



HAL
open science

Diversité et structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière

Philippe Bonneil

► To cite this version:

Philippe Bonneil. Diversité et structure des communautés de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine dans un contexte de conversion vers la futaie régulière. *Ecologie, Environnement*. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2005. Français. NNT: . tel-00123727

HAL Id: tel-00123727

<https://theses.hal.science/tel-00123727>

Submitted on 10 Jan 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (PARIS)



 Cemagref

N° attribué par la bibliothèque

/ / / / / / / / / / / / / / / /

THESE

pour obtenir le grade de

Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris

Discipline : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

Philippe BONNEIL

le 24 juin 2005

**Diversité et structure des communautés
de Lépidoptères nocturnes en chênaie de plaine
dans un contexte de conversion vers la futaie régulière**

devant le jury suivant :

M. Didier ALARD	Professeur, Université de Bordeaux 1	(Rapporteur)
M. Laurent BERGES	Ingénieur-Chercheur, Cemagref, Nogent/Vernisson	(Encadrant de thèse)
M. Jean-Marie BETSCH	Professeur, Muséum, Paris	(Directeur de thèse)
M. Emmanuel CASTELLA	Maître d'enseignement et de recherche, Université de Genève	(Rapporteur)
M. Romain JULLIARD	Maître de conférences, Muséum, Paris	(Examineur)
Mme Myriam LEGAY	Ingénieur du GREF, Office National des forêts, Fontainebleau	(Examineur)

Goussier

" Devant ces paysages si grandioses où la Nature expose ses merveilles, il devrait parfois nous suffire de l'admirer au lieu d'être perturbés par un désir inextinguible de tout connaître et de tout expliquer "

Lucien Briet (1860-1921), admirant le canyon d'Ordesa (Aragon, Pyrénées espagnoles) en 1904.

Témoin du pillage qu'étaient en train d'exercer certains botanistes et chasseurs sur le patrimoine naturel du site, Lucien Briet, avec l'aide du Marquis de Villaviciosa, alerta les autorités, ce qui conduisit à la création du Parc National de Ordesa-Monte Perdido par décret du 23 août 1918 signé par le roi Alphonse XIII.

Scène de couverture (aquarelle) et dessin au crayon (*Lymatria monacha*) de Gérald Goujon.

RESUME

La gestion forestière durable nécessite d'évaluer l'impact des traitements et des pratiques sylvicoles sur la biodiversité. Dans les forêts domaniales françaises, les anciens taillis-sous-futaie de chêne sont convertis vers la futaie régulière dont la surface s'agrandit, et sont donc voués à disparaître dans les décennies à venir.

Dans ce contexte, nous avons étudié l'impact à court terme de deux types de coupes d'intensités différentes (la coupe d'ensemencement et la coupe d'éclaircie), ainsi que la succession et la reconstitution des communautés de macro-Lépidoptères nocturnes au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière, en référence aux anciens taillis-sous-futaie. Une deuxième partie aborde le rôle des caractéristiques dendrométriques, structurales et floristiques du peuplement forestier. Les travaux, menés en forêt domaniale de Montargis (45), ont nécessité une mise au point de la méthode d'échantillonnage pour comparer de manière synchronique 6 stades sylvicoles (incluant celui d'avant conversion) répartis parmi 35 sites. Les analyses ont porté sur la communauté entière, sur des groupes écologiques et biologiques définis *a priori* (selon l'habitat, le type et le nombre de plantes-hôtes consommées, le stade hivernant et la capacité de dispersion) et sur les espèces suffisamment fréquentes. Les réponses sont perçues à travers les variations de richesse spécifique, d'abondance absolue et de composition en espèces.

La coupe d'ensemencement, de forte intensité et initiatrice du cycle sylvicole, entraîne rapidement une modification profonde des communautés et la chute de la richesse spécifique et de l'abondance totales. La coupe d'éclaircie, de faible intensité, ne modifie pas la richesse et l'abondance totales et très peu la composition spécifique. Au cours du cycle sylvicole, la composition spécifique évolue pour se rapprocher, en jeune futaie vers 110 ans, de la composition d'origine. La richesse et l'abondance totales augmentent dans les stades jeunes pour atteindre un maximum en bas-perchis vers 45 ans puis tendent à diminuer légèrement jusqu'en jeune futaie où leurs valeurs d'origine sont retrouvées. La majorité des espèces est indifférente à la coupe et au cycle mais les autres ont des réponses contrastées. Les réponses des groupes étudiés suivent celle de la communauté entière, y compris pour les espèces supposées favorisées par la coupe (espèces de milieux ouverts, espèces liées aux herbacées). Néanmoins des tendances permettent de classer les espèces en deux groupes. Les espèces les plus défavorisées par la coupe d'ensemencement à court et à long terme sont les forestières, celles liées aux ligneux, les monophages, celles hivernant au stade d'œuf et les Geometridae, moins aptes à la dispersion. Les espèces les moins défavorisées sont les eurytopes, celles liées aux herbacées, les polyphages, celles hivernant au stade de chenille et les Noctuidae, plus aptes à la dispersion. La surprenante similarité des réponses des groupes (sauf pour les espèces lichénophages) à la coupe d'ensemencement peut être expliquée par un renseignement des traits d'espèce peu fiable et, au stade de régénération, par une plus faible détectabilité, des conditions micro-climatiques défavorables, une mauvaise qualité du feuillage, une prédation et un parasitisme élevés. Nous pensons que l'envergure moyenne des individus ne reflète pas la capacité de dispersion mais pourrait être liée au volume de vol disponible.

Dans les peuplements âgés, la richesse des Lépidoptères est liée positivement à la richesse floristique du sous-bois, mais sur l'ensemble des stades sylvicoles la richesse totale augmente avec l'hétérogénéité structurale du peuplement forestier (nombre de strates, recouvrement de la strate arbustive). La composition spécifique est aussi particulièrement liée à la richesse floristique du sous-bois.

Dans les limites de l'étude, la conversion ne semble pas menacer la diversité des Lépidoptères nocturnes. Toutefois, si les tendances observées se confirmaient, la deuxième moitié du cycle de futaie régulière serait défavorable aux espèces forestières et à celles ayant une faible capacité de dispersion.

Mots-clés : Lepidoptera - biodiversité - forêt tempérée feuillue - coupe forestière - perturbation - cycle sylvicole - groupe écologique

ABSTRACT

Diversity and structure of moth communities in lowland oak forest in the context of conversion into even-aged high forest

Sustainable management of forests requires to evaluate silvicultural treatments and forestry practices consequences on biodiversity. In french state forests, oak coppice with standards are doomed to disappear within a few decades because of its conversion to even-aged high forests which area increases.

Therefore, short term consequences of two types of felling (regeneration felling and thinning), succession and recovery (in reference to stands still waiting in conversion) of moth communities (Lepidoptera) were studied. Responses to forest stand characteristics were also analysed. The study was carried out in the Montargis state forest. The sampling protocol was improved thank to a first year. According to a synchronic approach, moths were captured on 35 sites representing 6 silvicultural stages including the before-conversion stage. Analyses focused on the whole community, several ecological groups (based on habitat preferences, type and number of host-plants, overwintering stage and dispersion ability) and relatively frequent species. Studied variables are species richness, absolute abundance and species composition.

The regeneration felling, an intensive felling method which starts the even-aged high forest cycle, highly modified the community composition and led to a fall in species richness et abundance. Thinning, a less disturbance type, did not change species richness et abundance nor the species composition. Along the forest cycle, species composition, recovered in the young high forest at about 110 years. Species richness and abundance increase in the young stages and reached a maximum in pole stage, at about 45 years followed by a trend to a decrease until young high forest. The majority of species were indifferent to felling and forest cycle, but affected species showed contrasting responses. Responses of studied groups are similar to those of the community, even for the open-habitat species and species feeding on herbaceous plants. Nevertheless, observed trends allowed species classification in two groups. The more penalized species were : forest species, species feeding on trees and shrub, monophagous species, species overwintering as eggs and species of Geometridae, which are poor disperser. Less penalized species are : eurytopic species, species feeding on herbaceous plants, polyphagous species, species overwintering as larvae and species of Noctuidae which are good disperser. Surprising similar responses of groups following regeneration felling (except species feeding on lichens) could be explained by : misinformation on species traits and, in the regeneration stage, on a fewer detectability of species, unfavourable micro-climatic conditions, poor foliage quality, high predation and high parasitism. Wing span was probably less linked with species dispersion ability then with the volume available for flying.

In the aged stands, species richness of moths was positively correlated with plant species richness, but in the overall, species richness increased with stand structural heterogeneity. Species composition was especially correlated with plant species richness.

Within study constraints, conversion to the even-aged high forest did not seem to threaten moth diversity. However if the observed trends were confirmed in the second half of forest cycle, forest species and poorly dispersing species would be penalized.

Key-words : Lepidoptera - biodiversity - deciduous temperate forest - disturbance - silvicultural felling - forest cycle - perturbation - ecological group

REMERCIEMENTS

Au professeur Jacques Lhonoré pour avoir initié ce sujet de thèse, pour m'avoir accueilli sur le domaine des Barres, pour m'avoir initié à l'identification des Lépidoptères et pour m'avoir encadré en tant que directeur de thèse jusqu'à son décès brutal en décembre 2003.

J'ai l'immense plaisir d'adresser mes plus sincères remerciements :

à Jean-Marie Betsch pour avoir accepté de diriger administrativement cette thèse,

à Laurent pour avoir repris *in-extremis* mon encadrement, sans être spécialiste des insectes et malgré la multitude d'autres contraintes dont il est accablé,

à Didier Alard et Emmanuel Castella pour avoir accepté d'être les rapporteurs de la thèse,

à Myriam Legay et Romain Julliard pour avoir accepté d'en être les examinateurs,

aux membres du comité de thèse pour leur conseils avisés de début de thèse : Thierry Boulonier, Bernard Frochot, Pascal Jarret, Anne laybourne, Marc Meyer et Olivier Pichard. En particulier, merci à Thierry pour sa gentillesse et son dynamisme, pour m'avoir consacré du peu de temps dont il dispose et pour m'avoir initié aux méthodes de capture-recapture,

aux collègues et amis qui ont relu mon travail et m'ont conseillé de manière constructive. En particulier merci à Manue et Christophe pour toutes ces discussions enrichissantes et pour avoir préparé le terrain avant moi !!!

aux autres membres de l'équipe et du Cemagref de Nogent pour leur soutien, leur bonne humeur permanente et la bonne ambiance qui règne par ici.

à Gillou, Françoise et Dominique pour leur aide au quotidien et leur grande gentillesse.

Cette thèse n'aurait pas abouti sans l'aide que j'ai pu recevoir sur le terrain ou au labo. Merci tout particulièrement à Véro pour m'avoir accompagné au tout début de la thèse, sur le terrain, au labo, dans la mise au point des relevés ..., pour son aide de tous les instants et pour tout le reste. Merci à Carl, à Laurène (un stage en pleine canicule en plus ...), à Fred, à Yann, à Christophe, à Pierre-André et à Fanny bien sûr, pour leur aide sur le terrain.

Je remercie également le personnel de l'Office National des Forêts de Montargis qui a permis l'exploration scientifique de la forêt et qui a fourni des informations précieuses sur les parcelles prospectées, en particulier François Chieze et Gilles Deboisse.

Je ne saurais jamais assez remercier toutes les personnes qui ont su rendre mon séjour dans ce plat pays des plus agréables jusqu'à oublier (presque, mais vraiment à peine !) les montagnes catalanes. C'est quand vous voulez pour que je vous accompagne sur les hauteurs et dans les vallées pyrénéennes !

Les illustrations de cette thèse sont dues à Gérard Goujon que j'encourage à aller plus loin et que je remercie grandement pour tous les bons moments en sa compagnie.

Au "Canigó" qui a été mon phare, au loin, pour éviter que je ne me perde et ne me noie dans les affres de cette thèse. Aux Pyrénées qui ont occupé mes rêves. Au pays catalan : "*sempre endavant*" !

A mes parents pour m'avoir permis de réaliser toutes ces années d'études et de faire ce qui me passionne (ça commence à faire long là, non ?), pour avoir toujours été là et pour ce qu'ils m'ont permis de devenir.

Et à Fanny pour avoir supporté mes humeurs pendant cette fin de thèse, pour m'avoir fait la cuisine quasiment tous les jours, pour m'avoir encouragé, et pour tant d'autres choses encore ...

Et puis merci à tous mes amis de par le monde pour leurs encouragements, en particulier Thomas, Corine et Anne !

SOMMAIRE

RESUME	5
ABSTRACT	6
REMERCIEMENTS	8
SOMMAIRE	11
INTRODUCTION GENERALE	19
I DE LA QUESTION DE SOCIETE AUX QUESTIONS ET HYPOTHESES DE RECHERCHE	23
I.1 DE LA CONSERVATION A CELLE DE LA COMPREHENSION	25
I.2 IMPACT DE LA GESTION FORESTIERE SUR LA BIODIVERSITE : LE CAS DE LA FUTAIE REGULIERE	26
<i>I.2.1 La futaie régulière : un mode de gestion controversé</i>	26
<i>I.2.2 La futaie régulière : un mode de gestion en expansion dans les chênaies</i>	27
I.2.2.1 La futaie régulière de chêne en France	27
I.2.2.2 Taillis-sous-futaie vs futaie régulière.....	28
I.2.2.3 Importance de la conversion et des peuplements transitoires	29
<i>I.2.3 Quelles conséquences pour la biodiversité de la conversion vers la futaie régulière?</i>	30
I.3 QUELS INDICATEURS POUR EVALUER L'IMPACT DE LA GESTION FORESTIERE SUR LA BIODIVERSITE ?.....	30
<i>I.3.1 L'identification d'indicateurs : une nécessité pour la gestion</i>	30
<i>I.3.2 L'étude de plusieurs groupes taxonomiques est pourtant indispensable</i>	32
<i>I.3.3 Intérêt et choix des Lépidoptères nocturnes</i>	33
I.3.3.1 Un ordre diversifié	33
I.3.3.2 Importance dans l'écosystème forestier	33
I.3.3.3 Un groupe sensible aux changements environnementaux	34
I.3.3.4 Un groupe encore peu étudié dans l'évaluation de l'impact de la gestion forestière.....	34
I.4 QUESTIONS ET STRATEGIE DE LA THESE	35
<i>I.4.1 Questions de recherche</i>	35
<i>I.4.2 Positionnement scientifique</i>	35
<i>I.4.3 Approche et niveau d'étude choisis</i>	37
I.5 CONTEXTE THEORIQUE DE LA THESE.....	37
<i>I.5.1 Le concept de perturbation</i>	37
I.5.1.1 Définition d'une perturbation	37

I.5.1.2 Rôle des perturbations dans la structure et la diversité des communautés	38
I.5.1.2.1 L'hypothèse de perturbation intermédiaire	38
I.5.1.2.2 Le concept de dynamique des taches	39
I.5.2 <i>Le rôle des perturbations en forêt</i>	40
I.5.2.1 Les perturbations naturelles et la dynamique forestière	40
I.5.2.2 Les perturbations par coupes en forêt gérée.....	42
I.5.3 <i>Traits d'espèces et perturbation</i>	43
I.5.3.1 Stratégies de traits d'espèces et modèle d'habitat	43
I.5.3.2 Traits d'espèces de Lépidoptères et perturbation.....	45
I.6 ETAT DE L'ART SUR L'EFFET DES COUPES ET DE LA SUCCESSION CONSECUTIVE SUR LES LEPIDOPTERES.....	47
I.6.1 <i>Le contexte</i>	47
I.6.2 <i>Effet des coupes à court terme sur la richesse, l'abondance et la diversité</i>	47
I.6.2.1 En forêt tropicale.....	47
I.6.2.2 En forêts boréales et tempérées.....	48
I.6.3 <i>Effet des coupes sur la composition</i>	49
I.6.3.1 En forêt tropicale.....	49
I.6.3.2 En forêts boréale et tempérée.....	49
I.6.4 <i>Evolution au cours de la succession végétale</i>	50
I.6.4.1 Evolution de la richesse spécifique, de l'abondance et de la diversité	51
I.6.4.2 Evolution de la composition, des groupes écologiques et des traits d'espèces	52
I.6.4.3 Reconstitution de la diversité ou de la structure des communautés après perturbation	53
I.7 ETAT DE L'ART SUR LES FACTEURS AFFECTANT LA DIVERSITE ET LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE LEPIDOPTERES	54
I.7.1 <i>Généralités</i>	54
I.7.2 <i>Rôle de la richesse et de la diversité de la végétation</i>	55
I.7.3 <i>Rôle de l'hétérogénéité de la structure de la végétation</i>	56
I.7.4 <i>Rôle de la composition floristique</i>	57
I.8 FORMULATIONS DES HYPOTHESES A TESTER	58
I.8.1 <i>Choix des traits écologiques et biologiques des Lépidoptères étudiés</i>	58
I.8.2 <i>Récapitulatif des questions et hypothèses</i>	59
II MATERIEL ET METHODES.....	63
II.1 DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE	65
II.1.1 <i>Situation</i>	65
II.1.2 <i>Climatologie</i>	65
II.1.3 <i>Géologie et pédologie</i>	66
II.1.4 <i>Composition</i>	66

II.1.5 Historique et gestion.....	66
II.2 LE PLAN D'ECHANTILLONNAGE	66
II.3 METHODOLOGIE D'ECHANTILLONNAGE DES LEPIDOPTERES.....	69
II.3.1 Le piégeage lumineux.....	69
II.3.2 Configuration spatiale et temporelle des piégeages.....	71
II.3.2.1 Configuration des piégeages en 2002 et problèmes techniques rencontrés.....	71
II.3.2.2 Vérification des différences de détectabilité entre stades sylvicoles et des variations entre nuits	72
II.3.2.2.1 Variations inter-nuits	73
II.3.2.2.2 Détectabilité selon les stades	73
II.3.2.2.3 Vérification de l'hypothèse de communauté close	74
II.3.2.2.4 Vérification de l'ajustement des données de capture au modèle Mh.....	74
II.3.2.3 2003 : configuration définitive	75
II.4 TRI ET IDENTIFICATION DES LEPIDOPTERES	76
II.5 MESURE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	77
II.6 DEFINITION ET RENSEIGNEMENT DES TRAITS ECOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES ESPECES	78
II.7 METHODES D'ANALYSE.....	79
II.7.1 Les variables à expliquer.....	80
II.7.1.1 Richesse spécifique et abondance à l'échelle α	80
II.7.1.2 Richesse spécifique à l'échelle γ	80
II.7.1.3 Composition en espèces.....	80
II.7.1.4 L'envergure moyenne.....	82
II.7.2 Les variables explicatives.....	82
II.7.2.1 Les variables du plan d'échantillonnage	82
II.7.2.1.1 Effet de la coupe d'ensemencement à court et à plus long terme	82
II.7.2.1.2 Effet de la coupe d'éclaircie	83
II.7.2.2 Les variables environnementales.....	83
II.7.3 Analyse de l'effet des coupes d'ensemencement et d'éclaircie.....	84
II.7.3.1 Effets sur la richesse, l'abondance et l'envergure moyennes par relevé ou par site	84
II.7.3.2 Effets sur la richesse spécifique cumulée globale	85
II.7.3.3 Effets sur la composition en espèces	86
II.7.3.4 Espèces caractéristiques d'un stade sylvicole	87
II.7.3.5 Effets sur l'abondance des espèces.....	88
II.7.4 Analyse de l'effet des variables environnementales	88
II.7.4.1 Effet des variables environnementales sur la richesse spécifique globale, par famille ou par groupe	89
II.7.4.2 Effet des variables environnementales sur la composition en espèces.....	89

II.7.5 Logiciels utilisés	90
III RESULTATS	91
III.1 RESULTATS GENERAUX	93
III.1.1 Résultats généraux pour 2002.....	93
III.1.2 Différences de détectabilité entre stades sylvicoles et variations entre nuits	93
III.1.2.1 Variations inter-nuits.....	94
III.1.2.2 Détectabilité selon les stades.....	95
III.1.2.3 Vérification de l'hypothèse de communauté close	95
III.1.2.4 Vérification de l'ajustement des données de capture au modèle Mh.....	96
III.1.3 Résultats généraux pour 2003.....	96
III.1.4 Effet du stade sylvicole et de la période de piégeage sur l'ensemble du jeu de données.....	100
III.1.4.1 Effet du stade sylvicole sur la richesse et l'abondance par relevé	100
III.1.4.2 Effet de la période de piégeage sur la richesse et l'abondance par relevé ...	100
III.1.4.3 Interaction entre le stade sylvicole et la période de piégeage sur la richesse et l'abondance par relevé	103
III.2 EFFET DE LA COUPE D'ENSEMENCEMENT A COURT ET LONG TERME	105
III.2.1 Effet à court terme (~ 30 ans)	105
III.2.1.1 Richesse et abondance totales par site et/ou relevé.....	105
III.2.1.2 Richesse γ totale	105
III.2.1.3 Composition des communautés.....	108
III.2.1.3.1 Composition globale en espèces	108
III.2.1.3.2 Richesse et abondance par famille	110
III.2.1.3.3 Richesse et abondance par groupe écologique et biologique	110
III.2.1.3.4 Réponse par espèce à la coupe	113
III.2.1.3.5 Espèces caractéristiques	113
III.2.2 Evolution et reconstitution au cours du cycle de FR	118
III.2.2.1 Richesse et abondance totales par site et/ou relevé.....	118
III.2.2.2 Richesse γ totale	118
III.2.2.3 Composition des communautés.....	118
III.2.2.3.1 Composition globale en espèces	118
III.2.2.3.2 Richesse et abondance par famille	119
III.2.2.3.3 Richesse et abondance par traits écologiques et biologiques.....	120
III.2.2.3.4 Réponse par espèces.....	122
III.2.2.3.5 Espèces caractéristiques	123
III.3 EFFET DE LA COUPE D'ECLAIRCIE A COURT TERME.....	124
III.3.1 Effet sur la richesse et l'abondance totale par site et/ou par relevé.....	124
III.3.2 Effet sur la richesse γ totale	124

III.3.3	<i>Effet sur la composition des communautés</i>	126
III.3.3.1	Composition globale en espèces	126
III.3.3.2	Richesse et abondance par famille	126
III.3.3.3	Richesse et abondance par groupes écologiques et biologiques	127
III.3.3.4	Abondance par espèce	127
III.4	EFFET DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	129
III.4.1	<i>Caractéristiques des variables environnementales par stade</i>	129
III.4.2	<i>Effet sur les richesses spécifiques</i>	131
III.4.2.1	Au niveau de l'ensemble des peuplements forestiers	131
III.4.2.1.1	Effet sur la richesse spécifique globale	131
III.4.2.1.2	Effet sur la richesse spécifique des deux familles principales	131
III.4.2.1.3	Effet sur la richesse spécifique par groupes écologiques	134
III.4.2.2	Au niveau des peuplements forestiers âgés de plus de 40 ans	135
III.4.2.2.1	Effet sur la richesse spécifique globale	135
III.4.2.2.2	Effet sur la richesse spécifique des Geometridae et des Noctuidae	138
III.4.2.2.3	Effet sur la richesse spécifique par groupes écologiques	138
III.4.2.3	Au niveau des peuplements forestiers jeunes (<35 ans)	139
III.4.3	<i>Effet sur la composition en espèces</i>	139
IV	SYNTHESE ET DISCUSSION	145
IV.1	LIMITES ET APPORTS METHODOLOGIQUES	147
IV.1.1	<i>Efficacité et validité de la stratégie d'échantillonnage</i>	148
IV.1.1.1	Validité des captures par piège lumineux	148
IV.1.1.2	Validité de la stratégie d'échantillonnage	150
IV.1.1.2.1	Les résultats généraux concordent avec ceux d'autres études	150
IV.1.1.2.2	La concentration des piégeages sur les 3 mois d'été permet de capturer la majorité de la diversité de Lépidoptères mais l'effet saisonnier doit être pris en compte	151
IV.1.2	<i>Amélioration de la méthodologie d'échantillonnage</i>	152
IV.2	REPNSES DES COMMUNAUTES DE LEPIDOPTERES NOCTURNES AUX COUPES ET AU CYCLE DE FUTAIE REGULIERE	158
IV.2.1	<i>Quel est l'impact à court terme de la coupe d'ensemencement ?</i>	158
IV.2.1.1	La coupe d'ensemencement modifie fortement la diversité et la composition locales des communautés de Lépidoptères	158
IV.2.1.2	La coupe affecte négativement la moitié des familles de macro-Hétérocères	160
IV.2.1.3	La coupe d'ensemencement affecte négativement quasiment tous les groupes écologiques et biologiques	160
IV.2.1.3.1	La coupe affecte particulièrement les espèces forestières	161

IV.2.1.3.2 La coupe affecte particulièrement les espèces liées aux ligneux et celles généralistes pour le type de plante-hôte	162
IV.2.1.3.3 La coupe affecte particulièrement les espèces monophages	163
IV.2.1.3.4 La coupe affecte essentiellement les espèces hivernant au stade d'œuf	164
IV.2.1.3.5 La coupe ne modifie pas immédiatement la taille moyenne des individus	165
IV.2.1.3.6 Conclusion sur la réponse des groupes écologiques et biologiques à l'effet à court terme de la coupe d'ensemencement	166
<i>IV.2.2 Les communautés évoluent-elles au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière ?</i>	<i>166</i>
IV.2.2.1 La richesse, l'abondance et la composition globales en espèces évoluent le long du cycle sylvicole	166
IV.2.2.2 La structure de la communauté évolue au cours du cycle sylvicole	167
IV.2.2.2.1 Les familles répondent différemment au cycle sylvicole	167
IV.2.2.2.2 Les espèces forestières sont plus tardives que les autres	170
IV.2.2.2.3 Les espèces liées aux ligneux ont un profil plus tardif	170
IV.2.2.2.4 Les espèces monophages ont un profil successional plus tardif	171
IV.2.2.2.5 Profils des groupes d'espèces selon leur stade hivernant	172
IV.2.2.2.6 L'envergure moyenne augmente au cours du cycle	173
<i>IV.2.3 Comment se reconstituent les communautés après la coupe d'ensemencement ?</i>	<i>174</i>
<i>IV.2.4 Quel est l'impact à court terme de la coupe d'éclaircie ?</i>	<i>176</i>
IV.2.4.1 La coupe d'éclaircie ne modifie pas les communautés de Lépidoptères nocturnes	176
IV.2.4.2 Vérification des hypothèses sur la réponse des groupes écologiques et biologiques à la coupe d'éclaircie	176
IV.3 DISCUSSION DES PATRONS DE REPONSE OBSERVES	177
<i>IV.3.1 Les groupes écologiques pourraient être mal renseignés</i>	<i>178</i>
<i>IV.3.2 Au stade de régénération : des résultats surprenants</i>	<i>178</i>
IV.3.2.1 La détectabilité est plus faible au stade de régénération	179
IV.3.2.2 Les conditions micro-climatiques seraient moins favorables au stade de régénération	179
IV.3.2.3 La qualité du feuillage pourrait être moins bonne sur les arbres âgés du stade de régénération	179
IV.3.2.4 Les ennemis naturels pourraient être plus nombreux au stade de régénération	180
<i>IV.3.3 L'envergure reflète-t-elle vraiment la capacité de dispersion des espèces ?</i>	<i>181</i>
<i>IV.3.4 Traits d'espèces et réponse aux perturbations par la coupe</i>	<i>181</i>

IV.4 LA RICHESSE ET LE RECOUVREMENT DE LA VEGETATION DU SOUS-BOIS, ET LA STRUCTURE DU PEUPEMENT FORESTIER ECLAIRENT-ELLES LES PATRONS DE REPONSES A LA COUPE ET AU CYCLE SYLVICOLE ?	183
<i>IV.4.1 Sur l'ensemble des peuplements, la richesse totale est liée à l'hétérogénéité de la structure du peuplement forestier</i>	183
<i>IV.4.2 La composition en espèces et la richesse totale sont liées à la richesse floristique du sous-bois dans les peuplements de plus de 40 ans</i>	184
<i>IV.4.3 L'influence de la structure du peuplement forestier et de la richesse floristique dépendrait de l'avancement dans le cycle sylvicole</i>	185
<i>IV.4.4 Influence des variables environnementales sur la richesse des familles principales et des groupes écologiques</i>	187
IV.4.4.1 Richesse des Geometridae et des Noctuidae.....	187
IV.4.4.2 Richesse des espèces selon le preferendum d'habitat.....	187
IV.4.4.3 Richesse des espèces selon leur type de plante-hôte.....	188
IV.5 COMPARAISONS AVEC LES PATRONS DE REPONSE D'AUTRES GROUPES TAXONOMIQUES	190
<i>IV.5.1 Effet des coupes de forte intensité</i>	190
<i>IV.5.2 Evolution le long d'une succession</i>	191
IV.6 IMPLICATIONS ET PERSPECTIVES POUR LA GESTION FORESTIERE	193
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	197
CONCLUSIONS	197
PERSPECTIVES	201
BIBLIOGRAPHIE	205
LISTE DES FIGURES	229
LISTE DES TABLEAUX	231
ANNEXES	235

INTRODUCTION GENERALE

Mise en avant par les scientifiques et largement diffusée par des manifestations et conférences nationales et internationales, la conservation de la biodiversité est aujourd'hui une nécessité de première urgence, y compris dans les écosystèmes forestiers. De nombreux pays comme la France se sont engagés pour une gestion forestière durable. Ceci implique notamment un double enjeu : la production de bois et la conservation de la biodiversité. Cet enjeu nécessite en particulier d'évaluer l'impact des pratiques de gestion actuelles ou nouvelles sur la biodiversité, afin de trouver le ou les traitement(s) sylvicole(s) répondant le mieux à l'objectif de conservation tout en subvenant aux besoins économiques.

En France, les chênaies de plaine, traitées traditionnellement en taillis-sous-futaie, sont progressivement converties en futaies régulières depuis environ un siècle. Une partie des forêts soumises (domaniales et communales) est constituée de peuplements forestiers transitoires (anciens taillis-sous-futaie) en attente de conversion (31 % environ de la surface des forêts feuillues domaniales et 43 % des surfaces feuillues autres que domaniales ; source : service "aménagement" de la Direction Technique de l'ONF in Richard, 2004), une autre partie est constituée de peuplements en conversion et de peuplements de futaie régulière à un stade plus ou moins avancé du cycle sylvicole (62 % de la surface de la chênaie atlantique domaniale, in Jarret, 2004). La conversion se traduit par un changement du régime de perturbation (taille, intensité et fréquence des coupes) dont l'effet sur la biodiversité doit être évalué (Bergès, 2004). En particulier, les effets à court terme de la coupe d'ensemencement de forte intensité, initiatrice de la conversion, et des coupes d'amélioration de faible intensité doivent être évalués. A plus long terme, l'évolution de la diversité au cours du cycle sylvicole et la reconstitution des communautés d'origine doivent être étudiées.

Les Lépidoptères nocturnes constituent un groupe diversifié, dont le rôle écologique est important dans les écosystèmes forestiers. Ils sont réputés sensibles aux perturbations environnementales et par conséquent considérés comme de bons indicateurs de la dégradation des écosystèmes (Holloway, 1985 ; Intachat et Holloway, 2000 ; Summerville *et al.*, 2004). Pourtant, la réponse de ce groupe aux perturbations par les coupes forestières a été peu étudiée, en particulier dans les forêts tempérées (Summerville et Crist, 2002).

Le premier objectif de la thèse est de décrire la réponse de la diversité et de la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes à deux types de coupes :

- la coupe d'ensemencement de forte intensité, suivie de deux ou trois coupes secondaires et d'une coupe définitive, aboutissant à la suppression de la strate arborée en l'espace de 15 ans et initiant le cycle de la futaie régulière ;

- la coupe d'éclaircie de faible intensité appliquée à partir du stade de perchis en futaie régulière.

La réponse est perçue à deux échelles temporelles :

- à court terme pour les deux types de coupes (jusqu'à une trentaine d'années);
- à plus long pour la coupe d'ensemencement (jusqu'à une centaine d'années).

L'évolution des communautés est donc étudiée le long de la première moitié du cycle de la futaie régulière, avec une attention particulière sur leur reconstitution vers les communautés des peuplements transitoires d'avant coupe d'ensemencement.

Le deuxième objectif est d'analyser les liens entre la diversité et la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes et les caractéristiques du peuplement forestier (dendrométriques, floristiques, structure) afin de préciser les facteurs qui contrôlent la dynamique des communautés.

La diversité des Lépidoptères nocturnes est appréhendée à l'échelle de la communauté. L'espèce est l'unité élémentaire (diversité spécifique) et nous avons également considéré les groupes d'espèces partageant la même écologie ou les mêmes traits biologiques (diversité écologique), ainsi que la composition en espèces.

Les deux champs disciplinaires auxquels se rattache la thèse sont ceux de l'écologie des communautés et, en partie, de la biologie de la conservation. L'approche est plutôt descriptive dans le sens où elle ne teste pas directement les mécanismes à l'origine des patrons observés. D'une part, plusieurs hypothèses sur les patrons attendus sont formulées à partir des connaissances existantes et testées. D'autre part, les liens entre la richesse et la composition des communautés, et les variables de l'environnement susceptibles de les contrôler sont analysés par corrélation. Les patrons observés peuvent ainsi générer des explications quant aux mécanismes qui sont à leur origine.

En forêt tempérée gérée, peu d'études se sont penchées sur les communautés de Lépidoptères nocturnes alors qu'un nombre relativement important a lieu en forêts tropicales et boréales, notamment en lien avec la gestion ou les perturbations anthropiques. Néanmoins, une revue bibliographique dans ces forêts suggère que ces communautés sont affectées par les coupes de forte intensité (coupes rases) (Atlegrim et Sjöberg, 1996b ; Summerville et Crist, 2002 ; Thomas, 2002 ; Mönkkonen et Mutanen, 2003). L'effet des coupes d'intensité moyenne ou faible (coupes sélectives) est plus nuancé : sur la richesse et l'abondance, il est nul ou légèrement positif, allant dans le sens de l'hypothèse des perturbations intermédiaires de Connell (1978) (Atlegrim et Sjöberg, 1996b ; Summerville et Crist, 2002 ; Thomas, 2002). Dans tous les cas, la composition en espèces est modifiée (Atlegrim et Sjöberg, 1996b ; Summerville et Crist, 2002 ; Thomas, 2002). Les hypothèses sur les facteurs affectant ces changements au niveau local concernent les effets directs ou indirects de la structure du

peuplement forestier ainsi que la diversité et la composition des plantes-hôtes (Atlegrim et Sjoberg, 1996b ; Holl, 1996 ; Usher et Keiller, 1998 ; Summerville et Crist, 2002).

Les principales hypothèses développées dans ce travail sont les suivantes :

- la coupe d'ensemencement de forte intensité constitue une perturbation pour les communautés de Lépidoptères nocturnes ;
- la coupe d'éclaircie n'a pas ou peu d'effet sur ces communautés ;
- la coupe d'ensemencement initie une succession forestière au cours de laquelle évoluent les communautés de Lépidoptères nocturnes ;
- les communautés sont déterminées par les caractéristiques de leur habitat, dont la structure et la richesse floristique (sous-bois, arbres et arbustes) du peuplement forestier.

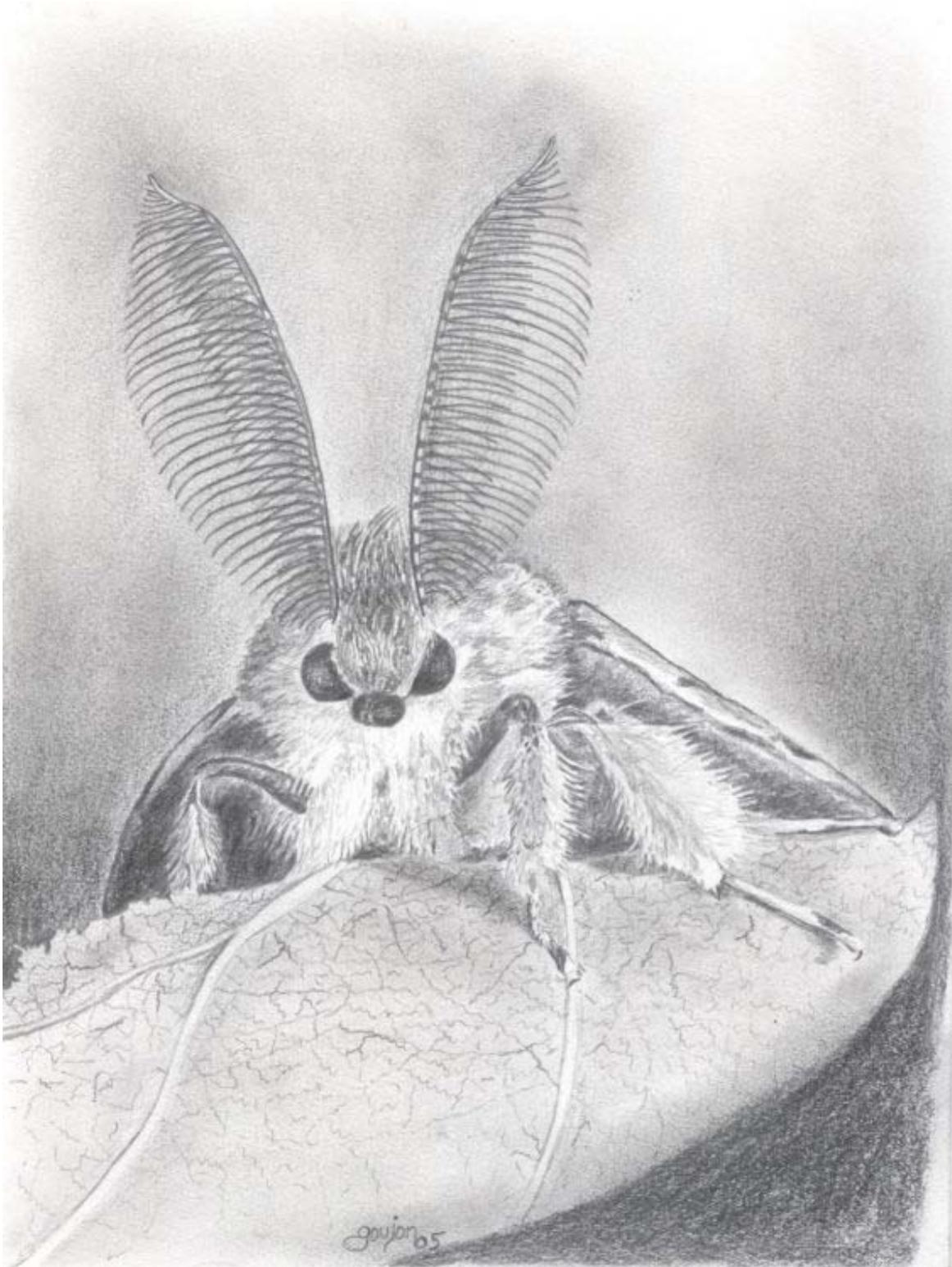
En plus de ces hypothèses, les réponses de plusieurs groupes écologiques et biologiques définis *a priori* sont analysés (*preferendum* d'habitat, *preferendum* pour le type de plante-hôte, spécialisation trophique, stade hivernant et capacité de dispersion). Cette approche permet d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes sous-jacents de la réponse de la communauté entière et d'identifier les groupes qui pourraient être menacés par les coupes et par la conversion vers la futaie régulière.

La thèse est planifiée de façon classique en quatre grandes parties :

- la première présente de manière détaillée le contexte et les enjeux de société à l'origine du travail de la thèse. Elle pose les objectifs, les questions et l'approche suivie. Le contexte théorique est rapidement établi. Un état de l'art sur la réponse des communautés de Lépidoptères nocturnes aux coupes forestières et à la succession végétale (parfois élargi à d'autres groupes d'insectes lorsque les références manquent), ainsi que sur le rôle des principaux facteurs environnementaux permettent de formuler de manière détaillée les hypothèses et de préciser les groupes écologiques et biologiques étudiés ;
- la deuxième partie expose en détail la forêt d'étude et la méthodologie employée pour l'échantillonnage et l'analyse des données ;
- la troisième partie présente les résultats de l'effet de la coupe d'ensemencement à court, moyen et long terme, l'effet de la coupe d'éclaircie à court terme et l'effet de plusieurs variables du peuplement forestier (densité, surface terrière, richesse floristique, stratification, etc.) ;
- la quatrième partie synthétise et discute les principaux résultats avant d'évoquer les conséquences pour la gestion forestière, de conclure et d'émettre des perspectives de recherche.

Enfin, nous concluons sur l'ensemble du travail et nous émettons quelques perspectives de travaux ultérieurs.

I DE LA QUESTION DE SOCIETE AUX QUESTIONS ET HYPOTHESES DE RECHERCHE



I.1 de la conservation à celle de la compréhension

La "biodiversité" ou diversité biologique est la variété de la vie, dans toutes ses manifestations, à tous les niveaux d'organisation et toutes les échelles de la nature (Gaston et Spicer, 1998), depuis la diversité des gènes jusqu'à celle des écosystèmes et des phénomènes écologiques (Gosselin *et al.*, 2004). Depuis la conférence des Nations-Unies sur l'Environnement et le Développement à Rio de 1992, cette notion de biodiversité, en même temps que celle de développement durable, a largement été médiatisée et vulgarisée auprès des responsables politiques et du grand public. Sa conservation est alors devenue un enjeu planétaire (Chauvet et Olivier, 1993). Encore récemment, le sommet mondial sur le développement durable de Johannesburg de 2002 et la récente conférence internationale sur la biodiversité de Paris en janvier 2005, ont rappelé l'érosion rapide de la diversité biologique et l'urgence d'engager des programmes de recherche pour comprendre son organisation et mieux enrayer cette érosion. En effet, les taux actuels d'extinction des espèces, essentiellement dus à l'action humaine, sont environ mille fois supérieurs aux taux d'extinction naturels (Blondel, 1998). Déjà, en 1992, Barbault et Hochberg (1992) annonçaient la nécessité de mieux prendre en compte l'étude de la biodiversité dans les programmes de recherche français et internationaux, et insistaient sur l'importance d'une approche au niveau de la dynamique des populations et de l'écologie des communautés pour comprendre les patrons de biodiversité observés.

Concernant les forêts, la préservation de la biodiversité dans ces écosystèmes et leur gestion durable sont, en principe, deux notions largement acceptées au niveau mondial (Déclaration des principes forestiers de la conférence de Rio en 1992) et au niveau européen (Conférences ministérielles pour la protection des forêts en Europe de Strasbourg en 1990, d'Helsinki en 1993, de Lisbonne en 1998 et de Vienne en 2003). La résolution H1 de la conférence d'Helsinki (1993) donne pour la première fois une définition de la "gestion durable des forêts", c'est-à-dire "la gérance et l'utilisation des forêts et des terrains boisés, d'une manière et à une intensité telles, qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes, au niveaux local, national et mondial ; et qu'elle ne causent pas de préjudice à d'autres écosystèmes". Dans cette définition, la production de bois et la conservation de la biodiversité vont de pair, et la conciliation de ces deux objectifs devient un enjeu important (Lindenmayer et Franklin, 1997). Pour y parvenir, la gestion forestière doit évoluer pour faire émerger de nouvelles techniques (Lindenmayer et Franklin, 1997 ; Simberloff, 1999), l'impact des pratiques de gestion sur la biodiversité, actuelles ou nouvelles, doit être testé (Ehrlich, 1996 ; Simberloff, 1999) et la dynamique de la biodiversité (et de ses différentes composantes) dans différents contextes forestiers, et à

différentes échelles, doit être étudiée (Ehrlich, 1996 ; Simberloff, 1999 ; Andersson *et al.*, 2000 ; Thiollay, 2002). Par exemple, lors de la conférence de Lisbonne (Third Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 1998), trois axes de recherches ont été proposés :

- identifier des indicateurs qui rendent compte de la biodiversité forestière ;
- étudier l'impact de différentes pratiques sylvicoles sur la biodiversité afin d'identifier une méthode alliant conservation et viabilité économique ;
- faire des recommandations opérationnelles pour transformer les engagements politiques en action concrètes.

Ainsi, en France, ces propositions se sont concrétisées par la désignation d'indicateurs pour la gestion durable des forêts (Roman-Amat *et al.*, 1998 ; Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000) et différentes préconisations pour le maintien de la biodiversité forestière à l'attention des gestionnaires (ONF, 1996a ; CRPF Ile de France et Centre, 1997 ; ONF, 1997 ; ONF, 2000 ; Gosselin et Laroussinie, 2004). Plusieurs programmes de recherche sur la biodiversité forestière ont également vu le jour avec la création du Groupement d'Intérêt Public ECOFOR (Millier *et al.*, 2004).

Une question actuellement évidente de la société est donc d'évaluer l'impact de la gestion forestière pratiquée sur la biodiversité, et elle constitue la base du sujet de recherche de cette thèse.

I.2 Impact de la gestion forestière sur la biodiversité : le cas de la futaie régulière

I.2.1 La futaie régulière : un mode de gestion controversé

Il existe de nombreux débats sur le traitement sylvicole à appliquer afin de conserver la biodiversité (Bergès, 2004a). Certains, partisans de la naturalité, préconisent l'augmentation du nombre de réserves intégrales et de leur surface (Schnitzler-Lenoble, 1996 ; Niemelä, 1999 ; Vallauri *et al.*, 2001 ; WWF, 2001 ; Schnitzler-Lenoble, 2002). Mais d'autres soulignent qu'une telle mesure ne serait pas suffisante si rien n'était fait pour la biodiversité dans les forêts gérées (Lindenmayer et Franklin, 1997 ; Lindenmayer et Franklin, 2002). Ainsi, ils sont souvent partisans d'une sylviculture proche de la nature, imitant le régime des perturbations naturelles (Attiwill, 1994 ; Carbiener, 1995 ; Carbiener, 1996 ; Schnitzler et Borlea, 1998 ; Niemelä, 1999 ; Lindenmayer et Franklin, 2002 ; Mitchell *et al.*, 2002 ; Seymour *et al.*, 2002). Pour Schütz (1999) l'objectif est aussi de s'inspirer du régime de perturbations naturelles mais pas de le reproduire car, de par l'histoire ancienne de leur

gestion, les forêts médio-européennes (France, Suisse, Allemagne ...) s'en sont éloigné. Il propose donc d'appliquer plusieurs types de sylviculture et de "favoriser la diversité par la diversification".

Au sein de ce débat, la futaie irrégulière est souvent opposée à la futaie régulière et elle est perçue par certains comme plus respectueuse de la biodiversité (Pointerau, 1992 ; Pointerau, 1994 ; Carbiener, 1995 ; Carbiener, 1996), souvent sans études scientifiques rigoureuses. Pourtant les conversions ou reboisements par plantations résineuses ont favorisé ce traitement régulier. En forêt feuillue, la conversion à la futaie régulière a également rapidement pris de l'ampleur en France, notamment à cause de la facilité de sa gestion et de la qualité des arbres qu'elle fournit (Lanier, 1994 ; Jarret, 2004). Actuellement, le traitement régulier concerne près de la moitié de la superficie forestière inventoriée par L'Inventaire Forestier National (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). En chênaie, elle occupe déjà une proportion importante et elle est amenée à se développer dans les forêts publiques dans les décennies à venir (Jarret, 2004).

