesca</i>	-537	169	4	6	.75
<i>Galium cruciata</i>	36	-150	8	8	.75
<i>Holcus mollis</i>	331	-81	4	3	.75
<i>Pteridium aquilinum</i>	473	9	11	9	.82
<i>Galium aparine</i>	-11	-45	11	10	.91
<i>Rosa arvensis</i>	118	-202	11	10	.91
<i>Rubus fruticosus</i>	115	-102	11	11	1
<i>Ulex europaeus</i>	2330	1766	1	2	1

Fig.4: Variation of the abundance of some species along a gradient of abandonment in a single meadow



CONCLUSION

These preliminary investigations of grassland under extensive grazing in Normandy permit to draw provisional conclusions on the colonization of meadows by hedgerow species.

-In all the cases we studied but one colonization starts by one of two aggressive species, *Rubus fruticosus* or *Pteridium aquilinum*. They have different biologies, the first is animal (bird or mammal) dispersed, while the other can be wind dispersed, though it reproduce mainly vegetatively, as does *Rubus* once on a spot. *Pteridium* is much more difficult to control either by cutting or spraying than *Rubus* is. Cattle trampling can also affect their vitality. Not only do the two species coexist in the same meadow but many times in the same patch.

-Other hedgerow species can establish themselves in *Rubus* or *Pteridium* patches, but they are never abundant and, can only thrive at the edge of bramble patches. As *Rubus* spreads other plants die and have to reproduce to maintain a population. Habitat stability seems to occur when trees can grow and shade the *Rubus*, which is probably a slow process, except in the wettest spots, because it is not uncommon to see bramble climbing over apple trees.

-Colonization of ungrazed patches by hedgerow species appear to be driven by three factors: i) species pool in hedgerows, even within a landscape less than 1 km wide, patch species composition is very much a function of surrounding species composition. ii) species behavior, some species are good colonizers other are not; in both groups wind and bird dispersed species. iii) local physical conditions, presence of trees increases the probability of establishment

-Persistence of grassland species under the edge of ungrazed patches can be seen along a gradient from no persistence (*Lolium*) to good persistence (*Dactylis*). Intra-species genetic diversity of the latter should be address (unpublish work by Fily shows important genetic differences under various grazing conditions within the species *Dactylis*).

-Patterns of colonization are scale dependent: results of a study of many patches in a single meadow are not necessarily consistent with those of a study of aggregated patches in several meadows.

-If extensification of grazing is , first of all, a matter of agricultural practices, the way to relate them to ecological patterns is unclear, as in a single meadow, the scale of decision of a farmer, several gradients of species composition can be found. If the dates of grazing, the instant and the annual stocking rates play a role, vegetation dynamic is certainly also, if not mostly, driven by the behavior of a herd in an heterogeneous environment. Once not palatable species begin to invade a meadow they create a spot undisturbed by cattle, so they can easily spread. In the meantime patches of good sward still exist even if they shrink and may suffer from over trampling and even over grazing.

-Extensification and its ecological consequences pose the problem of sward maintenance under good climatic conditions and with nearby source of aggressive species. From an agricultural point of view, uncontrolled extensification diminishes productive area. From a conservation standpoint if it does provide opportunities for non agricultural species to expand the benefit goes mainly to species as Rubus and Pteridium that are far from being endangered.

Acknowledgements: I thank A. Asselin for field assistance, the Ministère de l'Environnement (Comité Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel) for financial support, and I'll be glad to thank soon J. Marshall for editing the paper.

CONCLUSION

Par référence aux concepts actuellement en vigueur en Ecologie du Paysage, nous avons défini un protocole expérimental basé sur la prise en compte de l'ensemble des unités paysagères existants dans la région étudiée, l'objectif étant de voir les conséquences écologiques de la déprise agricole sur cet ensemble d'unités. Notre choix s'est donc porté sur l'étude d'une mosaïque parcelles contiguës représentatives des unités paysagères de la région. Compte tenu à la fois des réactions des Aranéides à cette échelle spatiale et des caractéristiques de la déprise dans les prairies du Pays d'Auge (où l'on observe un enfrichement très progressif par le développement de taches un peu partout dans les parcelles), nous avons été amenés à utiliser une échelle d'observation plus fine, les taches étant elles mêmes considérées comme des entités fonctionnelles.