Or, peu d'études évaluent l'impact de ce mode de gestion sur la biodiversité. Par exemple, la diversité spécifique des insectes y semble voisine (bien que légèrement plus faible) de celle trouvée en futaie irrégulière (Fouillet, 1999) et en taillis-sous-futaie (Leblanc, 1994), mais elle reste encore à évaluer par des études rigoureuses sur des groupes taxonomiques variés (Richard, 2004).

1.2.2 La futaie régulière : un mode de gestion en expansion dans les chênaies

1.2.2.1 La futaie régulière de chêne en France

En forêt feuillue, le traitement en futaie régulière est assez récent (100 à 200 ans) et fait généralement suite au traitement en taillis-sous-futaie.

Les chênaies de chêne sessile et chêne pédonculé représentent 30 % environ de la superficie forestière française, soit 4,2 millions d'hectares (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). La chênaie atlantique (i.e. située dans une région à forte entité biogéographique de plaines bordées de collines, concernant 22 départements et 8 régions dont la région Centre et le département du Loiret) représente 63 % de la surface forestière du bassin de production et 12 % sont situés en forêts publiques gérées par l'Office National des Forêts (Jarret, 2004).

Longtemps gérées en taillis et taillis-sous-futaie (TSF), elles ont été progressivement converties en futaie régulière (FR) (Figure 1) ou irrégulière (FI) pour s'adapter à

l'augmentation de la demande en bois d'œuvre de qualité (Le Tacon *et al.*, 2000), par la diminution des besoins en bois de chauffage et par simplification du principe de gestion (notamment pour la futaie régulière par rapport aux taillis-sous-futaie) (Lanier, 1994).

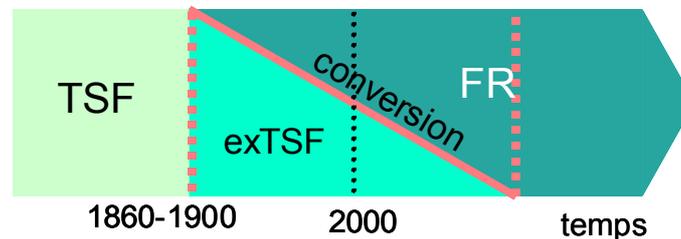


Figure 1 : Passage du taillis-sous-futaie vers la futaie régulière.

1.2.2.2 Taillis-sous-futaie vs futaie régulière

Le traitement en TSF est basé sur un régime de régénération mixte par rajeunissement par rejets et drageons des strates inférieures (le taillis) et par régénération par semences des grands arbres de la strate dominante (la futaie). La régénération s'effectue par coupes, sur une rotation de 15 à 30 ans, du taillis et des arbres sélectionnés de la futaie. Ainsi, les arbres de la futaie (réserves) d'âges variés (structure irrégulière) coexistent avec les tiges du sous-étage de taillis (Lanier, 1994).

Par opposition, le régime de la futaie est basé uniquement sur une régénération sexuée par semences.

Dans la FR, la régénération se fait par coupe rase (régénération artificielle) ou progressive (régénération naturelle) et tous les arbres d'une même parcelle qui se développent par la suite ont le même âge. La **structure est donc régulière**, contrairement à celle de TSF ou de FI. Dans les chênaies françaises, la régénération est essentiellement assurée par **coupes progressives dites de régénération** (c'est le cas dans notre forêt d'étude) qui ont lieu tous les 170 à 190 ans, voire plus (âge d'exploitabilité actuel ; Jarret, 2004). Ces coupes débutent par une **coupe d'ensemencement** qui consiste à maintenir sur pied suffisamment de semenciers pour assurer la régénération sur l'ensemble de la parcelle, tout en faisant parvenir au sol la lumière nécessaire au développement des semis, et en limitant la croissance de la végétation concurrente. Deux à trois **coupes secondaires** suivent afin de mettre en lumière les semis acquis et d'empêcher la concurrence pour l'eau entre les semenciers. La **coupe définitive** récolte les derniers semenciers et intervient dans les 15 ans après la coupe d'ensemencement (cf. Figure 2 et Figure 3). La coupe d'ensemencement est une coupe de forte intensité supprimant 95 % environ des arbres et arbustes de diamètre supérieur à 2,5 cm à une hauteur de 1,30 m (cf. partie I.5.2.2), alors que les coupes secondaires et définitives ne suppriment que

les 5 % restant constitués de quelques grands chênes semenciers. L'évolution progressive du peuplement forestier amène à distinguer classiquement plusieurs stades sylvicoles selon la hauteur et le diamètre moyen des tiges (cf. Figure 2 et Figure 3). Actuellement, dans la grande majorité des chênaies françaises, nous sommes encore dans la première coupe de FR et il n'y pas de peuplements très âgés de FR (les premières conversions datent des années 1860 et donc les peuplements de FR les plus âgés ont de l'ordre de 140 ans, in Chevalier, 2003).

Durant le cycle de la FR, plusieurs travaux et coupes d'amélioration sont réalisés à différents stades : dégagements, dépressages et nettoiemnts en fourrés et gaulis, coupes d'amélioration proprement dites ou coupes d'éclaircie à partir des bas-perchis avec une rotation de 5 ans environ entre 30 et 70 ans et de 10 ans environ entre 70 et 130 ans dans les chênaies.

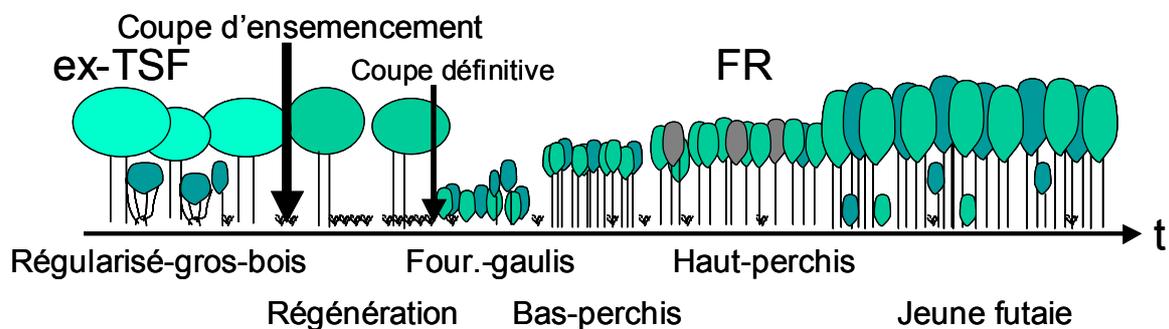


Figure 2 : Conversion progressive à la futaie régulière et stades successifs (schéma adapté à notre étude).

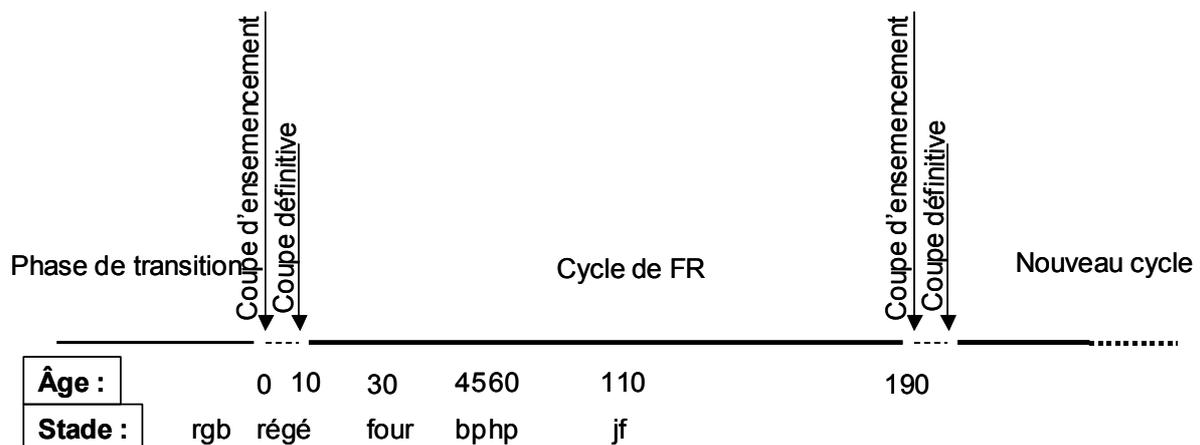


Figure 3 : Conversion et cycle de la futaie régulière avec les différents stades. rgb : ex-TSF régularisé-gros-bois ; régé : régénération ; four : fourrés-gaulis ; bp : bas-perchis ; hp : hauts-perchis ; jf : jeune futaie.

1.2.2.3 Importance de la conversion et des peuplements transitoires

La **conversion** consiste à passer du traitement du taillis-sous-futaie ou du taillis simple à celui de la futaie régulière après une période de **vieillesissement et de régularisation** dans laquelle plusieurs coupes préparatoires ont lieu afin d'enrichir la réserve et d'épuiser le taillis (Lanier,

1994). Cette période de préparation forme des peuplements transitoires plus ou moins régularisés. Ces peuplements transitoires, avec ceux de FR plus ou moins âgés, constituent la majorité des peuplements actuels de chênaies.

Bien que la conversion ait débuté il y a un peu plus d'un siècle (Figure 1), la FR reste minoritaire dans les chênaies françaises mais elle représente 62 % de la surface dans la chênaie atlantique domaniale (Jarret, 2004). Actuellement, les vrais TSF sont très rares alors que les peuplements transitoires (ex-TSF en attente de conversion) représentent une part non-négligeable des forêts publiques feuillues : 31 % environ de la surface des forêts domaniales et 43 % des surfaces autres que domaniales (source : service "aménagement" de la Direction Technique de l'ONF in Richard, 2004). Si bien qu'aujourd'hui, il est impossible d'étudier simultanément les TSF (traitement passé), les peuplements transitoires (lien entre le passé et le futur) et les FR (traitement présent et futur) (Chevalier, 2003).

1.2.3 Quelles conséquences pour la biodiversité de la conversion vers la futaie régulière?

Nous avons vu dans les parties précédentes que les peuplements transitoires sont :

- des peuplements reliques des anciens TSF où la pratique des coupes était plus extensive qu'en FR ;
- soumis à une gestion extensive voire à une absence de gestion amenant au vieillissement des peuplements ;
- importants en terme de surface forestière en forêts publiques.

Or, ces peuplements transitoires sont voués à disparaître dans les décennies à venir par la conversion vers la FR. **Quelle serait la conséquence pour la biodiversité de cette disparition au profit de la FR ?**

Peu d'études abordent cette question, mais l'on peut se référer aux travaux de Chevalier (2003) pour l'incidence de la conversion sur la flore et Richard (2004) pour l'incidence sur les Coléoptères carabiques.

1.3 Quels indicateurs pour évaluer l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité ?

1.3.1 L'identification d'indicateurs : une nécessité pour la gestion

Une des difficultés à laquelle doit faire face le gestionnaire forestier ou d'espace naturel est de suivre les changements de l'écosystème et de la biodiversité, c'est-à-dire l'ensemble des taxons

présents sur le territoire dont il a la charge, dans le temps, l'espace (suite à une perturbation par exemple) et entre différents modes de gestion (Blandin, 1986 ; Hilty et Merenlender, 2000). Cette tâche devient rapidement impossible notamment face à la complexité des écosystèmes, la diversité taxonomique et un manque d'experts pour l'identification de certains taxons très diversifiés comme les insectes (Noss, 1990 ; Hilty et Merenlender, 2000). Par exemple, le suivi des changements de diversité et de structure des communautés d'insectes est souvent peu abordable pour des personnes non-expertes comme les gestionnaires d'espaces naturels qui, de plus, sont soumis à un budget et une main-d'œuvre limités (New, 1999). Ainsi une méthode pour résumer ces changements de l'ensemble de l'écosystème et de ses compartiments est l'utilisation d'indicateurs (Blandin, 1986 ; Noss, 1990 ; Hilty et Merenlender, 2000), notamment en forêt (Ehrlich, 1996 ; Noss, 1999 ; Lindenmayer, 1999 ; Simberloff, 1999). Le but des indicateurs est de résumer d'une manière simple et peu coûteuse (Blandin, 1986 ; Summerville *et al.*, 2004) :

- la diversité d'un ou plusieurs taxons très diversifiés : indicateurs de biodiversité de McGeoch (1998) ;
- l'état d'un écosystème ou la réponse collective d'un ensemble de taxons à un changement de l'écosystème, une perturbation par exemple : indicateur écologique de McGeoch (1998).

Parmi les indicateurs de biodiversité, on peut distinguer ceux basés sur une espèce ou un groupes d'espèces (espèces indicatrices) ou ceux basés sur la combinaison de certaines caractéristiques environnementales (indicateurs basés sur la structure) (Lindenmayer *et al.*, 2000). Les espèces "clés de voûte" (espèces dont la disparition se répercute sur de nombreuses autres espèces) et les espèces "parapluies" (espèces dont les exigences en terme d'habitat recouvrent celles de nombreuses autres) font partie des espèces indicatrices de diversité pouvant servir d'objectif prioritaire de conservation (Simberloff, 1999 ; Fleishman *et al.*, 2000).

1.3.2 L'étude de plusieurs groupes taxonomiques est pourtant indispensable

Cependant, l'utilisation de ces indicateurs n'a pas été suffisamment testée et approuvée de manière convaincante (McGeoch, 1998 ; Simberloff, 1998 ; Noss, 1999 ; Simberloff, 1999 ; Hilty et Merenlender, 2000). Il n'y a toujours pas de consensus sur les critères permettant de définir la notion de taxons indicateurs et des efforts doivent être faits dans ce sens (Hilty et Merenlender, 2000). De plus, la corrélation entre la diversité de plusieurs groupes taxonomiques n'est pas toujours mise en évidence face aux changements environnementaux.

Par exemple, en lien avec un gradient d'intensité de coupes en forêt boréale, Jonsson et Jonsell (1999) étudient les corrélations entre la richesse spécifique de différents groupes taxonomiques (les plantes vasculaires, les bryophytes, les lichens épiphytes, les champignons saproxyliques et les Coléoptères Carabiques) et des variables de structure de l'habitat. L'étude montre que la richesse d'un groupe n'est pas nécessairement corrélée avec celle d'un autre, et que les mesures de variables de l'habitat ne peuvent être pertinentes que pour un seul groupe. De façon similaire, en lien avec un gradient de perturbation anthropique en forêt tropicale, Lawton *et al.* (1998) ne trouvent aucun bon taxon indicateur des changements de richesse spécifique des autres taxons parmi ceux étudiés (oiseaux, Lépidoptères Rhopalocères, carabes, fourmis, termites et nématodes du sol). En Grande-Bretagne, sur la base de la cartographie nationale de la richesse spécifique des oiseaux, des Lépidoptères Rhopalocères, des Odonates et des plantes, les zones riches en espèces ne correspondent pas souvent pour les différents taxons étudiés, et de nombreuses espèces rares ne se trouvent pas dans ces zones de grande richesse (Prendergast *et al.*, 1993). Au contraire, sur un gradient de naturalité en zones cultivées, Duelli et Obrist (1998) identifient trois groupes taxonomiques indicateurs (Hétéroptères, plantes à fleurs, Hyménoptères symphytes et aculéates) corrélés à la richesse spécifique totale de l'ensemble plantes à fleurs et arthropodes.

Par conséquent, l'utilisation d'indicateurs, lorsqu'on ignore le lien avec les changements environnementaux et la réponse des autres groupes taxonomiques, peut s'avérer fâcheuse. Une solution est d'intégrer une large palette de taxons indicateurs (Jonsson et Jonsell, 1999) ou d'utiliser des indicateurs basés sur la structure (complexité du peuplement, composition floristique ou en essences, connectivité et hétérogénéité des peuplements forestiers) (Lindenmayer *et al.*, 2000). Ainsi, il est nécessaire d'évaluer l'impact des pratiques forestières sur le plus grand nombre possible de taxons grâce à des études menées avec rigueur et précaution, et de tester la validité de certains indicateurs basés sur la structure du peuplement forestier sur la biodiversité en s'appuyant sur ces mêmes pratiques de gestion comme expérimentations de terrain (Simberloff, 1999 ; Lindenmayer *et al.*, 2000).

C'est dans ce sens que notre étude sur les Lépidoptères Hétérocères complète celles déjà menées dans la même forêt et avec la même problématique sur la flore (Chevalier, 2003) et sur les Coléoptères Carabiques (Richard, 2004). La comparaison de la réponse de ces trois groupes aux gradients sylvicoles étudiés devient alors possible.

1.3.3 Intérêt et choix des Lépidoptères nocturnes

L'intérêt d'étudier les Lépidoptères nocturnes (Hétérocères)¹ se justifie par : leur grande diversité d'espèces, leur rôle écologique en forêt, leur sensibilité aux perturbations et le faible nombre d'études qui leur est consacré en lien avec la gestion forestière.

1.3.3.1 Un ordre diversifié

Les Lépidoptères sont un des groupes d'insectes les plus riches en espèces : dans le monde, on peut compter de 146 000 à 500 000 espèces environ dont 142 000 à 482 500 Hétérocères (Heppner, 1998 ; Solis et Pogue, 1999). En France, on compte 5120 espèces et le massif forestier de Fontainebleau en compte à lui seul 1638 dont plus de 1400 Hétérocères (Gibeaux, 1999).

1.3.3.2 Importance dans l'écosystème forestier

En forêt, l'abondance des Lépidoptères est colossale : Witkowski *et al.* (1992) estiment qu'1 ha de chênaie européenne contient 2 à 8 millions de chenilles.

Les Lépidoptères pourraient jouer un rôle important dans la dynamique des populations de plantes et dans l'organisation des communautés végétales (Huntly, 1991 in Hammond et Miller, 1998). En effet, les larves de Lépidoptères sont pour la majorité des phytophages (ou herbivores) dans la plupart des écosystèmes terrestres et souvent les premiers insectes phytophages dans les écosystèmes forestiers (Hammond et Miller, 1998). En forêt, la pression exercée par les insectes phytophages affecte la reproduction, la croissance et la survie des plantes, leur turn-over et leur abondance. Elle a ainsi une influence sur de nombreux processus écologiques comme la productivité primaire, la dynamique des communautés végétales, les cycles biogéochimiques et les interactions canopée-atmosphère-sol (Schowalter

¹ Les Lépidoptères sont classiquement regroupés selon la forme de leurs antennes : les taxons présentant des antennes en massue appartiennent au groupe des Rhopalocères et ceux présentant des antennes d'une autre forme appartiennent au groupe des Hétérocères ("à antennes de formes variées"). Les adultes de Rhopalocères ont tous une activité diurne ; ceux des Hétérocères ont une activité essentiellement nocturne mais plusieurs espèces sont actives le jour.

et al., 1986 ; Schowalter et Lowman, 1999). Les adultes, eux, interviennent souvent dans la pollinisation. De plus, les Lépidoptères sont des proies importantes pour certains consommateurs secondaires comme des arthropodes prédateurs, des parasitoïdes, des passereaux, des Chiroptères ou d'autres petits mammifères (Ferry et Frochot, 1990 ; Atlegrim, 1992 ; Pettersson *et al.*, 1995 ; Atlegrim et Sjoberg, 1996a ; Hammond et Miller, 1998). Ils jouent donc un rôle important dans le transfert de matière et d'énergie au sein des chaînes alimentaires.

1.3.3.3 Un groupe sensible aux changements environnementaux

Les Lépidoptères sont considérés comme de bons indicateurs des changements environnementaux comme le changement d'usage des terres (Erhardt, 1985 ; Erhardt et Thomas, 1991 ; Luff et Woiwod, 1995) ou le degré de perturbation de l'écosystème forestier, en particulier pour les Rhopalocères en forêt tropicale (Daily et Ehrlich, 1995 ; Oostermeijer et Van Swaay, 1998 ; Panzer et Schwartz, 1998).

Par leur sensibilité aux caractéristiques micro-environnementales (Bovey, 1971 ; Tenov, 1975), les Lépidoptères Hétérocères sont considérés comme de bons indicateurs du degré de perturbation et de la dégradation des forêts (Summerville *et al.*, 2004). Par exemple, à cause de leur faible capacité de vol et leur fidélité d'habitat, la famille des Geometridae est considérée comme un bon groupe indicateur des perturbations en forêt tropicale (Holloway, 1985 ; Intachat et Holloway, 2000 in Thomas, 2001) et tempérée (Usher et Keiller, 1998). Plusieurs familles d'Hétérocères sont également sensibles au degré de perturbation en forêt tempérée (par la coupe et la fragmentation de l'habitat) (Summerville *et al.*, 2004).

1.3.3.4 Un groupe encore peu étudié dans l'évaluation de l'impact de la gestion forestière

De par les caractéristiques présentées ci-dessus, les Lépidoptères Hétérocères semblent donc être un groupe taxonomique à prendre en compte lors de l'évaluation de l'impact de la gestion forestière. Or, c'est encore trop peu le cas par rapport à d'autres groupes, et la dynamique de leurs communautés restent encore peu étudiées, en particulier en forêt tempérée (cf. parties I.6 et I.7). La majorité des études concernent en effet la biologie, l'écologie et la lutte contre les espèces ravageuses (e.g. Park *et al.*, 1988 ; Bennett *et al.*, 1992 ; Jactel *et al.*, 1994 ; Myers et Kuken, 1995 ; Sharov *et al.*, 1995 ; Elkinton *et al.*, 1996 ; Sharov *et al.*, 1996 ; Day, 1997 ; Myers *et al.*, 1998 ; Rapley *et al.*, 2004).

I.4 Questions et stratégie de la thèse

I.4.1 Questions de recherche

L'objectif général de la thèse est de contribuer à évaluer l'impact de la conversion vers la futaie régulière des chênaies sur la diversité des communautés d'un groupe taxonomique original et peu étudié : les Lépidoptères nocturnes. En particulier, l'objectif est :

- d'étudier la réponse à court terme (de quelques années à une trentaine d'années) de la diversité et de la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes à deux types de perturbations d'intensités différentes (coupe d'ensemencement et coupe d'éclaircie) ;
- de suivre leur évolution au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière et de vérifier la reconstitution des communautés par rapport au témoin constitué par les peuplements d'anciens taillis-sous-futaie transitoires (effet de la coupe d'ensemencement à moyen et long termes) ;
- de vérifier l'effet de plusieurs variables de structure et de richesse de la végétation sur la diversité et la composition des Lépidoptères nocturnes.

Plus précisément, ces objectifs sont déclinés en 5 grandes questions :

- ❖ Q1 : Quel est l'impact à court terme (jusqu'à 30 ans après la coupe environ) de la coupe d'ensemencement (et des coupes secondaires suivantes) sur les communautés des Lépidoptères nocturnes ?
- ❖ Q2 : Comment évoluent les communautés de Lépidoptères nocturnes au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière (jusqu'à 110 ans environ) ?
- ❖ Q3 : Les communautés de Lépidoptères nocturnes sont-elles reconstituées au bout de la première moitié du cycle de futaie régulière ?
- ❖ Q4 : Quel est l'impact à court terme (quelques années) de la coupe d'éclaircie sur les communautés de Lépidoptères nocturnes ?
- ❖ Q5 : Quelles sont les influences de la richesse et de la structure du peuplement forestier sur les communautés de Lépidoptères nocturnes ?

I.4.2 Positionnement scientifique

Dans la mesure où nous nous intéressons à la réponse de l'ensemble des espèces de Lépidoptères nocturnes à des gradients écologiques et sylvicoles, et parce qu'un des objectifs est d'identifier des espèces ou groupes d'espèces sensibles et menacés à moyen et long terme par la gestion, cette thèse s'inscrit dans les disciplines de l'écologie des communautés et de la biologie de la conservation.

L'écologie des communautés peut-être définie comme l'étude des patrons de structure et de comportement des assemblages multi-spécifiques (Begon *et al.*, 1996). Par communauté, nous entendons "un assemblage de populations d'espèces qui cohabitent dans le temps et dans l'espace" (Begon *et al.*, 1996). Cette définition peut être plus ou moins restreinte selon les limites que l'on y ajoute : limite taxonomique ou phylogénétique, limite spatiale, limite temporelle et limite du critère de compétition interspécifique (Looijen et van Andel, 1999, Fauth *et al.*, 1996). Nous ne rentrerons toutefois pas dans les débats concernant la nature et les propriétés des communautés et les débats entre vision holistique de Clements (Clements, 1916) et vision plus réductionniste de Gleason (Gleason, 1939). Pour plus de détails sur les différentes définitions et approches des communautés, nous renvoyons le lecteur aux articles de Fauth *et al.* (1996) et Looijen et van Andel (1999). Ici, nous entendons par communauté, l'ensemble des espèces de macro-Lépidoptères² Hétérocères (ou macro-Hétérocères), présents dans une parcelle forestière ou un ensemble de parcelles du même stade sylvicole.

La biologie de la conservation est une discipline relativement récente qui a émergé à la fin des années 1960 suite à la prise de conscience des menaces pesant sur certaines espèces et sur la biodiversité de manière générale. Bénéficiant du développement des théories propres à la génétique et biologie des populations et à l'écologie des communautés (Barbault, 1995), elle cherche à (1) faire l'état des lieux et connaître les mécanismes qui génèrent et entretiennent la diversité à différentes échelles de temps et d'espace, (2) identifier les causes de son érosion et l'impact sur le fonctionnement des systèmes naturels, et (3) mettre en œuvre des stratégies de conservation ou de restauration (Blondel, 1998). Elle s'appuie donc sur plusieurs disciplines biologiques et se situe à l'interface entre science et gestion. Dans le cadre de cette thèse, l'écologie des communautés et la gestion forestière sont reliées afin de mieux comprendre les facteurs importants de la dynamique des communautés de Lépidoptères nocturnes forestiers, d'identifier les espèces ou groupes d'espèces éventuellement menacés à moyen et long termes par les pratiques sylvicoles et, le cas échéant, de proposer des mesures de gestion conservatoire dans les limites des connaissances apportées et du cadre de l'étude.

² Les Lépidoptères sont classés de manière assez arbitraire en micro- et macro-Lépidoptères. Tous les micro-Lépidoptères sont des Hétérocères et les macro-Lépidoptères sont des Rhopalocères ou des Hétérocères. Nous avons étudié essentiellement les macro-Hétérocères (*sensu* Leraut, 1997), c'est-à-dire, parmi d'autres, les familles suivantes : Arctiidae, Drepanidae, Geometridae, Lasiocampidae, Lymantriidae, Noctuidae, Notodontidae et Sphingidae. Certaines familles de micro-Hétérocères (*sensu* Leraut, 1997) ont été aussi prises en compte dont les Cossidae, Hepialidae et Limacodidae. Ces dernières sont aussi classées par Skinner (1998) comme des macro-Hétérocères.

I.4.3 Approche et niveau d'étude choisis

Pour répondre aux questions posées, nous avons choisi une approche de type inductive, confirmatoire d'une part et exploratoire d'autre part (sur ces types d'approche cf. synthèse de Richard, 2004). En effet, Begon *et al.* (1996) notent qu'en écologie des communautés, la première étape, de type inductive, est habituellement de rechercher les patrons de composition et de structure des communautés, ceux-ci amenant en retour à la formulation d'hypothèses quant aux causes de ces patrons. En particulier, nous cherchons, d'une part, à tester des hypothèses, formulées *a priori*, sur les patrons attendus d'après les connaissances existantes (approche confirmatoire préconisée par Anderson *et al.*, 2001 in Richard, 2004 et Yoccoz *et al.*, 2001) ; et d'autre part, à identifier, par corrélations, quels facteurs, parmi les variables de l'habitat (cf. partie I.7), structurent les communautés de Lépidoptères nocturnes et déterminent leur diversité dans le temps et l'espace (Roughgarden, 1989) (approche exploratoire).

Nous avons appréhendé la biodiversité aux niveaux définis par Barbault et Hochberg (1992) : des processus à l'échelle des assemblages d'espèces d'un même niveau trophique (insectes phytophages) et des processus à l'échelle de la communauté en considérant sa structure et les interactions avec son environnement, plutôt que des processus à l'échelle de la population. Aussi, nous nous sommes basés sur l'espèce comme unité élémentaire (diversité spécifique), sur des groupes d'espèces partageant la même écologie ou les mêmes traits biologiques (diversité écologique) et sur la composition en espèces (cf. Gosselin *et al.*, 2004).

I.5 Contexte théorique de la thèse

I.5.1 Le concept de perturbation

I.5.1.1 Définition d'une perturbation

Une perturbation est "un événement discret dans le temps qui désorganise la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population, et modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique " (Pickett et White, 1985). Begon *et al.* (1996) précisent que cet événement, par la suppression des organismes qu'il provoque (par mort ou déplacement), constitue une opportunité de colonisation par de nouveaux individus d'une ou plusieurs espèces. Face à une perturbation, les populations peuvent être résilientes (elles ont la capacité de revenir rapidement à leur niveau de densité initial) ou résistantes (elles ont la capacité de résister sans perte appréciable d'individus) (Townsend *et al.*, 1997).

Différents types de perturbations peuvent être distingués selon leur régime qui est la combinaison de plusieurs caractéristiques : l'étendue spatiale, la magnitude (i.e. l'intensité, par exemple l'étendue des dégâts causés en nombre d'individus supprimés), la fréquence (à l'échelle locale et régionale), la prévisibilité et la période de rotation (temps moyen requis pour perturber une zone entière) (Sousa, 1984).

1.5.1.2 Rôle des perturbations dans la structure et la diversité des communautés

1.5.1.2.1 L'hypothèse de perturbation intermédiaire

L'hypothèse des perturbations intermédiaires ("intermediate disturbance hypothesis") de Connell (Connell, 1978 ; Connell, 1979) intègre le rôle des perturbations dans les communautés et rompt avec la vision des communautés à l'équilibre de MacArthur et Wilson (MacArthur et Wilson, 1963 ; MacArthur et Wilson, 1967 ; MacArthur, 1972).

Dans cette hypothèse, l'état de stabilité des communautés (équilibre) n'est atteint que si la fréquence des perturbations est plus lente que le taux de reconstitution de la communauté. Dans cet état, le processus de compétition interspécifique conduit à l'exclusion de certaines espèces moins compétitives, et par conséquent la diversité spécifique reste faible. Dans le cas contraire, des perturbations trop fréquentes favorisent les espèces à forte aptitude colonisatrice et empêchent les plus compétitives de s'installer, ce qui réduit aussi la diversité. A un niveau intermédiaire de perturbation, les espèces compétitives et colonisatrices coexistent, ce qui aboutit à une diversité élevée (Figure 4).

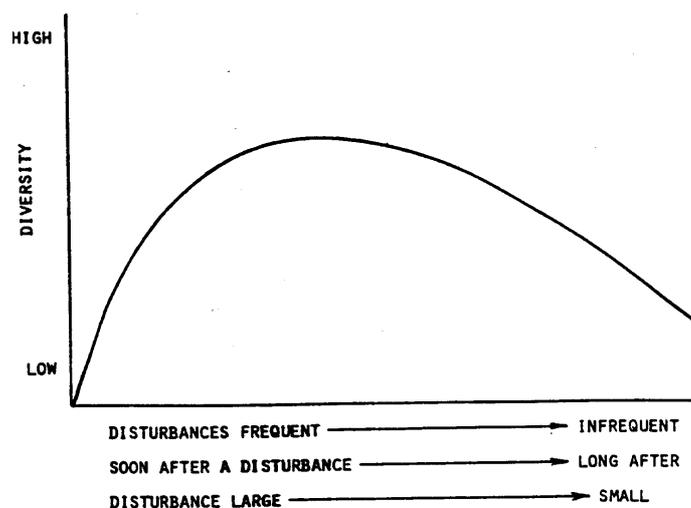


Figure 4 : Hypothèse de perturbation intermédiaire (d'après Connell, 1978).

Chez les insectes forestiers, McLeod (1980) rapporte quelques exemples dans les forêts d'Amérique du nord allant dans le sens de l'hypothèse de Connell. Il intègre à l'hypothèse une relation aire/diversité, en argumentant que le temps mis par les espèces pour saturer l'espace augmente avec la taille de la tache. Sur une petite surface, la saturation arrive plus rapidement que sur une grande, mais la diversité des insectes reste faible à cause de la faible diversité de plantes. A mesure que la surface augmente, le pic de diversité arrive plus tard mais il est plus important (Figure 5).

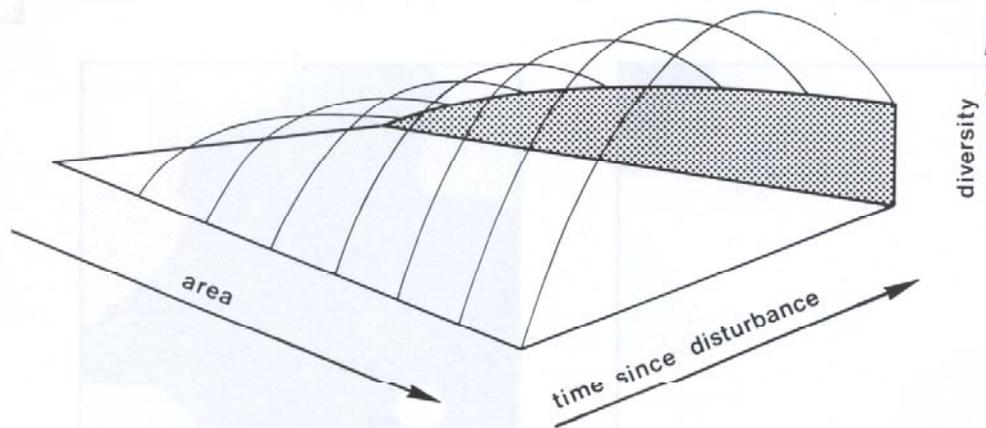


Figure 5 : Relation hypothétique entre la diversité des insectes forestiers, la durée depuis une perturbation et sa taille (d'après McLeod, 1980).

Selon cette hypothèse de perturbation intermédiaire, on peut s'attendre à ce qu'une coupe de forte intensité comme la coupe d'ensemencement diminue la richesse spécifique et l'abondance des Lépidoptères, et à ce qu'une coupe de faible intensité comme la coupe d'éclaircie les augmente par la persistance des espèces et l'arrivée de nouvelles, ou n'affecte pas ces variables.

1.5.1.2.2 Le concept de dynamique des taches

L'intégration du rôle des perturbations et de différents mécanismes d'organisation des communautés a été formalisée sous la forme du concept de dynamique des taches ("patch-dynamic concept") par Pickett et White (1985) et développée par Townsend (1989) pour les communautés d'invertébrés des cours d'eau (Figure 6). Les perturbations à une échelle donnée produisent une mosaïque de taches à un stade de la succession. Dans ce concept, les perturbations sont vues comme un mécanisme clé de l'organisation des communautés qui peuvent être un système ouvert où les phénomènes de migrations entre taches d'habitat sont possibles. Il offre alors un support aux modèles de dynamique des métapopulations (Hanski et Gilpin, 1991) et au concept de métacommunauté (Leibold *et al.*, 2004). Dans le concept de dynamique des taches, plusieurs types de communautés peuvent être identifiés en fonction des

combinaisons des variations spatiales et temporelles des perturbations et des mécanismes régulant la coexistence des espèces (Wilson, 1994) (cf. Figure 6). Le concept reprend l'hypothèse de perturbation intermédiaire de Connell. Pour approfondir ces notions, nous renvoyons le lecteur aux synthèses et publications récentes (Townsend, 1989 ; Begon *et al.*, 1996 ; Morand, 1996 ; Shea et Chesson, 2002 ; Roxburgh *et al.*, 2004 entre autres).

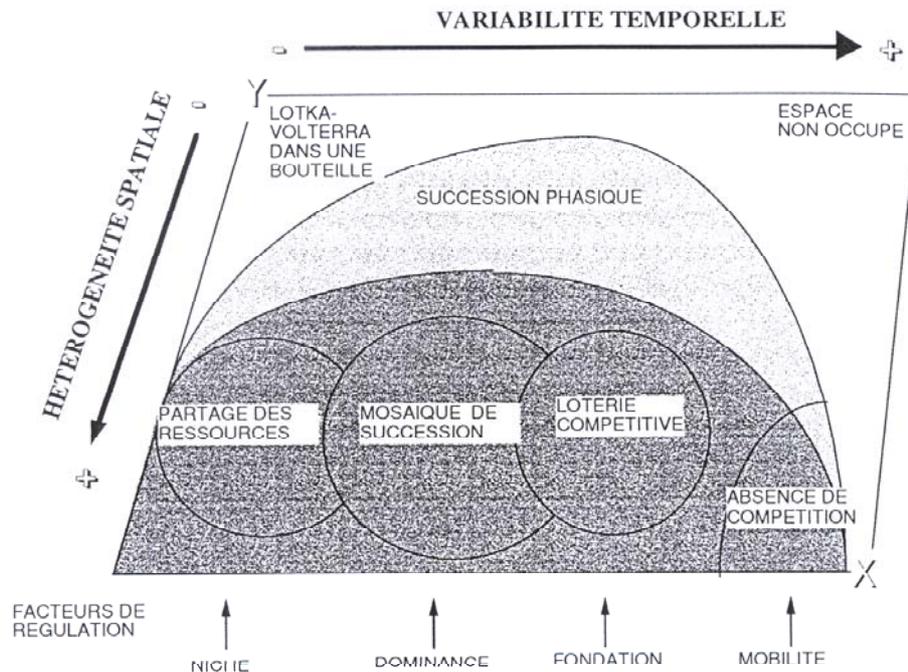


Figure 6 : Le modèle du "patch dynamic concept", d'après Townsend (1989).

1.5.2 Le rôle des perturbations en forêt

1.5.2.1 Les perturbations naturelles et la dynamique forestière

En forêt naturelle, les perturbations naturelles (e.g. tempête, incendie, glissement de terrain, inondation, attaque de ravageurs, etc.) constituent un élément-clé de la dynamique forestière (Attiwill, 1994 ; Schnitzler-Lenoble, 1996 ; Schnitzler-Lenoble, 2002), initiant une succession appelée cycle sylvigénétique ou sylvigénèse (Oldeman, 1990) et déterminant la composition et la structure forestière à différentes échelles (arbre, parcelle, paysage et écosystème) (Lindenmayer et Franklin, 2002).

Au niveau de l'écosystème, les perturbations naturelles de petite et moyenne ampleurs initient une dynamique temporelle, la sylvigénèse (Oldeman, 1990) qui comprend quatre phases successives correspondant à quatre unités d'une mosaïque spatiale en évolution permanente.

1) **l'unité de régénération** ou phase de jeunesse, de taille variable (quelques ares à quelques

dizaines d'ares), rencontrée dans les trouées provoquées par la chute d'un ou plusieurs arbres vieillissant ou par une autre perturbation, et caractérisée par des semis et des jeunes arbres ; 2) **l'unité ou phase d'aggradation**, représentée par un mélange de jeunes arbres en pleine croissance et d'arbres plus âgés s'accroissant encore en diamètre ; 3) **l'unité de maturité**, comprenant un mélange d'arbres matures ayant terminé leur croissance en hauteur, d'arbres sénescents et de jeunes arbres dans le sous-étage ; 4) **l'unité de dégradation** ou phase de mort correspondant à la réinitiation d'un nouveau cycle par la chute des arbres sénescents ou la mort de la plupart des arbres.

Ces quatre unités correspondent à peu près aux quatre phases de développement définies par Bormann et Likens (1979) suite à une forte perturbation (y compris une coupe rase) : la phase d'installation et de réorganisation du peuplement, la phase d'auto-éclaircie ou d'aggradation, la phase de transition et la phase biostatique ou homéostatique (in Bergès, 2004a) (cf. Figure 7).

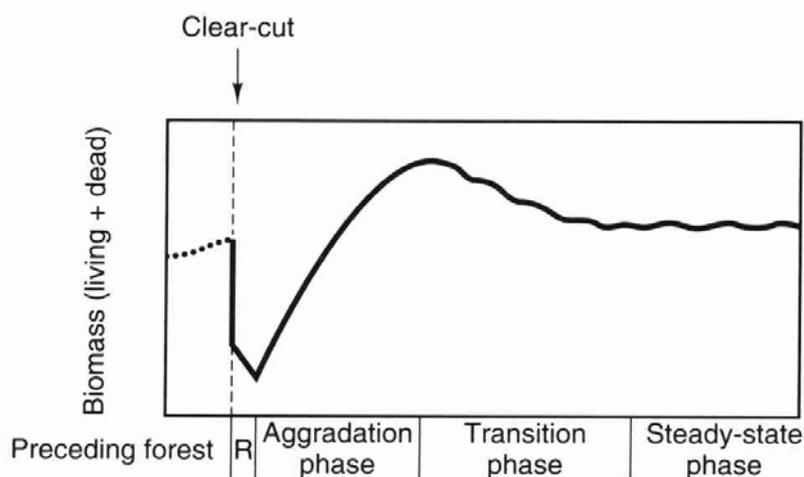


Figure 7 : Evolution au cours du temps de la biomasse totale d'une forêt après coupe rase et succession des quatre phases sylvogénétiques (d'après Bormann et Likens, 1979). R : phase d'installation et de réorganisation du peuplement forestier.

Ces perturbations naturelles produisent une mosaïque changeante d'habitats (Bergès, 2004a), créant une hétérogénéité à l'échelle du paysage mais aussi à celle de la parcelle (Spies, 1997 ; Franklin *et al.*, 2002 ; Lindenmayer et Franklin, 2002 ; Bouget, 2004). Si bien que certains scientifiques préconisent une gestion basée sur les processus naturels dont le régime des coupes mimerait celui des perturbations naturelles, permettant de respecter les processus naturels et de conserver une biodiversité originelle (Attiwill, 1994 ; Schnitzler et Borlea, 1998 ; Lindenmayer et Franklin, 2002 ; Mitchell *et al.*, 2002).

1.5.2.2 Les perturbations par coupes en forêt gérée

Les coupes pratiquées en forêt peuvent être assimilées à des perturbations d'origine anthropique. En forêt gérée, la dynamique forestière résulte, en plus des perturbations naturelles (sous nos climats : tempêtes et attaques par les insectes et champignons ravageurs essentiellement), du régime des coupes. Le cycle sylvicole y est alors tronqué dans ses phases initiales et terminales par rapport au cycle naturel (Hansen *et al.*, 1991 ; Otto, 1998 in Bouget, 2004). La dynamique naturelle est contrainte afin d'accélérer la phase de régénération (élimination des essences pionnières au profit des essences-objectifs) et d'éviter la phase de dégradation de la totalité ou d'une partie des arbres par la coupe et leur exportation. A l'échelle du massif forestier, il en résulte en général une modification de la distribution des classes d'âge : par rapport à la forêt naturelle, les peuplements jeunes sont favorisés (en superficie) et les peuplements âgés sont fortement réduits (Heliovaara et Väisänen, 1984). Une coupe exporte tout ou partie des arbres, ce qui entraîne la modification de quatre facteurs environnementaux majeurs : la quantité de lumière au sol, l'amplitude des variations de température, l'humidité relative et la disponibilité en nutriments (Collins *et al.*, 1985 in Bergès, 2004a). Pour les invertébrés et notamment les Lépidoptères, la coupe entraîne :

- un changement des conditions d'habitats suite à la disparition de tout ou partie du couvert forestier : l'amplitude thermique, les radiations solaires, la température au sol et de l'air, la vitesse du vent augmentent, alors que l'humidité relative du sol et de l'air diminue (Chen *et al.*, 1993 ; Aussenac, 2000) ;
- une modification de la ressource trophique suite à la réduction des strates arborescentes et arbustives et à l'augmentation de la richesse et du recouvrement de la strate herbacée (Heliovaara et Väisänen, 1984 ; Koivula *et al.*, 2002 ; Chevalier, 2003) ;
- une disparition des refuges pour la nymphose et l'hivernation de certaines espèces par la suppression des arbres et la modification de l'état de surface du sol (Deconchat, 2001).

Comme pour une perturbation naturelle, on peut définir un régime de coupes suivant le type pratiqué. L'intensité d'une coupe peut être définie par la proportion d'arbres coupés (Bergès, 2004b). Les régimes de coupes étudiées dans cette thèse sont les suivants (pour comparer aux régimes d'autres traitements sylvicols : cf. Bergès, 2004a) :

- la coupe d'ensemencement, de forte intensité (95 % de la densité totale est coupée et 5 % de la densité en chêne) sur quelques hectares (de 5 à 15 ha) et d'une période de rotation égale à 200 ans environ à l'échelle locale ;
- la coupe d'éclaircie, de faible intensité (13 % de la densité totale est coupée et 25 % de la densité en chêne) sur quelques hectares (de 5 à 15 ha) et relativement fréquente (entre 5 et 15 ans) à partir du stade de bas-perchis.

1.5.3 Traits d'espèces et perturbation

1.5.3.1 Stratégies de traits d'espèces et modèle d'habitat

La perturbation (associée à une stabilité et une prédictabilité de l'habitat faibles) et le stress (associé à un habitat défavorable) sont les déterminants majeurs de la structure écologique des communautés et ont été identifiés comme des pressions de sélection sur les traits d'espèces (Pianka, 1970 ; Southwood, 1977 ; Greenslade, 1983 ; Southwood, 1988 ; Southwood, 1996). Les traits d'espèces soumises au même régime de perturbation et au même stress sont souvent similaires et peuvent être classés selon différents groupes ou stratégies de traits d'espèces.

Ainsi, une classification classique et ancienne des espèces est celle des stratégies dites démographiques r et K (Pianka, 1970), où les espèces de type r sont des colonisatrices à faible capacité compétitive et sont présentes plutôt dans les habitats instables et jeunes, et les espèces K sont de bonnes compétitrices et présentes dans les habitats stables et matures (Dajoz, 1996). Une autre classification élaborée pour les plantes est celle de Grime (1977) (stratégies C-S-R) où les espèces C ("competitive") sont compétitives, les espèces S ("stress-tolerant") sont tolérantes au stress et aux contraintes environnementales, et les espèces R ("rudéral") sont tolérantes aux perturbations.

Pour les insectes une classification similaire a été élaborée par Greenslade (1983) (stratégies r-K-A, où A correspond aux espèces S de Grime ; cf. Tableau 1) et incorporée dans le modèle "habitat template" de Southwood (1977). Dans ce dernier, l'habitat constitue un "template for ecological strategies", soit un cadre où les jeux de la sélection et de l'adaptation modèlent les traits d'histoire de vie des espèces. A l'échelle des processus évolutifs, les variations spatio-temporelles de l'habitat agissent comme des forces sélectives des traits des espèces leur conférant la capacité de survivre et de se reproduire. A l'échelle des phénomènes écologiques, l'habitat agit comme un filtre du pool potentiel d'espèces colonisatrices, laissant de côté les espèces non-adaptées et contrôlant par conséquent la composition des communautés (Townsend *et al.*, 1997).