Le fonctionnement écologique des paysages a rarement été abordé à travers l'étude d'une Mosaïque tel que nous l'avons fait dans cette étude. Les connaissances actuelles portent plutôt sur des structures linéaires (distance à une source) ou bien en réseau (réseau bocager). Nous avons été très vite confrontés au problème de l'analyse des données. Notre souci de prendre en compte en ensemble de parcelles nous a conduit à utiliser les méthodes d'analyses multivariées bien adaptées à ce genre d'études et aujourd'hui couramment utilisées en Ecologie. Nous avons cherché à adapter ces méthodes à notre problématique de façon à augmenter la précision et le caractère significatif des résultats qui en sont extraits.

Le choix du groupe des Aranéides (très peu utilisé jusqu'ici en Ecologie du Paysage) nous a permis de préciser ce que ces invertébrés peuvent apporter dans ce type d'étude. Par rapport aux oiseaux qui sont sensibles à des modifications de texture du paysage de l'ordre de l'hectare, les araignées réagissent à des perturbations survenant à une échelle beaucoup plus fine (de l'ordre de quelques mètres carrés), ce qui convient bien pour étudier les taches de déprise. Précisons toutefois que, compte tenu de leurs modes de dispersion variés, nous n'avons pas pu expliquer tous les processus de colonisation que nous aurions souhaités. Nos résultats soulignent très nettement le rôle prépondérant de la structure de la végétation sur la répartition des espèces; cela ne représente pas une nouveauté par rapport aux connaissances sur ce groupe faunistique, cependant, nous avons mis en évidence les capacités des araignées à réagir TRES VITE aux changements de structure de la végétation. Cette capacité de vitesse de réaction nous a semblé être un facteur très important pour étudier un phénomène tel que la déprise et d'une façon générale, l'efficacité d'un indicateur écologique se juge, en partie au moins, sur cette propriété. La grande richesse de comportements de chasse des araignées s'est également révélée être un facteur intéressant. La distinction entre les divers comportements des araignées (directement liés à leur mode de chasse) a permis de préciser l'impact de la déprise sur les différentes fractions du peuplement. Nous avons montré ce qu'apportent, chacune à leur façon, les araignées à toile et les araignées errantes dans la discrimination entre les caractéristiques du milieu. A travers l'étude comparative des conséquences de la déprise sur les araignées et la végétation, nous avons mis en évidence la sensibilité des araignées aux perturbations (pâturage ou non pâturage) plutôt qu'à la spécificité des plantes.

La déprise agricole, telle qu'elle se présente actuellement dans le Pays d'Auge, affecte donc la flore (c'est une des conséquences les plus visibles) mais aussi la faune invertébrée. On constate une diminution du spectre de répartition des araignées prairiales tandis que le spectre de répartition des araignées vivant dans les milieux à végétation dense s'élargit. D'autre part, nous avons montré que les araignées ne se comportent pas du tout de la même façon vis à vis des lisières de prairies que des taches de déprise à l'intérieur des parcelles. Il y a là deux processus distincts: **juxtaposition** d'espèces de milieux différents dans les lisières et **remplacement** d'un peuplement par un autre dans les taches de déprise.

BIBLIOGRAPHIE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

N°	Type de référence
1	Ecologie générale
2	Ecologie du paysage
3	Déprise - Aménagement
4	Traitement des données
5	Araignées
6	Autres groupes faunistiques
7	Végétation