Tableau 1 : Classification r-K-A des stratégies adaptatives et traits associés (modifié d'après Greenslade, 1983).

	r	K	A
Propriété de l'habitat			
Favorabilité	variable	forte	faible
Prévisibilité	faible	forte	forte
Paramètres au niveau des communautés			
Diversité spécifique	faible	élevée	faible
Compétition interspécifique	Occasionnelle, parfois intense	Fréquente et continue, souvent diffuse	rare
Mécanismes de défenses	faibles	élevé	faible
Spécialisation	faible	forte	faible
Paramètres aux niveaux des espèces et de la population			
Aptitude à la vie ralentie (dormance, diapause)	variable	faible	variable
Aptitude à la migration	élevée	intermédiaire	faible
Distribution géographique	large	restreinte	variable
Aptitude à la parthénogénèse	variable	faible	élevée
Longévité	courte	intermédiaire	longue
Age de la maturité	précoce	intermédiaire	tardive
Vitesse de développement	rapide	intermédiaire	lente
Fécondité	élevée	intermédiaire	faible
Densité de population	très variable	plus stable, proche de la saturation ou capacité maximale K	variable, en dessous de la saturation ou capacité maximale K
Taux d'accroissement	fort	intermédiaire	faible
Densité dépendance	faible à faible densité, forte à forte densité	modérée, compensation à haute densité	faible
Facteur de régulation clé	perte chez les adultes (mortalité-migration)	mortalité juvénile et variation de la fécondité	mortalité à tous les stades : variation de la fécondité et du taux de développement

Dans le modèle d'habitat, les stratégies de traits des espèces sont réparties selon deux forces sélectives qui sont la stabilité ou prévisibilité de l'habitat ("resource durational stability", e.g. habitat temporaire versus habitat permanent) et la favorabilité (niveau de ressource de l'habitat, e.g. habitat riche versus habitat pauvre) (Figure 8).

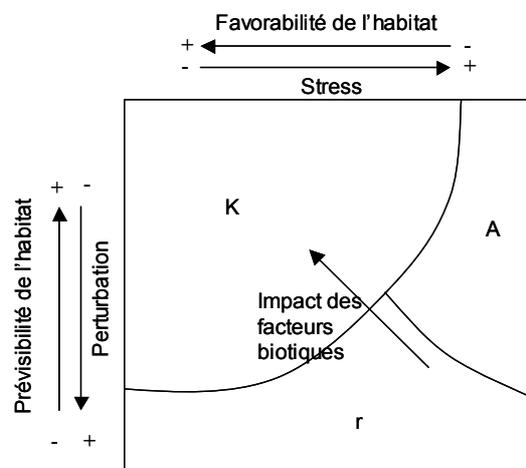


Figure 8 : Modèle d'habitat ("habitat template") et stratégies d'espèces rKA d'après Greenslade (1983).

La connaissance du lien entre : d'une part les caractéristiques de l'habitat et du régime des perturbations et, d'autre part les traits des espèces permet de prédire la composition et l'organisation des communautés dans des contextes environnementaux nouveaux dont on connaît à l'avance les caractéristiques (Morand, 1996). De plus, la connaissance des patrons de réponse aux caractéristiques de l'habitat des groupes d'espèces selon leurs traits permet de déduire les processus sous-jacents à l'organisation des communautés (et en retour de prédire des patrons) (Lavorel, 1991 in Morand, 1996). Cependant, en écologie, cette approche "déductive", bien que commune, est sujette aux critiques car le même patron peut survenir à partir de mécanismes différents, et cette approche par corrélation ne permet pas de distinguer ceux-ci (Leps *et al.*, 1999). Le succès de l'approche par le modèle d'habitat dépend de la définition des axes du "cadre" reliés à des échelles spatio-temporelles pertinentes pour les organismes étudiés, de la prédiction des traits d'espèces dans les différentes combinaisons possibles de ce "cadre" et des tests de ces prédictions dans une grande variété de conditions d'habitat dont les positions dans le "cadre" (i.e. dans le modèle) ont été déterminées (Townsend *et al.*, 1997).

1.5.3.2 Traits d'espèces de Lépidoptères et perturbation

A partir de l'étude des Hétéroptères sur une succession secondaire (i.e. reconstitution de la végétation après une mise en culture puis abandon), Brown (1985) dresse les traits typiques d'un insecte colonisateur des stades pionniers après perturbation : (1) un temps de génération court, (2) une capacité de dispersion élevée, (3) une hibernation au stade adulte, (4) un potentiel reproducteur élevé, (5) une taille moyenne et (6) une spécialisation (à une niche écologique) faible.

Chez les Lépidoptères peu d'études ont essayé de définir les traits des espèces liés aux perturbations d'un habitat ou à son stade successional. Néanmoins, Braby (2002) montre que parmi trois espèces de Rhopalocères Nymphalidae d'Australie tropicaux du genre *Mycalesis*, celle associée à un habitat peu favorable et temporaire soumis à des alternances de périodes sèches et humides montre des traits de type r (plus large distribution géographique, plus petite taille, développement plus rapide, maturation précoce, meilleure fécondité, plus petite taille des œufs, plus grand taux d'accroissement de la population, meilleure capacité de dispersion, alimentation moins spécialisée ...) et celles présentes dans des habitats permanents prédictibles et favorables présentent des traits de type K.

Des liens entre les traits des Rhopalocères et les stratégies de leurs plantes-hôtes (C-S-R) ont même été révélés (Dennis *et al.*, 2004). Chez les Hétérocères forestiers, Barbosa *et al.* (1989) ont suggéré que certains traits comme l'aptérisme des femelles, le stade hivernant, la capacité de dispersion des chenilles, le degré de polyphagie et le voltinisme sont soumis à la pression

de variables de l'habitat forestier comme sa stabilité, la persistance des ressources, la convergence ou la divergence des défenses chimiques des arbres-hôtes ainsi que leur phénologie. Fraser et Lawton (1994) notent que les espèces d'Hétérocères à grande amplitude écologique, capables de changer d'hôte (des Angiospermes aux Gymnospermes) et d'étendre leur distribution avec l'enrésinement sont plutôt liées aux ligneux, plutôt polyphages et hivernent à l'état d'œuf avec une éclosion précoce dans l'année. Les espèces les moins mobiles sont considérées comme plus susceptibles d'être défavorisées par les perturbations que les autres (Lawton *et al.*, 1998 in Dunn, 2004). Shreeve (1981) montre que les espèces de Rhopalocères forestiers les plus mobiles sont caractéristiques des habitats perturbés et sont liées aux plantes de début de succession ; les moins mobiles sont liées aux habitats permanents et aux plantes ubiquistes.

Le plus souvent, les études ont cherché à établir des liens entre plusieurs traits d'espèces. En accord avec les hypothèses de MacArthur (1955), il a été montré que les populations de macro-Hétérocères monophages subissent de plus grandes variations d'effectif que celles de polyphages, à cause du lien fort entre les monophages et la disponibilité de leur plante-hôte (Redfearn et Pimm, 1988 ; Nieminen, 1996c). La taille du corps est également liée au degré de polyphagie. Les espèces de Géomètres et de Noctuelles monophages sont ainsi plus petites que les polyphages (Niemelä *et al.*, 1981 ; Gaston, 1988 ; Lindström *et al.*, 1994 ; Nieminen, 1996a).

A propos des insectes forestiers en général, Heliovaara et Väisänen (1984) indiquent que la gestion forestière modifie la distribution des classes d'âge des peuplements forestiers et que l'on peut donc s'attendre à ce que les espèces forestières caractéristiques des stades âgés, à faible capacité de dispersion, soient défavorisées, alors que les espèces des stades jeunes de la succession forestière, celles de milieux ouverts, à forte capacité de dispersion, pourraient être favorisées.

D'autres relations entre traits d'espèces et perturbation ou succession d'habitat sont présentées dans la partie I.6, et la liste des traits d'espèces choisis lors de l'analyse est présentée dans la partie I.8.1.

Compte tenu de tous ces éléments, nous pouvons nous attendre à ce que les espèces favorisées après une coupe de forte intensité soient : plutôt de milieux ouverts, plutôt polyphages, hivernant à l'état d'adulte, et possédant une bonne aptitude à la dispersion. Les espèces présentant ces traits devraient également être défavorisées au cours du cycle sylvicole.

I.6 Etat de l'art sur l'effet des coupes et de la succession consécutive sur les Lépidoptères

I.6.1 Le contexte

L'impact des coupes sur la biodiversité a été étudié chez un grand nombre de groupes taxonomiques, et nous renvoyons le lecteur à la synthèse de Bergès (2004a) pour plus de détail.

Chez les insectes, les carabiques constituent le groupe le mieux étudié, principalement en forêt boréale et résineuse (cf. Bergès, 2004a ; Bergès, 2004b ; Richard, 2004). Des références plus récentes existent en forêt tempérée feuillue (du Bus, 2002 ; du Bus de Warnaffe et Lebrun, 2004 ; du Bus de Warnaffe et Dufrêne, 2004 ; Richard, 2004).

Les études sur les Lépidoptères sont moins nombreuses et se situent principalement en forêt tropicale (Intachat *et al.*, 1997 ; Beck, 1998 ; Wood et Gillman, 1998 ; Hill, 1999 ; Intachat *et al.*, 1999 ; Willott, 1999 ; Fermon *et al.*, 2000 ; Willott *et al.*, 2000 ; Lewis, 2001 ; Beck *et al.*, 2002 ; Ghazoul, 2002 ; Hamer *et al.*, 2003 ; Dunn, 2004). D'autres ont eu lieu en forêt boréale (Atlegrim et Sjöberg, 1996b ; Thomas, 2002) et très peu sont en forêt tempérée feuillue (Summerville et Crist, 2002). En forêts tempérée et boréale, la majorité des travaux étudient l'effet de la fragmentation et divers facteurs du paysage (Hammond et Miller, 1998 ; Usher et Keiller, 1998 ; Summerville et Crist, 2001 ; Mönkkonen et Mutanen, 2003 ; Summerville *et al.*, 2003 ; Summerville et Crist, 2003 ; Summerville et Crist, 2004) ou bien l'artificialisation des forêts par reboisement en résineux (Magurran, 1985 ; Usher et Keiller, 1998). La synthèse se réfère donc à la faible littérature existante, en mentionnant le type de forêt dans laquelle l'étude a été réalisée. Malgré les différences de structure et de régime de perturbation naturelle des forêts tropicales, boréales ou tempérées, des similitudes dans les réponses des Lépidoptères peuvent exister (Summerville, 2002).

I.6.2 Effet des coupes à court terme sur la richesse, l'abondance et la diversité

I.6.2.1 En forêt tropicale

En forêt tropicale, les coupes rases sont peu étudiées mais semblent avoir un effet négatif sur l'abondance, la richesse et la diversité (indice de Fisher) des Lépidoptères Geometridae (Intachat *et al.*, 1997). Dans une jeune plantation issue de coupe rase, Fermon *et al.* (2000) trouvent également un nombre d'espèces de Rhopalocères Nymphalidae plus faible qu'en peuplement témoin non-coupé.

L'effet des coupes sélectives est contrasté. Tout d'abord, en accord avec l'hypothèse des perturbations moyennes de Connell (1978), certaines études montrent un effet positif sur la richesse spécifique et l'abondance (Wood et Gillman, 1998, Willott *et al.*, 2000) ou sur un indice de diversité (Intachat *et al.*, 1997 ; Intachat *et al.*, 1999 ; Fermon *et al.*, 2000). D'autres n'observent aucun effet sur l'abondance ou la richesse (Fermon *et al.*, 2000 ; Lewis, 2001 ; Hamer *et al.*, 2003 ; Dunn, 2004). Enfin, certaines montrent au contraire un effet négatif sur l'abondance et la richesse, ou sur un indice de diversité (Ghazoul, 2002).

1.6.2.2 En forêts boréales et tempérées

En forêt boréale de conifères (Finlande), Mönkkonen et Mutanen (2003) observent une richesse spécifique et une abondance des Lépidoptères Hétérocères significativement plus faibles en peuplements passés par une coupe rase (dont l'âge est récent mais n'est pas précisé) par rapport aux peuplements matures, aux lisières et aux corridors forestiers avoisinants. Après une coupe rase, les peuplements conviendraient peu aux espèces non seulement en tant qu'habitats mais aussi en tant qu'éléments du paysage permettant la dispersion. Atlegrim et Sjoberg (1996b) (Suède) n'observent pas d'impact des coupes sélectives (30% des arbres coupés) sur l'abondance des chenilles (de Geometridae, Noctuidae, Lasiocampidae et d'Hyménoptères symphytes) associés à *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae). Par contre, les coupes rases diminuent l'abondance de ces chenilles par rapport au peuplement témoin (coupe précédentes supérieures à 50 ans). Au Canada, dans une forêt d'épinette rouge (*Picea rubens*), Thomas (2002) observe une corrélation négative entre l'abondance des Géomètres et l'intensité de la coupe (30, 50 ou 100 % des arbres enlevés ; les coupes ayant eu lieu moins d'un an avant l'étude). Cette corrélation est valable pour la richesse spécifique avec cependant, un effet nul ou légèrement positif des coupes de faible intensité (30 % du peuplement coupé par coupe sélective), allant dans le sens de la théorie des perturbations moyennes (Connell, 1978).

En forêt tempérée feuillue (USA), Summerville et Crist (2002) montrent un effet négatif des coupes rases et des coupes sélectives sur la richesse spécifique et l'abondance des Hétérocères, avec des différences selon la saison. Néanmoins, d'une manière générale, la richesse spécifique et l'abondance diminuent d'autant plus que la coupe est forte.

En conclusion, en forêts boréales et tempérées, la richesse spécifique et l'abondance globales sont liées négativement à un gradient d'intensité de coupe (Atlegrim et Sjoberg, 1996b ; Summerville et Crist, 2002 ; Thomas, 2002 ; Mönkkonen et Mutanen, 2003). Cependant, une coupe de faible intensité (coupe sélective) n'a : soit pas d'effet sur l'abondance des Lépidoptères (Atlegrim et Sjoberg, 1996b ; Summerville et Crist, 2002), soit un effet négatif

(Thomas, 2002). Elle a un effet nul ou légèrement positif sur la richesse spécifique (Thomas, 2002), pas d'effet ou un effet négatif selon la saison (Summerville et Crist, 2002). Par contre une coupe de forte intensité a toujours un effet négatif significatif sur la richesse spécifique et l'abondance.

Nous pouvons donc prédire une forte diminution de la richesse spécifique et de l'abondance des Lépidoptères nocturnes suite à la coupe d'ensemencement, et un effet très faible ou nul de la coupe d'éclaircie.

1.6.3 Effet des coupes sur la composition

1.6.3.1 En forêt tropicale

Les coupes sélectives peuvent induire un changement de composition des communautés, affectant notamment de façon négative les espèces à faible répartition géographique qui sont aussi plus spécialisées au niveau de l'habitat (Fermon *et al.*, 2000). Cet effet peut varier selon les groupes taxonomiques. Par exemple chez les Rhopalocères Nymphalidae de Borneo, Hamer *et al.* (2003) retrouvent cet effet sur les sous-familles de Satyrinae et de Morphinae alors que sur les Nymphalinae et les Charaxinae, la coupe affecte négativement les espèces à large répartition géographique. Cependant, Wood et Gillman (1998) et Lewis (2001) n'observent pas de changement de composition suite aux coupes. Ce dernier émet l'hypothèse que les communautés étudiées (les Rhopalocères de Bélize) sont adaptées aux perturbations naturelles (ouragans) qui auraient les mêmes effets que les coupes.

1.6.3.2 En forêts boréale et tempérée

En forêt boréale, Svensson (1982) (in Heliovaara et Väisänen, 1984) note, après coupe rase, l'apparition de *Spargania luctuata* (Geometridae) suite au recouvrement par *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) auquel cette espèce est liée exclusivement. Atlegrim et Sjoberg (1996b) montrent que la diminution de l'abondance des chenilles liées à *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae), suite à un gradient d'intensité de coupes (sélectives et rases), est surtout liée aux chenilles de Géomètres ou à celles exposées sur les feuilles (ensemble des Geomètres, Noctuelles, Lasiocampides et larves d'Hyménoptères Symphytes). Thomas (2002) observe un changement de la composition spécifique des Géomètres le long d'un gradient d'intensité de coupes : la dissimilarité avec les communautés des peuplements témoins est d'autant plus forte que la coupe est intense. En coupe rase, il observe une communauté appauvrie avec la présence de nombreuses espèces vagabondes provenant des peuplements avoisinants.

En forêt tempérée feuillue, Summerville et Crist (2002) montrent que la composition diffère selon la gestion et l'intensité de coupe. Les communautés des peuplements non gérés depuis plus de 80 ans et non coupés depuis 60 ans sont dominées par des espèces liées aux arbres dominants et par des espèces liées aux champignons et aux lichens. Les communautés des coupes rases sont dominées par des espèces liées aux arbres de début de succession et aux herbacées. Les communautés des coupes sélectives sont un mélange des communautés de coupes rases et de peuplements non gérés depuis plus de 80 ans ou non coupés depuis 60 ans. Certaines espèces de Saturniidae à forte capacité de vol ne sont trouvées qu'en peuplements coupés sélectivement ou non coupés depuis 60 ans. La coupe rase a un effet négatif sur le nombre d'espèces détritivores et liées aux ligneux et, selon la saison (en juin), sur le nombre d'espèces liées aux champignons et aux lichens. Toujours selon la saison, la coupe sélective n'a qu'un effet négatif sur les espèces liées aux ligneux. Par contre, les coupes n'ont aucun effet sur la richesse ou l'abondance des espèces liées aux herbacées et des espèces généralistes consommant plusieurs types de végétaux.

Ces résultats nous permettent de prédire une modification assez forte de la composition des communautés après une coupe de forte intensité qui se traduit par une perte du nombre et de l'abondance des espèces liées aux ligneux, détritivores et lichénophages. La coupe d'éclaircie n'affecterait que les espèces liées aux ligneux et modifierait peu la composition des communautés.

1.6.4 Evolution au cours de la succession végétale

Les études concernant les patrons et mécanismes de successions secondaires (i.e. suivant une perturbation de l'habitat ; Southwood, 1996) sont pour la plupart liées aux communautés floristiques (e.g. Drury et Nisbet, 1973 ; Connell et Slatyer, 1977 ; Grime, 1977 ; Grime, 1987 ; Foster et Tilman, 2000). Quelques études concernent les communautés d'insectes (Southwood *et al.*, 1979 ; Brown, 1985 ; Brown et Hyman, 1986 ; Brennan, 2003), y compris les Lépidoptères (Erhardt et Thomas, 1991 ; Steffan-Dewenter et Tschardtke, 1997 ; Balmer et Erhardt, 2000 ; Leps *et al.*, 2001), mais aucune (à notre connaissance) n'aborde l'évolution des communautés de Lépidoptères le long d'un cycle forestier en milieu tempéré. En conséquence, les parties suivantes abordent quelques travaux pionniers généraux sur d'autres communautés d'insectes, en particulier phytophages et sur les Lépidoptères lorsque cela est possible, en dehors du contexte forestier. Sans aborder les mécanismes précis qui gouvernent les successions d'insectes, nous pouvons formuler l'idée générale que les successions de communautés d'insectes sont contrôlées par l'évolution des communautés végétales (Steffan-Dewenter et Tschardtke, 1997).

1.6.4.1 Evolution de la richesse spécifique, de l'abondance et de la diversité

Southwood *et al.* (1979) ont étudié les premiers l'évolution des communautés de Coléoptères et d'Hétéroptères comprenant des espèces phytophages, prédatrices et mycétophages, depuis un milieu ouvert abandonné depuis 1 à 2 ans jusqu'à une bétulaie de 60 ans environ en passant par un stade à 6-7 ans. Ils montrent un accroissement général de la richesse spécifique avec l'âge de la succession. La diversité augmente dans les 16 premiers mois, parallèlement à la diversité végétale, puis se stabilise alors que la diversité végétale diminue. La diversité des insectes évoluerait au début en fonction de la diversité végétale puis se maintiendrait grâce à la plus forte diversité spatiale et structurale de la végétation dans les stades âgés.

Sur le même dispositif, Brown et Hyman (1986) observent, pour des Coléoptères phytophages (Curculionidae et Chrysomelidae), un fort accroissement de la richesse et de la diversité durant les 3 premières années ; la diversité seule se maintient à une valeur élevée jusqu'à la cinquième année de la succession ; ensuite, richesse et diversité restent constantes bien qu'à des valeurs plus faibles. Les patrons d'évolution de la diversité pour la végétation et les Curculionidae sont très similaires et sont corrélés positivement. Ces résultats diffèrent de ceux de Southwood *et al.* (1979) à ceci près que Brown et Hyman (1986) proposent que la diversité et la composition de la végétation déterminent la diversité des insectes phytophages, et que l'hétérogénéité structurale et spatiale de la végétation n'a pas d'effet significatif.

Pour les Rhopalocères, Steffan-Dewenter et Tscharnke (1997) attendent (sur la base des études précédentes) et confirment une augmentation du nombre d'espèces le long d'une succession secondaire après abandon de terres cultivées jusqu'à un stade arboré relativement jeune (un peu plus de 30 ans). Sur une succession plus longue (après l'abandon d'une prairie fauchée subalpine), dans les Alpes suisses, la richesse spécifique des Lépidoptères diurnes (Rhopalocères et Hétérocères) augmente dans les stades jeunes puis diminue avec l'installation des landes à *Vaccinium sp* et *Calluna vulgaris*, chute avec l'installation des premiers arbres et arbustes de *Betula pendula* jusqu'à un minimum au stade à *Alnus viridis*, puis réaugmente légèrement au stade climax à *Picea abies* (Erhardt et Thomas, 1991). Ainsi, le stade climax est moins riche que les stades pionniers et intermédiaires mais il renferme des espèces qui lui sont caractéristiques. Au cours de cette succession, la richesse des Lépidoptères est corrélée fortement et positivement à celle de la végétation. Concernant les Geometridae seulement, Erhardt et Thomas (1991) observent à peu près le même patron : la richesse atteint un maximum un peu plus tard dans le stade à landes ; au stade climacique, elle retrouve quasiment sa valeur de début de succession.

Sur une carrière après abandon et réhabilitation (USA), la richesse et l'abondance des Lépidoptères Hétérocères diurnes (une centaine d'espèces) augmentent régulièrement le long de la succession jusqu'au stade de la forêt feuillue mixte de *Quercus sp* et *Carya sp* (qui correspond au stade avant carrière) (Holl, 1996). Elles sont encore une fois très corrélées à la richesse de la végétation, mais aussi au diamètre à 1,30 m des arbres.

En lien avec ces résultats, en particulier ceux de Holl (1996) sur les Hétérocères diurnes (qui se rapprochent le plus d'une succession forestière), nous pouvons prédire une augmentation de la richesse et de l'abondance des Lépidoptères nocturnes le long du cycle sylvicole.

1.6.4.2 Evolution de la composition, des groupes écologiques et des traits d'espèces

D'après Southwood *et al.* (1979) et Brown (1985), la permanence de l'habitat, son hétérogénéité spatiale et structurale, ainsi que la diversité ou la disponibilité des ressources pour les insectes augmentent le long d'une succession. En parallèle, les communautés de Coléoptères et d'Hétéroptères évoluent et se différencient entre les 3 stades successionnels étudiés par ces auteurs. Les communautés de Curculionidae et de Chrysomelidae se distinguent également selon ces 3 stades (Brown et Hyman, 1986). Pour les Hétéroptères et les Chrysomelidae, l'abondance et la richesse relatives des espèces spécialistes (vis-à-vis du nombre d'espèces ou de genres de plantes-hôtes, i.e. monophages ou oligophages) augmentent le long de la succession alors que celles des espèces généralistes (i.e. polyphages) diminuent (Brown, 1985 ; Brown et Hyman, 1986). C'est le contraire qui est observé pour les Curculionidae : le nombre relatif d'individus spécialistes est plus élevé en début de succession et diminue alors que les individus généralistes ne se trouvent très majoritairement qu'en stades âgés (après 60 ans) (Brown et Hyman, 1986). Ainsi les hypothèses de Margalef (1968) et d'Odum (1969) selon lesquelles le degré de spécialisation augmente le long de la succession sont validées pour les Hétéroptères et les Coléoptères Chrysomelidae, pas pour les Coléoptères Curculionidae. Pour les Hétéroptères, la proportion d'espèces plurivoltines et la capacité de dispersion (mesurée par le pourcentage d'espèces ailées) diminuent le long de la succession ; la proportion d'espèces hivernant à l'état adulte est supérieure en tout début de succession (Brown, 1985). Cependant, l'ensemble de ces résultats, obtenus pour des données relatives, sont à prendre avec précaution car seule l'analyse des valeurs absolues permet de conclure quant à l'évolution réelle des groupes d'espèces.

Sur la base de plusieurs études, dont celles précédemment citées, Steffan-Dewenter et Tscharrntke (1997) s'attendent, le long d'une succession et pour les Lépidoptères Rhopalocères, à : (1) une augmentation de la spécialisation pour la plante-hôte (i.e. du degré

de polyphagie), (2) une diminution de la taille du corps et de la capacité de dispersion, et (3) une diminution du nombre d'espèces hivernant au stade adulte.

Concernant les Lépidoptères Geometridae, il y a une augmentation du nombre d'espèces spécialistes de l'habitat (sténotopes) le long d'une succession après abandon d'une prairie fauchée subalpine jusqu'au climax forestier, avec une forte diminution des espèces généralistes (eurytopes) à partir de l'installation des premiers arbres (Erhardt et Thomas, 1991).

Après réhabilitation d'une carrière, Holl (1996) observe que les communautés de Lépidoptères Hétérocères diurnes se différencient de plus en plus le long de la succession, celles de début de succession étant très similaires (jusqu'à 20 ans).

A l'issue de ces résultats, nous pouvons prédire au cours du cycle sylvicole une augmentation du nombre et de l'abondance des espèces forestières, des espèces plutôt monophages et des espèces ayant une faible aptitude à la dispersion. Au contraire, on peut s'attendre à une diminution du nombre et de l'abondance des espèces polyphages, des espèces hivernant au stade adulte et des espèces ayant une bonne aptitude à la dispersion.

1.6.4.3 Reconstitution de la diversité ou de la structure des communautés après perturbation

La question est de savoir si après une perturbation comme une coupe, initiatrice d'une succession (ou d'un cycle sylvicole), la communauté d'origine se reconstitue et si oui, en combien de temps (Niemelä, 1999). Aucune étude sur les Lépidoptères n'aborde cette question. Cependant, sur une carrière en réhabilitation, Holl (1996) montre que la communauté de Lépidoptères diurnes (Rhopalocères et Hétérocères) n'est toujours pas recomposée au bout d'une trentaine d'années, bien que la composition en espèces se rapproche de celle de la forêt mixte adjacente qui constitue l'état avant exploitation. Ces 30 ans ne suffisent pas à retrouver un grand nombre d'espèces peu fréquentes de l'état avant exploitation. En forêt feuillue, Summerville et Crist (2002) ne trouvent pas de différences de composition spécifique, de richesse et d'abondance des Lépidoptères nocturnes entre des peuplements non gérés depuis plus de 80 ans et des peuplements gérés dont la dernière coupe sélective remonte à une soixantaine d'années.

Dans notre contexte, l'évolution du peuplement traité en futaie régulière aboutit vers une centaine d'années à une jeune futaie dont la structure se rapproche des peuplements d'ex-TSF régularisés d'avant la coupe d'ensemencement. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse qu'en jeune futaie, les communautés de Lépidoptères nocturnes se rapprochent fortement de celles présentes avant la coupe d'ensemencement. Certaines espèces généralement considérées

comme plus sensibles aux coupes de forte intensité (espèces forestières et espèces à faible aptitude à la dispersion) pourraient avoir disparues, ne pas être encore présentes en jeune futaie ou alors en plus faible abondance (Bergès, 2004a).

I.7 Etat de l'art sur les facteurs affectant la diversité et la structure des communautés de Lépidoptères

I.7.1 Généralités

Nous ne présenterons que les facteurs locaux sachant que les facteurs régionaux comme la biogéographie et l'histoire (Cornell et Lawton, 1992 ; Loreau, 2000) ont une influence majeure sur la composition et la diversité des communautés, y compris celles des Lépidoptères nocturnes (Summerville, 2002 ; Summerville et Crist, 2003).

De nombreux facteurs peuvent expliquer la structure des communautés d'insectes et leurs patrons de diversité (Lawton, 1987 ; Begon *et al.*, 1996 ; Southwood, 1996). L'importance relative de ces facteurs est mal connue et change probablement dans l'espace et dans le temps (Lawton, 1987). Néanmoins, chez les insectes phytophages, la végétation joue un rôle majeur directement ou indirectement, soit comme ressource alimentaire, soit comme habitat (Strong *et al.*, 1984 ; Lawton, 1987).

Le rôle de la compétition interspécifique a longtemps été considéré comme négligeable ou rare dans l'organisation de ces communautés de phytophages (Lawton et Strong, 1981 ; Strong *et al.*, 1984). Cependant, la prise en compte des interactions indirectes, *via* la plante-hôte notamment, et la multiplication des études expérimentales suggèrent que la compétition interspécifique est plus fréquente qu'il n'y paraissait et joue un rôle certainement non négligeable selon les guildes (Denno *et al.*, 1995 ; Stewart, 1996). Chez les Lépidoptères, il existe peu d'exemples de compétition interspécifique et elle est considérée comme rare par de nombreux auteurs (Varley, 1949 ; Harrison, 1964 ; Shapiro, 1974 ; Futuyma et Gould, 1979 ; Faeth et Simberloff, 1981 ; Shapiro, 1981 in Strong *et al.*, 1984). Des études plus récentes indiquent que, lorsqu'elle existe, elle semble plutôt avoir lieu au stade larvaire, indirectement *via* la diminution de la quantité ou de la qualité (biochimie) de la ressource alimentaire (West, 1985 ; McGeoch et Chown, 1997 ; Redman et Scriber, 2000) ou *via* la transmission de pathogènes et les parasitoïdes (Redman et Scriber, 2000).

Etant donné la nature du sujet de la thèse et l'impossibilité d'étudier le rôle des interactions interspécifiques autres que celles impliquant la végétation, nous ne rentrerons pas dans les débats sur la nature et l'organisation des communautés (cf. McIntosh, 1995).

Nous présentons ci-dessous les rôles de la diversité et de la structure de la végétation seulement. En effet, certains auteurs considèrent que la diversité des niveaux trophiques inférieurs contrôle celle des niveaux supérieurs (Hunter et Price, 1992 ; Siemann, 1998 ; Siemann *et al.*, 1998 in Brose, 2003). En particulier, la diversité des herbivores serait directement liée à celle de la végétation ("taxonomic diversity hypothesis") (Murdoch *et al.*, 1972 ; Siemann *et al.*, 1998) et à son hétérogénéité structurale ("structural heterogeneity hypothesis") (Murdoch *et al.*, 1972 ; Lawton, 1983 ; Brose, 2003). En effet, selon le concept de niche écologique (Hutchinson, 1957), le principe d'exclusion compétitive de Gause (Begon *et al.*, 1996) et l'hypothèse d'espaces sans ennemis ("enemy-free-space") (Jeffries et Lawton, 1984), l'augmentation de la richesse de la végétation et de la structure permet d'augmenter le nombre de niches disponibles et par conséquent le nombre d'espèces coexistant (Strong *et al.*, 1984).

1.7.2 Rôle de la richesse et de la diversité de la végétation

De nombreuses études ont montré une relation positive entre la diversité (richesse spécifique le plus souvent) de la végétation et celle des insectes en général dans divers contextes naturels (Murdoch *et al.*, 1972 ; Nagel, 1979 ; Southwood *et al.*, 1979 ; Crisp *et al.*, 1998 ; Brose, 2003) ou expérimentaux (Siemann, 1998 ; Siemann *et al.*, 1998 ; Knops *et al.*, 1999 ; Symstad *et al.*, 2000 ; Hartley et Jones, 2003).

Chez les Lépidoptères diurnes, une strate herbacée diversifiée favorise en général leur diversité (richesse ou indice de diversité) et influence leur composition, que ce soit dans les habitats agricoles (Erhardt, 1985 ; Gonseth, 1994 ; Sparks et Parish, 1995 in Saarinen, 2002 ; Croxton *et al.*, 2005) ou dans les habitats forestiers tempérés et associés (Gonseth, 1993 ; Sparks *et al.*, 1996).

En forêt tropicale, il existe également un lien positif entre la diversité de la végétation et celle des Lépidoptères (y compris la composition) de plusieurs familles diurnes ou nocturnes (Chey *et al.*, 1997 ; Intachat *et al.*, 1997 ; Ghazoul, 2002). Par exemple, chez les Géomètres, il a été montré que la diversité des arbres et de la végétation du sous-bois est liée à la composition et à la diversité (de manière positive) des Géomètres (Beck *et al.*, 2002 ; Brehm *et al.*, 2003). Au contraire, dans une autre région, la diversité de la végétation est négativement corrélée à celle des Géomètres (Axmacher *et al.*, 2004).

En forêt tempérée de feuillus, la diversité et la composition de la végétation sont également liées à la composition et à la richesse spécifique des Lépidoptères Hétérocères (Holl, 1996 ; Usher et Keiller, 1998 ; Summerville et Crist, 2002 ; Summerville et Crist, 2003 ; Summerville *et al.*, 2003 ; Summerville et Crist, 2004). Plus précisément, la diversité de la

végétation (totale ou du sous-bois) est liée positivement à la richesse totale des Lépidoptères Hétérocères nocturnes, dont celle des espèces forestières (Usher et Keiller, 1998) ou diurnes (Holl, 1996). Cette relation peut varier selon la famille considérée : par exemple, Usher et Keiller (1998) trouvent qu'elle existe avec les Géomètres mais pas avec les Noctuelles. Summerville et Crist (2004) montrent que la diversité des arbres et arbustes est liée positivement à la richesse totale des Lépidoptères nocturnes et à la richesse des espèces liées aux ligneux, avec cependant des variations selon la région d'étude. La diversité des arbres et des arbustes peut également influencer la composition en espèces (Summerville et Crist, 2002 ; Summerville et Crist, 2003). Holl (1996) trouve que la composition des Lépidoptères Hétérocères diurnes est liée à celle de la végétation.

Selon ces résultats, les relations entre végétation et Lépidoptères ne sont pas toujours très claires, et peu étudient les mêmes composantes de la végétation (sous-bois, arbres, arbustes, totalité ...) avec les mêmes composantes des Lépidoptères (familles, groupes écologiques ...) et aux mêmes niveaux (richesse, indice de diversité, composition). Cependant, d'après ceux-ci, on peut s'attendre à ce que la richesse de la végétation, celle du sous-bois, mais aussi celle des arbres et des arbustes, soit liée positivement à la richesse totale des Lépidoptères nocturnes, à celle des Géomètres mais pas à celle des Noctuelles, à celle des espèces liées aux ligneux et à celle des espèces généralistes pour le type de plante-hôte. La richesse du sous-bois serait aussi corrélée positivement à la richesse des espèces liées aux herbacées. Cette richesse de la végétation et sa composition sont également supposées jouer un rôle important dans la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes.

1.7.3 Rôle de l'hétérogénéité de la structure de la végétation

Le lien entre l'hétérogénéité de la structure de la végétation³ et la diversité des insectes a été montré depuis longtemps (Lawton et Schröder, 1977 ; Lawton, 1978 ; Southwood *et al.*, 1979 ; Lawton, 1983 mais cf. Strong *et al.*, 1984 pour une synthèse). Cette hétérogénéité est valable de l'échelle de la plante jusqu'à celle de l'habitat. En effet, la diversité des insectes phytophages augmente en général avec la complexité de l'"architecture" de la plante-hôte (Lawton et Schröder, 1977 ; Lawton, 1983). Cette relation est valable entre plusieurs individus d'une même plante (e.g. Moran, 1980) ou entre plusieurs types biologiques (arbres, arbustes, herbacées) (Lawton et Schröder, 1977). Par exemple, le nombre et l'abondance

³ L'hétérogénéité de la structure de la végétation représente la diversité de l'habitat (au sens large) fourni par la végétation. L'échelle de perception de cette hétérogénéité dépend du groupe étudié et de la résolution de l'étude. Dans notre cas, il s'agit de l'hétérogénéité du peuplement forestier dans ses dimensions horizontales et verticales. Pour une revue sur cette notion d'hétérogénéité de l'habitat, nous renvoyons le lecteur à la synthèse de Tews *et al.* (2004).

d'espèces de Lépidoptères associés à une plante-hôte augmentent avec sa taille (Niemelä et Neuvonen, 1983 ; Haysom et Coulson, 1998). Godfray (1985) a montré que le nombre d'espèces de Lépidoptères minant les feuilles augmente avec l'âge et donc l'augmentation de la complexité architecturale de l'arbre-hôte. Price (1977) (in Strong *et al.*, 1984), Neuvonen et Niemela (1981), Niemelä et Haukioja (1982) et Godfray (1985) ont aussi montré que le nombre supporté d'espèces de Lépidoptères Hétérocères augmente depuis les plantes herbacées jusqu'aux arbustes puis aux arbres. A l'échelle de l'habitat, il a été montré qu'une structure hétérogène et complexe de la végétation permet d'augmenter la diversité de plusieurs ordres d'insectes (Southwood *et al.*, 1979 ; Brose, 2003), dont les Lépidoptères diurnes (Baz et Garcia Boyero, 1995) et nocturnes (Bragança *et al.*, 1998 ; Summerville, 2002).

Par conséquent, selon ces résultats, on peut prédire que l'hétérogénéité de la structure du peuplement forestier a un effet positif sur la richesse des Lépidoptères nocturnes et influence la composition des communautés. De plus, il est probable que les influences respectives de la diversité du peuplement forestier et de sa structure diffèrent selon le stade du cycle sylvicole (Southwood *et al.*, 1979).

1.7.4 Rôle de la composition floristique

Outre l'effet du nombre d'espèces végétales, la qualité de ces espèces (i.e. la composition floristique) influence la richesse et la composition des Lépidoptères nocturnes. Par exemple, la composition des arbres influence de manière importante le nombre d'espèces de macro-Lépidoptères nocturnes présents dans les forêts européennes (Neuvonen et Niemela, 1981 ; Niemelä et Haukioja, 1982 ; Virtanen et Neuvonen, 1999). En effet, plusieurs travaux indiquent que la composition, la richesse spécifique et l'abondance des communautés de chenilles de macro-Hétérocères diffèrent selon l'espèce d'arbre-hôte (Barbosa *et al.*, 2000 ; Butler et Strazanac, 2000 ; Summerville *et al.*, 2003). Dans son étude le long d'une succession, Holl (1996) trouve une corrélation très forte entre la composition en Hétérocères diurnes et la composition de la végétation (test de Mantel sur les matrices de dissimilarités faunistiques et floristiques).

D'après cette dernière étude, nous pouvons donc prédire que la composition des Lépidoptères nocturnes est liée à la composition de la végétation.

I.8 Formulations des hypothèses à tester

I.8.1 Choix des traits écologiques et biologiques des Lépidoptères étudiés

A l'issue des parties précédentes et en fonction de la possibilité de renseignement à partir de la littérature, nous avons choisi d'étudier la réponse aux coupes et au cycle sylvicole des groupes de traits suivants :

- **preferendum d'habitat** (espèces forestières, de milieux ouverts et eurytopes) : la conservation des espèces forestières est un objectif de premier ordre en forêt et il semble que ces espèces pourraient être particulièrement menacées par la gestion alors que les espèces de milieux ouverts pourraient être favorisées (Heliovaara et Väisänen, 1984). Les espèces eurytopes ou généralistes au niveau de l'habitat pourraient être peu sensibles aux perturbations par les coupes et à la succession ;
- **preferendum vis-à-vis du type de plante-hôte consommée** (espèces se nourrissant sur ligneux, sur herbacées, sur lichens, sur feuilles en décomposition ou généralistes, c'est-à-dire consommant au moins deux des catégories précédentes) : les espèces liées aux ligneux, aux lichens et aux feuilles en décomposition seraient défavorisées par les coupes, alors que les espèces liées aux herbacées et généralistes y seraient insensibles (Summerville et Crist, 2002). Ces groupes correspondent aux guildes désignées par Summerville et Crist (2002) ;
- **degré de polyphagie** (espèces mono-, oligo- et polyphages selon Leps *et al.*, 1998) : les espèces polyphages seraient favorisées par la coupe, au contraire des espèces mono- et oligophages, mais ces dernières seraient favorisées plus tard au cours du cycle sylvicole (Margalef, 1968 ; Odum, 1969 ; Brown, 1985 ; Brown et Hyman, 1986) ;
- **stade hivernant** (œuf, chenille, nymphe, adulte) : les espèces qui hivernent à l'état adulte sont supposées être de meilleures colonisatrices des milieux récemment perturbés (Brown, 1985 ; Steffan-Dewenter et Tschardtke, 1997) ;
- **capacité de vol et de dispersion** : les espèces les moins mobiles sont considérées comme plus susceptibles d'être défavorisées par les coupes que les autres (Lawton *et al.*, 1998 in Dunn, 2004). De plus, elles recoloniseraient tardivement le milieu après perturbation. Cette caractéristique est difficile à évaluer. Il a aussi été montré que les espèces de grande envergure volent plus loin et plus fréquemment que les espèces de petite envergure (Nieminen, 1996b).

1.8.2 Récapitulatif des questions et hypothèses

Ce paragraphe récapitule les questions de la thèse et les hypothèses associées issues de l'état de l'art sur le sujet et concernant en particulier les Lépidoptères nocturnes.

❖ **Q1 : Quel est l'impact à court terme (jusqu'à 30 ans après la coupe environ) de la coupe d'ensemencement (et des coupes secondaires suivantes) sur les communautés de Lépidoptères nocturnes ?**

H1.1 : "Selon les résultats trouvés en forêts boréales et tempérées (cf. partie I.6.2), la coupe d'ensemencement provoque, à court terme, une diminution de la richesse et de l'abondance des Lépidoptères Hétérocères".

H1.2 : "Selon les résultats trouvés en forêts boréales et tempérées (cf. partie I.6.3), la coupe d'ensemencement modifie la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes".

H1.3 : "En lien avec l'ouverture et le rajeunissement du peuplement forestier (Heliovaara et Väisänen, 1984), la coupe d'ensemencement défavorise à court terme les espèces forestières et favorise ou n'affecte pas les espèces eurytopes et de milieux ouverts".

H1.4 : "En lien avec la modification de la ressource floristique (Summerville et Crist, 2002), la coupe d'ensemencement défavorise à court terme les espèces liées aux ligneux, détritivores et lichénophages. Elle n'affecte pas les espèces liées aux herbacées et généralistes pour le type de plante-hôte consommée".

H1.5 : "En lien avec la disponibilité et la diversité de la ressource et avec la théorie des traits d'espèces (cf. partie I.5.3), la coupe d'ensemencement défavorise à court terme les espèces plutôt monophages et favorise les espèces polyphages".

H1.6 : "En lien avec l'hypothèse de Brown (1985), la coupe d'ensemencement favorise à court terme les espèces hivernant au stade adulte".

H1.7 : "En lien avec les théories des traits d'espèces (cf. partie I.5.3), la coupe d'ensemencement favorise les espèces dispersives à grande envergure alaire".

❖ **Q2 : Comment évoluent les communautés de Lépidoptères nocturnes au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière (jusqu'à 110 ans environ) ?**

H2.1 : "En lien avec l'évolution de la richesse floristique et de la structure du peuplement forestier (cf. parties I.6.4 et I.7 ; Southwood *et al.*, 1979 ; Holl, 1996), la richesse et l'abondance des Lépidoptères augmentent progressivement au cours du cycle".

H2.2 : "En lien avec la modification de la composition floristique et de la structure du peuplement forestier (cf. parties I.6.4 et I.7 ; Southwood *et al.*, 1979 ; Holl, 1996), la composition des communautés évolue au cours du cycle".

H2.3 : "En lien avec la modification de la structure du peuplement forestier et son vieillissement, les espèces forestières sont favorisées au cours du cycle, les espèces de milieux ouverts sont défavorisées et les espèces eurytopes sont peu ou pas affectées (Heliovaara et Väisänen, 1984)".

H2.4 : "En lien avec l'évolution de la composition floristique, les espèces se nourrissant de ligneux et les espèces lichénophages sont favorisées au cours du cycle, les espèces liées aux herbacées sont défavorisées et les espèces généralistes pour le type de plante-hôte et détritivores ne sont pas affectées".

H2.5 : "En lien avec l'augmentation de la diversité et de la disponibilité de la ressource et avec la théorie des traits d'espèces (cf. parties I.6.4 et I.7 ; Brown, 1985 ; Brown et Hyman, 1986 ; Steffan-Dewenter et Tschardtke, 1997), les espèces plus monophages sont favorisées alors que les espèces polyphages sont défavorisées au cours du cycle sylvicole".

H2.6 : "Les espèces hivernant au stade adulte sont défavorisées au cours du cycle (Steffan-Dewenter et Tschardtke, 1997)".

H2.7 : "En lien avec l'augmentation de la stabilité de l'habitat et de la disponibilité de la ressource et la théorie des traits d'espèces (cf. partie I.6.4 ; Brown, 1985 ; Steffan-Dewenter et Tschardtke, 1997), les espèces dispersives de grande envergure sont défavorisées et celles peu dispersives de petite envergure sont favorisées".

❖ **Q3 : Les communautés de Lépidoptères nocturnes sont elles reconstituées au bout de la première moitié du cycle de futaie régulière ?**

H3.1 = "Avec le vieillissement du peuplement, la richesse et l'abondance ont retrouvé en jeune futaie leur niveau d'avant coupe d'ensemencement (cf. I.6.4.3)".

H3.2 = "Avec le vieillissement du peuplement, la composition des communautés redevient proche en jeune futaie de celle d'avant coupe d'ensemencement (cf. I.6.4.3)".

H3.3 = "Il n'y a pas ou très peu de différences quant aux traits des espèces, cependant, en jeune futaie, les espèces considérées comme sensibles (espèces forestières et à faible aptitude à la dispersion) sont moins nombreuses et/ou moins abondantes (cf. I.6.4.3)".

❖ **Q4 : Quel est l'impact à court terme (quelques années) de la coupe d'éclaircie sur les communautés de Lépidoptères nocturnes ?**

H4.1 : "Selon les résultats trouvés en forêts boréales et tempérées (cf. partie I.6.2), la coupe d'éclaircie n'a pas d'influence ou peu sur la richesse et l'abondance des Lépidoptères nocturnes".

H4.2 : "Selon les résultats trouvés en forêts boréales et tempérées (cf. partie I.6.3), la coupe d'éclaircie modifie peu la composition de la communauté".

H4.3 : "En lien avec l'ouverture du sous-bois, la coupe d'éclaircie n'affecte pas les espèces eurypopes mais peut défavoriser les espèces forestières et favoriser les espèces de milieux ouverts".

H4.4 : "En lien avec la suppression d'une faible partie des arbres, la coupe d'éclaircie ne défavorise que les espèces liées aux ligneux et peut favoriser des espèces liées aux herbacées ou les espèces généralistes".

H4.5 : "La coupe d'éclaircie n'affecte pas les espèces mono-, oligo- ou polyphages".

H4.6 : "La coupe d'éclaircie n'affecte pas les espèces selon leur stade hivernant".

H4.7 : "La coupe d'éclaircie favorise peu ou n'a pas d'effet sur les espèces dispersives de grande envergure alaire".

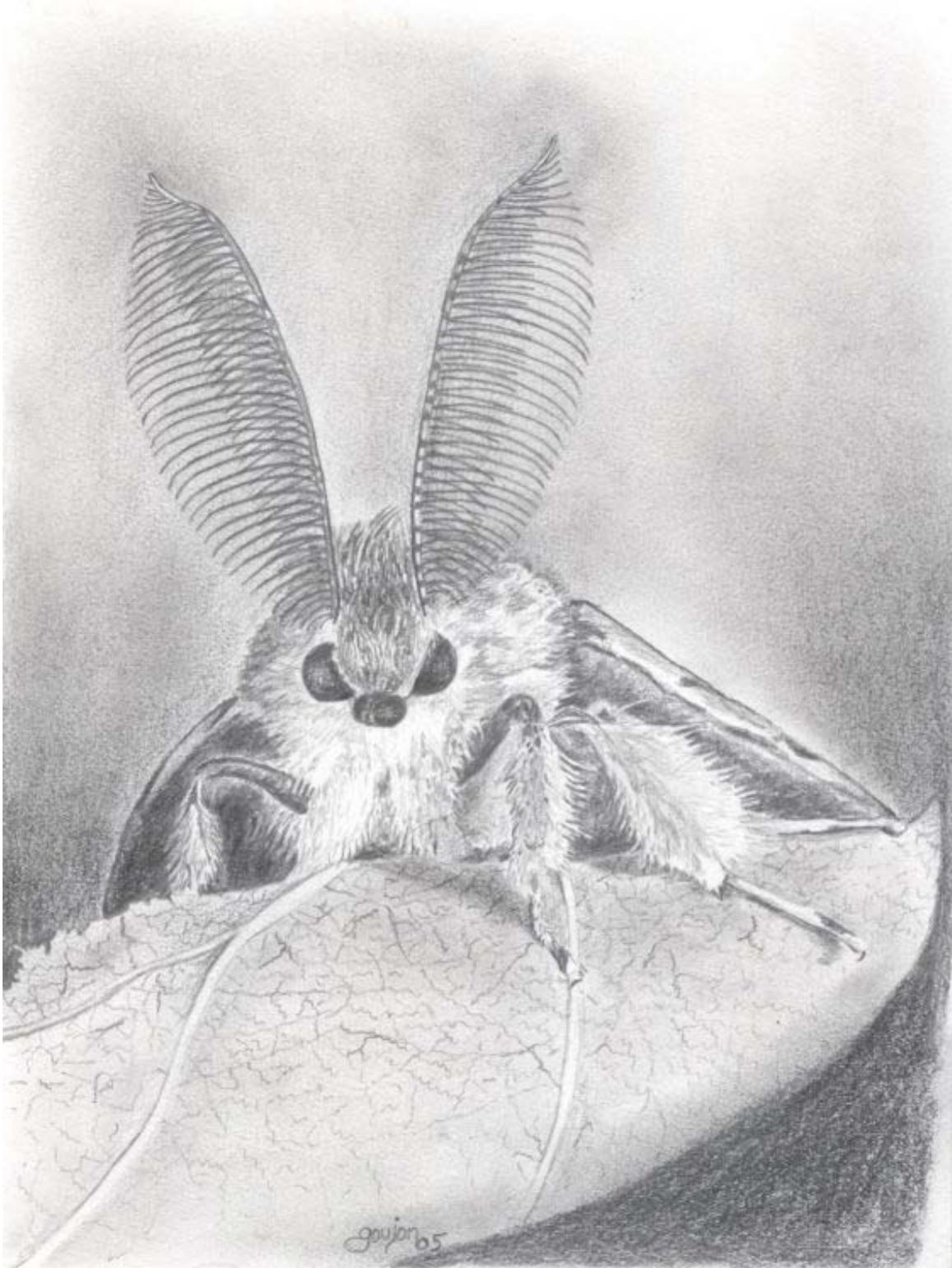
❖ **Q5 : Quelles sont les influences de la richesse et de la structure du peuplement forestier sur les communautés de Lépidoptères nocturnes ?**

H5.1.1 : "La richesse des Lépidoptères nocturnes est liée à celle de la végétation (Southwood *et al.*, 1979 ; Brown et Hyman, 1986 ; Erhardt et Thomas, 1991 ; Holl, 1996 ; Usher et Keiller, 1998)".

H5.1.2 : "La diversité des Lépidoptères nocturnes est liée positivement à celle des ligneux (Summerville et Crist, 2004)".

- H5.1.3 : " La composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la diversité de la végétation".
- H5.1.4 : "La composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la diversité des arbres et des arbustes (Summerville et Crist, 2002 ; Summerville et Crist, 2003)".
- H5.1.5 : "La composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la composition de la végétation (Holl, 1996)".
- H5.1.6 : "La diversité des Lépidoptères nocturnes liés aux ligneux et aux herbacées est reliée à celle de ces types de végétaux (Summerville et Crist, 2002)".
- H5.2.1 : "La richesse des Lépidoptères nocturnes est liée à l'hétérogénéité de la structure du peuplement (Southwood *et al.*, 1979 et cf. I.7.3)".
- H5.2.2 : "La composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à l'hétérogénéité de la structure du peuplement (Southwood *et al.*, 1979 et cf. I.7.3)".
- H5.2.3 : "L'influence respective de la richesse de la végétation et de sa structure dépend du stade sylvicole (Southwood *et al.*, 1979 et cf. I.7.3)".

II MATERIEL ET METHODES



II.1 Description de la zone d'étude

II.1.1 Situation

L'étude a été réalisée en forêt domaniale de Montargis, située dans le nord-est du département du Loiret dans la région naturelle du Gâtinais (IFN, 1998) (Figure 9). D'une superficie de 4090 ha, elle occupe un plateau légèrement incliné vers l'ouest, dominant la vallée du Loing et caractérisé par une faible variation d'altitude (95-132 m). La présence d'une vallée orientée sud-est vers nord-ouest constitue le principal facteur de variabilité stationnelle de la forêt (Chevalier, 2003).

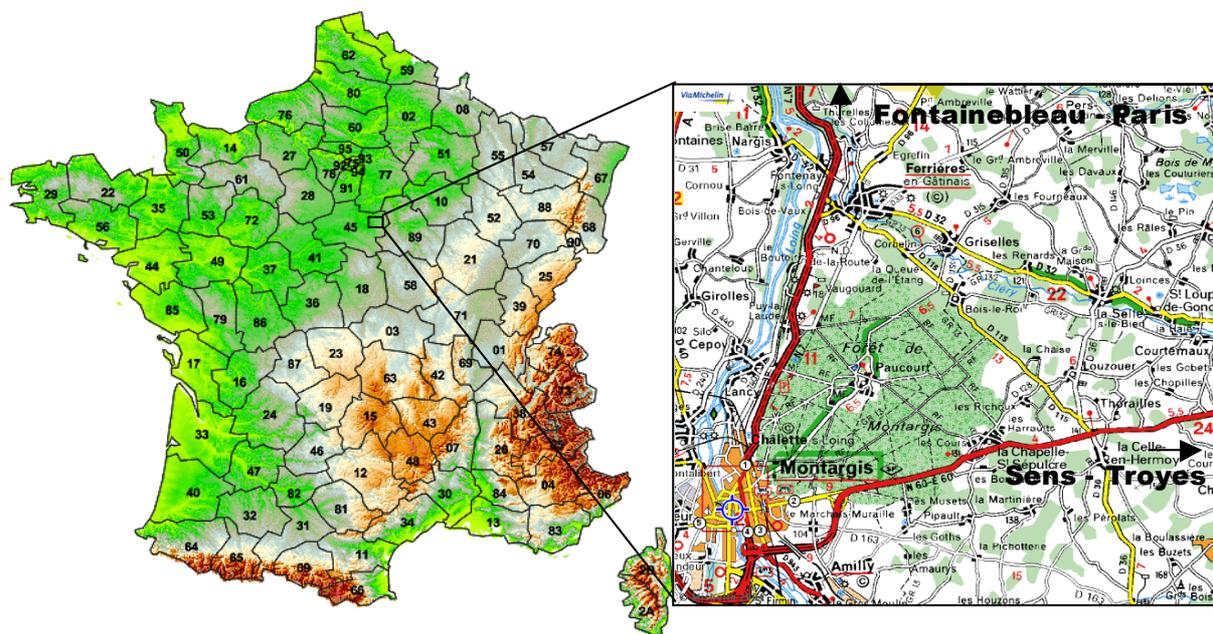


Figure 9 : Localisation de la forêt domaniale de Montargis.

II.1.2 Climatologie

Le climat y est de type océanique dégradé (i.e. avec quelques influences continentales). Les précipitations moyennes annuelles atteignent 647 mm. La température moyenne annuelle est de 10,9°C, celle du mois le plus froid est de 3,7°C, celle du mois le plus chaud est de 19°C et, en moyenne, 63 jours par an présentent des gelées (Météo France 45, 2002).

II.1.3 Géologie et pédologie

La forêt repose sur un substrat crayeux le plus souvent recouvert par un complexe de formations à chailles mêlant argiles, sables et cailloutis (Denizot, 1971). Les sols sont constitués de brunisols oligo-saturés et de luvisols typiques (selon le référentiel typologique de Baize et Girard, 1992).

II.1.4 Composition

Le massif forestier est composé à 70 % d'une chênaie-charmaie (*Quercus petraea*, *Q. robur* et *Carpinus betulus*) plus ou moins acide avec présence de hêtre (*Fagus sylvatica*) (ONF, 1996b). Sur le plan phytosociologique, il s'agit de la classe du ***Quercus-Fagetea sylvaticae*** Braun-Blanquet et Vlieger 1937, ordre du ***Fagetalia sylvaticae*** Pawlowski 1928 (forêts collinéennes à chênes, hêtres, érables et tilleuls) pour la composante la moins acide, et ordre du ***Quercetalia robori petraeae*** Tüxen 1931 (forêts nord-atlantiques, continentales) pour la composante la plus acide (Rameau, 1997 in Chevalier, 2003).

II.1.5 Historique et gestion

La forêt de Montargis est une forêt ancienne dont la forme et la composition sont restées quasiment inchangées depuis le XII^{ème} siècle (Garnier, 1965 in Chevalier, 2003). 93 % de la surface feuillue sont consacrés à la production de chêne sessile. En effet, l'objectif principal du plan d'aménagement 1996-2015 est la production de bois d'œuvre de qualité pour cette essence forestière (ONF, 1996b). Le mode de traitement actuel est celui de la futaie régulière (FR), conforme à celle préconisée par l'ONF en région Centre et au niveau national (Jarret, 1996 ; ONF, 1997 ; Jarret, 2004), avec des groupes de régénération stricts (par coupes progressives de régénération étalées sur 10 à 15 ans environ) et un âge d'exploitabilité moyen de 200 ans. Les peuplements en FR proviennent de la conversion progressive des peuplements gérés en taillis-sous-futaie (TSF) débutée à la fin du XIX^{ème} siècle (cf. partie I.2.2). Les peuplements les plus âgés de FR n'ont donc qu'une centaine d'années. Aujourd'hui, 50 % environ de la surface (1750 ha) à objectif de production du chêne sont sous le régime de la FR, le reste étant constitué de peuplements transitoires (ex-TSF).

II.2 Le plan d'échantillonnage

L'échantillonnage s'est déroulé sur 2 années consécutives : en 2002 sur 32 sites et en 2003 sur 35 sites. Les plans d'échantillonnages sont présentés dans le Tableau 2 et le Tableau 3.

Tableau 2 : Répartition des sites dans le plan d'échantillonnage de 2002 et caractéristiques générales par stade sylvicole. ex-TSF rgb ou irr : ancien Taillis-sous-futaie régularisé-gros-bois ou irrégulier (selon la typologie de Jenner, 2001).

	Avant-coupe	Après coupe d'ensemencement				
	ex-TSF rgb ou irr	Régénération	Fourré-Gaulis	Bas-perchis	Haut-Perchis	Jeune futaie
Nombre de sites	8	4	5	6	2	6
Temps approximatif depuis la dernière coupe d'ensemencement	-	1-6 ans	~30 ans	43-48 ans	~ 60 ans	106-111 ans
Hauteur estimée	26 m	0-1 m (jeunes semis) - 26 m (semenciers)	3-7 m	11-16 m	17-20 m	22-27 m
Surface terrière moyenne (m ² /ha) ± erreur standard	25 ± 1.2	14 ± 3.4	17 ± 4.1	27 ± 1.2	24 ± 2.0	27 ± 1.5

Tableau 3 : Répartition des sites dans le plan d'échantillonnage de 2003 et caractéristiques générales par stade sylvicole. ex-TSF rgb : ancien Taillis-sous-futaie régularisé-gros-bois (selon la typologie de Jenner, 2001).

	Avant-coupe	Après coupe d'ensemencement					
	ex-TSF rgb	Régénération	Fourré-Gaulis	Bas-perchis bp avant-coupe d'éclaircie	Bas-perchis bp après-coupe d'éclaircie	Haut-Perchis	Jeune futaie
Nombre de sites	5	5	5	5	5	5	5
Temps approximatif depuis la dernière coupe d'ensemencement	-	1-4 ans	~25-35 ans	41-46 ans	43-48 ans 41-48 ans	57-71 ans	106-111 ans
Hauteur estimée	26 m	0-1 m (jeunes semis) - 26 m (semenciers)	3-7 m		11-16 m	17-20 m	22-27 m
Surface terrière moyenne (m ² /ha) ± erreur standard	25.4 ± 1.6	19.2 ± 5.3	14.3 ± 2.2		28.1 ± 2.2	25.3 ± 3.1	26.1 ± 1.6

Afin d'étudier l'effet de la coupe d'ensemencement à court, moyen et long terme (jusqu'à un peu plus d'une centaine d'années), nous avons comparé les communautés de Lépidoptères dans des peuplements forestiers représentant d'une part le ou les stades d'avant coupe, et d'autre part les stades de futaie régulière après coupe (Tableau 2 et Tableau 3). Les peuplements avant-coupe d'ensemencement ont été choisis parmi les peuplements transitoires (anciens TSF) régularisés-gros-bois ou irréguliers (selon la typologie de Jenner, 2001). L'irrégularité ou la régularité de ces peuplements dépend de la proportion des arbres d'une certaine classe de diamètre. Les peuplements régularisés en gros-bois contiennent au moins 50% de gros bois (diamètre à 1,30 m \geq 47,5 cm) et les tiges de diamètre (à 1,30 m) supérieur à 57,5 cm y sont majoritaires. Les peuplements après coupe d'ensemencement sont ceux appartenant aux différents stades généralement décrits de la première moitié du cycle de futaie régulière : (cf. partie I.2.2.2 ; Tableau 2 et Tableau 3). Ces stades⁴ sont illustrés dans la Figure 10.

⁴ Dans la suite du rapport, un stade sylvicole désigne un type de peuplement forestier, qu'il s'agisse des stades du cycle de la futaie régulière ou des peuplements transitoires ex-TSF non encore soumis à la coupe d'ensemencement.

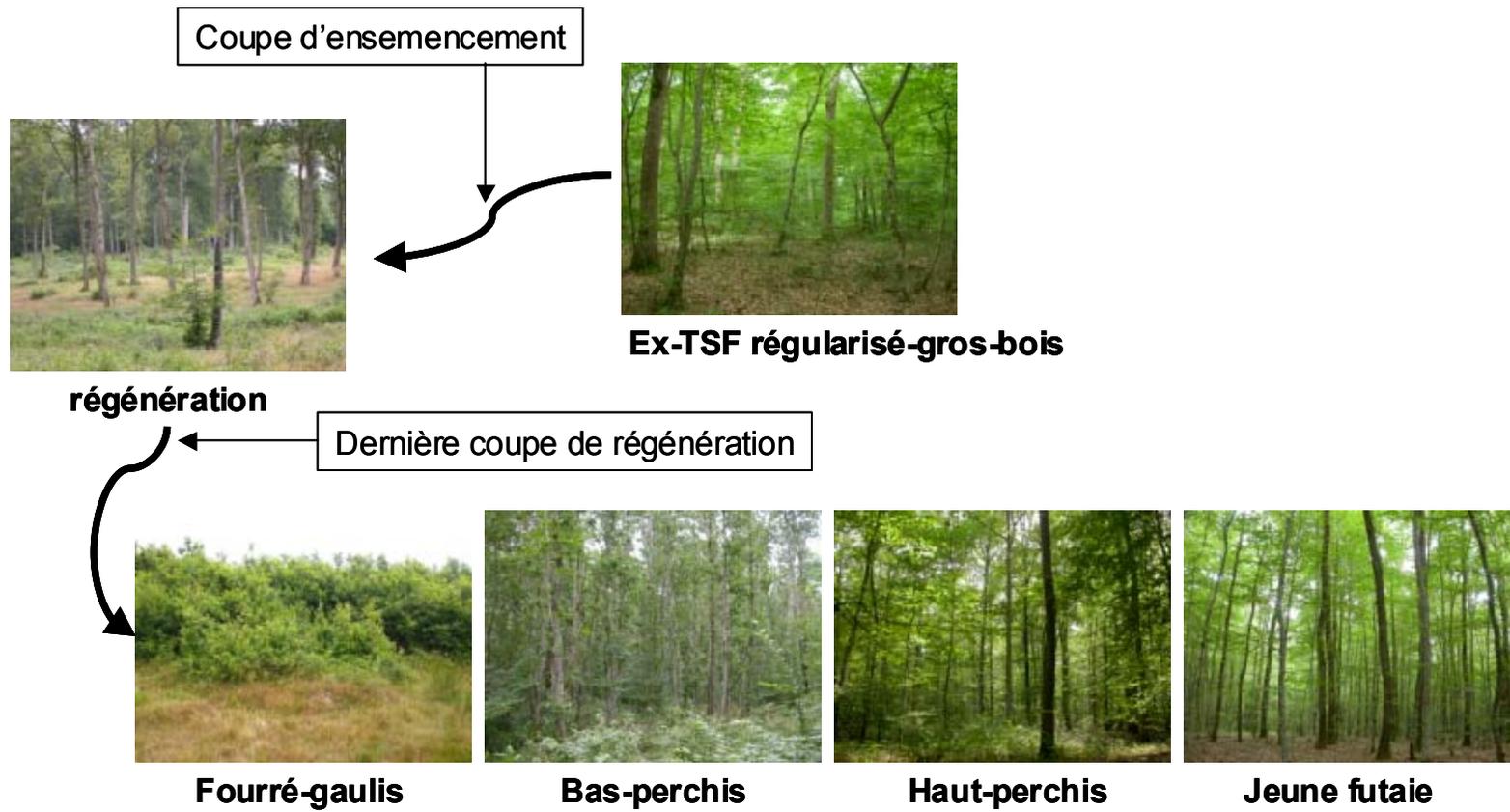


Figure 10 : illustration des stades sylvicoles étudiés (photos P. Bonneil).

En 2003, nous avons étudié l'effet de la première coupe d'éclaircie au stade de bas-perchis en comparant les peuplements où elle n'a pas encore été réalisée et ceux éclaircis depuis 1 à 6 ans (Tableau 3).

Une partie des sites échantillonnés est commune à ceux échantillonnés par Chevalier (2003) pour la flore et par Richard (2004) pour les Coléoptères carabiques. Les sites ont été choisis préalablement d'après la typologie des peuplements forestiers de l'ONF (ONF, 1996b ; cf. Annexe 1), sur indication des dates de coupes par l'ONF puis par prospection sur le terrain. L'homogénéité stationnelle a été contrôlée au maximum avec l'aide de la typologie des stations forestières de Chevalier *et al.* (1996). Le centre de chaque site est situé à un minimum de 50 m de toute lisière (les Lépidoptères sont attirés dans un rayon de 25 m environ autour du piège ; cf. Partie II.3.1). Chaque site est matérialisé par une placette circulaire de 22 m de rayon sur laquelle ont été effectués les relevés des variables environnementales (cf. Partie II.5).

II.3 Méthodologie d'échantillonnage des Lépidoptères

II.3.1 Le piégeage lumineux

L'échantillonnage repose sur le principe des pièges attractifs, la lumière étant ici la source d'attraction. Les pièges utilisés sont de type "Pennsylvanian" (Southwood et Henderson, 2000), équipés d'un tube lumineux de 15 W (blacklight, marque Sylvania) et alimentés par des batteries d'automobile, à gel, de 12 Volts et 36 Ampères (Figure 11). La distance d'attraction de ce type de source lumineuse est estimée à 25 m environ (J. Lhonoré com. pers.). Les panneaux verticaux en plexiglas transparent permettent d'améliorer la piégeabilité en faisant barrière aux individus ayant un comportement de fuite à proximité immédiate du tube (Southwood et Henderson, 2000). Le fonctionnement de la source lumineuse s'effectue grâce à une cellule photosensible du début de la nuit jusqu'à l'aube, ce qui permet de piéger l'ensemble de la faune lépidoptérologique nocturne. En effet, les individus ont des rythmes et des heures d'activité variés selon l'espèce, allant d'un pic d'activité en début, milieu ou fin de nuit à plusieurs pics jusqu'à une activité continue sur presque toute la nuit (Williams, 1939 ; Robert, 1979a ; Robert, 1979b). Sur certains pièges (5 au total) disposant d'un interrupteur à minuterie, le déclenchement était programmé de telle sorte qu'il s'effectue peu après le coucher du soleil jusqu'à son lever. Afin de récolter et de tuer les individus attirés, un récipient est disposé sous le piège et contient un flacon diffusant de l'acétate d'éthyle grâce à une mèche de tissu imbibée.



Figure 11 : Illustration du piège lumineux utilisé (photo P. Bonneil).

Ce type de piégeage à attraction lumineuse est largement utilisé par les naturalistes et les scientifiques (Muirhead-Thomson, 1991 ; Southwood et Henderson, 2000), depuis longtemps (e.g. Williams, 1939), et il est considéré comme une technique standardisée pour échantillonner les communautés de Lépidoptères Hétérocères (Süssenbach et Fiedler, 1999 ; Summerville et Crist, 2004).

Les données obtenues par cette méthode d'échantillonnage expriment des abondances relatives entre sites plutôt que des abondances absolues ou des densités par unité de surface ou de volume d'habitat. Elles se rapportent davantage à des unités d'effort de capture et ce type de piégeage convient particulièrement aux comparaisons de distributions d'espèces et de changement de richesse spécifique dans le temps et l'espace (Southwood et Henderson, 2000).

Cependant, comme toute méthode relative d'estimation d'abondance, les interprétations biologiques de ces estimations sont difficiles. Elles dépendent de plusieurs facteurs (Southwood et Henderson, 2000), dont :

- les changements en cours de la taille des populations ;
- les changements du nombre d'individus d'un stade biologique particulier dus à la phénologie de l'espèce (e.g. fin de génération pour les adultes) ;
- les changements d'activité consécutifs à un changement environnemental ;
- les différences de réponses entre sexes ou entre espèces. En effet, les mâles à la recherche des femelles pour s'accoupler sont capturés en plus grand nombre, et le comportement d'attraction diffère d'une espèce à une autre, certaines ayant un comportement d'évitement à une distance plus ou moins proche de la source lumineuse (Lamotte et Bourlière, 1969) ;

- les changements de l'efficacité du piège sous certaines conditions particulières.

Ce dernier point est particulièrement important (Muirhead-Thomson, 1991). Southwood et Henderson (2000) passent en revue les différents facteurs affectant l'efficacité du piégeage. Il s'agit en particulier des conditions climatiques et lunaires dont les effets sur les piégeages sont étudiés depuis longtemps mais restent complexes du fait de l'interaction entre ces facteurs (Williams, 1940) :

- une vitesse croissante du vent a un effet négatif sur les captures ;
- l'efficacité du piège est d'autant plus grande que le contraste avec le milieu environnant est grand et dépend de la phase lunaire ;
- une température ambiante et une humidité relative de l'air assez élevées favorisent les captures ;
- la pluie, selon son intensité, a des effets variables.

II.3.2 Configuration spatiale et temporelle des piégeages

Les configurations d'échantillonnage de 2002 et de 2003 sont différentes. Celle de 2003 a bénéficié des nombreux problèmes rencontrés au cours des piégeages 2002 et de la vérification de certains pré-supposés (cf. parties II.3.2.2 et III.1.2). Afin d'exposer les choix de la configuration de 2003, nous allons exposer brièvement celle de 2002 et les problèmes qui y ont été rencontrés (repris de la partie III.1.1).

II.3.2.1 Configuration des piégeages en 2002 et problèmes techniques rencontrés

En 2002, chaque site a été échantillonné sur 8 campagnes étalées de mars à octobre (8 mois). A chaque campagne, chaque site a été échantillonné par un piège fonctionnant une seule nuit, et l'ensemble des piégeages⁵ a été réparti sur 3 nuits (Tableau 4), ceci afin de pouvoir recharger le stock limité de batteries (au nombre de 30) et de réutiliser certains pièges (au nombre de 30 également).

Tableau 4 : Répartition des piégeages selon les nuits à l'intérieur de chaque stade sylvicole en 2002 (répartition identique sur toutes les périodes de piégeage).

	ex-TSF		Futaie Régulière				
	irrégulier	rgb	rege	four.gaul	bp	hp	jf
nuit 1	1	2	2	2	2	0	3
nuit 2	2	0	1	2	2	1	1
nuit 3	1	2	2	1	2	1	2

⁵ Un piégeage représente un piège unique posé sur un seul site et fonctionnant une seule nuit.

Au cours de ces piégeages, nous avons été confrontés à un grand nombre de problèmes techniques qui ont été corrigés au fur et à mesure de leur apparition :

- un certain nombre de batteries à trop courte durée de charge ne permettait pas d'alimenter le piège toute la nuit, notamment la deuxième nuit d'utilisation ;
- des problèmes de connexion électrique ont empêché la mise en marche du piège ;
- ces problèmes de connexion ont entraîné dans la plupart des cas une détérioration de la cellule photosensible qui a dû être remplacée.

Le tiers (32 %) des piégeages a rencontré un problème technique et n'a pu fournir des données fiables : en effet, un piège ne fonctionnant qu'une partie de la nuit ne capture qu'une fraction non-représentative de la faune circulante et non-comparable avec les autres piégeages. De plus, la répartition des piégeages sur 3 nuits au cours de chaque campagne d'échantillonnage entraîne une forte variabilité inter-nuits des captures (cf. II.3.2.2.1 et III.1.2.1). Par conséquent, nous avons choisi de ne pas analyser les données récoltées lors de cette première année et d'établir une nouvelle configuration pour l'échantillonnage de 2003.

II.3.2.2 Vérification des différences de détectabilité entre stades sylvicoles et des variations entre nuits

De nombreuses études ayant pour but de décrire et d'analyser la dynamique spatio-temporelle des communautés et la biodiversité estiment la richesse spécifique (Colwell et Coddington, 1994 ; Gotelli et Colwell, 2001 ; Kempton, 2002 ; Chao, 2004). Or, ces estimations sont la plupart du temps basées sur des comptages d'espèces par échantillonnage à un lieu et à un instant donné. Pour tester, à partir de ces échantillons, des hypothèses concernant des changements de richesse spécifique il faut s'assurer : soit que toutes les espèces sont détectées, soit que les détectabilités des différentes espèces ne diffèrent pas selon les groupes comparés (ici des stades sylvicoles) (Boulinier *et al.*, 1998b). La détectabilité d'une espèce peut être définie comme la probabilité de détection d'au moins un individu de cette espèce dans un échantillon, étant donné que cette espèce est présente dans le site échantillonné à ce moment là (Boulinier *et al.*, 1998b).

Dans notre cas, l'estimation des différences de détectabilité entre les stades sylvicoles étudiés et entre les nuits échantillonnées est nécessaire. En effet, une plus faible richesse observée dans un stade sylvicole pourrait s'expliquer par une plus faible détectabilité des espèces dans celui-ci. En outre, si la détectabilité des espèces varie entre les nuits, les sites d'un même stade sylvicole, piégés à différentes nuits, ne constitueront pas de réelles répétitions. Des différences entre stades sylvicoles pourraient alors être attribuées à des différences entre nuits. A partir de 5 nuits consécutives de piégeages effectuées en mai 2002 sur 4 sites correspondant à 4 stades de la futaie régulière (régénération, fourrés-gaulis, bas-perchis et jeune futaie), nous avons cherché à estimer d'une part les variations de captures entre nuits et d'autre part les

différences de détectabilité de la communauté. Les résultats sont présentés dans la partie III.1.2.

II.3.2.2.1 Variations inter-nuits

L'évolution de la richesse spécifique et de l'abondance des Lépidoptères au cours des nuits sur chacun des sites/stades, ainsi que les proportions du nombre d'espèces capturées sur 1, 2, 3, 4 ou l'ensemble des 5 nuits nous a permis de vérifier les variations de captures entre les nuits.

II.3.2.2.2 Détectabilité selon les stades

Un des moyens d'estimer les probabilités de détection pour chaque stade sylvicole est de comparer les richesses observées aux richesses "réelles" estimées des communautés dans chacun d'eux. Cette richesse "réelle" peut être estimée par de nombreuses méthodes (Burnham et Overton, 1979 ; Heltshe et Forrester, 1983 ; Smith et van Belle, 1984 ; Chao *et al.*, 1992 ; cf. Colwell et Coddington, 1994 pour une revue détaillée). Nous avons utilisé une approche de type "capture-recapture" (Burnham et Overton, 1978 ; Otis *et al.*, 1978 ; Burnham et Overton, 1979) pour estimer le nombre d'espèces présentes sur chaque site à partir d'une série d'occurrence des espèces sur les 5 nuits (Boulinier *et al.*, 1998a ; Boulinier *et al.*, 1998b ; Nichols *et al.*, 1998a ; Nichols *et al.*, 1998b ; Cam *et al.*, 2002 ; Selmi et Boulinier, 2003). La richesse estimée pour chaque site/stade⁶ est calculée à partir de l'estimateur "Jackknife" qui suppose des probabilités de détection hétérogènes entre espèces (modèle de capture-recapture Mh) (Burnham et Overton, 1978 ; Otis *et al.*, 1978 ; Burnham et Overton, 1979 mais cf. Boulinier *et al.*, 1998b pour une justification de son utilisation).

Les 5 nuits (i.e. 5 occasions de capture) et l'utilisation du programme COMDYN (cf. Hines *et al.*, 1999 pour le détail de la procédure) nous ont permis de calculer pour chaque site/stade : la richesse estimée et la probabilité de détection, et de tester les différences de ces probabilités entre chacun d'eux. Ce programme utilise le nombre d'espèces observées à 1, ..., k occasions de capture exactement (une nuit est une occasion donc k=5 dans notre cas), ainsi que le nombre d'espèces observé à l'occasion de capture (i.e. la nuit) 1, ..., k. Le programme calcule grâce aux estimateurs "Jackknife" du premier au cinquième ordre, la richesse estimée totale sur chaque site/stade pour l'ensemble des occasions de capture (i.e. des nuits), ainsi que la probabilité moyenne de détection de l'ensemble des espèces de la communauté avec son erreur standard. Divers tests sont effectués dont un test des différences de probabilité de détection (N.B. : le programme permet de comparer les données issues de deux séries de

⁶ Rappelons que, dans ce cas, chaque stade est représenté par un seul site et qu'il n'y a donc pas de répétitions.

captures, i.e. de comparer deux sites/stades), ainsi qu'un test d'adéquation des données au modèle Mh.

Une autre approche est de calculer, à partir de la forme limitante de l'estimateur Jackknife (Burnham et Overton, 1979) et grâce au programme SPECRICH (Hines *et al.*, 1999), la richesse estimée pour chaque nuit sur chacun des sites/stades. Ce programme utilise, pour chaque occasion de capture (i.e. chaque nuit sur chaque site), le nombre d'espèces observées avec exactement 1, 2, ..., 5 individus et le nombre total d'espèces observées. A partir de la richesse par nuit et par stade et de la richesse estimée moyenne par nuit ainsi obtenue, nous pouvons calculer les probabilités de détection moyennes par nuit et tester les différences entre sites/stades (test de Kruskal-Wallis).

II.3.2.2.3 Vérification de l'hypothèse de communauté close

Les estimateurs utilisés précédemment supposent que les communautés (ou les populations) soient closes, c'est-à-dire que la communauté ne doit pas changer d'une occasion de capture à une autre (i.e. il n'y a pas d'émigration, d'immigration, de mortalité ou de recrutement durant la période d'étude ; Burnham et Overton, 1979 ; Nichols et Conroy, 1996 in Boulinier *et al.*, 1998b).

Cette hypothèse a été vérifiée par deux tests différents (test de Otis *et al.*, 1978 et test de Stanley et Burnham, 1999) grâce au programme "Close Test" (Stanley et Richards, 2004).

Le programme indique également s'il y a addition ou perte significative d'espèces au cours des occasions de capture en testant d'une part le modèle nul de non recrutement contre le modèle alternatif de population ouverte de Jolly-Seber, et d'autre part le modèle nul Mt de variation de détectabilité dans le temps contre le modèle alternatif de non mortalité (pour plus de détails cf. Stanley et Burnham, 1999 et Stanley et Richards, 2004).

II.3.2.2.4 Vérification de l'ajustement des données de capture au modèle Mh

L'estimateur utilisé dans le programme COMDYN est basé sur le modèle de capture-recapture Mh qui pré-suppose que les différences observées de détectabilité sont dues à l'hétérogénéité de la réponse des espèces à l'attraction lumineuse (Hines *et al.*, 1999). L'utilisation de ce modèle est préconisée et justifiée par Boulinier *et al.* (1998b).

Grâce au programme CAPTURE (Rexstad et Burnham, 1991 ; cf. Otis *et al.*, 1978), nous avons pu sélectionner le modèle qui convient le mieux à nos données parmi tous les modèles existant (cf. Otis *et al.*, 1978).

Par ailleurs, le test d'adéquation du χ^2 incrémenté dans COMDYN permet de vérifier la qualité d'ajustement des données de capture de chaque site au modèle Mh.

II.3.2.3 2003 : configuration définitive

La deuxième année, grâce à un nombre de pièges et de batteries plus important (40 pièges et 45 batteries), davantage de sites ont pu être piégés simultanément. Afin d'éviter les différences de capture entre nuits échantillonnées dues à des variations climatiques (vitesse du vent, température, pluie, humidité relative, longueur de la nuit), aux phases lunaires, à l'émergence des adultes et au mouvement des individus (Thomas et Thomas, 1994 ; Thomas, 1996), les pièges ont fonctionné une seule et même nuit sur l'ensemble des sites échantillonnés, à quatre dates entre début juin et fin août 2003 (02 juin, 02 juillet, 30 juillet et 26 août) (Tableau 5). Cette période correspond aux mois où la richesse et l'abondance des Lépidoptères adultes sont maximales. Chaque site est donc échantillonné au cours de quatre nuits réparties sur 3 mois tous les 30 jours environ. Les dates de piégeage correspondent aux périodes sans lune afin de ne pas diminuer l'attractivité des pièges (Yela et Holyoak, 1997).

Tableau 5 : Nombre de sites échantillonnés (i.e. de piégeages effectués) pour chacune des quatre périodes d'échantillonnage de 2003. Une astérisque indique un piégeage ayant échoué et donc manquant.

Date de piégeage	Stade						
	Ex-TSF	régé	four.gaul	bp		hp	jf
				bpavcoupe	bpcoupe		
02-juin-03	5	4*	5	5	5	5	5
02-juil-03	5	5	4*	5	5	5	5
30-juil-03	5	5	5	5	5	5	5
26-août-03	5	4*	5	5	5	5	5

Cette configuration est un compromis entre un échantillonnage long réparti sur l'ensemble de la période d'activité des Lépidoptères nocturnes (essentiellement de mars à novembre), et un échantillonnage intensif concentré sur une période restreinte. En effet, Coddington *et al.* (1991) recommandent des méthodes d'échantillonnage rapides, fiables et peu coûteuses en main d'œuvre et en matériel.

Plusieurs études abordent l'effort d'échantillonnage minimal à fournir pour des études comparant des communautés de Lépidoptères nocturnes. Par exemple, Landau *et al.* (1999) considèrent qu'une proportion considérable de la diversité et de la communauté qui pourrait être collectée par une étude longue (16 piégeages répartis sur 8 mois soit 2

piégeages/mois/site) peut être détectée par une étude intensive de courte durée (16 piégeages en 1 mois sur 1 site), allégeant ainsi le temps investi dans la mise en œuvre de l'échantillonnage.

Cette étude et celle de Thomas et Thomas (1994) permettent aussi de mettre en avant un effet saisonnier dû à la phénologie d'apparition des stades biologiques, qui dépendent de nombreux facteurs, et qui sont propres à chaque espèce (Wolda, 1983). En conséquence, la diversité des insectes varie fréquemment au cours des saisons (Huston, 1994). En restreignant les piégeages sur 3 mois seulement (correspondant à peu près à la période estivale), nous ne pouvons pas prendre en compte cet effet de saisonnalité dans les captures. Cependant, cette configuration présente l'avantage de pouvoir augmenter le nombre de répétitions par stade sylvicole tout en réduisant le temps passé au tri et à l'identification contrairement à un échantillonnage se déroulant sur une année entière ou presque. En outre, les piégeages se déroulent pendant la période de maximum de richesse spécifique et d'abondance des Lépidoptères en vol et permet de prendre en compte une grande partie de cette faune.

N.B. : On peut s'inquiéter de l'impact négatif des piégeages sur la faune locale. Southwood et Henderson (2000) précisent qu'un piège doit capturer une part suffisamment large de la ou des populations à étudier, pouvant les réduire de manière appréciable, mais c'est rarement le cas avec les insectes. Notons que Williams (1939 et 1940) sur 4 années de capture en continu au piège lumineux n'observe aucune diminution de l'abondance des insectes en général, ni de celle des Lépidoptères capturés.

II.4 Tri et identification des Lépidoptères

Après capture, les échantillons ont été stockés en chambre froide (4°C) jusqu'au tri. Les Lépidoptères ont alors été séparés des autres ordres d'insectes (Diptères, Hémiptères, Coléoptères essentiellement) puis stockés dans des enveloppes cartonnées rembourrées avec du coton cardé au congélateur (-20°C) jusqu'à identification. Les autres insectes ont été conservés dans l'alcool à 80°, triés par site et date.

Seuls les individus appartenant aux familles de macro-Hétérocères⁷ et à quelques familles de micro-Hétérocères (Cossidae, Hepialidae, Limacodidae) ont été identifiés jusqu'à l'espèce sauf quelques uns identifiés jusqu'au genre (lorsque les espèces du genre présentaient des traits biologiques et écologiques similaires). Ces identifications ont été faites essentiellement

⁷ *sensu* Leraut, 1997, c'est-à-dire parmi les super-familles de Lasiocampidea, Bombycoidea, Drepanoidea, Geometridea et Noctuidea.

grâce à l'ouvrage de Skinner (1998). Une partie a été confirmée par J. Lhonoré. Les rares individus qui n'ont pu être identifiés (moins de 1% des individus capturés en 2003) ont seulement été comptabilisés pour l'abondance totale des relevés. De nombreux individus ont été préparés pour constituer une collection de référence.

II.5 Mesure des variables environnementales

Afin de tester l'effet de certains facteurs environnementaux potentiellement influents sur la diversité des communautés de Lépidoptères nocturnes, plusieurs variables ont été mesurées sur chaque site échantillonné. Deux types de relevé ont été réalisés.

Le premier, basé sur une placette circulaire de 1521 m² (22 m de rayon depuis le centre de la placette⁸), a permis de mesurer⁹ :

- la richesse floristique de la strate herbacée et sous-arbustive (<1 m) (herbacées et ligneux) ;
- le recouvrement (en %) des strates herbacées et sous-arbustives (<1 m) (herbacées et ligneux) ;
- la richesse en espèces ligneuses des strates arbustives et arborescentes (> 2 m)
- la densité des arbres de diamètre supérieur ou égal à 2,5 cm pour l'ensemble des essences et pour chaque essence (nombre de tiges/ha) ;
- la surface terrière (en m²/ha) des arbres de diamètre supérieur ou égal à 2,5 cm pour chacune et pour l'ensemble des essences.

Le deuxième type de relevé a permis de mesurer différentes variables de structure du peuplement forestier et de la végétation. La méthodologie, utilisée au départ pour décrire l'habitat des oiseaux, est inspirée et adaptée de Blondel et Cuvillier (1977) et Prodon et Lebreton (1981). Baz et Garcia Boyero (1995) l'ont par ailleurs employée pour décrire l'habitat des Lépidoptères diurnes. Le long de deux transects orthogonaux de 25 m chacun débutant au centre de la placette, et pour chaque strate (selon Godron *et al.* (1968) : 0-0,25 m ; 0,25-0,5 m ; 0,5-1 m ; 1-2 m ; 2-4 m ; 4-8 m ; 8-16 m ; 16-32 m), les contacts de la végétation (feuilles, tronc et branches feuillées) avec une perche graduée ont été notés tous les mètres. La perche étant de 15 m, les contacts au-delà ont été estimés. On obtient ainsi 50 points de mesures répétés sur chaque strate avec présence ou absence de la végétation. A partir de ces

⁸ Ce qui correspond approximativement au rayon d'attraction des Lépidoptères par le piège lumineux (J. Lhonoré com. pers.)

⁹ Une partie des mesures de surface terrière et de densité provient des données de R. Chevalier pour son travail sur la flore (Chevalier, 2003).

points de mesures, sont calculés pour un rayon de 25 m, au niveau global et pour chaque essence forestière (chêne, hêtre et charme) :

- le recouvrement de chaque strate (nombre de points de contact sur le nombre de points de mesure en %) total et par essence (=Cv_i% de Prodon et Lebreton, 1981) ;
- le nombre de strates dont le recouvrement est supérieur à 10% ;
- le niveau d'encombrement de la végétation (somme des recouvrements de chaque strate) qui est une mesure de la densité de la végétation (cf. Blondel et Cuvillier, 1977);
- la diversité horizontale Dh qui mesure l'hétérogénéité de la végétation sur un plan horizontal :

$$D_h = \sum_1^n \log_2 C_N^r \quad \text{où } n = \text{nombre de strates, } N \text{ le nombre de points de mesure et } r$$

le nombre de points de contact. Dh=0 pour r=0 et r=N ; Dh est maximum pour r=N/2;

- la diversité verticale Dv qui mesure l'hétérogénéité de la végétation sur le plan vertical:

$$D_v = t \sum_1^{50} \log_2 C_S^r \quad \text{où } S = \text{nombre de strates ;}$$

- le niveau de complexité qui mesure l'hétérogénéité globale du peuplement forestier et qui est résumé par la somme des deux indices précédents ;
 - l'indice de volume foliaire Ifv (d'après Prodon et Lebreton, 1981) :
- $$\text{Ifv} = C_{v0.25}\% + C_{v0.5}\% + 2C_{v1}\% + 4C_{v2}\% + 8C_{v4}\% + 16C_{v8}\% + 32C_{v16}\% ;$$
- l'indice de diversité de stratification de Shannon-Weaver Isw (d'après Blondel *et al.*, 1973 in Prodon et Lebreton, 1981) :

$$\text{Isw} = \sum_{i=1}^n C_{v_i}\% \cdot \log_2 C_{v_i}\%.$$

II.6 Définition et renseignement des traits écologiques et biologiques des espèces

Pour chaque espèce, plusieurs traits écologiques et biologiques (cf. I.8.1) ont été renseignés *a priori* d'après la bibliographie (Skinner, 1998 et Carter et Hargreaves, 1988 surtout, complétés ponctuellement par Leraut, 2001 ; Lhomme, 1923 ; Herbulot, 1965 ; Herbulot, 1967 ; Mothiron, 1997 et Mothiron, 2001) :

- le *preferendum* d'habitat, en distinguant :
 - les **espèces forestières** ou d'habitat plutôt fermé (F) si l'espèce est notée dans les forêts, forêts matures, chênaies, chênaies matures, ou sylvatique ;
 - les **espèces de milieux ouverts** (O) (landes, terrains vagues, prairies, clairières ...) ;
 - les **espèces eurytopes** (E), rencontrées dans plusieurs types d'habitats ;

- le *preferendum* vis-à-vis du type de plante-hôte pour la chenille, selon la classification de Summerville et Crist (2002) :
 - les espèces se nourrissant sur les ligneux (L) ;
 - les espèces se nourrissant sur les herbacées (H) ;
 - les espèces se nourrissant sur les lichens (lichénophages) (ML) ;
 - les espèces se nourrissant de feuilles en décomposition (détritivores) (D) ;
 - les espèces généralistes consommant au moins deux des catégories précédentes (G) ;
- le degré de spécialisation sur la ou les plantes-hôtes (selon la classification de Leps *et al.*, 1998) :
 - les **espèces monophages** (M) se nourrissant sur les espèces végétales appartenant à un seul genre ;
 - les **espèces oligophages** (O) se nourrissant sur plusieurs genres d'une même famille ;
 - les **espèces polyphages** (P) se nourrissant sur plusieurs familles ;
- le stade hivernant :
 - les espèces hivernant à l'état adulte (A) ;
 - les espèces hivernant à l'état de nymphe (N) ;
 - les espèces hivernant à l'état de chenille (C) ;
 - les espèces hivernant à l'état d'œuf (O) ;
- l'envergure moyenne (en mm)

II.7 Méthodes d'analyse

Nous avons choisi de décrire les communautés de 3 façons : d'une part par des descripteurs généraux (richesse spécifique et abondance de chaque communauté), d'autre part par la composition en espèces (présence et abondance des espèces), et enfin par la réponse des groupes écologiques et biologiques définis *a priori* (cf. parties I.8.1 et II.6). Cette dernière permet de tester des modèles contrastés de réponse, peut-être plus réalistes que la réponse de la communauté dans son ensemble, et peut prétendre davantage à la généralisation (Gosselin et Gosselin, 2004).