- | | N° |
|--|-----|
| ALLEN T.F.H. & T.B. STARR, 1982. - Hierarchy : perspectives for ecological complexity. - The University of Chicago Press, Chicago and London, 310 p.. | 1 |
| ALTIERI M.A. & L.L. SCHMIDT, 1986. - The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned, organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats. - Agriculture, Ecosystems & Environment, 16 : 29-43. | 6-3 |
| AUSTIN M.P. , 1985. - Continuum concept, ordination methods, and niche theory. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 16 : 39-61. | 1 |
| BAUDRY J. & F. BAUDRY-BUREL, 1982. - La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. - Acta Ecologica, Oecol. Applic., 3(2) : 177-190. | 2 |
| BAUDRY J. , 1984. - Effects of landscape structure on biological communities : the case of hedgerow network landscapes. - in J. BRANDT & P. AGGER (eds), Methodology in landscape ecological research and planning, Roskilde University Center. Denmark. 1 : 55-65. | 2-7 |
| BAUDRY J. , 1985. - Utilisation des concepts de Landscape Ecology pour l'analyse de l'espace rural. Utilisation des sols et bocage. - Thèse d'état, Rennes. | 2-7 |
| BAUDRY J. , 1988. - Hedgerows and hedgerow networks as wildlife habitat in agricultural landscapes. - in PARK J.R. Environmental Management in Agriculture, European Perspectives. Belhaven Press London and New-York : 111-124. | 2-7 |
| BAUDRY J. , F. BUREL & G. BALENT, 1988. - Ecological consequences of changes in agricultural systems : some methodological aspects and cases study in France - in Golley F. & Golley P. (eds), Ecological consequences of changing agricultural policy and practices. Ecology International, (INTECOL Bulletin), 16 : 35-46. | 3 |

- BAUDRY J. & G. MERRIAM, 1988. - Connectivity and Connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. - in Schreiber K.F. (ed.), Connectivity in Landscape Ecology, Proc. 2nd IALE seminar Münstersche Geographische Arbeiten, 29 : 23-28 . Münster (FRG). 2
- BAUDRY J. , 1989. - Structure et Fonctionnement écologique des paysages : Cas des bocages. - Séminaire "Ecologie du Paysage", Bulletin d'Ecologie, 19 : 523-530 . 2-7
- BAUDRY J. , 1989. - Interactions between agricultural and ecological systems at the landscape level. - Agriculture Ecosystem and Environment (in press). 2-3
- BENZECRI J.P. , 1973. - L'analyse des données, tome 1: la taxinomie. - Dunod, Paris, 615p.. 4
- BENZECRI J.P. & F. BENZECRI, 1984. - Pratique de l'analyse des données. 1 Analyse des correspondances exposé élémentaire. - Dunod, Paris, 1: 456p.. 4
- BISHOP A.L. , 1981. - The spatial dispersion of spiders in a cotton ecosystem. - Aust. J. Zool., 29 : 15-24.
- BLACKWALL J. , 1827. - Observations and experiments made in a view to ascertain the means by which the spiders that produce gossamer effect their aerial excursions. - Trans. Linn. Soc. Lond., 15 : 449-459. 5
- BLANDIN P. , 1986. - Bioindicateur et diagnostic des systèmes écologiques. - Bulletin d'Ecologie, 17(4) : 1-307. 1
- BLONDEL J. , 1979. - Biogéographie et Ecologie. - Masson, Paris, 173p. 1
- BLONDEL J. & J.P. CHOISY, 1983. - Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différentes échelles de perception: de la théorie à la pratique. - Acta Oecologica, Oecol. Gen., 4 (1) : 89-110. 6
- BOSMANS R. & R. DE KEER, 1985. - Catalogue des araignées des Pyrénées. Espèces citées, nouvelles récoltes, bibliographie. - Document de travail. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Bruxelles. 5
- BRANDT J. & P. AGGER, 1987. - The influence of EEC-agricultural policy on the conditions for development of habitat structures in rural landscapes; Some Danish experiences. - Communication au 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology, Connectivity in Landscape Ecology, Münster (FRG). 2-3
- BRISTOWE W. , 1939. - The comity of spiders. - The Ray Society, London, Vol I : 228p. 5