La diversité des communautés a été abordée à 3 échelles d'appréhension de la diversité (d'après Whittaker, 1972 in Southwood et Henderson, 2000) :

- au niveau du relevé ou du site (diversité α) ;
- au niveau de l'ensemble des sites d'un stade sylvicole donné (diversité γ) ;
- au niveau de la composition en espèces : la diversité β qui mesure les changements d'espèces le long d'un gradient ou d'un habitat à un autre, c'est-à-dire la variation de composition en espèces de différentes communautés (Magurran, 1988).

Le schéma des analyses des données est résumé dans le Tableau 6 et il est présenté en détail dans les parties suivantes.

II.7.1 Les variables à expliquer

II.7.1.1 Richesse spécifique et abondance à l'échelle α

La diversité a été abordée par l'étude de la richesse spécifique et de l'abondance. En effet, la **richesse spécifique** (i.e. le nombre d'espèces) est couramment perçue comme l'unité fondamentale en écologie (Kempton, 2002). De plus, en raison de sa simplicité et de la façon intuitive dont elle est utilisée pour décrire la diversité des communautés (Magurran, 1988 ; Chao, 2004), elle constitue la variable élémentaire de nombreux modèles écologiques (Colwell et Coddington, 1994 ; Gotelli et Colwell, 2001 ; Chao, 2004).

Ainsi, les analyses ont porté sur les variations de :

- **la richesse et l'abondance par relevé**¹⁰ (n = 18 à 40 selon le stade sylvicole considéré). Elles permettent de prendre en compte l'effet de la date de piégeage dans les analyses ;
- **la richesse par site**, i.e. la richesse cumulée sur les 4 périodes de piégeages par site (n = 3 à 5 selon le stade sylvicole considéré).

Ces variables ont été calculées :

- au niveau de **l'ensemble la communauté** ;
- pour **chaque famille** ;
- pour **chaque groupe écologique ou biologique** ;
- pour **chaque espèce** (abondance au niveau du relevé seulement).

II.7.1.2 Richesse spécifique à l'échelle γ

La diversité γ a été étudiée par les variations de **richesse spécifique cumulée** (sur l'ensemble des relevés et des sites) par stade sylvicole. Cette variable a été calculée pour l'ensemble de la communauté uniquement.

II.7.1.3 Composition en espèces

La diversité β a été analysée sur la base du tableau faunistique espèces-sites à travers les **dissimilarités de composition spécifique** entre stades sylvicoles étudiés.

¹⁰ Rappelons qu'un relevé correspond à un piégeage sur un site et une date

Tableau 6 : Schéma synthétique de l'analyse des données

Effet	Variable explicative	Variable à expliquer	Méthode d'analyse	
Coupe d'ensemencement - Coupe d'éclaircie	Facteur "stade"	Richesse moyenne / relevé	ANOVA + test de comparaison multiple des moyennes	
		Richesse moyenne / placette		
		Abondance moyenne		
		Richesse cumulée / stade		Raréfaction + IC 95%
		Composition		Composition globale
	Espèces caractéristiques	Méthode IndVal		
		Richesse et abondance moyennes / groupe écologique	ANOVA + test de comparaison multiple des moyennes	
		Abondance moyenne des espèces	test de Kruskal-Wallis	
Variables environ- nementales	Variables de structure du peuplement forestier et de diversité floristique	Richesse moyenne/placette globale et par groupe écologique	Régressions linéaires simples et multiples	
		Composition globale	ACC	

II.7.1.4 L'envergure moyenne

Les variations d'envergure moyenne des individus par relevé ont également été étudiées.

II.7.2 Les variables explicatives

II.7.2.1 Les variables du plan d'échantillonnage

II.7.2.1.1 Effet de la coupe d'ensemencement à court et à plus long terme

L'effet de la coupe d'ensemencement a été étudié (1) à court terme (jusqu'au stade de fourrés-gaulis, soit une trentaine d'années après la coupe) et (2) à plus long terme (évolution au cours de la première moitié du cycle de FR, soit une centaine d'années). Pour toutes les variables étudiées (richesse, abondance, composition et envergure moyenne), les analyses consistent à comparer les valeurs entre :

- le stade avant-coupe avec celui de régénération et celui de fourrés-gaulis pour étudier l'effet à court terme et tester l'hypothèse de perturbation par la coupe d'ensemencement ;
- les stades de futaie régulière pour étudier l'évolution après la coupe au cours du cycle sylvicole ;
- le stade avant-coupe et ceux après-coupe pour étudier l'effet à moyen (une cinquantaine d'années) et à long terme (une centaine d'années) et tester la reconstitution des communautés par rapport à l'état initial.

Le nombre de répétitions par modalité de facteur étudié est indiqué dans la Figure 12.

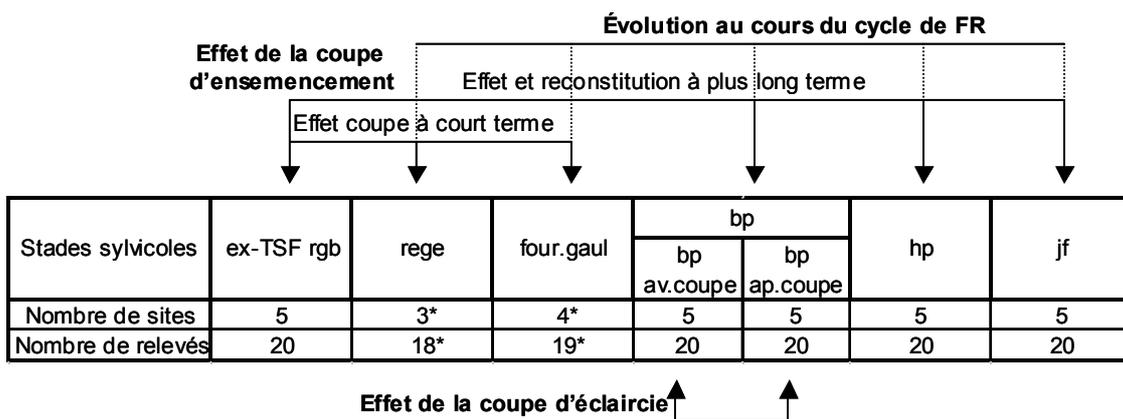


Figure 12 : Représentation du nombre de répétitions par facteur de comparaison du plan d'échantillonnage, et des effets étudiés. Une astérisque indique un ou plusieurs piègeages ayant échoué et donc manquant.

II.7.2.1.2 Effet de la coupe d'éclaircie

Pour analyser l'effet de la coupe d'éclaircie, les différences de richesse, d'abondance, de composition et d'envergure moyenne avant et après la première coupe d'éclaircie au stade de bas-perchis ont été testées. Le principe des analyses est le même que pour l'effet de la coupe d'ensemencement. Seuls les tests de comparaisons multiples (cf. II.7.3.1), la classification des stades sylvicoles (cf. II.7.3.3) et l'analyse des espèces caractéristiques (cf. II.7.3.4) n'ont pas été réalisés.

Le nombre de répétitions par modalité de facteur étudié est indiqué dans la Figure 12.

II.7.2.2 Les variables environnementales

L'effet d'un certain nombre de variables environnementales a été testé au niveau du site sur les variables de richesse spécifique globale, par famille et par groupe et sur la composition spécifique. Afin d'éliminer les variables redondantes et d'éviter les problèmes de multicolinéarité dans les régressions multiples (Zar, 1996 ; Legendre et Legendre, 1998), onze variables environnementales ont été retenues afin de tester leurs effets sur les variables de richesse et la composition spécifique. Les variables dont l'interprétation s'avère difficile et hasardeuse, ainsi qu'un certain nombre de variables inter-corrélées (cf. matrice de corrélation des rangs de Spearman en Annexe) ont été supprimées.

La structure verticale et horizontale du peuplement forestier peut alors être caractérisée par :

- le **nombre de strates de recouvrement supérieur à 10%** *strat10* représentant également la complexité et la diversité de structure du peuplement *complex* et *IswG*, l'hétérogénéité sur un plan horizontal *div.horiz* et la densité de végétation *encombrG* ($\rho > 0,80$; $p > 0,001$) ;
- l'**hétérogénéité de la végétation sur le plan vertical** *div.vertic*.

La biomasse ligneuse sur pied est représentée par 2 variables utilisées par les gestionnaires forestiers :

- la **densité globale** *densiteG* (toutes essences confondues) en tiges d'un diamètre supérieur à 2,5 cm (nb de tiges/ha), fortement corrélée à la densité du chêne *densiteQ* ($\rho = 0,84$; $p < 0,001$) ;
- la **surface terrière globale** *gG* (m^2/ha), aussi corrélée à la surface terrière du chêne *gQ* ($\rho = 0,77$; $p < 0,001$).

La biomasse foliaire est mesurée à différents niveaux :

- au niveau global par un **indice de volume foliaire global** *IfvG*, fortement corrélé à l'indice de volume foliaire du chêne *IfvQ* ($\rho = 0,83$; $p < 0,001$) et au recouvrement de la strate 16-32 m *Cv32G* ($\rho = 0,87$; $p < 0,001$) ;

- au niveau des essences principales, par les **indices de volume foliaire du charme *IvfC* et du hêtre *IvfF*** ;
- au niveau des strates, par le **recouvrement de la strate 0-25 cm *Cv0.25G***, lié de façon non négligeable à toute la strate herbacée *recouvr.flore* (<1 m) ($\rho=0,58$; $p<0,001$) ; par le **recouvrement de la strate 4-8 m *Cv8G***, lié assez fortement à la strate inférieure 2-4 m *Cv4G* ($\rho=0,67$; $p<0,001$) ; la strate <1 m est mieux représentée par la richesse floristique *rich.flore* ($\rho=0,97$; $p<0,001$) ; et les strates hautes arborescentes supérieures (>16 m) par l'indice de volume foliaire global *IfvG* (cf. ci-dessus).

La richesse spécifique de la végétation est mesurée par :

- la **richesse floristique de la strate <1 m *rich.flore***, également très fortement corrélée au recouvrement de cette strate *recouvr.flore* (cf. ci-dessus) ;
- la richesse en essences forestières *rich.arbr* arborescentes et arborescences (diamètre >2,5 cm).

Malgré la sélection effectuée, certaines variables restent encore assez fortement corrélées. Il conviendra d'y prêter attention lors des analyses. Ainsi, *rich.arbr* est encore corrélée à *IvfC* et *IvfF* ($\rho>0,58$; $p<0,001$). *rich.flore* est négativement corrélée à *IfvG* ($\rho= -0,67$; $p<0,001$). *IfvG* est négativement corrélée à *densiteG* ($\rho= -0,68$; $p<0,001$).

II.7.3 Analyse de l'effet des coupes d'ensemencement et d'éclaircie

II.7.3.1 Effets sur la richesse, l'abondance et l'envergure moyennes par relevé ou par site

Le principe des analyses a été de tester les différences de valeurs moyennes des variables entre chaque stade sylvicole.

Au niveau du relevé, les différences de richesse, d'abondance et d'envergure moyenne ont été testées par une ANOVA à deux facteurs fixes avec interaction, suivie d'un test de comparaisons multiples des moyennes (méthode de Tukey). Les effets ont été testés par les sommes des carrés de type III (i.e. la somme des carrés de chaque effet est ajustée pour tous les autres effets du modèle). La prise en compte de l'effet "date" et de l'interaction "stade x date" permet de réduire considérablement la part non expliquée de la variance résiduelle. La présence de l'interaction a une conséquence sur la méthodologie d'échantillonnage. En effet, si l'effet du stade sylvicole dépend de la date de piégeage, il est préférable d'étudier les communautés sur le plus grand nombre de saisons possible, et de prendre en compte cet effet

saisonnier dans l'analyse pour aboutir à une certaine généralité et à une confiance dans les résultats.

Au niveau du site, la richesse moyenne a été testée par une ANOVA simple suivie d'un test de comparaison multiple de Tukey.

Ces analyses ont été réalisées après transformation logarithmique des données afin de se rapprocher des présupposés de normalité et d'homoscédasticité des résidus. En raison du grand nombre de tests effectués simultanément lors des tests de comparaisons multiples, la correction de Bonferroni du seuil de significativité a été systématiquement effectuée (Legendre et Legendre, 1998) (effectuée automatiquement par le logiciel S+).

II.7.3.2 Effets sur la richesse spécifique cumulée globale

L'accumulation du nombre d'espèces a conduit à tracer la courbe de richesse cumulée pour chaque stade sylvicole (Colwell et Coddington, 1994 ; Gotelli et Colwell, 2001). Cette courbe a été réalisée grâce au logiciel EstimateS version 7 (Colwell, 2004).

Elle a été construite en fonction du nombre de relevés (i.e. du nombre de nuits de piégeage) plutôt qu'en fonction du nombre d'individus échantillonnés (Gotelli et Colwell, 2001 ; Willott, 2001). Cette unité d'effort (i.e. le nombre de relevés) suppose que l'efficacité de piégeage, ou la probabilité de détection des espèces, soit identique dans chaque habitat échantillonné (Willott, 2001).

Pour chaque nombre de piégeages n , le logiciel calcule la richesse cumulée estimée et son intervalle de confiance à 95% en utilisant les formules analytiques développées par Ugland *et al.* (2003) et Colwell *et al.* (2004) pour la richesse estimée et Colwell *et al.* (2004) pour la variance (cf. Colwell, 2004). Cette méthode de calcul remplace celle utilisée par les précédentes versions d'EstimateS (Version 6). La richesse estimée est issue de la moyenne calculée à partir d'un certain nombre de tirages au sort (itérations) avec ou sans remise du nombre de piégeages n . Dans notre cas, la construction graphique de la courbe a été réalisée avec 1000 itérations (ce qui permet d'obtenir une courbe lissée) et sans remise (les valeurs observées ne sont pas sous-estimées).

La comparaison des richesses cumulées de différents sites ou habitats est possible si la courbe d'accumulation atteint une asymptote pour chaque site ou habitat. Si ce n'est pas le cas, la comparaison ne peut se faire que par raréfaction au plus petit effort d'échantillonnage commun (Gotelli et Colwell, 2001). Par conséquent, les richesses cumulées par stade sylvicole ont été comparées au plus petit nombre de relevés communs (i.e. de piégeages). Le

calcul des intervalles de confiance à 95 % a permis de tester les différences entre chaque stade sylvicole.

II.7.3.3 Effets sur la composition en espèces

Les données en écologie des communautés sont multivariées (i.e. une matrice espèces-relevés) (Jongman *et al.*, 1995 ; Legendre et Legendre, 1998). Ces données possèdent de nombreux inconvénients (Gauch, 1982 in Jongman *et al.*, 1995) :

- elles sont complexes et elles ont beaucoup de bruit, de redondance, de relations internes et d'"outliers" ;
- elles sont volumineuses ;
- une certaine quantité d'information n'est pas directement interprétable.

L'utilisation de méthodes statistiques multivariées permet de résumer l'information contenue dans ces données (Jongman *et al.*, 1995) et de mettre en correspondance les espèces et les relevés (Prodon et Lebreton, 1994).

La dissimilarité de composition spécifique des communautés a été analysée par une méthode d'ordination des relevés.

Nous avons choisi d'effectuer une ordination dite NMDS ("Non Metric MultiDimensional Scaling"). Il s'agit d'une méthode d'ordination non-contrainte (i.e. la construction n'est pas influencée ou contrainte par les variables écologiques ; cf. Okland, 1996), ou analyse de gradient indirecte (Jongman *et al.*, 1995) basée sur la matrice de dissimilarité des relevés (Palmer, 2004). Cette méthode cherche à représenter dans un espace au nombre de dimensions restreint les distances entre les relevés. Pour réaliser l'ordination NMDS, nous avons utilisé l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (Magurran, 1988). Afin d'atténuer l'effet des espèces dominantes (selon les préconisations de Clarke et Ainsworth, 1993 et Faith *et al.*, 1987 in Bouget, 2004), la matrice de dissimilarité a été réalisée à partir des données d'abondance des espèces par site et transformées en $\ln(x+1)$. En complément, une ordination basée sur la métrique de dissimilarité binaire de Dice-Sorensen (i.e. sur données de présence-absence, cf. Magurran, 1988 et Southwood et Henderson, 2000) a été réalisée.

Les différences de composition spécifique entre stades ont été testées par la méthode ANOSIM ("Analysis of Similarities") développée par Clarke (Clarke, 1993 in Legendre et Legendre, 1998) sur les matrices de dissimilarité de Bray-Curtis et de Dice-Sorensen (les mêmes ayant servi pour l'ordination). L'hypothèse nulle est H_0 : "Il n'y a pas de différence de composition entre les groupes". Le principe du test est basé sur la statistique non-paramétrique R calculée directement à partir de la matrice de dissimilarité :

$R = \frac{rB - rW}{n(n-1)/4}$ où rB est la moyenne des rangs de la sous-matrice inter-groupe, rW est la moyenne des rangs de la sous-matrice intra-groupe et n est le nombre total de relevés. R varie entre 0 et 1 selon l'importance de la différence inter-groupe par rapport à la différence intra-groupe. $R=1$ lorsque les plus petits rangs sont dans la sous-matrice intra-groupe (i.e. lorsque la plus petite différence inter-groupe est plus grande que toutes les différences intra-groupe). $R=0$ lorsque les grands et petits rangs sont répartis de manière aléatoire entre les sous-matrices intra et inter-groupe (i.e. l'hypothèse nulle) (Legendre et Legendre, 1998). La significativité de la valeur R est testée par permutation et correspond à la différence entre le R estimé par permutation sous l'hypothèse nulle et le R observé.

A partir de la dissimilarité moyenne entre stade nous avons cherché à regrouper les stades sylvicoles similaires du point de vue de leur composition spécifique, et à établir une classification. Deux classifications ascendantes hiérarchiques (méthode UPGMA : Unweighted arithmetic average clustering) (Legendre et Legendre, 1998) ont été réalisées : une à partir de la matrice des dissimilarités moyennes (i.e. au niveau du stade sylvicole) de Bray-Curtis sur données ln-transformées, et une à partir de la matrice de dissimilarités moyennes de Dice-Sorensen.

II.7.3.4 Espèces caractéristiques d'un stade sylvicole

La typologie obtenue par la classification ascendante hiérarchique (cf. partie précédente) a servi de référence pour détecter les espèces caractéristiques de chaque stade sylvicole et chaque regroupement de stades (i.e. niveaux de la classification). Cette détection a été réalisée grâce à la méthode IndVal (Dufrene et Legendre, 1997). Cette méthode associe à chaque espèce, pour un stade sylvicole ou un regroupement de stades, une valeur indicatrice (Indicator Value IV) qui est la combinaison de mesures tenant compte à la fois de l'abondance relative et de la fréquence relative des espèces dans les groupes définis. Ainsi, la valeur indicatrice d'une espèce i dans un habitat j est :

$IV_{ij} = A_{ij} \times B_{ij}$ où A_{ij} est une mesure de la spécificité de l'espèce i à l'habitat j , et B_{ij} est une mesure de la fidélité de l'espèce i à l'habitat j .

$A_{ij} = N_{individus_{ij}} / N_{individus_i}$ (abondance moyenne de l'espèce i dans les sites du groupe j comparée à la somme des abondances moyennes de l'espèce i dans tous les autres groupes)

$B_{ij} = N_{sites_{ij}} / N_{sites_j}$ (nombre de sites du groupe j où l'espèce i est présente sur le nombre total de sites de ce groupe j).

IV_{ij} est maximal (=100%) lorsque les individus de l'espèce i sont observés dans un seul groupe et dans tous les sites de ce groupe. La méthode IndVal permet de tester la significativité de cette valeur indicatrice par 2 tests basés sur des permutations des sites entre les groupes : un test t assimilé à un test z de Student et un test des rangs (pour plus de précisions cf. Dufrêne et Legendre, 1997).

Une espèce i a été retenue comme étant caractéristique d'un stade ou d'un groupe de stades j si sa valeur indicatrice IV_{ij} est significative (au seuil de 5%) aux deux tests et si elle est supérieure à 25% comme préconisé par Dufrêne et Legendre (1997).

II.7.3.5 Effets sur l'abondance des espèces

L'effet de la coupe d'ensemencement à court terme sur chaque espèce présente dans au moins 10 % des relevés a été étudié en comparant les abondances moyennes au niveau du relevé entre d'une part le stade avant-coupe et celui de régénération, et d'autre part le stade avant-coupe et celui de fourrés-gaulis. Le test utilisé est celui de Wilcoxon-Mann-Whitney.

L'évolution de l'abondance de chaque espèce a été testée sur l'ensemble des stades de futaie régulière par test de Kruskal-Wallis.

L'effet de la coupe d'éclaircie a été testé par un test de Wilcoxon-Mann-Whitney des différences d'abondance avant et après coupe.

En complément, les différences d'abondance des 10 espèces les plus abondantes ont été testées par une ANOVA à 2 facteurs avec interaction (stade sylvicole et date de piégeage), suivi d'un test de comparaison multiple des moyennes de Tukey pour les différences entre stades sylvicoles. Les données ont alors subi une transformation logarithmique.

II.7.4 Analyse de l'effet des variables environnementales

L'effet des variables environnementales a été analysé :

- sur la richesse spécifique moyenne par site pour la communauté entière, pour les deux familles principales (Noctuidae et Geometridae) et pour chaque groupe écologique et biologique ;
- sur la composition spécifique à partir des données par site (cumulées sur l'ensemble des dates de piégeage).

II.7.4.1 Effet des variables environnementales sur la richesse spécifique globale, par famille ou par groupe

L'effet de chaque variable environnementale sur la richesse spécifique moyenne par site, globale, par famille ou par groupe, a été testé par régression linéaire simple. Les pré-supposés de normalité et d'hétéroscédasticité des résidus ont été vérifiés au préalable et aucune transformation des données n'a été réalisée. En complément, une régression linéaire multiple pas à pas nous a permis de déterminer quelle(s) variable(s) contribue(nt) de manière significative aux variations de la variable à expliquer. Nous avons utilisé la méthode d'Efroymson pour ajouter et retirer les variables du modèle (Montgomery et Peck, 1982, in Gotelli et Ellison, 2002). Cette méthode de sélection multiple réévalue chaque nouvelle variable incluse dans le modèle sur la base de sa statistique F partielle. Ainsi, à cause de cette ré-évaluation systématique, une variable sélectionnée dans le modèle à une étape donnée peut être éliminée à une étape ultérieure.

II.7.4.2 Effet des variables environnementales sur la composition en espèces

Les espèces peuvent être directement mises en relation avec les variables environnementales mesurées par une analyse directe de gradient ("direct gradient analysis") (Jongman *et al.*, 1995). Pour les données multivariées propres à l'analyse des communautés, l'analyse directe de gradient est couplée à une méthode d'ordination et constitue ce que l'on appelle une ordination contrainte (i.e. l'ordination est directement contrainte par les variables environnementales) (Jongman *et al.*, 1995 ; Palmer, 2004). Parmi les méthodes d'ordination contraintes, nous avons utilisé l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC), également appelée Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI) (Prodon et Lebreton, 1994). Cette méthode développée par Ter Braak (Ter Braak, 1986 ; Ter Braak, 1987 ; Jongman *et al.*, 1995 in Legendre et Legendre, 1998) est la combinaison entre une analyse factorielle des correspondances (AFC) et une régression linéaire multiple. Comme l'AFC, l'ACC maximise la corrélation entre les espèces et les relevés. De plus, les relevés sont contraints pour être une combinaison linéaire des variables environnementales (Palmer, 2004). Ainsi, l'algorithme de l'ACC définit une combinaison linéaire des variables environnementales qui maximise la séparation des espèces sur les axes d'ordination. Elle suppose une réponse unimodale des espèces aux gradients environnementaux (Jongman *et al.*, 1995).

Bien que l'incorporation de variables de gestion forestière dans une ACC partielle permette de quantifier l'importance relative de la gestion et des autres groupes de variables environnementales (du Bus de Warnaffe et Dufrêne, 2004), nous avons choisi de réaliser une

ACC simplement sur les variables environnementales (sans regroupement *a priori* de variables ou facteurs). Nous avons supprimé les espèces peu fréquentes (présentes dans un seul site) du jeu de données "espèces-sites". La relation entre chaque variable environnementale et la distribution des espèces a été analysée en réalisant une ACC indépendamment pour chacune des variables en regardant l'inertie associée. Le degré de significativité de la relation a été testé *via* un test de permutations de Monte-Carlo (10 000 permutations). Une analyse de régression multiple pas à pas ascendante a également été effectuée sur l'ensemble des variables environnementales et l'effet additionnel de chaque variable a été testé par un test de Monte-Carlo (10 000 permutations) (cf. ter Braak et Smilauer, 2002).

II.7.5 Logiciels utilisés

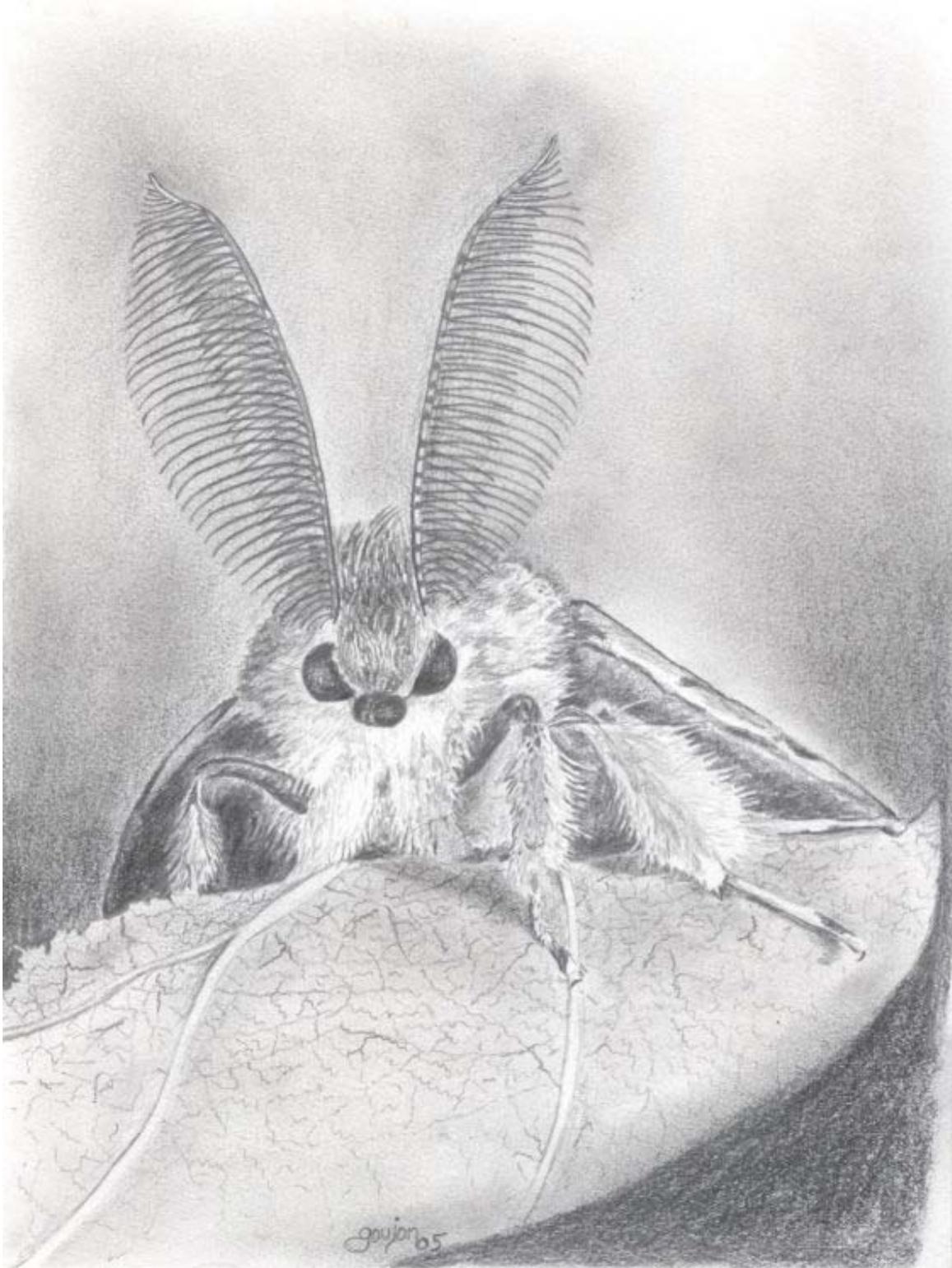
Les analyses de variances paramétriques (fonction `aoV`) et non-paramétriques (fonctions `kruskal.test` et `wilcox.test`), les régressions linéaires simples (fonction `lm`) et multiples (fonction `stepwise`), les ordinations NMDS (fonctions `smacofb` et `anosim`, programmées par F. Gosselin) et les classifications UPGMA (fonction `agnes`) ont été réalisées sous le logiciel S-PLUS version 6.2 (Insightful Corporation, Seattle, WA).

Les courbes et les estimations de richesse cumulée ont été réalisées sous le programme EstimateS version 7 (Colwell, 2004)

Les ACC ont été réalisées sous le logiciel CANOCO version 4.5 (ter Braak et Smilauer, 2002).

L'analyse des espèces caractéristiques a été réalisée grâce au programme IndVal version 2.0 (disponible sur <http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval/home.html>) (Dufrêne et Legendre, 1997).

III RESULTATS



III.1 Résultats généraux

III.1.1 Résultats généraux pour 2002

Lors de la première année d'échantillonnage, un tiers des piégeages (32 %) a rencontré un problème technique et n'a pu fournir de données fiables. Les piégeages réalisés lors de la dernière campagne d'octobre ont tous échoués. Les données issues de ces piégeages ont été supprimées et malgré ces défections, 5676 individus appartenant à 225 espèces de 12 familles (dont 9 de macro-Lépidoptères *sensu* Leraut, 1997) ont été capturés sur 7 mois (de mars à septembre) grâce à 298 piégeages (Tableau 7). Les deux familles principales sont les Noctuidae (40 % des espèces et 27 % des individus) et les Geometridae (36 % des espèces et 31 % des individus).

Malgré le biais lié à des efforts d'échantillonnage différents, les mois de mai, juin, juillet et août sont les mois où les nombres d'espèces et d'individus capturés sont les plus élevés (Tableau 8).

Tableau 7 : Répartition des captures de 2002 selon les familles (sur 7 périodes de piégeages de mars à septembre).

	Nombre d'espèces	Nombre d'individus
Arctiidae	14	491
Cossidae	1	6
Drepanidae	5	12
Geometridae	81	1755
Hepialidae	2	2
Lasiocampidae	5	98
Limacodidae	2	58
Lymantriidae	5	1060
Noctuidae	91	1543
Notodontidae	13	457
Sphingidae	2	12
Thyatiridae	4	151
Non identifiés	-	31
Total	225	5676

III.1.2 Différences de détectabilité entre stades sylvicoles et variations entre nuits

Ces résultats méthodologiques sont issus des 5 nuits de piégeages réalisées en mai 2002 sur 4 sites appartenant chacun à 4 stades sylvicoles (régénération, fourrés-gaulis, bas-perchis et jeune futaie).

Tableau 8 : Répartition des captures de 2002 selon les dates de piégeages avec indication du nombre de piégeages effectués.

	19-21 mars	09-11 avril	13-17 mai	11-13 juin	08-10 juillet	05-07 août	03-05 septembre
Nombre d'espèces	20	27	74	76	97	91	44
Nombre d'individus	228	241	1579	1158	986	1103	381
Nombre de piégeages	20	19	40	35	28	29	27

III.1.2.1 Variations inter-nuits

La Figure 13 montre que les nombres d'espèces et d'individus capturés diffèrent fortement selon les nuits de piégeage, avec des valeurs évoluant de plus de deux fois d'une nuit à une autre dans chaque stade. De plus, il y a un fort renouvellement des espèces au cours des nuits : les espèces capturées sur une seule nuit représentent 64 % du total des espèces capturées en fourrés-gaulis, 51 % en bas-perchis, 58 % en jeune futaie, et 82 % au site en régénération. Ainsi, d'une nuit sur l'autre la probabilité de retrouver les mêmes espèces est faible. Pour les espèces présentes les 5 nuits sur le même site, les variations d'abondance sont également fortes (du simple au double, exemple : *Calliteara pudibunda* au stade de régénération).

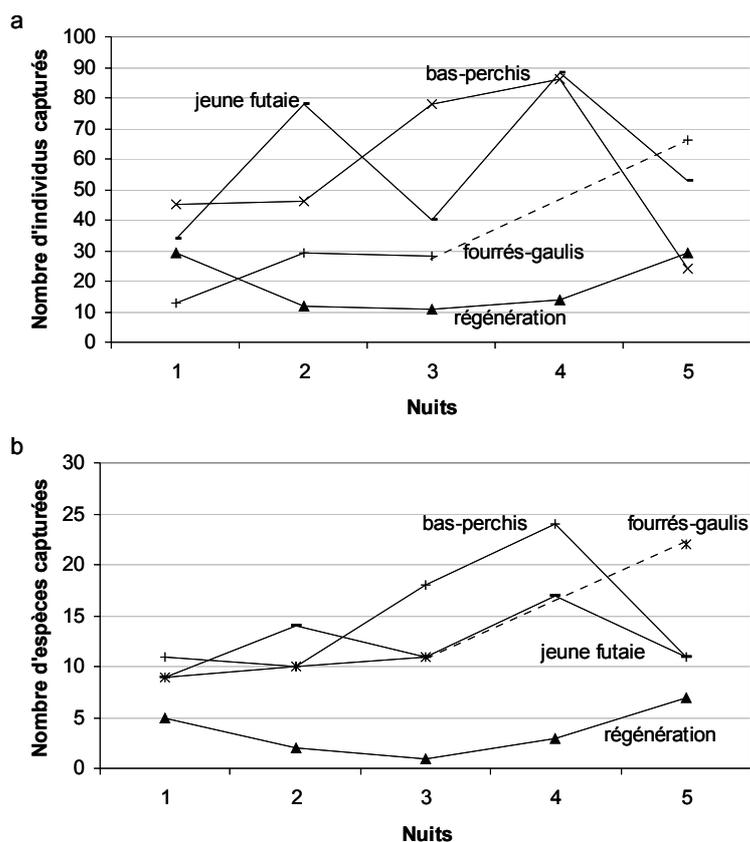


Figure 13 : Variations des captures entre les 5 nuits consécutives échantillonnées en mai 2002. (a) Variations d'abondance. (b) Variations de richesse spécifique. A cause d'un piégeage défectueux la quatrième nuit en fourrés-gaulis, des pointillés relient la troisième et la cinquième nuit.

III.1.2.2 Déteçtabilité selon les stades

L'utilisation du programme COMDYN (cf. II.3.2.2.2) nous indique pour chaque site/stade : la richesse estimée et la probabilité de détection. Il permet aussi de tester les différences de ces probabilités entre sites/stades (Tableau 9). Malgré la faible richesse estimée dans le site de régénération, la probabilité de détection de l'ensemble des espèces y est particulièrement faible (38 %). Pourtant, il n'y a pas de différences significatives des probabilités de détection entre chaque site/stade (pour chaque comparaison, $p > 0,05$, test du Chi²).

Tableau 9 : Résultats de l'analyse des variations de probabilité de détection par COMDYN (Hines *et al.*, 1999) au niveau du site (\pm erreur standard).

	rege (n=5)	four.gaul (n=4)	bp (n=5)	jf (n=5)
Richesse observée	11	33	35	33
Richesse estimée	29 \pm 7.3	59 \pm 8.8	66 \pm 10.8	62 \pm 10.2
probabilité de détection	0.38 \pm 0.18	0.56 \pm 0.10	0.53 \pm 0.11	0.54 \pm 0.13

L'utilisation du programme SPECRICH (cf. II.3.2.2.2) et de la forme limitante de l'estimateur Jackknife permettent de calculer la richesse estimée et la probabilité de détection pour chaque nuit sur chacun des sites/stades, puis de tester les différences de probabilités de détection entre sites/stades (Tableau 10). Ces probabilités moyennes par nuit ne sont pas non plus significativement différentes ($H=2,477$, $p=0,479$, test de Kruskal-Wallis).

Tableau 10 : Résultats de l'analyse des variations de probabilité de détection par SPECRICH (Hines *et al.*, 1999) au niveau de la nuit (\pm erreur standard).

	rege (n=5)	four.gaul (n=4)	bp (n=5)	jf (n=5)
Richesse observée cumulée	11	33	35	33
Richesse observée moyenne	3,6 \pm 1,1	13 \pm 3,0	14,8 \pm 2,7	12,4 \pm 1,4
Richesse estimée moyenne	10,7 \pm 5,4	21,4 \pm 3,7	25,3 \pm 7,6	17,9 \pm 2,2
Probabilité de détection moyenne	0,58 \pm 0,15	0,60 \pm 0,05	0,65 \pm 0,05	0,70 \pm 0,02

Par conséquent, d'après ces résultats et avec un seul site par stade, les probabilités de détection de la communauté ne semblent pas différentes d'un stade à l'autre (parmi ceux étudiés). Toutefois, la déteçtabilité tend à être plus faible au site en régénération. Nous considérons quand même que les données issues des piégeages semblent pouvoir être comparées pour tester nos hypothèses.

III.1.2.3 Vérification de l'hypothèse de communauté close

Les tests réalisés par le programme "Close Test" (cf. II.3.2.2.3) révèlent que seule la communauté du site de bas-perchis est non-close (test de Stanley : $\chi^2=6,02$; $ddl=5$; $p=0,0068$; test de Otis : $z=-2,43$; $p=0,0075$).

Le programme indique que dans celui-ci, il y a addition significative d'espèces et pas de perte (test du modèle nul de non-recrutement contre le modèle alternatif de population ouverte de Jolly-Seber et test du modèle nul de variation de détectabilité dans le temps Mt contre le modèle alternatif de non-mortalité), en particulier de la nuit 2 à la nuit 4.

III.1.2.4 Vérification de l'ajustement des données de capture au modèle Mh

Le programme CAPTURE (Rexstad et Burnham, 1991 ; cf. Otis *et al.*, 1978) indique que le modèle Mh est sélectionné pour tous les stades sauf pour celui de bas-perchis où c'est le modèle Mb qui est sélectionné. Dans ce modèle Mb, la détectabilité varie selon qu'une espèce a déjà été détectée ou non.

Le test d'adéquation du χ^2 incrémenté dans COMDYN, indique quant à lui que le modèle Mh s'ajuste bien aux données issues de jeune futaie seulement, et pas à celles obtenues dans les autres stades étudiés.

III.1.3 Résultats généraux pour 2003

Seulement 3 piégeages sur les 140 effectués en 2003 n'ont pas fonctionné. Ces 3 piégeages sont répartis sur 3 dates. Ainsi, 2 ont échoué en régénération le 02 juin et le 26 août, et un a échoué le 02 juillet en fourrés-gaulis. Le 30 juillet, tous les pièges ont fonctionné correctement.

L'ensemble des piégeages effectués en 2003 nous ont permis de capturer 4078 individus appartenant à 183 espèces de 10 familles dont 2 de micro-Hétérocères *sensu* Leraut (1997) (Hepialidae et Limacodidae) (Tableau 11 et Tableau 12).

Tableau 11 : Répartition des captures de 2003 selon la date de piégeage.

	02/06/2003	02/07/2003	30/07/2003	26/08/2003
Nombre d'espèces	1161	1053	1072	792
Nombre d'individus	67	76	89	76
Nombre de piégeages	34	34	35	34

Tableau 12 : Répartition des captures de 2003 selon les familles

	Nombre d'espèces	Nombre d'individus
Arctiidae	13	306
Drepanidae	6	32
Geometridae	55	1146
Hepialidae	1	7
Lasiocampidae	4	60
Limacodidae	1	33
Lymantriidae	5	366
Noctuidae	85	1881
Notodontidae	10	244
Sphingidae	3	3
Total	183	4078

Comme en 2002, les deux familles les mieux représentées sont les Geometridae et les Noctuidae totalisant à elles deux près de 74% des individus et 76% des espèces capturées). La famille des Noctuidae contient le plus grand nombre d'individus et d'espèces (46 % du total pour les deux). Viennent ensuite les familles des Geometridae, des Lymantriidae, des Arctiidae et des Notodontidae (27, 9, 8 et 6 % respectivement). L'ensemble des autres familles (Drepanidae, Hepialidae, Lasiocampidae, Limacodidae et Sphingidae) ne représentent que 3 % des individus capturés et 8 % des espèces seulement. Deux familles, les Hepialidae et les Limacodidae, ne sont représentées que par 1 seule espèce chacune.

Globalement, la richesse spécifique et l'abondance au niveau du relevé sont fortement corrélées (rho de Spearman = 0,89, $p < 0,001$; r de Pearson = 0,83, $p < 0,001$).

Les nombres de piégeages réalisés sont équivalents sur les quatre dates et les nombres d'espèces et d'individus capturés varient selon la date de piégeage (Tableau 11). Le plus grand nombre d'individus a été capturé le 02 juin mais il s'agit de la date où il y a le moins d'espèces. Le maximum d'espèces est atteint le 30 juillet, date où tous les pièges ont fonctionné. Fin août, le nombre d'individus piégés décroît alors que le nombre d'espèces reste au niveau observé début juillet.

Quatre vingt treize espèces (soit 51 % du total) sont présentes dans au moins 10 % des sites. Dix espèces seulement représentent 50 % des individus capturés (Tableau 13). Il s'agit pour moitié d'espèces forestières et pour moitié d'espèces eurytopes. Les 3 plus abondantes comptent pour 25 % des captures. Les deux premières sont des espèces de Noctuidae eurytopes et polyphages. *Cosmia trapezina* est associée aux ligneux et *Xestia c-nigrum* aux herbacées. La troisième espèce est une Lymantriidae forestière polyphage se nourrissant de ligneux : *Lymantria monacha*.

Tableau 13 : Liste des 10 espèces les plus abondantes avec leurs caractéristiques écologiques.

	Famille	Preferendum habitat	Preferendum plantes-hôtes	Spécialisation plantes-hôtes	Stade hivernant	Abondance	% du total
<i>Cosmia trapezina</i>	Noctuidae	eurytope	ligneux	polyphage	chenille	374	9.2
<i>Xestia c-nigrum</i>	Noctuidae	eurytope	herbacées	polyphage	chenille	371	9.1
<i>Lymantria monacha</i>	Lymantriidae	forestière	ligneux	polyphage	oeuf	267	6.5
<i>Campaea margaritata</i>	Geometridae	forestière	ligneux	polyphage	chenille	210	5.1
<i>Spilosoma luteum</i>	Arctiidae	eurytope	généraliste	polyphage	nymphe	175	4.3
<i>Protodeltote pygarga</i>	Noctuidae	eurytope	herbacées	oligophage	nymphe	158	3.9
<i>Drymonia oblitterata</i>	Notodontidae	forestière	ligneux	monophage	nymphe	157	3.8
<i>Cyclophora sp</i>	Geometridae	forestière	ligneux	oligophage	nymphe	146	3.6
<i>Angerona prunaria</i>	Geometridae	eurytope	généraliste	polyphage	chenille	108	2.6
<i>Comibaena bajularia</i>	Geometridae	forestière	ligneux	monophage	chenille	75	1.8

Tableau 14 : Répartition des captures de 2003 selon le groupe écologique. NR = non renseigné.

Groupe écologique		Nombre d'espèces	% du total	Nombre d'individus	% du total
Préférence d'habitat	forestières	43	23.5	1501	36.8
	de milieux ouverts	44	24	383	9.4
	eurytopes	94	51.4	2151	52.7
	NR	2	1.1	43	1.1
Préférence de type de plante-hôte	ligneux	72	39.3	2236	54.8
	herbacées	73	39.9	1121	27.5
	généralistes	22	12	542	13.3
	lichens	9	4.9	51	1.3
	détritivores	7	3.8	128	3.1
	NR	0	0	0	0
Spécialisation pour la plante-hôte	monophages	22	12	400	9.8
	oligophages	36	19.7	580	14.2
	polyphages	125	68.3	3098	76
	NR	0	0	0	0
Stade hivernant	chenille	84	45.9	1607	39.4
	nymphes	72	39.3	1591	39
	oeuf	20	10.9	854	20.9
	NR	7	3.8	26	0.6

Seules quelques espèces n'ont pas pu être renseignées pour leurs traits écologiques et biologiques (Tableau 14 et cf. liste en Annexe). La plupart des espèces sont eurytopes (51 %), liées aux ligneux ou aux herbacées (39 et 40 %) et polyphages (68 %).

Étant donné que ce sont des adultes qui sont piégés pendant cette période estivale, aucune espèce capturée n'hivernait à l'état adulte et peu hivernent à l'état d'œuf (11 %). La plupart hivernent à l'état de chenille ou de nymphe.

On aurait pu s'attendre à échantillonner un grand nombre d'espèces forestières mais celles-ci ne représentent que 24 % des captures, au même titre que les espèces de milieux ouverts ! Cependant en terme d'individus, elles représentent 37 % alors que les espèces de milieux ouverts ne représentent que 9 % des individus. Ces groupes étant définis *a priori*, il est possible que la documentation sur laquelle nous sommes basés pour renseigner les traits écologiques ne soit pas complètement valide, ce qui expliquerait le faible nombre d'espèces forestières.

Nous avons capturé autant d'espèces se nourrissant de ligneux (72) que d'espèces se nourrissant d'herbacées (73). Cependant, les espèces associées aux ligneux dominent en terme de nombre d'individus (55 %). Peu d'espèces et d'individus se nourrissent de lichens et de feuilles en décomposition.

Les deux tiers environ des espèces sont polyphages et le reste est plus spécialisé pour sa plante-hôte (mono- ou oligophage).

L'ensemble des captures de 2003 reflète donc une assez grande diversité écologique.

III.1.4 Effet du stade sylvicole et de la période de piégeage sur l'ensemble du jeu de données

III.1.4.1 Effet du stade sylvicole sur la richesse et l'abondance par relevé

Le Tableau 15 montre les résultats de l'ANOVA prenant en compte les effets "stade sylvicole" (i.e. chaque stade de FR et le stade avant-coupe d'ensemencement) et "date de piégeage" ainsi que leur interaction. Au niveau du relevé, le stade sylvicole a un effet significatif sur l'abondance et la richesse spécifique globales, par famille (sauf pour les Drepanidae, les Lasiocampidae et les Sphingidae) et pour tous les groupes écologiques et biologiques. Ainsi, l'effet de la conversion vers la futaie régulière *via* la coupe d'ensemencement a un effet relativement fort sur la plupart des groupes et quasiment toutes les familles ($p < 0,001$). Cet effet est plus faible pour les lichénophages et les détritivores, ainsi que pour les Arctiidae et les Notodontidae (richesse spécifique seulement) ($p < 0,05$ ou $p < 0,01$). Cet effet "stade" correspond à un effet de la coupe d'ensemencement à court, moyen ou long terme qui est détaillé à partir de la partie I.1.

III.1.4.2 Effet de la période de piégeage sur la richesse et l'abondance par relevé

Le Tableau 15 montre un fort effet date sur la plupart des variables étudiées. Le nombre d'espèces capturées diffère significativement ($p < 0,01$ ou $p < 0,001$) selon la date de capture au niveau global, pour toutes les familles sauf les Sphingidae et pour tous les groupes écologiques et biologiques sauf les espèces eurytopes et les espèces oligo- et polyphages. Au niveau global, la richesse spécifique par relevé est maximale pour les 2 dates de juillet 2003 (2 et 30 juillet) et minimale fin août (Tableau 16). Le nombre total d'individus ne varie pas de manière significative selon la date de piégeage. Par contre, les abondances par famille (sauf les Sphingidae) et par groupe (sauf les espèces eurytopes et les espèces oligo- et polyphages) diffèrent selon la date. Pour la richesse comme pour l'abondance, les tendances varient selon les familles et les groupes écologiques et biologiques (Tableau 16).

Tableau 15 : Résultats de l'analyse de variance sur les variables de richesse spécifique et d'abondance moyennes par relevé à partir du modèle linéaire complet (effet du stade sylvicole, de la date de piégeage et de l'interaction entre les 2). Degrés de liberté de la résiduelle : ddl=113.

Variable de réponse	Effet "Stade"			Effet "Date"			Effet "Stade x Date"		
	MS	F _{5,113}	p	MS	F _{3,113}	p	MS	F _{15,113}	p
Réponse globale									
Richesse spécifique	3.27	30.58	0.0000	0.45	4.23	0.0071	0.34	3.15	0.0002
Abondance	6.86	26.43	0.0000	0.17	0.66	0.5769	1.07	4.12	0.0000
Réponse des familles									
Arctiidae									
Richesse spécifique	0.48	2.88	0.0173	3.22	19.2	0.0000	0.23	1.37	0.1752
Abondance	1.36	3.63	0.0044	10.51	28.07	0.0000	0.63	1.69	0.0620
Drepanidae									
Richesse spécifique	0.1	1.72	0.1365	0.64	10.53	0.0000	0.07	1.22	0.2691
Abondance	0.14	1.71	0.1380	0.94	11.53	0.0000	0.08	1.04	0.4254
Geometridae									
Richesse spécifique	5.17	27.06	0.0000	1.97	10.33	0.0000	0.37	1.96	0.0241
Abondance	9.95	23.78	0.0000	4.89	11.67	0.0000	0.74	1.76	0.0500
Lasiocampidae									
Richesse spécifique	0.05	0.85	0.5201	0.4	6.75	0.0003	0.1	1.73	0.0547
Abondance	0.25	1.72	0.1362	1.51	10.24	0.0000	0.41	2.75	0.0012
Lymantriidae									
Richesse spécifique	0.58	10.53	0.0000	2.82	50.79	0.0000	0.17	3.09	0.0003
Abondance	4.99	18.32	0.0000	12.83	47.08	0.0000	0.97	3.55	0.0001
Notodontiidae									
Richesse spécifique	0.49	4.26	0.0014	3.47	30.36	0.0000	0.13	1.14	0.3328
Abondance	1.39	7.16	0.0000	14.79	76.29	0.0000	0.44	2.29	0.0072
Noctuidae									
Richesse spécifique	2.49	20.34	0.0000	5	40.87	0.0000	0.73	5.98	0.0000
Abondance	5.94	18.21	0.0000	7.53	23.08	0.0000	2.33	7.14	0.0000
Sphingidae									
Richesse spécifique	0.01	0.95	0.4529	0.01	0.51	0.6729	0.02	1.51	0.1136
Abondance	0.01	0.95	0.4529	0.01	0.51	0.6729	0.02	1.51	0.1136

Tableau 15 (suite) : Résultats de l'analyse de variance sur les variables de richesse spécifique et d'abondance moyennes par relevé avec le modèle linéaire complet (effet du stade, de la date de piégeage et de l'interaction entre les 2). Degrés de liberté de la résiduelle : 113.

Variable de réponse	Effet "Stade"			Effet "Date"			Effet "Stade x Date"		
	MS	F _{5;113}	p	MS	F _{3;113}	p	MS	F _{15;113}	p
Réponse des groupes écologiques et biologiques									
Espèces forestières									
Richesse spécifique	3.91	22.84	0.0000	2.87	16.76	0.0000	0.14	0.82	0.6574
Abondance	9.24	23.08	0.0000	2.83	7.08	0.0002	0.45	1.13	0.3402
Espèces de milieux ouverts									
Richesse spécifique	0.93	4.94	0.0004	6.84	36.33	0.0000	0.47	2.51	0.0031
Abondance	1.3	4.64	0.0007	11.14	39.71	0.0000	0.66	2.34	0.0058
Espèces eurytopes									
Richesse spécifique	2.36	18.29	0.0000	0.24	1.84	0.1439	0.37	2.82	0.0009
Abondance	6.04	18.69	0.0000	0.09	0.27	0.8458	1.61	4.99	0.0000
Espèces liées aux ligneux									
Richesse spécifique	4.19	31.27	0.0000	2.19	16.32	0.0000	0.22	1.66	0.0689
Abondance	9.2	28.07	0.0000	3.87	11.81	0.0000	0.66	2	0.0209
Espèces liées aux herbacées									
Richesse spécifique	1.77	10.83	0.0000	5.41	33.07	0.0000	0.53	3.22	0.0002
Abondance	3.83	10.63	0.0000	11.41	31.64	0.0000	1.33	3.69	0.0000
Espèces généralistes									
Richesse spécifique	0.83	5.16	0.0003	5.96	37.27	0.0000	0.3	1.89	0.0313
Abondance	1.99	5.45	0.0002	17.45	47.81	0.0000	1.2	3.29	0.0001
Espèces lichénophages									
Richesse spécifique	0.35	3.1	0.0116	0.52	4.61	0.0044	0.06	0.53	0.9214
Abondance	0.37	2.72	0.0231	0.56	4.19	0.0075	0.06	0.46	0.9575
Espèces détritivores									
Richesse spécifique	0.36	3.31	0.0079	1.09	10.06	0.0000	0.21	1.94	0.0260
Abondance	1	4.07	0.0019	2.74	11.21	0.0000	0.59	2.43	0.0042
Espèces monophages									
Richesse spécifique	1.53	9.72	0.0000	3.08	19.62	0.0000	0.21	1.33	0.1948
Abondance	4.04	12.02	0.0000	10.56	31.43	0.0000	0.75	2.24	0.0088
Espèces oligophages									
Richesse spécifique	2.46	14.48	0.0000	0.35	2.06	0.1096	0.29	1.72	0.0558
Abondance	4.67	12.05	0.0000	0.8	2.07	0.1077	0.91	2.35	0.0058
Espèces polyphages									
Richesse spécifique	2.59	19.51	0.0000	0.25	1.86	0.1407	0.36	2.68	0.0016
Abondance	6.22	20.76	0.0000	0.03	0.11	0.9537	1.12	3.75	0.0000
Hiver stade chenille									
Richesse spécifique	1.95	10.93	0.0000	1.63	9.14	0.0000	0.34	1.93	0.0273
Abondance	5.02	12.75	0.0000	7.1	18.01	0.0000	0.85	2.16	0.0118
Hiver stade nymphe									
Richesse spécifique	4.22	19.52	0.0000	6.61	30.59	0.0000	0.4	1.86	0.0352
Abondance	7.64	20.73	0.0000	45.24	41.37	0.0000	1.12	3.16	0.0002
Hiver stade oeuf									
Richesse spécifique	1.07	12.98	0.0000	11.66	140.93	0.0000	0.24	2.94	0.0006
Abondance	4.77	19.01	0.0000	36.0889	143.75	0.0000	1.1	4.38	0.0000
Envergure moyenne	0.05	9.61	0.0000	0.07	12.71	0.0000	0.02	3.29	0.0001

III.1.4.3 Interaction entre le stade sylvicole et la période de piégeage sur la richesse et l'abondance par relevé

L'interaction entre le stade sylvicole et la date de piégeage a un effet significatif sur la richesse et l'abondance globales, ainsi qu'au niveau de certains groupes écologiques et biologiques et de certaines familles (Tableau 15). Il n'y a pas d'interaction significative pour l'abondance et la richesse des groupes d'espèces forestières, d'espèces lichénophages, des Arctiidae, des Drepanidae et des Sphingidae. L'effet est aussi non significatif sur la richesse des espèces liées aux ligneux, des espèces mono- et oligophages, des Lasiocampidae et des Notodontidae. Il ne l'est pas non plus sur l'abondance des Geometridae, bien qu'il soit près de l'être ($p=0,05$).

En prenant l'exemple de la richesse spécifique globale par relevé (Figure 14), l'interaction "stade x date" modifie non seulement l'amplitude des différences entre stades selon la date, mais elle peut parfois aussi changer le classement des stades entre eux selon la date. Ainsi, selon la date de piégeage, le facteur "stade" a toujours un effet mais celui-ci n'est plus exactement le même. Les comparaisons entre les stades sylvicoles sont donc légèrement différentes selon la date de piégeage, mais le seraient probablement davantage si l'on avait piégé sur plusieurs saisons ou toute l'année.

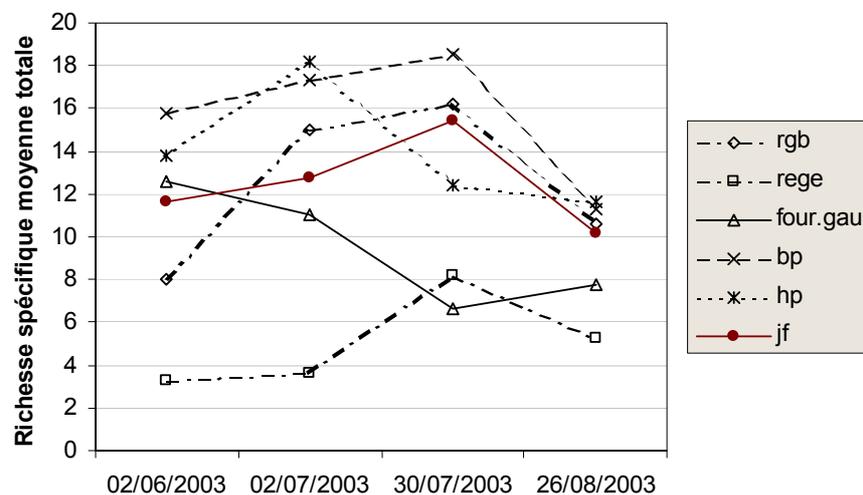


Figure 14 : Evolution de la richesse spécifique totale moyenne par piège aux quatre dates de piégeage.

Tableau 16 : Evolution selon les quatre dates de piégeage des variables de richesse et d'abondance par relevé au niveau global, par famille et par groupes écologiques et biologiques, ainsi que l'envergure moyenne des individus (\pm erreur standard).

	02/06/2003	02/07/2003	30/07/2003	26/08/2003
Niveau global				
Richesse par relevé	11.8 \pm 5.9	13.7 \pm 6.2	13.7 \pm 5.9	9.9 \pm 2.9
Abondance par relevé	34.2 \pm 31.2	31.0 \pm 20.1	30.7 \pm 18.0	23.4 \pm 9.7
Niveau de la famille				
Arctiidae				
Richesse par relevé	1.8 \pm 1.0	0.5 \pm 0.7	0.9 \pm 1.1	0.2 \pm 0.4
Abondance par relevé	6.8 \pm 7.7	0.6 \pm 0.9	1.3 \pm 1.8	0.3 \pm 0.6
Drepanidae				
Richesse par relevé	0.0 \pm 0.2	0.1 \pm 0.2	0.5 \pm 0.6	0.1 \pm 0.4
Abondance par relevé	0.0 \pm 0.2	0.1 \pm 0.2	0.7 \pm 0.9	0.1 \pm 0.4
Geometridae				
Richesse par relevé	5.4 \pm 3.1	4.6 \pm 2.8	2.7 \pm 1.9	2.8 \pm 1.5
Abondance par relevé	14.8 \pm 15.9	8.9 \pm 7.4	3.5 \pm 3.0	6.4 \pm 4.8
Lasiocampidae				
Richesse par relevé	0.0 \pm 0.2	0.2 \pm 0.5	0.1 \pm 0.3	0.4 \pm 0.5
Abondance par relevé	0.0 \pm 0.2	0.3 \pm 0.7	0.1 \pm 0.3	1.4 \pm 2.0
Lymantriidae				
Richesse par relevé	0.6 \pm 0.5	1.1 \pm 0.6	0.9 \pm 0.6	0.0 \pm 0.0
Abondance par relevé	1.8 \pm 2.3	4.8 \pm 4.4	4.0 \pm 4.1	0.0 \pm 0.0
Noctuidae				
Richesse par relevé	3.0 \pm 2.2	6.1 \pm 2.9	7.0 \pm 2.8	5.9 \pm 2.0
Abondance par relevé	9.6 \pm 11.9	15.0 \pm 11.9	15.5 \pm 10.3	14.7 \pm 6.8
Notodontidae				
Richesse par relevé	0.6 \pm 0.7	0.6 \pm 0.7	1.5 \pm 0.7	0.1 \pm 0.3
Abondance par relevé	0.6 \pm 0.8	0.8 \pm 1.1	5.5 \pm 4.3	0.1 \pm 0.3
Sphingidae				
Richesse par relevé	0.0 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.2	0.0 \pm 0.2
Abondance par relevé	0.0 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.2	0.0 \pm 0.2
Préferendum d'habitat				
Forestières				
Richesse par relevé	5.5 \pm 2.9	5.8 \pm 2.9	4.2 \pm 2.1	2.4 \pm 1.6
Abondance par relevé	13.4 \pm 12.3	12.4 \pm 8.5	11.7 \pm 7.8	6.4 \pm 4.8
De milieux ouverts				
Richesse par relevé	0.6 \pm 0.7	0.9 \pm 1.0	3.4 \pm 2.3	2.6 \pm 1.1
Abondance par relevé	0.8 \pm 0.9	1.1 \pm 1.5	4.8 \pm 3.7	4.4 \pm 2.5
Eurytopes				
Richesse par relevé	5.7 \pm 3.1	6.5 \pm 3.3	6.0 \pm 2.9	4.8 \pm 1.8
Abondance par relevé	20.0 \pm 20.5	16.4 \pm 12.4	14.1 \pm 9.4	12.4 \pm 5.4
Préferendum pour le type de plante-hôte				
Sur ligneux				
Richesse par relevé	5.8 \pm 2.9	8.8 \pm 4.2	6.5 \pm 2.8	3.9 \pm 2.0
Abondance par relevé	13.6 \pm 12.2	24.0 \pm 16.9	18.2 \pm 12.0	9.4 \pm 6.0
Sur herbacées				
Richesse par relevé	2.0 \pm 1.5	2.9 \pm 1.9	5.4 \pm 3.0	5.1 \pm 1.7
Abondance par relevé	6.0 \pm 7.6	3.7 \pm 2.6	10.0 \pm 7.9	13.0 \pm 6.2
Généralistes				
Richesse par relevé	3.2 \pm 1.9	0.6 \pm 0.6	1.0 \pm 0.9	0.5 \pm 0.7
Abondance par relevé	12.5 \pm 13.0	1.2 \pm 1.9	1.6 \pm 1.8	0.6 \pm 0.9
Lichénophages				
Richesse par relevé	0.1 \pm 0.4	0.5 \pm 0.7	0.5 \pm 0.7	0.2 \pm 0.4
Abondance par relevé	0.1 \pm 0.4	0.6 \pm 0.8	0.5 \pm 0.7	0.2 \pm 0.6
Détritivores				
Richesse par relevé	0.7 \pm 0.8	0.8 \pm 0.7	0.2 \pm 0.5	0.1 \pm 0.3
Abondance par relevé	1.9 \pm 2.7	1.5 \pm 1.7	0.2 \pm 0.7	0.1 \pm 0.3
Stade hivernant				
Chenille				
Richesse par relevé	4.6 \pm 2.8	4.6 \pm 2.7	4.9 \pm 2.5	6.6 \pm 1.8
Abondance par relevé	11.9 \pm 12.5	7.4 \pm 5.5	9.4 \pm 7.2	18.3 \pm 8.1
Nymphe				
Richesse par relevé	7.2 \pm 3.5	6.0 \pm 3.4	5.8 \pm 3.3	1.8 \pm 1.4
Abondance par relevé	22.2 \pm 20.5	11.5 \pm 8.7	10.5 \pm 6.4	2.3 \pm 1.8
Oeuf				
Richesse par relevé	0.0 \pm 0.2	2.8 \pm 1.4	2.8 \pm 1.0	1.1 \pm 1.0
Abondance par relevé	0.0 \pm 0.2	11.9 \pm 11.0	10.6 \pm 8.7	2.4 \pm 2.8
Envergure moyenne	42.4 \pm 0.0	38.6 \pm 0.0	38.6 \pm 0.0	40.7 \pm 0.0

III.2 Effet de la coupe d'ensemencement à court et long terme

III.2.1 Effet à court terme (~ 30 ans)

III.2.1.1 Richesse et abondance totales par site et/ou relevé

Au stade de régénération, la richesse et l'abondance par relevé, ainsi que la richesse par site sont significativement affectées (test de Tukey, $p < 0,05$, Tableau 18). La richesse par relevé ou par site est divisée par 2 environ et l'abondance est presque divisée par 4.

Le retour de la richesse et de l'abondance à leur niveau initial est rapide puisque vers 30 ans, au stade de fourrés-gaulis, les valeurs atteignent quasiment celles d'avant coupe et les différences ne sont plus significatives (Tableau 18).

III.2.1.2 Richesse γ totale

En cumulant tous les piégeages, la courbe de richesse pour chaque stade n'atteint pas une asymptote (Figure 15). Donc, pour chaque stade, une partie seulement de la faune lépidoptérologique est échantillonnée. Néanmoins, par comparaison à effort d'échantillonnage égal (18 piégeages, Tableau 17) et compte tenu du non recouvrement des intervalles de confiance à 95 %, on peut estimer que la coupe d'ensemencement a également un effet négatif à court terme (1-5 ans) sur la richesse γ . La richesse est en effet divisée par 1,7 (de 92 à 56 espèces).

Comme pour la richesse α , la richesse γ revient quasiment à sa valeur initiale au bout de 30 ans (73 espèces en fourrés-gaulis contre 92 avant-coupe) et les intervalles de confiance se chevauchent, bien que très faiblement (82-103 espèces en ex-TSF et 64-82 espèces en fourrés-gaulis).

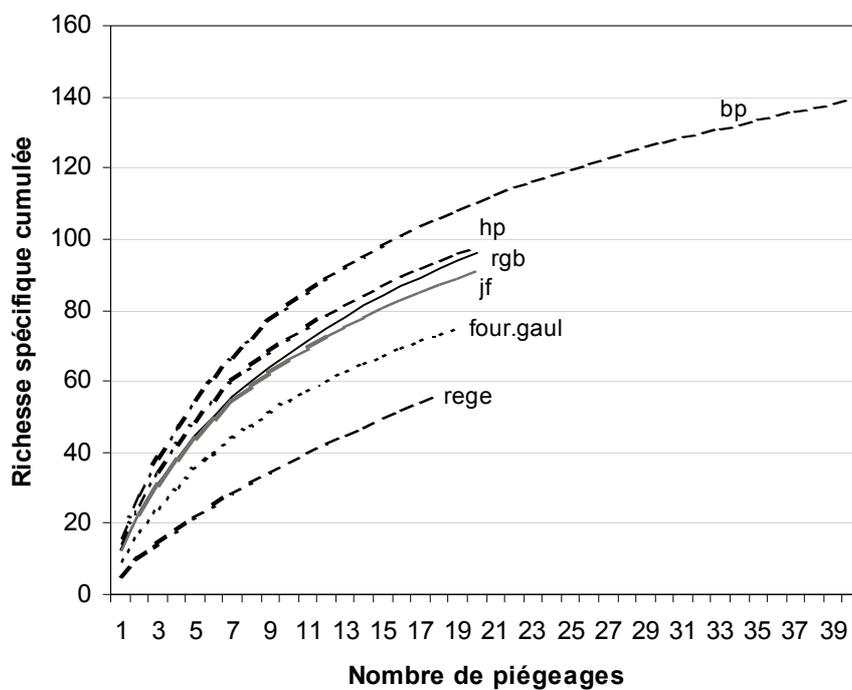


Figure 15 : Courbes de richesse cumulée par stade réalisées avec 1000 itérations sans remise (Colwell, 2004).

Tableau 17 : Evolution de la richesse spécifique cumulée (moyenne \pm écart-type) raréfiée à 18 piègeages et calculée de manière analytique sous EstimateS (Colwell, 2004).

	Ex-TSF rgb	rege	four.gaul	bp	hp	jf
Richesse cumulée raréfiée	91.5 \pm 5.43	56 \pm 5.81	73.21 \pm 4.64	105.93 \pm 5.03	93.83 \pm 5.77	87.19 \pm 4.63
Intervalle de confiance 95%	81-102	45-67	64-82	96-116	83-105	78-96

Tableau 18 : Moyennes de la richesse moyenne par relevé, de la richesse moyenne par site (regroupement des 4 relevés réalisés aux quatre dates de piégeage) et de l'abondance moyenne par relevé (\pm l'erreur standard) au niveau global et par famille. Les moyennes partageant au moins une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % (test de comparaisons multiples de Tukey sur données ln-transformées).

Variables de réponse	ex-TSF			Futaie régulière									
	rgb			rege	four.gaul	bp	hp	jf					
Niveau global													
Richesse par relevé	12.45 \pm 1.24	bc		5.17 \pm 0.74	a	9.42 \pm 0.83	b	15.73 \pm 0.76	c	14.00 \pm 1.05	c	12.50 \pm 0.87	bc
Richesse par placette	40.80 \pm 3.53	bc		21.00 \pm 2.08	a	34.25 \pm 3.71	b	51.20 \pm 1.97	c	47.00 \pm 2.63	c	40.20 \pm 1.71	bc
Abondance par relevé	32.45 \pm 4.07	bc		8.22 \pm 1.49	a	22.16 \pm 3.65	b	38.68 \pm 3.18	c	37.15 \pm 6.58	c	28.95 \pm 3.31	bc
Niveau de la famille													
Arctiidae													
Richesse par relevé	0.60 \pm 0.23	ab		0.89 \pm 0.24	ab	0.47 \pm 0.19	a	1.18 \pm 0.17	b	0.95 \pm 0.26	ab	0.75 \pm 0.27	ab
Richesse par placette	2.40 \pm 0.87	a		3.67 \pm 0.88	a	1.50 \pm 0.65	a	4.40 \pm 0.65	a	3.80 \pm 0.66	a	2.80 \pm 0.58	a
Abondance par relevé	1.10 \pm 0.33	ab		1.17 \pm 0.34	ab	1.32 \pm 0.65	a	3.78 \pm 1.02	b	2.90 \pm 1.44	ab	1.45 \pm 0.78	a
Drepanidae													
Richesse par relevé	0.15 \pm 0.00	a		0.00 \pm 0.00	a	0.21 \pm 0.10	a	0.25 \pm 0.08	a	0.30 \pm 0.11	a	0.15 \pm 0.08	a
Richesse par placette	0.60 \pm 0.40	a		0.00 \pm 0.00	a	1.00 \pm 0.41	a	0.90 \pm 0.31	a	1.00 \pm 0.32	a	0.60 \pm 0.40	a
Abondance par relevé	0.15 \pm 0.00	a		0.00 \pm 0.00	a	0.26 \pm 0.13	a	0.30 \pm 0.10	a	0.40 \pm 0.17	a	0.20 \pm 0.12	a
Geometridae													
Richesse par relevé	4.15 \pm 0.19	c		0.61 \pm 0.20	a	2.89 \pm 0.56	b	5.25 \pm 0.42	c	4.90 \pm 0.64	c	3.80 \pm 0.38	bc
Richesse par placette	14.20 \pm 0.86	bc		3.00 \pm 0.58	a	10.75 \pm 1.70	b	16.40 \pm 0.85	c	16.60 \pm 1.29	c	11.80 \pm 0.97	bc
Abondance par relevé	6.80 \pm 0.35	bc		0.83 \pm 0.35	a	5.58 \pm 1.54	b	12.18 \pm 1.62	c	14.15 \pm 3.81	c	5.95 \pm 0.80	bc
Lasiocampidae													
Richesse par relevé	0.20 \pm 0.05	a		0.06 \pm 0.06	a	0.16 \pm 0.12	a	0.18 \pm 0.06	a	0.25 \pm 0.10	a	0.25 \pm 0.10	a
Richesse par placette	0.80 \pm 0.37	a		0.33 \pm 0.33	a	0.50 \pm 0.50	a	0.70 \pm 0.21	a	1.00 \pm 0.32	a	1.00 \pm 0.32	a
Abondance par relevé	0.35 \pm 0.11	a		0.11 \pm 0.11	a	0.16 \pm 0.12	a	0.63 \pm 0.25	a	0.90 \pm 0.38	a	0.25 \pm 0.10	a
Lymantriidae													
Richesse par relevé	0.80 \pm 0.12	bc		0.44 \pm 0.12	ab	0.16 \pm 0.09	a	0.70 \pm 0.11	bc	0.95 \pm 0.18	c	0.80 \pm 0.12	c
Richesse par placette	2.20 \pm 0.37	b		1.67 \pm 0.33	ab	0.75 \pm 0.48	a	2.20 \pm 0.25	b	2.60 \pm 0.40	b	2.20 \pm 0.20	b
Abondance par relevé	5.15 \pm 0.28	c		0.94 \pm 0.29	ab	0.21 \pm 0.12	a	1.78 \pm 0.39	b	3.85 \pm 0.90	c	4.70 \pm 1.03	c
Noctuidae													
Richesse par relevé	5.60 \pm 0.59	b		2.61 \pm 0.61	a	5.11 \pm 0.37	bc	6.95 \pm 0.39	c	5.60 \pm 0.56	bc	5.55 \pm 0.71	b
Richesse par placette	17.80 \pm 1.28	b		10.33 \pm 1.86	a	18.00 \pm 1.63	b	22.80 \pm 1.07	b	18.80 \pm 0.86	b	18.00 \pm 0.71	b
Abondance par relevé	16.35 \pm 1.28	bc		4.44 \pm 1.31	a	13.84 \pm 2.43	bc	17.38 \pm 1.48	c	12.65 \pm 2.05	bc	13.15 \pm 2.24	b
Notodontidae													
Richesse par relevé	0.80 \pm 0.14	b		0.44 \pm 0.15	ab	0.32 \pm 0.19	a	0.85 \pm 0.13	b	0.85 \pm 0.18	b	0.85 \pm 0.20	b
Richesse par placette	2.20 \pm 0.37	a		1.67 \pm 0.67	a	1.50 \pm 0.65	a	2.80 \pm 0.33	a	2.40 \pm 0.75	a	2.40 \pm 0.40	a
Abondance par relevé	2.30 \pm 0.21	b		0.61 \pm 0.22	a	0.68 \pm 0.45	a	2.10 \pm 0.66	b	2.00 \pm 0.53	b	2.50 \pm 0.77	b
Sphingidae													
Richesse par relevé	0.05 \pm 0.05	a		0.06 \pm 0.06	a	0.00 \pm 0.00	a	0.00 \pm 0.00	a	0.00 \pm 0.00	a	0.05 \pm 0.05	a
Richesse par placette	0.20 \pm 0.20	a		0.33 \pm 0.33	a	0.00 \pm 0.00	a	0.00 \pm 0.00	a	0.00 \pm 0.00	a	0.20 \pm 0.20	a
Abondance par relevé	0.05 \pm 0.05	a		0.06 \pm 0.06	a	0.00 \pm 0.00	a	0.00 \pm 0.00	a	0.00 \pm 0.00	a	0.05 \pm 0.05	a

III.2.1.3 Composition des communautés

III.2.1.3.1 Composition globale en espèces

Les deux ordinations NMDS basées sur les indices de Bray-Curtis et de Dice-Sorensen ont nécessité de garder 8 et 9 axes respectivement afin d'avoir des valeurs de stress faibles (0,05 pour la première et 0,08 pour la deuxième). Pour chacune, les axes 1 et 2 sont corrélés de manière significative au facteur "stade" (Figure 16). Le diagramme d'ordination montre une forte distinction des assemblages d'espèces entre d'une part le stade avant-coupe (ex-TSF régularisés-gros-bois) et d'autre part les stades après-coupe de régénération et de fourrés-gaulis. Les valeurs de dissimilarités selon l'indice de Bray-Curtis (abondance des espèces) ou celui de Dice-Sorensen (présence-absence) sont par ailleurs très proches (Tableau 19 et Tableau 20). A partir de la dissimilarité de Bray-Curtis ou de celle de Dice-Sorensen, la composition spécifique en régénération est significativement différente au seuil de 5 % de la composition au stade avant coupe (dissimilarité de Bray-Curtis=0,73; de Dice-Sorensen=0,71). Elle le reste en fourrés-gaulis (dissimilarité de Bray-Curtis=0,68 ; de Dice-Sorensen=0,62) (Tableau 19 et Tableau 20). La coupe d'ensemencement a donc un effet significatif à court terme sur la composition en espèces.

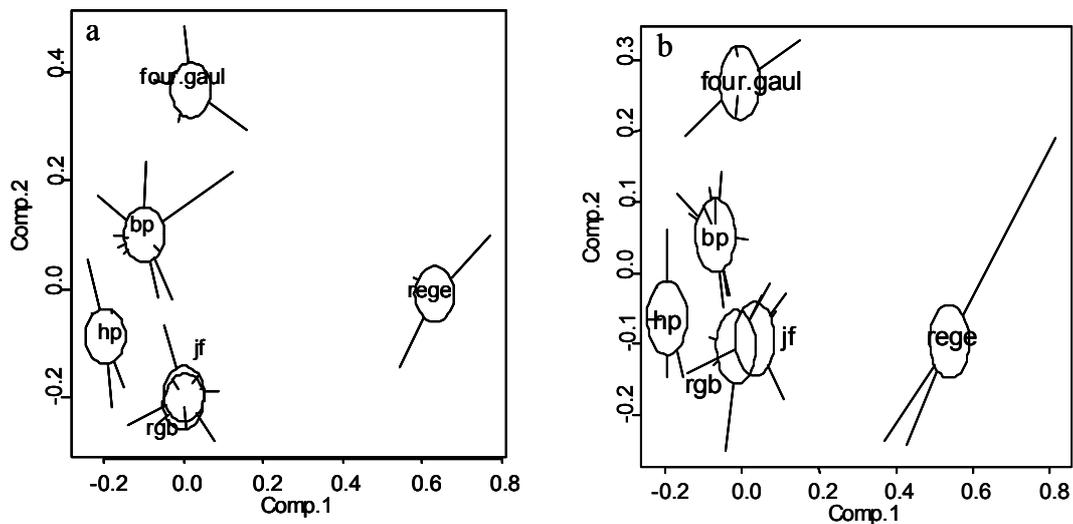


Figure 16 : Représentations des ordinations NMDS des assemblages par sites et regroupement selon le stade sylvicole. (a) NMDS basée sur l'indice de Bray-Curtis appliqué sur données ln-transformées (stress = 0,05 ; corrélations de Spearman de l'effet "stade" avec l'axe 1 : $r = 0,63$, $p < 0,0001$ et l'axe 2 : $r = 0,79$, $p < 0,0001$). (b) NMDS basée sur l'indice de Dice-Sorensen (données en présence-absence) (stress = 0,08 ; corrélations de Spearman de l'effet "stade" avec l'axe 1 : $r = 0,58$, $p < 0,0001$ et l'axe 2 : $r = 0,5$, $p = 0,0002$).

Tableau 19 : Matrice des résultats de l'analyse ANOSIM de différences de composition en espèces entre stades, basée sur l'indice moyen de dissimilarité de Bray-Curtis entre stades ($d \pm$ erreur standard). R : statistique non paramétrique du test et probabilité associée p.

	ex-TSF rgb				rege				fou.gaul				bp				hp								
	d	±	SE	R	p	d	±	SE	R	p	d	±	SE	R	p	d	±	SE	R	p					
rege	0.73	±	0.06	0.91	0.0174																				
four.gaul	0.68	±	0.05	0.98	0.0096	0.78	±	0.05	0.94	0.0286															
bp	0.57	±	0.05	0.71	0.0005	0.77	±	0.05	0.99	0.003	0.60	±	0.09	0.6	0.0022										
hp	0.51	±	0.06	0.44	0.007	0.80	±	0.06	1	0.0179	0.64	±	0.09	0.74	0.0086	0.50	±	0.08	0.07	0.2768					
jf	0.45	±	0.06	0.04	0.4163	0.72	±	0.06	0.89	0.0171	0.67	±	0.06	0.96	0.0081	0.56	±	0.05	0.68	0.0002	0.52	±	0.05	0.532	0.016

Tableau 20 : Matrice des résultats de l'analyse ANOSIM de différences de composition en espèces entre stades, basée sur l'indice moyen de dissimilarité de Dice-Sorensen entre stades ($d \pm$ erreur standard). R : statistique non paramétrique du test et probabilité associée p.

	ex-TSF rgb				rege				fou.gaul				bp				hp								
	d	±	SE	R	p	d	±	SE	R	p	d	±	SE	R	p	d	±	SE	R	p					
rege	0.71	±	0.08	0.69	0.0176																				
four.gaul	0.62	±	0.05	0.78	0.0085	0.75	±	0.06	0.74	0.0298															
bp	0.52	±	0.05	0.51	0.0003	0.73	±	0.07	0.95	0.0039	0.54	±	0.08	0.47	0.0077										
hp	0.50	±	0.06	0.27	0.0163	0.77	±	0.08	0.85	0.0157	0.57	±	0.10	0.58	0.0075	0.45	±	0.07	-0.07	0.6901					
jf	0.49	±	0.06	0.012	0.4908	0.68	±	0.08	0.74	0.0183	0.60	±	0.08	0.76	0.0082	0.50	±	0.05	0.4	0.0013	0.48	±	0.06	0.21	0.0548

III.2.1.3.2 Richesse et abondance par famille

Parmi les 8 familles de macro-Hétérocères, la moitié est affectée par la coupe d'ensemencement à court terme (Tableau 18). Les familles des Arctiidae, Drepanidae, Lasiocampidae et Sphingidae ne sont pas affectées. La coupe affecte les Geometridae, les Lymantriidae, les Noctuidae et les Notodontidae de manière différente selon la famille. Pour les Geometridae et les Noctuidae, la richesse par relevé ou par site et l'abondance par relevé diminue dans les 4 ans puis augmente de manière significative en fourrés-gaulis. Pour les Lymantriidae, la diminution de la richesse et de l'abondance est plus lente et les valeurs ne sont significativement différentes de l'état avant-coupe qu'en fourrés-gaulis. Pour les Notodontidae, la richesse par relevé diminue plus lentement que l'abondance (jusqu'en fourrés-gaulis) et la richesse par site n'est pas affectée.

III.2.1.3.3 Richesse et abondance par groupe écologique et biologique

Les résultats sont présentés dans le Tableau 21.

Preferendum d'habitat

Tous les groupes écologiques en rapport avec le *preferendum* d'habitat sont affectés négativement par la coupe d'ensemencement dans les 4 ans qui suivent. Néanmoins, le groupe des espèces forestières est le plus affecté. Le nombre moyen d'espèces forestières par relevé ou par site est divisé par 3 environ dans les 4 ans après la coupe, et le nombre d'individus est divisé par 5 environ. Malgré une réaugmentation, au stade de fourrés-gaulis, la richesse et l'abondance moyennes par relevé restent significativement inférieures au niveau d'avant coupe. Au niveau du site, la richesse réatteint quasiment son niveau initial en fourrés-gaulis (différences non significatives).

Les espèces de milieux ouverts et eurytopes sont moins affectées. Leur nombre et leur abondance moyennes par relevé ou par site sont divisés respectivement par 2 et 3 environ dans les 4 ans après la coupe. Malgré cela, au niveau du site, la diminution du nombre d'espèces de milieux ouverts reste non significative (au seuil de 5%). Le nombre d'espèces de milieux ouverts et leur abondance restent faibles en fourrés-gaulis, alors que ceux des espèces eurytopes réaugmentent quasiment jusqu'au niveau avant-coupe (différences non significatives).

Preferendum vis-à-vis du type de plante-hôte

Parmi les groupes liés au type de plante-hôte consommée, tous les groupes sauf les espèces lichénophages et les espèces détritivores sont affectés négativement dans les 4 ans après la coupe. La richesse et l'abondance par relevé des espèces liées aux ligneux sont le plus

Tableau 21 : Moyennes de la richesse moyenne par relevé, de la richesse moyenne par site (regroupement des 4 relevés réalisés aux quatre dates de piégeage) et de l'abondance moyenne par relevé (\pm l'erreur standard) au niveau des groupes et traits écologiques et biologiques. Les moyennes partageant au moins une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % (test de comparaisons multiples de Tukey sur données ln-transformées).

Variables de réponse	ex-TSF		Futaie régulière									
	rgb		rege	four.gaul	bp	hp	jf					
Préferendum pour le type de plante-hôte												
Sur ligneux												
Richesse par relevé	6.45 \pm 0.70	c	2.00 \pm 0.39	a	4.21 \pm 0.55	b	8.00 \pm 0.51	c	7.70 \pm 0.81	c	6.95 \pm 0.55	c
Richesse par placette	20.40 \pm 0.51	bc	8.33 \pm 0.00	a	16.25 \pm 0.63	b	23.90 \pm 1.05	c	23.80 \pm 0.20	c	20.60 \pm 0.32	bc
Abondance par relevé	20.50 \pm 3.51	c	3.06 \pm 0.51	a	7.84 \pm 1.00	b	19.48 \pm 1.79	c	23.20 \pm 3.89	c	18.95 \pm 2.44	c
Sur herbacées												
Richesse par relevé	4.15 \pm 0.65	bc	2.00 \pm 0.50	a	3.11 \pm 0.33	b	4.98 \pm 0.41	c	4.10 \pm 0.50	bc	3.70 \pm 0.58	b
Richesse par placette	13.40 \pm 0.58	ab	8.33 \pm 1.45	a	10.25 \pm 0.25	a	17.10 \pm 1.08	b	14.40 \pm 0.37	ab	12.40 \pm 0.40	ab
Abondance par relevé	8.45 \pm 1.60	bc	3.83 \pm 1.24	a	7.00 \pm 1.39	b	11.45 \pm 1.28	c	7.80 \pm 1.49	bc	6.80 \pm 1.59	ab
Généralistes												
Richesse par relevé	1.15 \pm 0.23	b	0.39 \pm 0.14	a	1.37 \pm 0.45	ab	1.70 \pm 0.28	b	1.45 \pm 0.39	b	1.40 \pm 0.30	b
Richesse par placette	4.40 \pm 0.24	ab	2.00 \pm 1.15	a	4.75 \pm 0.48	ab	6.30 \pm 0.91	b	5.80 \pm 1.46	b	5.60 \pm 0.40	b
Abondance par relevé	2.40 \pm 0.57	b	0.56 \pm 0.22	a	5.89 \pm 2.43	b	5.60 \pm 1.53	b	4.80 \pm 2.56	b	2.60 \pm 0.91	b
Lichénophages												
Richesse par relevé	0.30 \pm 0.30	ab	0.67 \pm 0.20	b	0.05 \pm 0.05	a	0.48 \pm 0.10	ab	0.20 \pm 0.12	ab	0.20 \pm 0.09	ab
Richesse par placette	1.20 \pm 1.72	a	2.33 \pm 1.45	a	0.25 \pm 1.38	a	1.60 \pm 0.31	a	0.80 \pm 1.57	a	0.60 \pm 1.44	a
Abondance par relevé	0.40 \pm 0.15	a	0.67 \pm 0.20	a	0.05 \pm 0.05	a	0.53 \pm 0.11	a	0.25 \pm 0.14	a	0.20 \pm 0.09	a
Détritivores												
Richesse par relevé	0.40 \pm 0.13	ab	0.06 \pm 0.06	a	0.68 \pm 0.20	b	0.58 \pm 0.12	b	0.55 \pm 0.17	ab	0.25 \pm 0.10	ab
Richesse par placette	1.40 \pm 1.50	ab	0.00 \pm 1.33	a	2.75 \pm 1.89	b	2.30 \pm 0.37	b	2.20 \pm 1.66	b	1.00 \pm 0.51	ab
Abondance par relevé	0.60 \pm 0.23	ab	0.06 \pm 0.06	a	1.37 \pm 0.61	b	1.50 \pm 0.35	b	1.05 \pm 0.37	ab	0.40 \pm 0.18	ab
Préferendum d'habitat												
Forestières												
Richesse par relevé	4.45 \pm 0.39	b	1.44 \pm 0.33	a	2.68 \pm 0.46	a	5.75 \pm 0.45	b	5.30 \pm 0.63	b	5.45 \pm 0.49	b
Richesse par placette	13.60 \pm 1.03	bc	5.33 \pm 1.33	a	10.50 \pm 1.32	b	16.60 \pm 1.06	c	16.40 \pm 1.66	bc	16.00 \pm 1.00	bc
Abondance par relevé	12.65 \pm 1.41	b	2.33 \pm 0.48	a	4.58 \pm 0.85	a	13.08 \pm 1.34	b	16.00 \pm 2.99	b	13.80 \pm 1.58	b
De milieux ouverts												
Richesse par relevé	2.50 \pm 0.52	b	1.11 \pm 0.36	a	1.11 \pm 0.25	a	2.28 \pm 0.28	b	1.70 \pm 0.34	ab	2.25 \pm 0.49	ab
Richesse par placette	7.80 \pm 1.39	ab	5.33 \pm 1.86	ab	4.00 \pm 1.08	a	8.30 \pm 0.67	b	6.00 \pm 1.64	ab	8.00 \pm 0.71	ab
Abondance par relevé	4.00 \pm 0.88	c	1.33 \pm 0.44	a	1.79 \pm 0.46	ab	3.15 \pm 0.45	bc	2.80 \pm 0.69	abc	3.15 \pm 0.75	abc
Eurytopes												
Richesse par relevé	5.30 \pm 0.62	bc	2.56 \pm 0.35	a	5.53 \pm 0.63	bc	7.48 \pm 0.42	c	6.75 \pm 0.51	c	4.70 \pm 0.45	b
Richesse par placette	18.80 \pm 2.08	bc	10.33 \pm 0.33	a	19.25 \pm 2.25	bc	25.40 \pm 1.64	c	23.60 \pm 1.54	c	15.80 \pm 0.97	ab
Abondance par relevé	15.40 \pm 2.61	bc	4.50 \pm 1.03	a	15.68 \pm 3.27	b	21.78 \pm 2.14	c	17.80 \pm 3.68	bc	11.85 \pm 1.70	b
Spécialisation pour la plante-hôte												
Monophages												
Richesse par relevé	1.25 \pm 0.24	b	0.44 \pm 0.15	a	0.53 \pm 0.19	a	1.65 \pm 0.20	b	1.55 \pm 0.21	b	1.50 \pm 0.26	b
Richesse par placette	4.00 \pm 0.45	bc	1.67 \pm 0.33	a	2.50 \pm 0.65	ab	5.60 \pm 0.50	c	5.00 \pm 0.55	c	4.40 \pm 0.51	bc
Abondance par relevé	3.10 \pm 0.76	b	0.61 \pm 0.22	a	0.89 \pm 0.52	a	4.05 \pm 0.78	b	3.65 \pm 0.82	b	3.65 \pm 0.83	b
Oligophages												
Richesse par relevé	1.80 \pm 0.24	b	0.67 \pm 0.20	a	1.63 \pm 0.26	b	3.20 \pm 0.21	c	2.45 \pm 0.29	bc	2.15 \pm 0.26	bc
Richesse par placette	6.20 \pm 0.73	bc	3.00 \pm 0.58	a	5.25 \pm 1.11	ab	9.40 \pm 0.58	c	8.20 \pm 1.07	bc	6.60 \pm 0.51	bc
Abondance par relevé	2.65 \pm 0.45	b	0.89 \pm 0.30	a	3.58 \pm 0.85	b	6.70 \pm 0.99	c	5.20 \pm 1.17	bc	3.55 \pm 0.50	bc
Polyphages												
Richesse par relevé	9.40 \pm 0.97	bc	4.00 \pm 0.61	a	7.26 \pm 0.69	b	10.88 \pm 0.60	c	10.00 \pm 0.86	bc	8.85 \pm 0.66	bc
Richesse par placette	30.60 \pm 3.16	b	16.33 \pm 2.33	a	26.50 \pm 2.99	b	36.20 \pm 1.91	b	33.80 \pm 2.24	b	29.20 \pm 1.69	b
Abondance par relevé	26.60 \pm 3.51	bc	6.67 \pm 1.27	a	17.68 \pm 3.08	b	27.80 \pm 2.13	c	28.25 \pm 5.00	bc	21.75 \pm 2.70	bc
Stade hivernant												
Chenille												
Richesse par relevé	5.15 \pm 0.55	bc	2.67 \pm 0.46	a	4.37 \pm 0.51	b	6.55 \pm 0.37	c	6.05 \pm 0.51	bc	4.65 \pm 0.54	bc
Richesse par placette	17.00 \pm 1.14	bc	10.33 \pm 1.76	a	15.75 \pm 1.65	ab	22.90 \pm 1.24	c	20.80 \pm 1.24	bc	15.80 \pm 1.16	b
Abondance par relevé	11.25 \pm 1.77	bc	4.72 \pm 1.31	a	9.95 \pm 2.11	b	16.13 \pm 1.25	c	14.45 \pm 3.03	bc	8.70 \pm 1.77	c
Nymphe												
Richesse par relevé	5.00 \pm 0.80	bc	1.44 \pm 0.36	a	3.95 \pm 0.69	b	7.03 \pm 0.58	c	5.95 \pm 0.81	c	5.60 \pm 0.56	c
Richesse par placette	17.20 \pm 1.85	bc	7.00 \pm 0.58	a	14.75 \pm 2.06	b	22.00 \pm 1.19	c	20.20 \pm 2.42	bc	18.20 \pm 0.97	bc
Abondance par relevé	9.45 \pm 1.57	bc	1.94 \pm 0.54	a	10.21 \pm 3.14	b	16.08 \pm 2.55	c	15.40 \pm 4.09	c	11.10 \pm 1.56	c
Oeuf												
Richesse par relevé	2.05 \pm 0.39	b	0.78 \pm 0.24	a	0.95 \pm 0.24	a	1.95 \pm 0.24	b	1.85 \pm 0.34	b	2.15 \pm 0.39	b
Richesse par placette	5.80 \pm 0.20	b	2.67 \pm 0.67	a	3.00 \pm 0.41	a	5.50 \pm 0.50	b	5.40 \pm 0.40	b	5.80 \pm 0.66	b
Abondance par relevé	11.35 \pm 3.21	b	1.28 \pm 0.38	a	1.84 \pm 0.55	a	6.15 \pm 1.07	b	7.10 \pm 1.87	b	9.05 \pm 2.10	b
Envergure moyenne	42.43 \pm 1.05	c	41.30 \pm 1.69	bc	37.14 \pm 0.78	a	38.65 \pm 0.33	ab	40.66 \pm 0.56	b	41.85 \pm 0.86	b

affectées, elles diminuent plus de 3 et 6 fois respectivement par rapport à l'état initial. Le nombre et l'abondance des espèces liées aux herbacées et des espèces généralistes diminuent moins fortement. Seules leur richesse et leur abondance par relevé sont affectées, pas la richesse cumulée au niveau du site. Elles diminuent entre 2 et 4 fois environ. En fourrés-gaulis, la richesse et l'abondance par relevé des espèces liées aux herbacées et des espèces généralistes ont réaugmenté et ne sont plus significativement différentes de celles avant-coupe. Pour les espèces liées aux ligneux, elles restent encore significativement inférieures malgré une remontée en fourrés-gaulis (seule la richesse par site n'est plus significativement différente de l'état initial en fourrés-gaulis).