- BROWN K.M. , 1981. - Foraging Ecology and Niche Partitioning in Orb-Weaving Spiders. - *Oecologia*, 50 : 380-385. 5
- BUREL F. , 1987. - Effets de la structure spatiale des paysages ruraux sur les populations animales et végétales. - Rapport de recherche, Ministère de l'environnement, SRETIE. 2-6-7
- BUREL F. , 1988. - Biological patterns and structural patterns in agricultural landscapes. - in Schreiber K.F. (ed.), *Connectivity in Landscape Ecology*, Proc. 2nd IALE seminar Münstersche Geographische Arbeiten, 29 : 107-110 Münster (FRG). 2-6
- BUREL F. , 1989. - Landscape structure effect on Carabid beetles spatial patterns in Western France. - *Landscape Ecology*, 2, sous-presse. 2-6
- BURGESS R.L. & D.M. SHARPE, 1981. - Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes. - *Ecological Studies*, 41, Springer-Verlag, New-York Heidelberg, Berlin, 310p. 2-3
- BUTTENSCHON J. , 1988. - The establishment of woody species in grassland conservation areas. - *Aspects of Applied Biology*, 16 : 373-381 . 7
- CABORN J.M. , 1957. - Shelterbelts and microclimate. - *Forestry Commission Bulletin*, 29, 135p. 3
- CAMERON R.A.D. , K. DOWN & D.J. PANNETT, 1980. - Historical and environmental influences on hedgerow snail faunas. - *Biological Journal of Linnean Society*, 13 : 75-87. 6
- CANARD A. , 1981. - Utilisation comparée de quelques méthodes d'échantillonnage pour l'étude de la distribution des araignées en landes. - *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem., ser.B*, 88 : 84-94. 5
- CANARD A. , 1984. - Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des aranéides de landes armoricaines. - Thèse d'état, Rennes. 5
- CHRISTOPHE T. , J.M. PLAIS & P. BLANDIN, 1979. - L'écologie des populations et des peuplements d'araignées en Europe depuis 1953: une bibliographie analytique - *Revue d'Arachnologie*, 2 (2) : 45-86. 5
- CLAUSEN I.H.S. , 1986. - The use of spiders (Araneae) as ecological indicators. - *Bull.Br.Arachnol.Soc.*, 7 (3) : 83-86. 5
- CLAVREUL D. , 1984. - Contribution à l'étude des interactions Paysages/Peuplements faunistiques en région de grande culture : Les conséquences de l'intensification agricole sur les peuplements de coléoptères carabiques et d'oiseaux dans le Noyonnais (Oise). - Thèse 3eme cycle, Rennes. 2-6

- CONNEL J.H. & R.O. SLATYER, 1977. - Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. - *The American Naturalist*, 111 (982) : 1119-1144. 1
- COYLE F.A. , 1981. - Effects of clearcutting on the spider community of a southern Appalachian forest. - *J. Arachnol.*, 9 : 285-298. 5
- DEBUSSCHE M. , J. LEPART & J. MOLINA, 1985. - La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux : rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région Méditerranéenne. - *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, 6 (1) : 65-80. 6
- DELICHEV K. & A. KAJAK, 1974. - Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVI. Effect of pasture management on the number and biomass of spiders (*Araneae*) in two climatic regions (the Pieniny and the Sredna gora mountains) - *Ekol. polska*, 22 (3/4) : 693-710. 3-6
- DOANE J.F. & C.D. DONDALE, 1979. - Seasonal capture of spiders (*Araneae*) in a wheat field and its grassy borders in central Saskatchewan. - *Can. Ent.* 111 : 439-445. 5
- DUFFEY E. , 1956. - Aerial dispersal in a known spiders population. - *J. Anim. Ecol.*, 25 :85-111. 5
- DUFFEY E. , 1962. - A Population Study of Spiders in Limestone Grassland. Description of study area, sampling methods and population characteristics. - *J. Anim. Ecol.*, 31 : 571-599. 5
- DUFFEY E. , 1966. - Spider ecology and habitat structure. - *Frankfurt am Main*, 25 (2) : 45-49. 5
- DUFFEY E. , 1972. - Ecological survey and the arachnologist. - *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, 2 : 29-36. 5
- DUFFEY E. , 1974. - Comparative sampling methods for grassland spiders. - *Bull. British Arachnol. Soc.*, 3 (2), 34-37. 5
- DUFFEY E. , 1975. - Habitat selection by spiders in man-made environments. - *Proc. 6th Int. Arachnol. Congr.*, Amsterdam, 1974 : 53-67. 5
- DUFFEY E. & MORRIS, 1974. - *Grassland Ecology and Wildlife Management*. - Chapman and Hall, London, 280 p.. 3
- EDGAR W.D. , 1969. - Prey and predators of the Wolf spider *Lycosa lugubris*. - *J. Zool.*, 159 : 405-411. 5