Spécialisation pour la plante-hôte

Tous les groupes liés à la spécialisation trophique voient leurs nombres d'espèces et d'individus par relevé ou par site diminuer de manière significative dans les 4 ans après la coupe. Les richesses par relevé et par site diminuent significativement entre 2 à 3 fois pour les trois groupes, et les abondances par relevés diminuent de 3 fois pour les espèces oligophages, 4 fois pour les espèces polyphages et jusqu'à 5 fois pour les espèces monophages. Ces espèces monophages semblent par conséquent plus affectées que les deux autres groupes, avec en plus une stagnation des nombres d'espèces et d'individus par relevés jusqu'en fourrés-gaulis, alors que ces effectifs ont presque retrouvé l'état d'avant coupe pour les autres groupes (différences non significatives).

Stade hivernant

Pour les trois groupes, le nombre d'espèces et l'abondance aux niveau du relevé et du site diminuent de manière significative dans les 4 ans après la coupe. Les richesses aux niveaux du relevé et du site diminuent entre 2 et 4 fois environ, tous groupes confondus. L'abondance par relevé diminue très fortement pour les espèces qui hivernent à l'état d'œuf. Elle est divisée par 9 contre 5 environ pour les espèces hivernant à l'état de nymphe et 2 environ pour celles hivernant à l'état de chenille. La richesse et l'abondance des espèces hivernant au stade d'œuf restent faibles en fourrés-gaulis, alors qu'elles réaugmentent jusqu'aux valeurs d'avant coupe pour les deux autres groupes (espèces hivernant aux stades de chenille et de nymphe) (différences non significatives).

Envergure moyenne

Suite à la coupe d'ensemencement, l'envergure moyenne des individus diminue peu. Au stade de régénération la différence est faible et non significative. La diminution est plus marquée et significative en fourrés-gaulis.

III.2.1.3.4 Réponse par espèce à la coupe

Parmi les 93 espèces analysées (présentes dans au moins 10 % des sites), 19 sont absentes des ex-TSF et apparaissent suite à la coupe d'ensemencement pendant le cycle de FR (Tableau 22). Parmi ces dernières, 4 sont favorisées 30 ans environ après la coupe d'ensemencement (i.e. absentes des ex-TSF, elles apparaissent suite à la coupe d'ensemencement en fourrés-gaulis). Il s'agit d'espèces toutes polyphages dont 3 sont eurytopes : *Alcis repandata*, *Elaphria venustula* et *Xestia baja*, et une seule préfère les milieux ouverts et les herbacées comme plantes-hôtes : *Xestia xantographa*.

Parmi les 74 espèces présentes avant la coupe en ex-TSF, 17 sont significativement affectées de manière négative dans la trentaine d'années qui suit la coupe d'ensemencement. L'abondance de certaines diminue progressivement jusqu'en fourrés-gaulis : *Lymantria monacha*, *Calliteara pudibunda* et *Mamestra Brassicae*. D'autres (9 espèces) diminuent brusquement jusqu'à 4 ans après la coupe, et même disparaissent pour certaines (6 espèces) puis remontent ensuite jusqu'au niveau d'avant-coupe ou presque : *Colocasia coryli*, *Cosmia trapezina*, *Drymonia oblitterata*, *Hypomecis punctinalis*, *Hypomecis roboraria*, *Idaea aversata*, *Macaria notata*, *Noctua pronuba* et *Zanclognatha lunalis*. Enfin, 5 espèces disparaissent après la coupe et sont absentes des stades de régénération et de fourrés-gaulis : *Cyclophora annulata*, *Ennomos quercinaria*, *Mesapamea secalis*, *Timandra comae* et *Trachea atriplicis*. Parmi les espèces défavorisées dans la trentaine d'années après la coupe, la moitié sont des espèces forestières, et la majorité sont liées aux ligneux (61%) et/ou polyphages (83%). Une partie non négligeable est liée aux milieux ouverts et/ou aux herbacées (5 espèces soit 28%).

Notons que la majorité des espèces (57 espèces) est indifférente à la coupe d'ensemencement à court terme.

III.2.1.3.5 Espèces caractéristiques

L'identification des espèces caractéristiques par la méthode IndVal tend à confirmer les résultats issus de l'analyse des abondances de chaque espèce (Tableau 23). Certaines espèces favorisées ou défavorisées par la coupe sont retrouvées. Ainsi, *Lymantria monacha*, est fortement affectée par la coupe d'ensemencement et caractérise le stade avant-coupe. *Alcis repandata*, *Elaphria venustula* et *Xestia baja* sont des espèces caractéristiques des fourrés-gaulis qui apparaissent à ce stade. Trois autres espèces, classées comme indifférentes à la coupe dans les analyses précédentes, apparaissent. *Lacanaobia oleracea* et *Luperina testacea* ont une abondance et/ou une fréquence plus fortes au stade de régénération, et *Pechipogo plumigeralis* est plus abondante et/ou fréquente en fourrés-gaulis.

Tableau 22 : Abondances moyennes par stade des espèces présentes dans au moins 10 % des sites, et résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney et Kruskal-Wallis de différences entre stades. Les espèces en gras sont sensibles à la coupe d'ensemencement (positivement ou négativement). Les espèces surlignées en vert citron ont un profil successional précoce ; celles surlignées en bleu ciel ont un profil intermédiaire ; celles surlignées en vert clair ont un profil tardif. Les noms correspondants aux abréviations sont donnés en Annexe.

	ex-TSF		Futaie régulière				Test différence rgb/rege			Test différence rgb/four.gaul		Test différence 5 stades de futaie régulière			
	rgb	rege	four.gaul	bp	hp	jf	Chi square		p	Chi square		p	Chi square		p
alc.rep	0.00	0.00	0.68	0.23	0.10	0.00	-	-	-	4.56	0.0327	*	8.2322	0.0834	ns
ale.alb	0.05	0.10	0.00	0.10	0.20	0.05	0.47	0.4913	ns	0.95	0.3297	ns	3.4756	0.4816	ns
ale.fer	0.10	0.10	0.11	0.10	0.05	0.05	0.01	0.9124	ns	0.00	0.9574	ns	1.2735	0.8659	ns
amp.ber	0.00	0.00	0.00	0.25	0.05	0.15	-	-	-	-	-	-	2.7287	0.6042	ns
ang.pru	0.25	0.00	1.00	1.28	1.25	0.40	2.85	0.0914	ns	1.08	0.2996	ns	5.1129	0.2759	ns
apa.sco	0.20	0.00	0.00	0.18	0.20	0.25	1.85	0.1739	ns	1.95	0.1626	ns	6.8671	0.1431	ns
apa.una	0.10	0.00	0.00	0.03	0.00	0.05	0.90	0.3428	ns	0.95	0.3297	ns	2.4083	0.6611	ns
apl.pla	0.00	0.00	0.00	0.05	0.05	0.05	-	-	-	-	-	-	1.8991	0.7543	ns
apo.lim	0.10	0.00	0.05	0.38	0.10	0.65	1.85	0.1738	ns	0.30	0.5839	ns	13.171	0.0105	*
arc.caj	0.15	0.00	0.05	0.30	0.15	0.00	0.90	0.3428	ns	0.00	1.0000	ns	6.9865	0.1366	ns
ast.alb	0.05	0.00	0.05	0.10	0.05	0.00	0.90	0.3428	ns	0.00	0.9707	ns	2.7809	0.5951	ns
aut.gam	0.20	0.15	0.11	0.15	0.05	0.10	0.00	0.9448	ns	0.21	0.6454	ns	1.7441	0.7827	ns
axy.put	0.15	0.10	0.11	0.03	0.00	0.15	0.22	0.6391	ns	0.00	1.0000	ns	3.7209	0.4451	ns
bis.bet	0.15	0.05	0.00	0.18	0.05	0.25	0.28	0.5951	ns	1.95	0.1626	ns	6.1344	0.1893	ns
cal.pud	0.75	0.35	0.00	0.15	0.45	1.20	0.25	0.6188	ns	4.12	0.0425	*	6.4287	0.1693	ns
cam.mar	1.65	0.25	1.16	1.73	3.10	0.95	5.47	5.4691	ns	0.32	0.5696	ns	6.9664	0.1377	ns
cat.pro	0.20	0.00	0.05	0.33	0.25	0.55	1.85	0.1739	ns	0.33	0.5634	ns	10.869	0.0281	*
cat.spo	0.25	0.05	0.00	0.10	0.05	0.45	0.98	0.3231	ns	3.00	0.0831	ns	12.988	0.0113	*
col.cor	0.60	0.00	0.21	0.40	0.95	0.30	5.02	0.0251	*	0.77	0.3807	ns	8.9791	0.0616	ns
com.baj	0.05	0.05	0.11	1.23	0.95	0.15	0.01	0.9398	ns	0.41	0.5228	ns	3.0808	0.5444	ns
cos.tra	5.50	0.15	1.05	2.68	2.80	3.90	6.46	0.0110	*	2.13	0.1447	ns	11.093	0.0255	*
cra.lig	0.15	0.05	0.00	0.03	0.00	0.05	0.28	0.5951	ns	1.95	0.1626	ns	2.1284	0.7122	ns
cro.eli	0.00	0.00	0.00	0.08	0.10	0.05	-	-	-	-	-	-	3.4095	0.4918	ns
cyc.ann	0.35	0.00	0.00	0.15	0.20	0.45	6.22	0.0126	*	6.54	0.0106	*	9.8043	0.0439	*
cyc.sp	0.50	0.15	0.58	1.65	1.50	1.30	1.27	0.2605	ns	0.74	0.3901	ns	19.271	0.0007	***
dia.chr	0.00	0.05	0.00	0.05	0.00	0.10	1.11	0.2918	ns	-	-	-	3.4386	0.4873	ns
dry.obl	1.90	0.05	0.26	0.98	1.65	2.05	7.81	0.0052	**	5.89	0.0152	*	15.69	0.0035	**
dyp.sca	0.05	0.05	0.00	0.30	0.30	0.15	0.01	0.9398	ns	0.95	0.3297	ns	6.5697	0.1605	ns
ect.cre	0.50	0.05	0.21	0.55	0.70	0.10	2.83	0.0926	ns	1.24	0.2652	ns	3.9555	0.4121	ns
eil.dep	0.10	0.05	0.00	0.05	0.00	0.00	0.25	0.6167	ns	1.95	0.1624	ns	3.1205	0.5379	ns
ela.ven	0.00	0.00	2.63	0.10	0.10	0.05	-	-	-	7.21	0.0073	**	14.926	0.0049	**
enn.que	0.25	0.00	0.00	0.08	0.20	0.15	3.91	0.0480	*	4.12	0.0425	*	5.7874	0.2156	ns
epi.alt	0.00	0.00	0.00	0.08	0.05	0.00	-	-	-	-	-	-	4.1511	0.3859	ns
epi.vil	0.00	0.05	0.11	0.13	0.15	0.10	1.11	0.2918	ns	2.16	0.1414	ns	0.8987	0.9247	ns
eup.sim	0.00	0.00	0.05	0.53	0.55	0.00	-	-	-	1.05	0.3049	ns	11.673	0.02	*
eut.pot	0.00	0.00	0.11	0.03	0.15	0.10	-	-	-	2.16	0.1414	ns	3.5605	0.4687	ns
hab.pyr	0.10	0.00	0.16	0.18	0.30	0.15	1.85	0.1738	ns	0.01	0.9150	ns	3.8594	0.4254	ns
her.gri	0.10	0.00	0.26	0.08	0.10	0.05	1.85	0.1738	ns	0.34	0.5611	ns	3.6926	0.4492	ns
hop.bla	0.05	0.05	0.16	0.13	0.20	0.00	0.01	0.9398	ns	1.20	0.2732	ns	4.0119	0.4044	ns
hyp.pro	0.05	0.05	0.00	0.10	0.05	0.05	0.01	0.9398	ns	0.95	0.3297	ns	2.4104	0.6608	ns
hyp.pun	0.20	0.00	0.26	0.68	0.85	0.25	3.92	0.0478	*	0.03	0.8663	ns	8.928	0.0629	ns
hyp.rob	0.55	0.00	0.05	0.33	0.60	0.30	5.02	0.0251	*	3.05	0.0808	ns	5.7278	0.2204	ns
ida.ave	0.20	0.00	0.05	0.25	0.30	0.05	3.92	0.0478	*	1.84	0.1744	ns	10.089	0.0389	*
ida.bis	0.10	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	1.85	0.1738	ns	1.95	0.1624	ns	5.8763	0.2086	ns
lac.ole	0.05	0.15	0.05	0.15	0.00	0.05	1.33	0.2483	ns	0.00	0.9707	ns	4.2843	0.3689	ns
lit.qua	0.10	0.10	0.00	0.10	0.00	0.00	0.39	0.5318	ns	0.95	0.3297	ns	5.6291	0.2286	ns
lom.mar	0.00	0.00	0.11	0.03	0.10	0.00	-	-	-	2.16	0.1414	ns	5.3767	0.2508	ns
lup.tes	0.05	0.30	0.05	0.10	0.05	0.00	1.46	0.2272	ns	0.00	0.9707	ns	4.6001	0.3308	ns
lyc.por	0.10	0.10	0.21	0.23	0.05	0.15	0.01	0.9124	ns	0.24	0.6266	ns	1.2804	0.8647	ns
lym.dis	0.10	0.00	0.00	0.00	0.05	0.05	1.85	0.1738	ns	1.95	0.1624	ns	3.8835	0.422	ns
lym.mon	4.30	0.45	0.16	1.10	2.80	3.45	4.91	0.0267	*	8.24	0.0041	**	14.253	0.0065	**
mac.not	0.45	0.00	0.21	0.53	0.75	0.10	6.20	0.0128	*	1.18	0.2767	ns	11.705	0.0197	*
mam.bra	0.45	0.05	0.00	0.08	0.05	0.50	1.87	0.1711	ns	4.11	0.0426	*	9.8012	0.0439	*
mes.did	0.05	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.90	0.3428	ns	0.95	0.3297	ns	2.9	0.5747	ns
mes.sec	0.60	0.00	0.00	0.18	0.30	0.25	6.19	0.0128	*	6.51	0.0107	*	6.982	0.1368	ns
mil.min	0.20	0.15	0.05	0.25	0.20	0.15	0.00	0.9448	ns	1.03	0.3104	ns	2.8777	0.5785	ns
noc.fim	0.15	0.00	0.00	0.03	0.05	0.20	2.85	0.0911	ns	3.01	0.0828	ns	4.2149	0.3777	ns
noc.jan	0.10	0.05	0.00	0.05	0.00	0.10	0.00	0.9699	ns	0.95	0.3297	ns	3.4386	0.4873	ns
noc.pro	0.85	0.10	0.32	0.28	0.60	0.70	5.84	0.0156	*	2.77	0.0962	ns	6.6303	0.1568	ns

Tableau 22 (suite) : Abondances moyennes par stade des espèces présentes dans au moins 10 % des sites, et résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney et Kruskal-Wallis de différences entre stades. Les espèces en gras sont sensibles à la coupe d'ensemencement (positivement ou négativement). Les espèces surlignées en vert citron ont un profil successional précoce ; celles surlignées en bleu ciel ont un profil intermédiaire ; celles surlignées en vert clair ont un profil tardif. Les noms correspondants aux abréviations sont donnés en Annexe.

	ex-TSF		Futaie régulière				Test différence rgb/rege			Test différence rgb/four.gaul			Test différence 5 stades de futaie régulière		
	rgb	rege	four.gaul	bp	hp	jf	Chi square	p	ns	Chi square	p	ns	Chi square	p	ns
och.ple	0.30	0.15	0.05	0.20	0.00	0.10	0.51	0.4747	ns	1.91	0.1675	ns	4.04	0.4006	ns
par.sim	0.05	0.00	0.05	1.00	0.75	0.20	0.90	0.3428	ns	0.00	0.9707	ns	7.9422	0.0937	ns
par.tri	0.05	0.00	0.00	0.08	0.15	0.15	0.90	0.3428	ns	0.95	0.3297	ns	5.2847	0.2593	ns
pec.plu	0.15	0.00	0.84	0.75	0.35	0.00	0.90	0.3428	ns	3.21	0.0733	ns	10.361	0.0348	*
per.rho	0.10	0.05	0.26	0.23	0.25	0.15	0.25	0.6167	ns	0.97	0.3237	ns	2.9344	0.5689	ns
pha.buc	0.05	0.00	0.11	0.08	0.15	0.05	0.90	0.3428	ns	0.01	0.9414	ns	3.4964	0.4784	ns
phr.ful	0.00	0.20	0.00	0.13	0.00	0.00	1.11	0.2918	ns	-	-	ns	4.2881	0.3684	ns
pla.dol	0.05	0.05	0.11	0.25	0.65	0.10	0.01	0.9398	ns	0.41	0.5228	ns	5.0406	0.2832	ns
pla.pul	0.00	0.00	0.26	0.05	0.00	0.05	-	-	ns	2.16	0.1416	ns	3.699	0.4483	ns
pol.neb	0.00	0.00	0.05	0.08	0.00	0.05	-	-	ns	1.05	0.3049	ns	2.7618	0.5984	ns
pol.ser	0.10	0.05	0.37	0.65	0.20	0.05	0.25	0.6167	ns	0.40	0.5293	ns	5.7076	0.2221	ns
pro.pyg	0.15	0.00	1.79	2.30	1.15	0.30	2.85	0.0911	ns	3.23	0.0723	ns	10.591	0.0316	*
pti.cap	0.00	0.00	0.05	0.10	0.05	0.05	-	-	ns	1.05	0.3049	ns	2.3589	0.6701	ns
riv.ser	0.00	0.00	0.05	0.15	0.10	0.10	-	-	ns	1.05	0.3049	ns	2.864	0.5808	ns
rus.fer	0.10	0.00	0.58	0.28	0.30	0.10	0.90	0.3428	ns	3.05	0.0806	ns	7.8557	0.097	ns
sco.che	0.10	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	1.85	0.1738	ns	1.95	0.1624	ns	3.8835	0.422	ns
sco.nig	0.10	0.00	0.16	0.25	0.10	0.05	1.85	0.1738	ns	0.28	0.5936	ns	4.282	0.3692	ns
sel.tet	0.15	0.00	0.05	0.28	0.60	0.25	2.85	0.0911	ns	0.98	0.3227	ns	6.9865	0.1366	ns
spi.lub	0.10	0.05	0.05	0.50	0.45	0.35	0.00	0.9699	ns	0.00	1.0000	ns	5.1578	0.2715	ns
spi.lut	0.45	0.15	1.05	2.23	1.90	0.80	1.61	0.2044	ns	0.05	0.8266	ns	2.5382	0.6378	ns
sta.fag	0.10	0.05	0.00	0.08	0.10	0.20	0.25	0.6167	ns	1.95	0.1624	ns	3.4269	0.4891	ns
tha.mat	0.05	0.00	0.32	0.28	0.15	0.05	0.90	0.3428	ns	1.32	0.2512	ns	3.8035	0.4333	ns
tha.pro	0.20	0.40	0.26	0.80	0.00	0.15	0.97	0.3239	ns	0.13	0.7167	ns	6.0823	0.1931	ns
tim.com	0.55	0.00	0.00	0.33	0.35	0.25	6.19	0.0128	*	6.51	0.0107	*	9.2159	0.0559	ns
tra.atr	0.25	0.00	0.00	0.15	0.05	0.25	3.91	0.0480	*	4.12	0.0425	*	7.9232	0.0944	ns
tri.cra	0.30	0.00	0.00	0.60	0.75	0.10	2.85	0.0914	ns	3.00	0.0831	ns	7.4502	0.1139	ns
tri.syl	0.00	0.00	0.05	0.05	0.15	0.05	-	-	ns	1.05	0.3049	ns	2.0042	0.735	ns
vim.rum	0.60	0.05	0.05	0.53	0.45	0.15	0.98	0.3232	ns	1.08	0.2981	ns	10.041	0.0397	*
xan.fer	0.10	0.00	0.00	0.03	0.00	0.05	1.85	0.1738	ns	1.95	0.1624	ns	2.4083	0.6611	ns
xes.baj	0.00	0.15	0.79	0.15	0.10	0.00	1.11	0.2918	ns	7.21	0.0072	**	11.807	0.0188	*
xes.cni	3.40	1.65	2.00	3.58	1.70	2.75	0.73	0.3926	ns	0.87	0.3506	ns	2.2167	0.696	ns
xes.rho	0.05	0.00	0.21	0.10	0.00	0.10	0.90	0.3428	ns	0.01	0.9414	ns	1.9831	0.7389	ns
xes.xan	0.00	0.05	0.53	0.50	0.45	0.15	1.11	0.2918	ns	4.55	0.0328	*	2.007	0.7345	ns
zan.lun	0.30	0.00	0.11	0.50	0.45	0.15	3.91	0.0481	*	0.80	0.3702	ns	4.8742	0.3005	ns

Tableau 23 : Espèces caractéristiques du stade avant-coupe d'ensemencement et des 2 stades compris dans une trentaine d'années après-coupe. Analyse par la méthode IndVal (Dufrene et Legendre, 1997). Les espèces sont suivies de leur valeur indicatrice IV et de la significativité des tests appliqués (cf. Matériel et méthode)

Avant-coupe			Après-coupe					
ex-TSF rgb			rege		four.gaul			
<i>Lymantria monacha</i>	35.33	**	<i>Lacanobia oleracea</i>	44.44	*	<i>Alcis repandata</i>	52.33	*
			<i>Luperina testacea</i>	40.9	*	<i>Elaphria venustula</i>	91.49	***
						<i>Pechipogo plumigeralis</i>	42.86	*
						<i>Xestia baja</i>	55.56	**

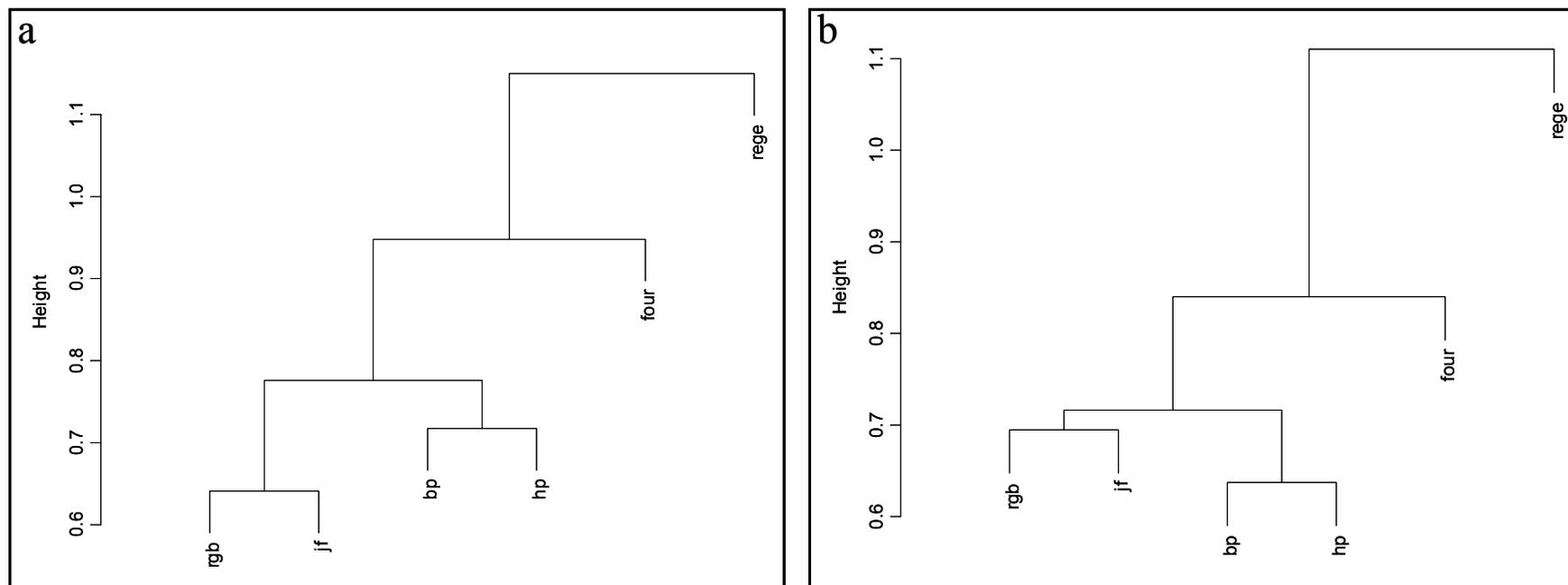


Figure 17 : Classification ascendante hiérarchique par la méthode UPGMA de l'assemblage lépidoptérologique réalisée avec : a) l'indice moyen de dissimilarité de Bray-Curtis (sur données ln-transformées) et b) l'indice moyen de dissimilarité de Dice-Sorensen (sur données de présence-absence).

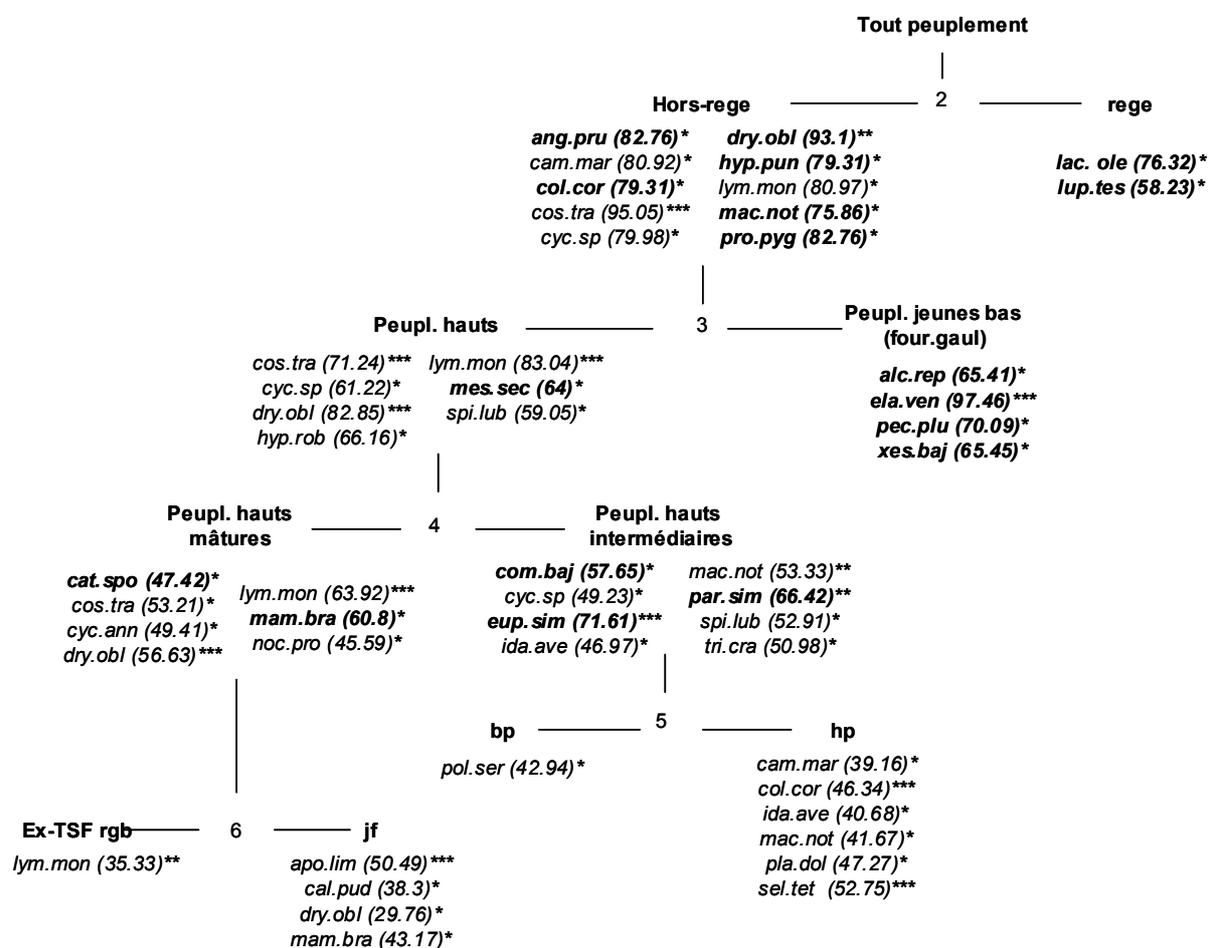


Figure 18 : Typologie des stades sylvicoles avec leurs espèces caractéristiques (selon la méthode IndVal, Dufrene et Legendre, 1997). Le nom des espèces est suivi de leur valeur indicatrice (entre parenthèses) et du niveau de significativité aux test associés. Les espèces en gras atteignent leur valeur indicatrice maximale dans ce stade ou regroupement de stades. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

III.2.2 Evolution et reconstitution au cours du cycle de FR

III.2.2.1 Richesse et abondance totales par site et/ou relevé

Au niveau de la communauté, les richesses par relevé ou par site et l'abondance par relevé évoluent similairement après la coupe d'ensemencement. Richesse et abondance sont minimales en tout début de cycle puis augmentent rapidement pour atteindre un maximum dans les stades de perchis et en particulier en bas-perchis vers 45 ans environ. Il s'ensuit une diminution progressive mais non significative jusqu'au stade de jeune futaie à un peu plus de 100 ans (Tableau 18).

Comme souligné précédemment (cf. III.2.1.1), le niveau d'avant coupe est quasiment réatteint au stade de fourrés-gaulis à 30 ans environ pour être légèrement dépassé en perchis bien que la différence avec le stade avant-coupe ne soit pas significative. Vers 110 ans, en jeune futaie, la richesse et l'abondance globales sont au niveau des valeurs d'avant coupe (différences non significatives).

III.2.2.2 Richesse γ totale

A l'échelle de l'ensemble des sites, la richesse cumulée, raréfiée à même effort d'échantillonnage, suit la même tendance que la richesse à l'échelle α (Tableau 17), i.e. une rapide augmentation jusqu'en bas-perchis suivie d'une diminution progressive jusqu'à 100 ans environ. La richesse cumulée réatteint les valeurs avant-coupe en fourrés-gaulis (cf. III.2.1.2), et au bout de 100 ans environ la richesse γ se rapproche de celle avant-coupe. Bien que le maximum de richesse soit atteint en bas-perchis, les intervalles de confiance de la richesse à ce stade et en ex-TSF se chevauchent.

III.2.2.3 Composition des communautés

III.2.2.3.1 Composition globale en espèces

L'ordination des sites sur données d'abondance ou de présence-absence permet de visualiser une évolution des assemblages d'espèces avec un retour progressif vers la composition avant-coupe (Figure 16). Selon les ordinations et les tests ANOSIM (Tableau 19 et Tableau 20), le changement de composition est d'abord rapide jusqu'en fourrés-gaulis en 30 ans environ (dissimilarité de composition entre le stade de régénération et celui de fourrés-gaulis : selon Bray-Curtis=78 %, $p<0,05$; selon Dice-Sorensen=75 %, $p<0,05$), puis plus lent et progressif jusqu'au stade de jeune futaie en 70-80 ans environ (dissimilarité de composition entre le stade de fourrés-gaulis et celui de jeune futaie : selon Bray-Curtis=67 %, $p<0,01$; selon Dice-

Sorensen=60 %, $p<0,01$). Au stade de jeune futaie, vers 110 ans, la composition devient similaire à celle avant-coupe (dissimilarité selon Bray-Curtis=45 %, $p>0,05$; selon Dice-Sorensen=49 %, $p>0,05$).

La classification hiérarchique ascendante des stades selon leur dissimilarité moyenne de composition (Figure 17) permet d'illustrer l'évolution de la composition et de regrouper les stades similaires entre eux du point de vue de l'assemblage des espèces. Que l'analyse soit réalisée à partir des données d'abondance ou de présence-absence, les regroupements sont identiques. Le stade de régénération est isolé de tous les autres du point de vue de la composition. Le regroupement suivant s'effectue selon la hauteur et l'âge des stades sylvicoles. Ainsi, les stades bas et jeunes que constituent les fourrés-gaulis se détachent des stades plus hauts et plus âgés (hors stade de régénération). Les stades intermédiaires en hauteur et en âge (perchis) se distinguent également des stades matures de jeune futaie et d'ex-TSF. Le regroupement de ces stades matures confirme que l'évolution de la composition converge vers celle d'avant coupe au cours du cycle de FR.

III.2.2.3.2 Richesse et abondance par famille

Sur les 8 familles de macro-Hétérocères, 5 ont une richesse et une abondance qui évoluent après la conversion à la futaie régulière (Tableau 18). Pour celles-ci, les variations de richesse ou d'abondance sont approximativement similaires à celles observées pour la communauté entière. Toutefois, des différences parfois subtiles peuvent être soulignées.

Parmi les 4 familles non-affectées par la coupe à court terme, seule celle des Arctiidae voit sa richesse et son abondance par relevé évoluer le long du cycle de FR. Celles-ci augmentent jusqu'en bas-perchis où elles atteignent un maximum puis rediminuent progressivement jusqu'en jeune futaie. Ainsi en bas-perchis, les richesses par relevé et par site sont environ 2 fois supérieures au niveau avant-coupe et l'abondance moyenne y est 3 fois supérieure environ.

Les familles des Geometridae et des Noctuidae suivent à peu près le même profil d'évolution. Les richesses et abondances par relevé ou par site augmentent rapidement de manière significative jusqu'en perchis, puis diminuent jusqu'en jeune futaie. Pour les Geometridae, le maximum de richesse par site et d'abondance par relevé est atteint en haut-perchis vers 65 ans environ et la diminution qui s'ensuit n'est pas significative. Pour les Noctuidae, le maximum est atteint plus rapidement en bas-perchis (45 ans environ) et la diminution qui suit jusqu'en jeune futaie est significative pour la richesse et l'abondance par relevé. Pour ces deux familles, les valeurs en bas-perchis deviennent supérieures à celles avant-coupe, mais seule la richesse par relevé des Geometridae le devient de manière significative. Richesse et

abondance retrouvent leur niveau d'origine rapidement vers 30 ans (différences avec les ex-TSF non significative), sauf pour la richesse par relevé des Geometridae qui redevient non significativement différente de l'état d'avant coupe qu'en bas-perchis (45 ans environ), mais pas avant. Vers 100 ans, en jeune futaie, leurs richesses et abondances ont un niveau voisin de celui d'avant coupe (différences non significatives).

Les familles des Lymantriidae et des Notodontidae ont un profil plus tardif. Les richesses par relevé ou par site (sauf la richesse par site des Notodontidae) augmentent jusqu'en bas-perchis où elles n'évoluent plus de manière significative. L'abondance des Lymantriidae continue d'augmenter encore jusqu'en jeune futaie. Ainsi, l'état avant-coupe est atteint en bas-perchis pour les richesses et l'abondance, voire en haut-perchis pour l'abondance des Lymantriidae. Pour ces deux familles les valeurs en jeune futaie sont également comparables à celles avant-coupe.

III.2.2.3.3 Richesse et abondance par traits écologiques et biologiques

Les résultats sont présentés dans le Tableau 21. De manière générale, les variations de richesse ou d'abondance sont approximativement similaires à celles observées pour la communautés entière. Toutefois, des différences parfois subtiles peuvent être soulignées.

Preferendum d'habitat

Tous les groupes liés aux *preferendum* d'habitat voient leurs richesses par relevé et par site, ainsi que leur abondance par relevé évoluer après la coupe d'ensemencement. Tous les groupes ont une richesse et une abondance moyennes par relevé minimales au stade de régénération. La richesse moyenne par site des espèces de milieux ouverts est minimale en fourrés-gaulis. Après ce minimum, richesses et abondance augmentent pour atteindre un maximum en bas-perchis. Ce maximum n'est atteint qu'en haut-perchis pour l'abondance des espèces forestières. L'augmentation qui suit le minimum du stade de régénération est relativement faible pour les espèces de milieux ouverts (rapport de 2 environ). Elle est plus forte pour les espèces eurytopes (rapport approximatif de 3 pour les richesses et 5 pour l'abondance) et très forte pour les espèces forestières (rapport approximatif de 3 à 4 pour les richesses et de 7 pour l'abondance). Ces maxima sont suivis d'une diminution jusqu'en jeune futaie. Elle est faible et non significative pour les espèces de milieux ouverts et les espèces forestières, plus forte et significative pour les espèces eurytopes.

Les niveaux avant-coupe sont réatteints au stade de bas-perchis (au bout de 45 ans environ) pour les richesses et l'abondance des espèces de milieux ouverts et pour la richesse et l'abondance par relevé des espèces forestières. La richesse par site des espèces forestières et les richesses et l'abondance des espèces eurytopes atteignent les valeurs avant-coupe plus tôt

au bout de 30 ans environ, en fourrés-gaulis. Vers 110 ans, en jeune futaie, les richesses et l'abondance des 3 groupes sont voisines de celles avant-coupe.

Préferendum vis-à-vis du type de plante-hôte

Les richesses et abondance par relevé ou par site de tous les groupes évoluent significativement après la coupe d'ensemencement. Seule la richesse par site et l'abondance par relevé des espèces lichénophages n'évoluent pas de manière significative.

Pour tous les groupes sauf celui des espèces lichénophages, les richesses et l'abondance sont minimales au stade de régénération et augmentent jusqu'aux stades de fourrés-gaulis ou de perchis selon les groupes. Pour les espèces liées aux ligneux, les richesses par relevé ou par site atteignent un maximum assez tardivement en bas-perchis et l'abondance l'atteint seulement en haut-perchis. Richesses et abondance des espèces liées aux herbacées, des espèces généralistes et des espèces détritviores atteignent leur maximum aux stades de fourrés-gaulis ou de bas-perchis (entre 30 et 45 ans environ). L'amplitude de variation des richesses et de l'abondance est moyenne pour les espèces liées aux herbacées avec un rapport entre les valeurs minimales et maximales de l'ordre de 2 à 3. Elle est forte pour les espèces liées aux ligneux et les espèces généralistes (rapport de 3 à 4 pour les richesses et de 8 à 10 pour l'abondance). Elle est très forte pour les espèces détritviores (rapport de 11 pour la richesse et 22 pour l'abondance). Le niveau avant-coupe est réatteint aux stades de fourrés-gaulis ou de bas-perchis. Pour les espèces liées aux herbacées, les espèces généralistes et les espèces détritviores, richesse et abondance au niveau du relevé atteignent leurs valeurs avant-coupe vers 30 ans en fourrés-gaulis. Pour les espèces liées aux ligneux, ces valeurs sont atteintes plus tardivement en bas-perchis vers 45 ans. Pour ces 4 groupes, richesses et abondance en jeune futaie ne sont pas significativement différentes de celles avant-coupe.

La réponse du nombre des lichénophages est particulière. La richesse par relevé est maximale au stade de régénération et chute rapidement de manière significative en fourrés-gaulis, puis elle réaugmente légèrement mais non significativement.

Spécialisation vis-à-vis de la plante-hôte

Tous les groupes présentent une évolution de leur richesse et de leur abondance après la coupe d'ensemencement. Les variables de richesse et d'abondance évoluent significativement en 45 ans environ avec un minimum au stade de régénération et un maximum au stade de bas-perchis. L'amplitude d'évolution des variables est plus faible pour les espèces polyphages avec une augmentation de la richesse par relevé ou par site qui augmente de 2 fois et une augmentation de l'abondance par relevé de l'ordre de 4 fois, contre 3 et 7 fois environ pour la richesse et l'abondance des espèces monophages, et 3 à 5 et 8 fois pour les espèces oligophages. Pour ces dernières, richesse et abondance par relevé deviennent même

significativement supérieures au niveau avant-coupe, ce qui n'est pas le cas pour les 2 autres groupes d'espèces. La richesse et l'abondance par site des espèces oligo- et polyphages atteignent leurs valeurs avant-coupe rapidement, en fourrés-gaulis, au bout de 30 ans environ. Chez les espèces monophages, ces valeurs sont atteintes plus tardivement au bout de 45 ans environ en bas-perchis. Cependant, le niveau de richesse par site avant coupe est atteint plus rapidement en fourrés-gaulis. Pour tous les groupes, les valeurs en jeune futaie, vers 110 ans, ne sont pas significativement différentes de celles avant-coupe.

Stade hivernant

La richesse et l'abondance des trois groupes évoluent significativement après la coupe d'ensemencement. Le groupe des espèces hivernant au stade de chenille et celui de celles hivernant au stade de nymphe ont une richesse et une abondance minimales au stade de régénération qui augmentent ensuite jusqu'à un maximum au stade de bas-perchis vers 45 ans. La diminution qui s'ensuit n'est pas significative sauf pour la richesse par site des espèces hivernant au stade de chenille. Pour les espèces hivernant au stade d'œuf, richesse et abondance augmentent de manière significative jusqu'en bas-perchis puis l'augmentation se poursuit jusqu'en jeune futaie mais elle n'est pas significative. L'amplitude de variation de la richesse par relevé est la plus forte chez les espèces hivernant au stade de nymphe (rapport de 5 fois entre les valeurs mini- et maximales). Elle est plus faible pour la richesse par relevé des autres groupes (rapport de 2 à 3 fois). Aussi, pour les espèces hivernant au stade de nymphe et pour les espèces hivernant au stade d'œuf, l'amplitude de variation de l'abondance par site est forte (rapport de 7 à 8 fois entre les valeurs mini- et maximales), alors qu'elle est plus faible pour les espèces hivernant au stade de chenille (rapport de 3 fois).

Les valeurs de richesse et d'abondance avant-coupe sont atteintes plus rapidement chez les espèces hivernant au stade de chenille et de nymphe (stade de fourrés-gaulis, 30 ans environ) et plus tardivement chez les espèces hivernant au stade d'œuf (bas-perchis vers 45 ans). En jeune futaie, richesses et abondance ont des valeurs similaires à celles avant-coupe.

Envergure moyenne

L'envergure moyenne des individus évolue après la coupe. Elle diminue rapidement pour atteindre un minimum vers 30 ans en fourrés-gaulis, puis réaugmente pour atteindre la valeur du stade de régénération en bas-perchis vers 45 ans. L'augmentation se poursuit jusqu'en jeune futaie mais n'est pas significative. A ce stade, la valeur avant-coupe n'est pas réatteinte.

III.2.2.3.4 Réponse par espèces

Sur les 93 espèces présentes dans au moins 10 % des sites, 17 seulement évoluent de manière significative en abondance après la coupe d'ensemencement (Tableau 22).

Huit espèces ont un profil successional tardif (i.e. leur abondance augmente jusqu'en jeune futaie vers 110 ans). Il s'agit d'espèces plutôt forestières (75 %) et/ou liées aux ligneux (88 %) comme *Apoda limacodes*, *Catocala promissa*, *Catocala sponsa*, *Cosmia trapezina*, *Cyclophora annularia*, *Drymonia oblitterata*, *Lymantria monacha* et *Mamestra brassicae*.

6 autres espèces ont un profil successional intermédiaire (i.e., leur abondance atteint un maximum en bas ou haut-perchis, entre 40 et 70 ans environ). Ce sont des espèces plutôt eurytopes (67 %) se nourrissant de ligneux ou d'herbacées, oligo- ou polyphages : *Cyclophora sp.*, *Euproctis similis*, *Idaea aversata*, *Macaria notata*, *Protodeltote pygarga* ou *Vimonia rumicis*.

Seules 3 espèces ont un profil successional précoce (i.e. leur abondance atteint un maximum en fourrés-gaulis, vers 30 ans, puis décroît). Elles sont toutes eurytopes et polyphages, se nourrissant sur ligneux, sur les feuilles en décomposition ou sur plusieurs types de plantes-hôtes : *Elaphria venustula*, *Pechipogo plumigeralis* et *Xestia baja*.

La majorité des espèces (10 sur 17) a une abondance qui dépasse celle d'avant coupe au cours du cycle de futaie régulière (différence non testée). Parmi celles-ci, 3 sont apparues au cours du cycle de futaie régulière : *Elaphria venustula*, *Euproctis similis* et *Xestia baja*. Une proportion non négligeable atteint cette abondance d'origine dans un des stades au moins de futaie régulière. Et une seule espèce ne retrouve pas le niveau d'abondance d'avant coupe : *Cosmia trapezina*.

Au stade de jeune futaie, vers 110 ans, 7 espèces ont une abondance similaire à celle d'avant coupe, 8 ont dépassé ce niveau et 5 ont une abondance inférieure (différences non testées). Toutes les espèces ont réatteint ou dépassé leur abondance d'avant coupe à un ou plusieurs stades de la futaie régulière.

III.2.2.3.5 Espèces caractéristiques

L'analyse des espèces caractéristiques par la méthode IndVal (Dufrene et Legendre, 1997) appliquée sur la typologie issue de la classification ascendante hiérarchique (cf. III.2.2.3.1) est présentée en Figure 18.

Un grand nombre d'espèces peuvent être définies comme généralistes des stades sylvicoles après analyse IndVal (10 000 permutations, $p < 0.05$). En effet, 20 espèces sont caractéristiques de l'ensemble des stades (non représentées dans la Figure 18 ; leur valeur indicatrice est maximale pour le premier niveau de la typologie) et 10 sont caractéristiques du deuxième niveau de la typologie représentant l'ensemble des stades hors-régénération. Ces espèces sont

plutôt forestières ou eurytopes et associées aux ligneux comme *Angerona prunaria*, *Campaea margaritata*, *Cosmia trapezina*, *Drymonia oblitterata*, etc. mais aussi des espèces eurytopes liées aux herbacées comme *Protodeltote pygarga* et *Xestia c-nigrum*.