- ENDERS F. , 1973. - Selection of Habitat by the Spider *Argiope aurantia* Lucas (Araneidae). - *The American Midland Naturalist*, 90 (1) : 47-55. 5
- ERDELEN M. , 1984. - Bird communities and vegetation structure: I Correlations and comparison of simple diversity indices. - *Oecologia* (Berlin), 61 : 277-284. 6-7
- ESCARRE J. , C. HOUSSARD, M. DEBUSSCHE & J. LEPART, 1983. - Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région Méditerranéenne: Etude de succession dans les garrigues du Montpelliérais. - *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 4 (18) n°3 : 221-239. 3-7
- FAHRIG L. & G. MERRIAM, 1985. - Habitat patch connectivity and population survival. - *Ecology*, 66 (6) : 1762-1768. 2
- FORMAN R.T.T. , 1981. - Interaction among landscape elements : a core of landscape ecology - in THALLINGII S.P. and A.A. de VEER (eds), *Perspectives in Landscape Ecology*, Pudon, Wageningen, pp 57-64. 2
- FORMAN R.T.T. , 1987. - The ethics of isolation, the spread of disturbance and landscape ecology. - in TURNER M.G. (ed.) *Landscape Heterogeneity and Disturbance*, Ecological Studies 64, Springer Verlag New-Yok, pp 213-229. 2
- FORMAN R.T.T. & M. GODRON, 1981. - Patches and structural components for a landscape ecology. - *BioScience*, 31 (10) : 733-740. 2
- FORMAN R.T.T. & J. BAUDRY, 1984. - Hedgerows and hedgerow networks in landscape. - *Environ. Management.*, 8 : 499-510. 2
- FORMAN R.T.T. & M. GODRON, 1986. - *Landscape ecology* - John Wiley & Sons eds., 620p . 2
- FROCHOT B. , 1987. - Synergism in bird communities: a method to measure edge effect. - *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, 8 (2) : 253-258. 2-6
- FULLER R.J. & P.A. WHITTINGTON, 1987. - Breeding bird distribution within Lincolnshire ash-line woodlands: the influence of rides and the woodland edge. - *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, 8 (2) : 259-268. 2-6
- GALLI A.E. , C.F. LECK & R.T.T FORMAN, 1976. - Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in central New-Jersey. - *The Auk.*, 93 : 356-364. 6
- GODRON M. & R.T.T. FORMAN, 1983. - Landscape modification and changing ecological characteristics. - in H.A. Mooney and M. Godron eds. *Disturbance and Ecosystems, Components of response*. Springer-Verlag, New York, 292p. 2

- GOLLEY F.B. , 1987. - Introducing Landscape Ecology. - Landscape Ecology, 1 : 1-3. 2
- GOLLEY F.B. & P.M. GOLLEY, 1988. - Environmental consequences of agricultural policy and practice. - Ecology International (Intecol Bulletin), 16: 1-75. 3
- GREENSTONE H.M. , 1984. - Determinants of web spiders species diversity : vegetation structural diversity vs. prey availability. - Oecologia, 62 : 299-304. 5
- GUYOT G. , 1983. - Manuel sur l'utilisation des brise-vent dans les zones arides. - I.N.R.A., F.A.O. (document provisoire). 3
- HARRIS L.D. , 1984. - The Fragmented Forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. - The University of Chicago Press, Chicago and London, 211p . 1
- HELLIWELL D.R. , 1975. - The distribution of woodland plant species in some Shropshire hedgerows. - Biol. Cons., 7 : 61-72. 7
- HEYDEMANN , 1960. - Verlauf und Abhängigkeit von Spinnen-sukzession im Neuland der Nordseeküste. - Vehr. Deutschen Zool. Ges. Bonn, 431-457. 5
- HOLLANDER J. DEN & H. LOF, 1972. - Differential use of the habitat by *Pardosa pullata* (Clerck) and *Pardosa prativaga* (L.Koch), in mixed population (Araneae, Lycosidae). - Tijdschr. Entomol., 115 (4) : 205-215. 5
- HOPKINS A. & J. WAINWRIGHT, 1989. - Changes in botanical composition and agricultural management of enclosed grassland in upland areas of England and Wales, 1970-86, and some conservation implications. - Biological Conservation, 47 : 219-235. 3-7
- HUHTA V. , 1971. - Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. - Ann. Zool. Fennici., 8 (4) : 483-542. 5
- INOUYE R.S. , N.J. HUNTLY, D. TILMAN, J.R. TESTER, M. STILLWELL & K.C. ZINNEL, 1987. - Old-field succession on a Minnesota sand plain. - Ecology, 68 (1) : 12- 26. 3
- JAMBU M. & M.O. LEBEAUX, 1978. - Classification automatique pour l'analyse des données. - Eds. Dunod, 210p. 4
- JOHNSON W.C. , 1988. - Estimating dispersability of *Acer*, *Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. - Landscape Ecology, 1 : 175-187. 7

- KAJAK A. , 1965. - An analysis of food relations between the spiders - *Araneus cornutus* Clerck and *Araneus quadratus* Clerk- and their prey in meadows. - *Ekol. polska. A*, 13 (32) : 718-764. 5
- KAJAK A. , 1971. - Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. IX. Production and consumption of field layer spiders. - *Ekol. Pol.*, 19 (15) : 197-211. 5
- KAJAK A. , L. ANDRZEJEWSKA & Z. WOJCIK, 1968. - The role of spiders in the decrease of damages caused by *Acridoidea* on meadows - experimental investigations. - *Ekol. Pol.*, 16 (38) : 755-764. 5
- KENT M. & J. BALLARD, 1988. - Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. - *Vegetatio*, 78 : 109-124. 4 - 7
- KOLASA J. , 1989. - Ecological system in hierarchical perspective: Breaks in community structure and other consequences. - *Ecology*, 70: 36-47. 1
- LEFEUVRE J.C. , J. MISSONNIER & Y.ROBERT, 1976. - Caractérisation zoologique, Ecologie animale des Bocages), Rapport de synthèse. - in I.N.R.A., C.N.R.S., E.N.S.A. et Université de Rennes I, Les Bocages: Histoire, Ecologie, Economie, pp 315-326. 3
- LOCKET G.H. & A.F. MILLIDGE, 1951. - British Spiders. - Ray Society, London. Tome 1, 310p. 5
- LOCKET G.H. & A.F. MILLIDGE, 1953. - British Spiders. - Ray Society, London. Tome 2, 449p. 5
- LOCKET G.H. , A.F. MILLIDGE & P. MERRETT, 1974. - British Spiders. - Ray Society, London. Tome 3, 315p. 5
- LONG G. , 1987. - A propos des conséquences écologiques de la déprise d'un nouveau contingent de terres agricoles. - in Conséquences écologiques de la déprise agricole, Séminaire de Florac, Ministère de l'Environnement, S.R.E.T.I.E.. 3
- LOSVIK M.H. , 1988. - Phytosociology and ecology of old hay meadows in Hordaland, Western Norway, in relation to management. - *Vegetatio*, 78 : 157-187. 3.7
- LUCZAK J. , 1963. - Differences in the structure of communities of web spiders in one type of environment (young pine forest). - *Ekol. polska*, 11 (6) : 159-221 . 5
- LUCZAK J. , 1979. - Spiders in agrocenoses. - *Polish Ecological studies*, 5 (1) : 151-200. 5

- LUCZAK J. , 1986. - The distribution of spiders and the structure of their communities under the pressure of agricultural and industry. - Les colloques de l'INRA, N° 36, Impact de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures, Poznan (Pologne), 1985 . 5
- MAC ARTHUR R. & E.O. WILSON, 1967. - The Theory of Island Biogeography 1
- Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MAC CLINTOCK L. , R.F. WHITCOMB & B.L. WHITCOMB, 1977. - Island biogeography and patchy "habitat island" of Eastern Forest : II, Evidence for the value of corridors and minimization of isolation in preservation of biotic diversity. - Ann. Bird., 31 : 6-16. 1
- MAELFAIT J.P. , R. DEKEER & K. DESSENDER, 1987. - The arthropod community of the edge of an intensively grazed pasture. - Communication au 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology, Connectivity in Landscape Ecology, Muenster (FRG). 5-6
- MAELFAIT J.P. & L. BAERT, 1988. - Les araignées sont-elles de bons indicateurs écologiques? - Bull. Soc. Sci. de Bretagne, 59 (1): 485-499. 5
- MAELFAIT J.P. , K. DESSENDER, R. DE KEER & M. POLLET, 1988. - Investigations on the Arthropod Fauna of Grasslands in Environmental Management in Agriculture. - Belhaven Press London, J.R. Park Eds. 260p.. 3-5.6
- MANSOUR F. , D. ROSEN & A. SHULOV, 1980a. - Functional response of the spider *Chiracanthium mildei* (Arachnida : Clubionidae) to prey density. - Entomophaga, 25 (3) : 313-316. 5
- MANSOUR F. , D. ROSEN, A. SHULOV & H.N. PLAUT, 1980b. - Evaluation of spiders as biological control agents of *Spodoptera littoralis* larvae on apple in Israel. - Acta OEcologica - Ecol. Applic., 1 (3) : 225-232. 5
- MANSOUR F. , RICHMAN D.B. & WHITCOMB W.H., 1983. - Spider Management in Agroecosystems : Habitat Manipulation. - Environmental Management, 7 (1) : 43-49 . 3-5
- MERRIAM H.G. , 1984. - Connectivity : a fundamental characteristic of landscape pattern. - Brandt J. & P. Agger (eds), Methodology in landscape ecological research and planning, I, Thème I, Landscape ecological concepts : 5-15, Roskilde University Center, Denmark. 2
- MIDDLETON J. & G. MERRIAM, 1981. - Woodland mice in a farmland mosaic. - Journal of Applied Ecology, 18 : 703-710. 2-6
- MIDDLETON J. & G. MERRIAM, 1983. - Distribution of woodland species in farmland woods. - Journal of Applied Ecology, 20 : 625-644. 6

- MORRIS M.G. , 1971. - The management of grassland for the conservation of invertebrate animals. - Symp. Br. Ecol. Soc., 11 : 527-552. 3-6
- MORSE D.H. & R.S. FRITZ, 1982. - Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. - Ecology, 63 (1): 172-182. 5
- NYFFELER M. , 1982. - Field studies on the ecological Role of spiders as insect predators in agroecosystems (abandoned grassland, meadows and cereal fields). - Thesis, Swiss Federal Institut of Technology, Zurich . 5
- OPDAM P. & A. SCHOTMAN, 1987. - Small woods in rural landscape as habitat islands for woodland birds. - Acta Oecologica. Oecol.Gener., 8 (2) : 269-274. 2-6
- PARK J.R. , 1988. - Environmental Management in Agriculture. - Belhaven Press London, Park J.R. ed., 260p.. 3
- PEET R.K. & O.L. LOUCKS, 1977. - A gradient analysis of Southern Wisconsin Forests. - Ecology, 58: 485-499. 2
- PICTON H.D. , 1979. - The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the northern Rocky Mountains. - Biological Conservation, 15 : 73-79. 1-6
- RICHARDS P.W.N. , 1928. - Ecological notes on the bryophytes of Middlesex. - J. Ecol., 16 : 267-300. 7
- RIECHERT S.E. , 1974. - Thoughts on the Ecological Significance of Spiders. - BioScience, 24 (6) : 352-356. 5
- RINJSDORF A.D. , 1980. - Pattern movement in and dispersal from a Dutch Forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). - Oecologia (Berlin), 45 : 274-281. 6
- RIVARD I. , 1965. - Dispersal of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on soil surface. - Canadian Journal of Zoology, 43 : 465-473. 6
- ROBINSON J.V. , 1981. - The effect of architectural variation in habitat on a spider community : an experimental field study. - Ecology, 62 (1) : 73-80. 5
- RYSZKOWSKI L. & A. KEDZORIA, 1987. - Impact of agricultural landscape structure on energy flow and water cycling. - Landscape Ecology, 1 : 85-94. 2
- S.R.E.T.I.E. , 1987. - Conséquences écologiques de la déprise agricole et du changement d'affectation des terres. - Séminaire de Florac. Comité EGP, Doc. polycopié. 3

- SIMON E. , 1914-1937. - Les Arachnides de France, Tome 6, synopsis général et catalogue des espèces françaises de l'ordre des Araneae. - Encycl. Roret, Mulot éd., Paris. 5 parties, 1298p. 5
- SOUTHWOOD T.R.E. , 1962. - Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. - Biol.Rev., 37 : 171-214. 6
- SOUTHWOOD T.R.E. & H.F. VAN EMDEN, 1967. - A comparison of the fauna of cut and incut grassland. - Z. ang. Ent., 60 : 188-198. 6
- SUNDERLAND K.D. , A.M. FRASER & A.F.G. DIXON, 1986. - Field and laboratory studies on money spiders (Linyphidae) as predators of cereal aphids. - Journal of Applied Ecology, 23 : 433-447. 5
- THALEN D.C.P. , H. POORTER, L.A.P. LOTZ & P. OOSTERVELD, 1987. - Modelling the structural changes in vegetation under different grazing regimes. - In Van Andel et al (eds). Disturbance in Grasslands, Dr Junk Publishers, Dordrecht pp 167-183. 3-7
- TIREL J.C. , 1987. - Intensification hier? Extensification demain? Un essai d'analyse d'images sur des clichés flous. - Doc INRA, Direction des Politiques Régionales, 98p.. 3
- TRETZEL E. , 1952. - Zur Ökologie des Spinnen (Araneae), Autöcologie der Arten im Raum von Erlangen. - S.B. Physik.- Med. Soc., 75 : 36-131. 5
- TURNBULL A.L. , 1973. - Ecology of the true spiders (Araneomorphae) - Ann. Rev. Entomol., U.S.A., 18 : 305-348. 5
- TURNER M.G. , 1987. - Landscape heterogeneity and disturbance. - Ecological Studies 64, Springer Verlag, New-York, 239p.. 2
- USHER M.B. , 1986. - Wildlife Conservation Evaluation. - Chapman and Hall, London, New York, 394p. 1
- VIVIER M. & J. BAUDRY, 1988. - Fermes herbagères et prairies de l'ithisme du Cotentin. - INRA Publications, 217p.. 3
- VUGTS H.F. & W.K.R.E. VAN WINGERDEN, 1976. - Meteorological aspects of aeronautic behaviour of spiders. - Oikos, 27 : 433-444. 5
- WEBB N.R. , R.T. CLARKE & J.T. NICHOLAS, 1984. - Invertebrate diversity on fragmented *Calluna*-heathland : effect of surrounding vegetation. - Journal of Biogeography, 11 : 41-46. 6
- WEGNER J.F. & G. MERRIAM, 1979. - Movements by birds and small mammals between a wood and adjoining farmland habitats. - Journal of Applied Ecology, 16 : 349-358. 6

- WIEHLE H. , 1931. - Araneidae. - Tierwelt Deutschlands, VI : 1-136. 5.
- WIEHLE H. , 1937. - Theridiidae oder Haubennetzspinnen (Kugelspinnen).
- Tierwelt Deutschlands, VIII : 1-286. 5
- WIEHLE H. , 1953. - Tierwelt Deutschlands Spinnentiere oder
Arachnoidea. - G. Fischer ed. Iena : 1-150. 5
- WIEHLE H. , 1956. - Linyphidae (Baldachinspinnen). - Tierwelt
Deutschlands, X : 1-337. 5
- WIEHLE H. , 1960. - Micryphantidae (Zwergspinnen). - Tierwelt
Deutschlands, XI : 1-629. 5
- WIEHLE H. , 1963. - Tetragnathidae. - Tierwelt Deutschlands, XII :
1-84. 5
- YEARGAN K.V. , 1975. - Factors influencing the aerial dispersal of
spiders (Arachnida : Araneida). - Journal of Kansas Entomological
Society, 48 (3) : 403-408. 5
- YSNEL F. & A. CANARD, 1986. - Réflexions sur les cycles vitaux des
Araignées européennes, l'exemple des araignées à toiles
géométriques. - Mém. Soc. r. Belge Ent., 33: 213-222. 5