Les deux espèces caractéristiques du stade de régénération sont des espèces de milieux ouverts et liées aux herbacées. Celles caractéristiques du stade jeune et bas de fourrés-gaulis sont toutes eurytopes et polyphages. Les espèces caractéristiques des stades intermédiaires de perchis sont plutôt eurytopes ou forestières, associées aux ligneux ou aux herbacées. Les espèces caractéristiques des stades matures sont essentiellement forestières et/ou liées aux ligneux. Deux espèces sont toutefois de milieux ouverts : *Mamestra brassicae* qui est aussi généraliste pour le type de plantes-hôtes et *Noctua pronuba* qui est liée aux herbacées.

Une seule espèce est caractéristique du stade d'avant coupe d'ensemencement : *Lymantria monacha*. Cependant, celle-ci caractérise mieux les stades hauts (hors-régénération) et parmi ceux-ci plutôt les ex-TSF.

Dans l'ensemble, notons que l'analyse par IndVal confirme assez bien les analyses d'abondance par espèce.

III.3 Effet de la coupe d'éclaircie à court terme

III.3.1 Effet sur la richesse et l'abondance totale par site et/ou par relevé

Les valeurs avant et après la première coupe d'éclaircie, ainsi que le test F d'ANOVA sont présentés dans le Tableau 24. Au niveau global, aucune réduction significative des richesses spécifiques par relevé et par site n'est observée. La légère diminution de l'abondance par relevé n'est pas non plus significative.

III.3.2 Effet sur la richesse γ totale

La Figure 19 montre l'accumulation du nombre d'espèces en fonction du nombre de piégeages avant et après coupe d'éclaircie. Les deux courbes sont très proches l'une de l'autre et la richesse cumulée après-coupe est supérieure à celle avant-coupe. Cependant, les intervalles de confiance à 95 % (non représentés) se recoupent, indiquant que la coupe d'éclaircie n'a pas d'effet sur la richesse cumulée. Au même effort d'échantillonnage (i.e. 20 piégeages), les richesses cumulées avant-coupe et après coupe ne sont pas différentes (intervalles de confiance à 95 % : 109 [98-120] contre 116 [105-127] espèces).

Tableau 24 : Moyennes des variables de réponse globales et par famille à la coupe d'éclaircie (\pm erreur standard). Les résultats de l'analyse de l'effet de la coupe par modèle linéaire sont également indiqués. Degrés de liberté de la résiduelle : 32 (richesse et abondance par relevé) ou 8 (richesse par site).

Variable de réponse	bp avant-coupe	bp après-coupe	ANOVA		
			F	p	
Au niveau global					
Richesse par relevé	15.75 \pm 0.95	15.70 \pm 1.21	0.07	0.7959	NS
Richesse par placette	51.40 \pm 3.36	51.00 \pm 2.49	0.00	0.9679	NS
Abondance par relevé	41.85 \pm 4.75	35.50 \pm 4.22	1.07	0.3081	NS
Niveau de la famille					
Arctiidae					
Richesse par relevé	1.05 \pm 0.21	1.30 \pm 0.26	0.58	0.4515	NS
Richesse par placette	4.00 \pm 0.24	4.80 \pm 1.16	0.07	0.7922	NS
Abondance par relevé	3.60 \pm 0.21	3.95 \pm 0.26	0.55	0.4653	NS
Drepanidae					
Richesse par relevé	0.10 \pm 0.07	0.40 \pm 0.13	5.54	0.0249	*
Richesse par placette	0.40 \pm 0.93	1.40 \pm 0.51	2.96	0.1237	NS
Abondance par relevé	0.10 \pm 0.07	0.50 \pm 0.13	6.34	0.0170	*
Geometridae					
Richesse par relevé	5.35 \pm 0.64	5.15 \pm 0.55	0.08	0.7775	NS
Richesse par placette	16.40 \pm 0.24	16.40 \pm 1.54	0.01	0.9204	NS
Abondance par relevé	12.75 \pm 0.64	11.60 \pm 0.55	0.18	0.6738	NS
Lasiocampidae					
Richesse par relevé	0.10 \pm 0.07	0.25 \pm 0.10	2.57	0.1186	NS
Richesse par placette	0.40 \pm 0.40	1.00 \pm 0.32	2.13	0.1824	NS
Abondance par relevé	0.50 \pm 0.07	0.75 \pm 0.10	1.25	0.2728	NS
Lymantriidae					
Richesse par relevé	0.70 \pm 0.15	0.70 \pm 0.16	0.03	0.8555	NS
Richesse par placette	2.40 \pm 1.20	2.00 \pm 0.32	0.43	0.5302	NS
Abondance par relevé	1.60 \pm 0.15	1.95 \pm 0.16	0.52	0.4774	NS
Noctuidae					
Richesse par relevé	7.25 \pm 0.49	6.65 \pm 0.60	1.66	0.2073	NS
Richesse par placette	24.20 \pm 0.20	21.40 \pm 1.66	1.84	0.2122	NS
Abondance par relevé	20.00 \pm 0.49	14.75 \pm 0.60	4.74	0.0369	*
Notodontidae					
Richesse par relevé	0.65 \pm 0.18	1.05 \pm 0.18	5.41	0.0266	NS
Richesse par placette	2.20 \pm 0.00	3.40 \pm 0.51	5.24	0.0514	NS
Abondance par relevé	2.45 \pm 0.18	1.75 \pm 0.18	1.05	0.3138	NS

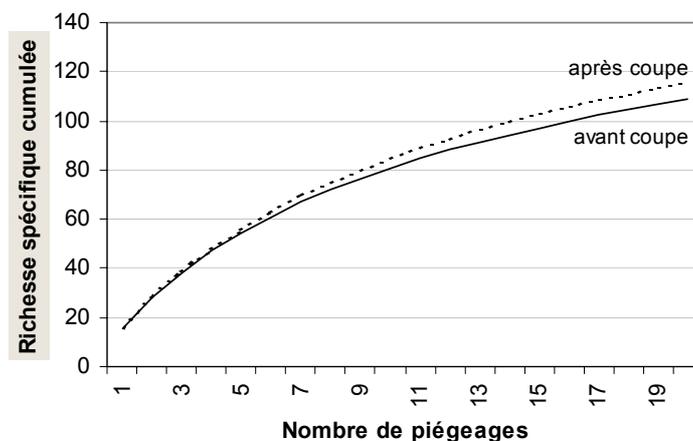


Figure 19 : Courbes de richesses cumulées avant et après la première coupe d'éclaircie en bas-perchis réalisées avec 1000 itérations sans remise (Colwell, 2004).

III.3.3 Effet sur la composition des communautés

III.3.3.1 Composition globale en espèces

Les ordinations par NMDS (Figure 20) basées sur les données d'abondance (indice de Bray-Curtis sur données ln-transformées) ou sur les données en présence-absence (indice de Dice-Sorensen) ne permettent pas de distinguer clairement les assemblages avant et après la première coupe d'éclaircie. Aucun des axes n'est corrélé de manière significative à l'effet "coupe d'éclaircie". De plus les compositions ne sont pas significativement différentes par analyse ANOSIM avec indice de Bray-Curtis sur données ln-transformées (dissimilarité de Bray-Curtis = $0,5 \pm 0,06$, $R = 0,06$, $p = 0,326$).

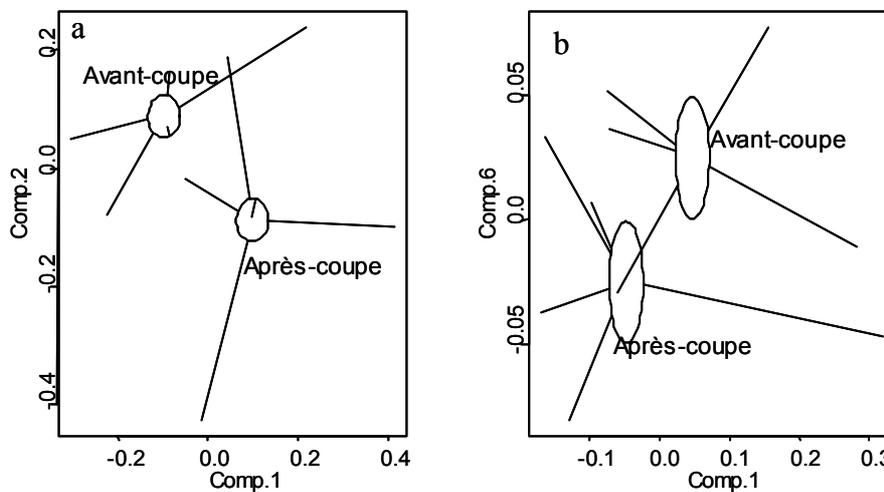


Figure 20 : Représentations des ordinations NMDS des assemblages par site avant et après coupe d'éclaircie, basées sur a) l'indice de Bray-Curtis sur données ln-transformées (stress = 0.0063 ; corrélation de Spearman de l'effet "coupe" avec l'axe 1 : $r = 0.27$, $p = 0.0715$ et l'axe 2 : $r = 0.182$, $p = 0.1215$) et b) sur l'indice de Dice-Sorensen (données en présence-absence) (stress = 0.016 ; corrélation de Spearman de l'effet "coupe" avec l'axe 1 : $r = 0.182$, $p = 0.1215$ et l'axe 6 : $r = 0.27$, $p = 0.0715$).

III.3.3.2 Richesse et abondance par famille

Le Tableau 25 présente les valeurs de richesses par site et par relevé et d'abondance par relevé avant et après la première coupe d'éclaircie, ainsi que le test F d'ANOVA de différence de moyennes. Pour la plupart des familles, la coupe d'éclaircie n'a pas d'effet significatif.

Cependant, elle a un effet positif et significatif fort sur la richesse et l'abondance moyennes par relevé des Drepanidae. La richesse est multipliée par 4 et l'abondance par 5. Bien que non-significatif, l'effet sur la richesse par site est également assez fort, celle-ci étant multipliée par 3,5.

Au contraire, la coupe a un effet significatif négatif sur l'abondance par relevé des Noctuidae. Cet effet est relativement faible puisque l'abondance est divisée par 1,4 seulement. La richesse par relevé ou par site des Noctuidae diminue légèrement après la coupe mais pas de manière significative.

La richesse par relevé ou par site des Lasiocampidae augmente également après la coupe de plus de 2 fois mais l'effet n'est pas significatif.

III.3.3.3 Richesse et abondance par groupes écologiques et biologiques

Les résultats de l'analyse par ANOVA sont présentés dans le Tableau 25.

La richesse et l'abondance par relevé ou par site de tous les groupes ne sont pas affectés de manière significative par la coupe d'éclaircie. Cependant, pour les espèces lichénophages, et bien que ces résultats soient non significatifs, richesses et abondance sont multipliées par 2 environ après la coupe, indiquant un éventuel effet positif.

III.3.3.4 Abondance par espèce

Sur les 93 espèces les plus fréquentes (présentes dans au moins 10 % de l'ensemble des sites étudiées), seule une espèce *Timandra comae* (Geometridae) voit son abondance moyenne par relevé significativement et positivement affectée par la coupe d'éclaircie ($p=0,0492$, test de Wilcoxon-Mann-Whitney). Celle-ci est multipliée par 5,5 après la coupe. Il s'agit d'une espèce de milieux ouverts, se nourrissant sur herbacées et polyphage.

Quatre autres espèces ont une modification sensible de leur abondance bien que presque significative ($0,07 < p < 0,08$, test de Wilcoxon-Mann-Whitney) : deux apparaissent après la coupe : *Stauropus fagi* (Notodontidae) et *Asthena albulata* (Geometridae) ; une autre, *Amphypira berbera* (Noctuidae), disparaît après la coupe ; enfin une espèce voit son abondance diminuer de presque 3 fois : *Apoda limacodes* (Limacodidae). Ces 4 espèces sont forestières, liées aux ligneux et polyphages (sauf *Apoda limacodes* qui est oligophage).

Tableau 25 : Moyennes des variables de réponse par groupes et traits écologiques et biologiques à la coupe d'éclaircie (\pm erreur standard). Les résultats de l'analyse de l'effet de la coupe par modèle linéaire sont également indiqués. Degrés de liberté de la résiduelle : 32 (richesse et abondance par relevé) ou 8 (richesse par site).

Variable de réponse	bp avant-coupe	bp après-coupe	ANOVA		
			F	p	
Preferendum d'habitat					
Forestières					
Richesse par relevé	5.95 \pm 0.67	5.55 \pm 0.62	0.14	0.7082	NS
Richesse par placette	16.80 \pm 1.83	16.40 \pm 1.29	0.01	0.9201	NS
Abondance par relevé	14.35 \pm 1.98	11.80 \pm 1.79	0.81	0.3758	NS
De milieux ouverts					
Richesse par relevé	2.35 \pm 0.32	2.20 \pm 0.47	1.70	0.2015	NS
Richesse par placette	9.00 \pm 1.00	7.60 \pm 0.87	1.15	0.3155	NS
Abondance par relevé	3.35 \pm 0.67	2.95 \pm 0.63	1.50	0.2301	NS
Eurytopes					
Richesse par relevé	7.20 \pm 0.64	7.75 \pm 0.55	0.64	0.4290	NS
Richesse par placette	24.60 \pm 2.98	26.20 \pm 1.71	0.34	0.5752	NS
Abondance par relevé	23.40 \pm 3.34	20.15 \pm 2.73	0.18	0.6726	NS
Preferendum pour le type de plante-hôte					
Sur ligneux					
Richesse par relevé	8.35 \pm 0.77	7.65 \pm 0.69	0.28	0.5998	NS
Richesse par placette	24.80 \pm 0.58	23.00 \pm 0.51	0.70	0.4280	NS
Abondance par relevé	22.30 \pm 2.99	16.65 \pm 1.84	1.06	0.3116	NS
Sur herbacées					
Richesse par relevé	4.85 \pm 0.37	5.10 \pm 0.73	0.48	0.4956	NS
Richesse par placette	17.20 \pm 0.32	17.00 \pm 0.37	0.00	0.9555	NS
Abondance par relevé	11.75 \pm 1.66	11.15 \pm 2.00	1.13	0.2956	NS
Généralistes					
Richesse par relevé	1.70 \pm 0.39	1.70 \pm 0.41	0.03	0.8595	NS
Richesse par placette	6.20 \pm 1.24	6.40 \pm 1.47	0.00	0.9586	NS
Abondance par relevé	5.70 \pm 2.17	5.50 \pm 2.22	0.09	0.7634	NS
Lichénophages					
Richesse par relevé	0.30 \pm 0.11	0.65 \pm 0.17	2.85	0.1010	NS
Richesse par placette	1.00 \pm 1.71	2.20 \pm 1.52	5.19	0.0523	NS
Abondance par relevé	0.30 \pm 0.11	0.75 \pm 0.19	3.49	0.0711	NS
Détritivores					
Richesse par relevé	0.55 \pm 0.17	0.60 \pm 0.17	0.12	0.7333	NS
Richesse par placette	2.20 \pm 1.66	2.40 \pm 1.34	0.16	0.6957	NS
Abondance par relevé	1.60 \pm 0.50	1.40 \pm 0.50	0.08	0.7825	NS
Spécialisation pour la plante-hôte					
Monophages					
Richesse par relevé	1.65 \pm 0.29	1.65 \pm 0.28	0.00	0.9676	NS
Richesse par placette	5.40 \pm 0.81	5.80 \pm 0.66	0.21	0.6570	NS
Abondance par relevé	4.50 \pm 1.43	3.60 \pm 0.69	0.02	0.8901	NS
Oligophages					
Richesse par relevé	3.25 \pm 0.30	3.15 \pm 0.30	0.09	0.7646	NS
Richesse par placette	9.60 \pm 0.93	9.20 \pm 0.80	0.08	0.7790	NS
Abondance par relevé	7.85 \pm 1.68	5.55 \pm 1.01	1.00	0.3245	NS
Polyphages					
Richesse par relevé	10.85 \pm 0.79	10.90 \pm 0.91	0.02	0.8827	NS
Richesse par placette	36.40 \pm 3.28	36.00 \pm 2.39	0.00	0.9883	NS
Abondance par relevé	29.30 \pm 3.13	26.30 \pm 2.94	0.25	0.6215	NS
Stade hivernant					
Chenille					
Richesse par relevé	6.70 \pm 0.45	6.40 \pm 0.59	0.69	0.4113	NS
Richesse par placette	23.60 \pm 1.72	22.20 \pm 1.93	0.30	0.5990	NS
Abondance par relevé	16.85 \pm 1.87	15.40 \pm 1.69	0.50	0.4850	NS
Nymphe					
Richesse par relevé	6.85 \pm 0.88	7.20 \pm 0.76	0.64	0.4306	NS
Richesse par placette	21.40 \pm 1.94	22.60 \pm 1.57	0.29	0.6079	NS
Abondance par relevé	17.05 \pm 4.00	15.10 \pm 3.26	0.00	0.9495	NS
Oeuf					
Richesse par relevé	2.00 \pm 0.38	1.90 \pm 0.30	0.04	0.8497	NS
Richesse par placette	5.60 \pm 0.93	5.40 \pm 0.51	0.00	1.0000	NS
Abondance par relevé	7.55 \pm 1.92	4.75 \pm 0.91	0.76	0.3911	
Envergure moyenne	38.73 \pm 0.60	38.57 \pm 0.30	0.03	0.8422	NS

III.4 Effet des variables environnementales

III.4.1 Caractéristiques des variables environnementales par stade

Le Tableau 26 présente l'évolution des valeurs de variables environnementales sélectionnées en fonction des stades. Toutes les variables environnementales sauf la diversité verticale évoluent en fonction du stade (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$ dans tous les cas).

Le nombre de strates représentant également la complexité structurale, l'hétérogénéité horizontale et la densité du peuplement sont particulièrement faibles en régénération, les autres stades présentant des valeurs proches avec toutefois une valeur plus faible en fourrés-gaulis et un maximum en haut-perchis.

La densité globale en arbres et arbustes est très faible en régénération, maximale en fourrés-gaulis et bas-perchis, intermédiaire en anciens TSF et faible en jeune futaie.

La surface terrière est faible en fourrés-gaulis, assez élevée en anciens TSF, perchis et jeune futaie, et intermédiaire mais relativement variable en régénération.

L'indice de volume foliaire global ne diminue pas après la coupe d'ensemencement en raison de la canopée restante, mais chute après la coupe définitive de régénération puis réaugmente le long du cycle de FR. Il en est quasiment de même pour l'indice de volume foliaire du hêtre, à l'exception près que l'augmentation devient très rapide entre les hauts-perchis et la jeune futaie où le niveau d'avant conversion est largement dépassé (rapport de 1/12 environ).

Pour l'indice de volume foliaire du charme, un gradient net apparaît après la coupe d'ensemencement où tout le charme est alors coupé et se retrouve présent à l'état de jeunes semis seulement. Le maximum de volume est atteint en haut-perchis, puis l'indice est divisé par deux en jeune futaie suite aux coupes d'amélioration.

Le recouvrement de la strate <25 cm est très faible en jeune futaie, élevé pour les stades jeunes et intermédiaires et assez élevé pour les ex-TSF. Les strates arbustives (2-8 m) ont un recouvrement quasiment nul en régénération à cause de la coupe d'ensemencement qui les a supprimées. Elles deviennent bien présentes à partir des fourrés-gaulis où leur recouvrement reste à un niveau assez élevé voisin des ex-TSF, avec néanmoins un recouvrement moins fort en jeune futaie.

Tableau 26 : Variables environnementales sélectionnées avec leur moyenne par stade (± 1 erreur standard). Sont également présentés les résultats de l'effet "stade" sur chaque variable par un test de Kruskal-Wallis.

Variables environnementales	Stades						Test de Kruskal-Wallis	
	rgb	rege	four.gaul	bp	hp	jf	X ²	p
strat10	6.40 \pm 0.68	3.80 \pm 0.37	5.80 \pm 0.20	6.40 \pm 0.34	6.75 \pm 0.63	6.00 \pm 0.32	13.75	0.0173 *
div.vertic	264 \pm 4	246 \pm 16	275 \pm 3	263 \pm 5	271 \pm 11	276 \pm 3	9.36	0.0957 NS
densiteG	2627 \pm 307	119 \pm 61	5401 \pm 706	5423 \pm 742	3295 \pm 597	1163 \pm 133	24.74	0.0002 ***
gG	25.39 \pm 1.64	19.22 \pm 5.28	14.31 \pm 2.17	28.12 \pm 2.19	25.32 \pm 3.13	26.14 \pm 1.61	11.49	0.0425 *
lfvG	7262 \pm 1103	6391 \pm 401	2150 \pm 211	4543 \pm 236	5808 \pm 785	9950 \pm 325	26.05	0.0001 ***
lfvC	3965 \pm 616	39 \pm 16	379 \pm 208	378 \pm 145	2542 \pm 655	1176 \pm 297	23.12	0.0003 ***
lfvF	255 \pm 205	369 \pm 368	9 \pm 9	237 \pm 119	247 \pm 246	3234 \pm 347	15.08	0.01 *
cv0.25G	64.8 \pm 9.75	86.4 \pm 9.24	82.4 \pm 4.16	88.8 \pm 3.49	83.5 \pm 3.69	38.4 \pm 10.55	15	0.0104 *
cv8G	78 \pm 4.65	4.4 \pm 2.04	66.4 \pm 13.09	62 \pm 7.76	92 \pm 2.94	53.2 \pm 5.24	20.35	0.0011 **
rich.flore	16.00 \pm 0.77	31.00 \pm 9.06	42.60 \pm 4.50	33.30 \pm 2.28	28.60 \pm 2.18	16.20 \pm 1.71	20.72	0.0009 ***
rich.arbre	3.00 \pm 0.00	1.80 \pm 0.58	1.80 \pm 0.37	2.10 \pm 0.02	2.60 \pm 0.24	3.00 \pm 0.00	12.83	0.025 *

La richesse floristique de la strate <1 m et celles des strates arbustives et arborescentes ont des évolutions opposées. Le nombre d'essences forestières des strates arbustives et arborescentes est maximal dans les stades matures, alors que celui de la flore de la strate < 1 m est maximal dans les stades jeunes et intermédiaires suivi d'une diminution progressive jusqu'en jeune futaie. Ces résultats pour la richesse de la strate <1 m concordent avec ceux trouvés par Chevalier (2003) dans la même forêt.

III.4.2 Effet sur les richesses spécifiques

Seuls les effets significatifs ($p < 0,05$) sur les richesses spécifiques de la communauté entière, pour les deux familles principales et par groupe écologique, au niveau du site, sont commentés dans les paragraphes suivants. Les analyses portent tout d'abord sur l'ensemble des stades sylvicoles étudiés, puis sur les stades âgés de plus de 40 ans.

III.4.2.1 Au niveau de l'ensemble des peuplements forestiers

Les résultats sont présentées dans le Tableau 27 (analyses par régression simple) et le Tableau 28 (analyses par régression multiple pas à pas ascendante).

III.4.2.1.1 Effet sur la richesse spécifique globale

La richesse globale est liée positivement au nombre de strates et à la surface terrière essentiellement. Elle augmente également avec le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m. L'analyse de régression multiple pas à pas ascendante confirme cette augmentation à la fois avec le nombre de strates et la surface terrière globale, mais confirme aussi la diminution de la richesse avec l'augmentation du volume foliaire global dont l'effet est faible (coefficient partiel de régression=0,001). Le nombre de strates s'avère être la variable qui a le plus d'effet sur la richesse globale (coefficient partiel de régression=4,41) et l'ensemble de ces variables (nombre de strates, surface terrière et recouvrement de la strate 4-8 m) explique 58 % de la variance totale.

III.4.2.1.2 Effet sur la richesse spécifique des deux familles principales

Quasiment les mêmes variables environnementales ont un effet significatif sur les richesses spécifiques des Geometridae et des Noctuidae, avec néanmoins des différences importantes (Tableau 31). Le nombre d'espèces de Geometridae est surtout corrélé positivement avec le nombre de strates et le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m. Il augmente également plus faiblement avec la surface terrière globale, la densité globale et le nombre d'espèces

Tableau 27 : Résultats, pour l'ensemble des stades sylvicoles, des analyses de régression linéaire simple testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site, au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : le signe de l'effet, le niveau de significativité et le coefficient de détermination r^2 (entre parenthèses). * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, * : $p < 0,001$, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.**

Variables à expliquer	Variables explicatives										
	Structure		Biomasse sur pied		Biomasse foliaire					Richesse floristique	
	strat 10 (ddl=29)	div.vertic (ddl=29)	gG (ddl=29)	densiteG (ddl=29)	lfvG (ddl=29)	lfvC (ddl=29)	lfvF (ddl=29)	Cv0.25G (ddl=29)	Cv8G (ddl=29)	rich.flore (ddl=30)	ric.arbr (ddl=30)
RS globale	+ *** (0.33)	NS (0.02)	+ ** (0.29)	NS (0.13)	NS (0.02)	NS (0)	NS (0.003)	NS (0.02)	+ * (0.18)	NS (0)	NS (0.11)
RS Geometridae	+ *** (0.39)	NS (0.002)	+ ** (0.23)	+ * (0.19)	NS (0.02)	NS (0.04)	NS (0.002)	NS (0.23)	+ *** (0.40)	NS (0.01)	+ * (0.19)
RS Noctuidae	+ * (0.15)	NS (0.004)	+ * (0.19)	+ ** (0.31)	NS (0.07)	NS (0.02)	NS (0.001)	NS (0.02)	+ * (0.19)	NS (0.004)	NS (0.02)
RS espèces forestières	+ *** (0.47)	NS (0.01)	+ * (0.17)	NS (0.001)	NS (0.03)	NS (0.02)	NS (0.012)	NS (0.03)	+ * (0.18)	NS (0.05)	+ ** (0.24)
RS espèces de milieux ouverts	NS (0.01)	NS (0.04)	NS (0.04)	NS (0.005)	NS (0.001)	NS (0.01)	NS (0.05)	NS (0)	NS (0.001)	NS (0.01)	NS (0.05)
RS espèces eurytopes	+ * (0.20)	NS (0.02)	+ ** (0.23)	+ ** (0.23)	- * (0.14)	NS (0.01)	NS (0.06)	NS (0.11)	+ * (0.18)	NS (0.04)	NS (0.01)
RS espèces liées aux ligneux	+ *** (0.46)	NS (0.01)	+ *** (0.32)	NS (0.06)	NS (0)	NS (0.03)	NS (0.02)	NS (0)	+ ** (0.27)	NS (0.03)	+ ** (0.21)
RS espèces liées aux herbacées	+ * (0.18)	NS (0.03)	+ * (0.13)	+ * (0.17)	NS (0.03)	NS (0.005)	NS (0)	NS (0.05)	NS (0.11)	NS (0)	NS (0.05)
RS espèces généralistes	NS (0.003)	NS (0.008)	NS (0.12)	NS (0.02)	NS (0.01)	NS (0.02)	NS (0.02)	NS (0.01)	NS (0.03)	NS (0.01)	NS (0.01)
RS espèces détritvives	+ * (0.18)	NS (0.07)	NS (0.01)	+ * (0.19)	- ** (0.22)	NS (0.003)	NS (0.04)	NS (0.02)	+ * (0.15)	NS (0.05)	NS (0.01)
RS espèces lichénophages	NS (0.001)	NS (0.04)	NS (0.001)	NS (0.05)	NS (0.002)	NS (0.04)	NS (0.02)	NS (0.10)	- * (0.20)	NS (0.07)	NS (0.04)

Tableau 28 : Résultats, pour l'ensemble des stades sylvicoles, de l'analyse de régression multiple pas à pas ascendante testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site , au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : l'ordre d'entrée de la variable dans le modèle (entre parenthèses), le signe et la valeur du coefficient partiel de régression b, et le niveau de significativité. * : p<0,05, ** : p<0,01, * : p<0,001, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.**

Paramètres du modèle	Variables à expliquer										
	RS globale	RS Geometridae	RS Noctuidae	RS espèces forestières	RS espèces de milieux ouverts	RS espèces eurytopes	RS espèces liées aux ligneux	RS espèces liées aux herbacées	RS espèces généralistes	RS espèces détritivores	RS espèces lichénophages
ddl	26	25	28	27	-	26	27	27	-	27	28
r ²	0.584	0.679	0.417	0.486	-	0.585	0.623	0.3	-	0.552	0.303
p	0.00004	0	0.0005	0.0001	-	0.00004	0	0.0082	-	0.00006	0.0064
interception	6.52	-3.957	-	-2.642	-	-7.12	-2.759	2.81	-	1.982	1.117
Structure											
strat 10	(2) +4.41 ***	(3) +1.661 **	-	(1) +2.152 ***	-	-	(1) +2.566 ***	-	-	(2) +0.582 ***	-
div.vertic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Biomasse sur pied											
gG	(1) +0.70 ***	(2) +0.262 ***	(2) +0.172 *	(2) +0.155 *	-	(1) +0.527 ***	(2) +0.323 ***	(1) +0.273 **	-	-	-
densiteG	-	-	(1) +0.001 **	-	-	-	-	-	-	-	-
Biomasse foliaire											
lfvG	(3) -0.001 *	(4) -0.0005 *	-	-	-	-	-	-	-	(1) -0.0001 ***	-
lfvC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
lfvF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cv0.25G	-	-	-	-	-	-	-	(2) 0.063 *	-	(3) -0.028 *	(2) +0.017 *
Cv8G	-	(1) +0.059 *	-	-	-	(3) +0.110 **	-	-	-	-	(1) -0.02 **
Rich. floristique											
rich.flore	-	-	-	-	-	(2) +0.271 ***	-	-	-	-	-
ric.arbr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

d'arbres. De manière générale (Tableau 28), le nombre d'espèces de Geometridae dépend, par ordre d'importance croissant, du recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m, du nombre de strates, de la surface terrière globale et, pour une très faible part, du volume foliaire global avec lequel il diminue. L'ensemble de ces variables explique jusqu'à 68 % de la variance totale de la richesse spécifique des Geometridae.

Le nombre d'espèces de Noctuidae augmente essentiellement avec la densité globale du peuplement forestier, mais également avec la surface terrière globale, le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m et le nombre de strates. La richesse des Noctuidae peut être essentiellement expliquée par la surface terrière et la densité globale ($r^2=42$ % de la variance totale pour ces 2 variables).

III.4.2.1.3 Effet sur la richesse spécifique par groupes écologiques

Groupes liés au *preferendum* d'habitat

Le nombre d'espèces forestières augmente essentiellement avec le nombre de strates, mais aussi avec le nombre d'espèces d'arbres, le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m et la surface terrière totale. 49 % de la variance totale sont expliqués par le nombre de strates et la surface terrière.

Le nombre d'espèces eurytopes augmente avec la densité et la surface terrière globales, le nombre de strates et le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m. Il diminue légèrement avec le volume foliaire. 59 % de la variance totale peuvent être expliqués par la surface terrière, la richesse floristique de la strate inférieure à 1 m et le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m.

Aucune variable environnementale étudiée ne permet d'expliquer le nombre d'espèces de milieux ouverts.

Groupes liés au *preferendum* de type de plante-hôte

Le nombre d'espèces liées aux ligneux augmente essentiellement avec le nombre de strates et la surface terrière globale. Le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m et le nombre d'espèces d'arbres ont également un effet positif sur ce nombre d'espèces. L'effet important du nombre de strates puis de la surface terrière globale est confirmé par l'analyse de régression multiple pas-à-pas et ensemble ces deux variables expliquent une part assez élevée de la variance totale (62 %).

Le nombre de strates, la surface terrière et la densité totales sont faiblement liés à la richesse spécifique des espèces liées aux herbacées ($r^2<18$ %). La surface terrière globale,

conjointement au recouvrement de la strate herbacée <25 cm, a un effet significatif positif sur cette richesse. Néanmoins, ces deux variables ne permettent d'expliquer qu'une faible part de la variance totale (30 %).

Le nombre d'espèces généralistes vis-à-vis du type de plante-hôte n'est liée à aucune des variables étudiées.

De manière surprenante, le nombre d'espèces détritivores diminue avec le volume foliaire global, mais il augmente avec la densité globale du peuplement forestier, le nombre de strates et le recouvrement de la strate arbustive de 4-8 m. La régression multiple pas à pas confirme les rôles du volume foliaire et du nombre de strates, mais indique également l'effet négatif du recouvrement de la strate herbacée <25 cm. Ensemble, ces 3 variables expliquent 55 % de la variance totale.

Le nombre d'espèces lichénophages diminue faiblement avec le recouvrement de la strate arbustive de 4-8 m. La régression multiple pas-à-pas confirme cet effet et indique aussi la relation positive faible avec le recouvrement de la strate herbacée <25 cm. A elles deux, ces variables expliquent cependant une part relativement faible de la variance totale (30 %).

III.4.2.2 Au niveau des peuplements forestiers âgés de plus de 40 ans

L'analyse à partir du jeu de données constitué par les peuplements âgés de plus de 40 ans seulement permet de réduire le gradient de certaines variables et notamment celui du nombre de strates et de la surface terrière totale qui ont un effet significatif majeur sur la richesse globale, celle d'un certain nombre de groupes écologiques et celle des deux familles principales (cf. parties précédentes). Cette analyse sur les peuplements hauts et fermés permet de révéler l'effet d'autres variables environnementales. Les résultats sont présentés dans le Tableau 29 et le Tableau 30.

III.4.2.2.1 Effet sur la richesse spécifique globale

La richesse floristique de la strate inférieure à 1 m devient la variable la plus liée (positivement) au nombre total d'espèces ($r^2=46\%$, $p<0,001$). La richesse totale augmente également avec le recouvrement de la strate herbacée inférieure à 25 cm, et elle diminue avec le volume foliaire global et le volume foliaire du charme. La régression multiple pas à pas confirme l'effet déterminant de la richesse floristique.

Tableau 29 : Résultats, pour l'ensemble des stades âgés de plus de 40 ans, des analyses de régression linéaire simple testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site, au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : le signe de l'effet, le niveau de significativité et le coefficient de détermination r^2 (entre parenthèses). * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, * : $p < 0,001$, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.**

Variables à expliquer	Variables explicatives										
	Structure		Biomasse sur pied		Biomasse foliaire					Richesse floristique	
	strat 10 (ddl=29)	div.vertic (ddl=29)	gG (ddl=29)	densiteG (ddl=29)	lfvG (ddl=29)	lfvC (ddl=29)	lfvF (ddl=29)	Cv0.25G (ddl=29)	Cv8G (ddl=29)	rich.flore (ddl=30)	ric.arbr (ddl=30)
RS globale	+ NS (0.124)	- NS (0.013)	+ NS (0.015)	+ NS (0.101)	- ** (0.307)	- * (0.218)	- NS (0.064)	+ ** (0.293)	- NS (~0)	+ *** (0.462)	- NS (0.049)
RS Geometridae	+ * (0.196)	- NS (0.004)	- NS (~0)	+ * (0.187)	- ** (0.284)	- NS (0.028)	- * (0.210)	+ ** (0.345)	+ NS (0.114)	+ ** (0.366)	- NS (~0)
RS Noctuidae	+ NS (0.001)	- NS (0.011)	+ NS (0.037)	+ ** (0.263)	- * (0.251)	- * (0.258)	- NS (0.030)	+ * (0.171)	- NS (~0)	+ * (0.236)	- NS (0.143)
RS espèces forestières	+ ** (0.307)	- NS (0.014)	- NS (0.015)	- NS (0.023)	+ NS (0.001)	- NS (0.072)	+ NS (0.052)	+ NS (0.001)	+ NS (~0)	+ NS (0.095)	+ NS (0.008)
RS espèces de milieux ouverts	- NS (0.050)	- NS (0.021)	- NS (0.035)	+ NS (0.015)	- NS (0.101)	- NS 0.117)	+ NS (0.011)	+ NS (0.014)	- NS (0.075)	+ NS (0.001)	- NS (0.008)
RS espèces eurytopes	+ NS (0.063)	- NS (0.030)	+ NS (0.087)	+ * (0.170)	- ** (0.343)	- NS (0.112)	- * (0.226)	+ ** (0.383)	+ NS (0.010)	+ *** (0.488)	- NS (0.102)
RS espèces liées aux ligneux	+ ** (0.344)	- NS (0.015)	+ NS (0.011)	+ NS (0.012)	- NS (0.088)	- NS (0.068)	+ NS (0.030)	+ * (0.199)	+ NS (0.012)	+ * (0.200)	- NS (~0)
RS espèces liées aux herbacées	+ NS (0.042)	- NS (0.020)	- NS (0.003)	+ * (0.196)	- ** (0.298)	- NS (0.149)	- NS (0.055)	+ ** (0.284)	+ NS (0.014)	+ * (0.222)	- NS (0.043)
RS espèces généralistes	- NS (0.090)	- NS (0.008)	+ NS (0.021)	+ NS (~0)	- NS (0.032)	- NS (0.135)	+ NS (0.001)	+ NS (~0)	- NS (0.062)	+ * (0.164)	- NS (0.053)
RS espèces détritivores	+ NS (0.086)	- NS (0.012)	+ NS (0.035)	+ NS (0.118)	- * (0.204)	- NS (0.034)	- NS (0.101)	+ NS (0.062)	+ NS (0.001)	+ * (0.211)	- NS (0.011)
RS espèces lichénophages	+ NS (0.069)	- NS (0.110)	+ NS (0.055)	+ NS (0.001)	- NS (0.105)	- NS (0.065)	- NS (0.040)	+ NS (0.099)	- NS (0.124)	+ NS (0.154)	- NS (0.041)

Tableau 30 : Résultats, pour l'ensemble des stades âgés de plus de 40 ans, de l'analyse de régression multiple pas à pas ascendante testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site, au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : l'ordre d'entrée de la variable dans le modèle (entre parenthèses), le signe et la valeur du coefficient partiel de régression b, et le niveau de significativité. * : p<0,05, ** : p<0,01, * : p<0,001, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.**

Paramètres du modèle	Variables à expliquer										
	RS globale	RS Geometridae	RS Noctuidae	RS espèces forestières	RS espèces de milieux ouverts	RS espèces eurytopes	RS espèces liées aux ligneux	RS espèces liées aux herbacées	RS espèces généralistes	RS espèces détritviores	RS espèces lichénophages
ddl	23	21	23	22	-	23	21	22	23	22	-
r ²	0.462	0.601	0.263	0.307	-	0.488	0.623	0.298	0.164	0.204	-
p	0.0002	<0.0001	0.0087	0.0049	-	0.0001	0.0011	0.0082	0.0448	0.0269	-
interception	32.309	4.402	17.254	6.077	-	11.227	8.474	20.391	3.125	3.038	-
Structure											
strat 10	-	-	-	+1.498 **	-	-	(1) +1.671 **	-	-	-	-
div.vertic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Biomasse sur pied											
gG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
densiteG	-	-	+0.0008 **	-	-	-	-	-	-	-	-
Biomasse foliaire											
lfvG	-	-	-	-	-	-	-	-0.0008 **	-	-0.0002 *	-
lfvC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
lfvF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cv0.25G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cv8G	-	(2) +0.071 **	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rich. floristique											
rich.flore	+0.541 ***	(1) +0.226 ***	-	-	-	+0.415 ***	(2) +0.130 *	-	+0.100 *	-	-
ric.arbr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

III.4.2.2.2 Effet sur la richesse spécifique des Geometridae et des Noctuidae

Pour les Geometridae, le nombre d'espèces est aussi principalement et positivement corrélé à la richesse floristique et au recouvrement de la strate herbacée <25 cm. Il reste corrélé positivement au nombre de strates et augmente également avec la densité globale du peuplement forestier. Par contre, il diminue avec le volume foliaire global et celui du charme. La régression multiple pas à pas confirme l'importance de la richesse floristique conjointement avec le recouvrement de la strate arbustive de 4-8 m et ces deux variables permettent d'expliquer jusqu'à 60 % de la variance totale.

Le nombre d'espèces de Noctuidae est également corrélé positivement à la richesse floristique et à la densité globale. Il augmente également mais plus faiblement avec le recouvrement de la strate herbacée <25 cm et il diminue avec les volumes foliaires global et du charme. La régression multiple pas à pas n'incorpore que la densité totale qui n'explique que 26 % de la variance.

III.4.2.2.3 Effet sur la richesse spécifique par groupes écologiques

Richesse des groupes liés au *preferendum* d'habitat

Le nombre d'espèces forestières reste lié positivement au nombre de strates. Cette variable devient la seule ayant un effet sur la richesse des espèces forestières et permet d'expliquer 31% de la variance.

Le nombre d'espèces eurytopes est corrélé assez fortement et positivement à la richesse floristique. Il augmente également avec le recouvrement de la strate <25 cm et la densité totale. Par contre, il diminue avec les volumes foliaires global et du hêtre. Lors de l'analyse de régression multiple pas à pas, la richesse floristique est la seule variable sélectionnée et elle explique 49 % de la variance.

Comme pour l'analyse réalisée avec l'ensemble des stades sylvicoles, aucune variable environnementale ne permet d'expliquer le nombre des espèces de milieux ouverts.

Richesse des groupes liés au type de plantes-hôtes

Le nombre d'espèces liées aux ligneux est toujours corrélé positivement au nombre de strates. Il augmente également de façon faible ($r^2 \leq 0,20$), avec la richesse floristique de la strate <1 m et le recouvrement de la strate herbacée <25 cm. L'analyse de régression multiple pas à pas confirme en partie ces résultats : la richesse des espèces liées aux ligneux est expliquée à la

fois par le nombre de strates et la richesse floristique de la strate <1 m. Ensemble, ces deux variables expliquent une part assez importante de la variance (62 %).

Le nombre d'espèces liées aux herbacées est lié négativement au volume foliaire global, mais il augmente avec le recouvrement de la strate <25 cm, la richesse floristique de la strate <1 m et la densité totale. Seul le volume foliaire global est sélectionné par l'analyse de régression multiple pas à pas. Il n'explique que 30 % de la variance de la richesse des espèces liées aux herbacées.

Le nombre d'espèces généralistes devient lié positivement et faiblement ($r^2=0,16$; $p<0,05$) à la richesse floristique de la strate inférieure à 1 m.

Le nombre d'espèces détritivores augmente faiblement ($r^2=0,21$) avec la richesse floristique de la strate <1 m. Il diminue faiblement ($r^2=0,20$) avec le volume foliaire global. Ce volume foliaire global est la seule variable sélectionnée par l'analyse de régression multiple pas à pas.

Aucune variable n'est liée de manière significative au nombre d'espèces lichénophages.

III.4.2.3 Au niveau des peuplements forestiers jeunes (<35 ans)

Nous n'avons pas effectué les analyses réalisées aux niveaux de l'ensemble des peuplements ou des peuplements >40 ans à cause du faible nombre de répétitions que nous avons (7 répétitions seulement). Néanmoins nous avons vérifié par simple analyse graphique le lien entre la richesse spécifique totale et les deux variables qui ressortent des analyses précédentes, c'est-à-dire : le nombre de strates dans l'ensemble des stades et la richesse floristique du sous-bois (<1 m) dans les peuplements >40 ans.

Les graphiques de corrélations sont présentés dans la Figure 21 et montrent que la richesse totale semblent assez bien corrélée positivement à la richesse floristique du sous-bois et au nombre de strates. De plus, sous réserve que les effets soient significatifs, le nombre de strates a plus d'effet que la richesse floristique, alors que c'est le contraire dans les peuplements >40 ans.

III.4.3 Effet sur la composition en espèces

Les résultats de l'analyse canonique des correspondances sont présentés dans le Tableau 31, le Tableau 32 et la Figure 14.

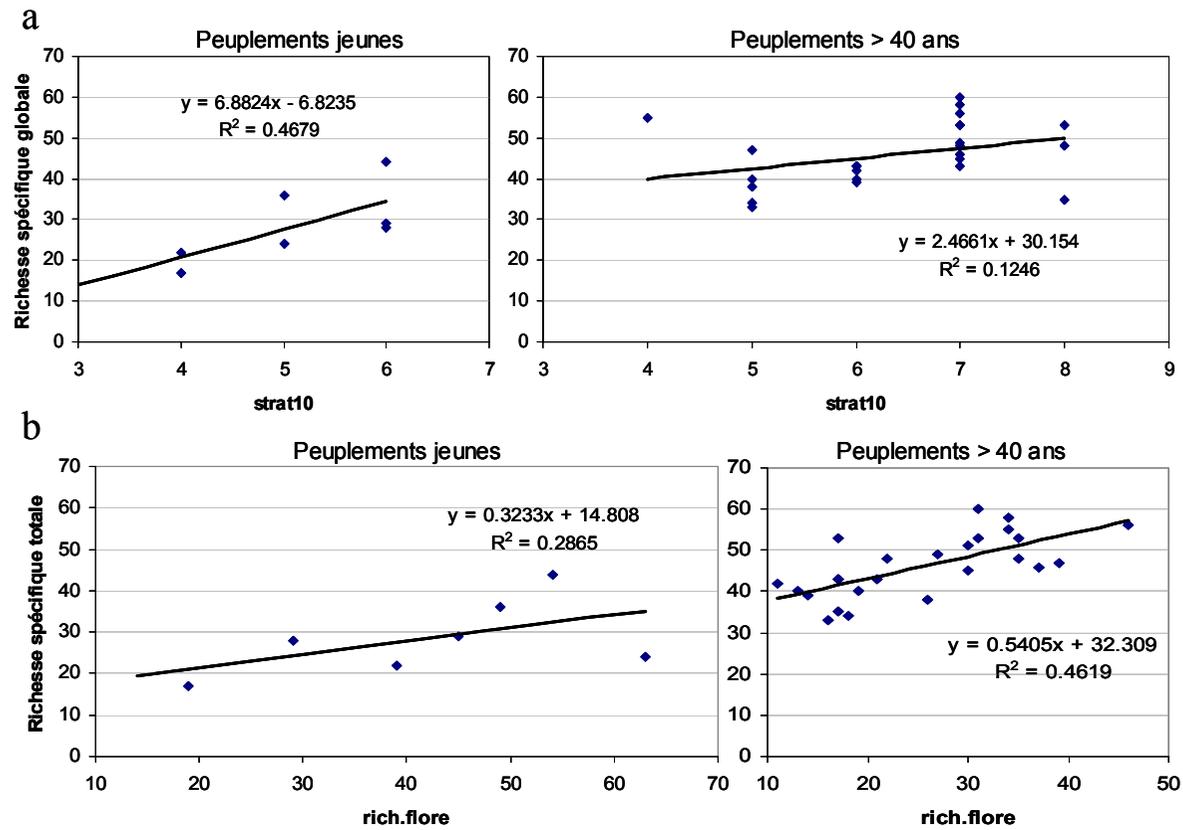


Figure 21 : Relation entre la richesse spécifique totale des Lépidoptère nocturnes et a) le nombre de strates de recouvrement supérieur à 10 % et b) la richesse floristique du sous-bois selon l'âge du peuplement forestier. n=7 dans les peuplements jeunes ; n=30 dans les peuplements >40 ans.

Tableau 31 : Résumé de l'analyse canonique des correspondances des communautés de Lépidoptères de 31 sites avec suppression des espèces rares (présentes sur un seul site).

Axe canonique	Inertie	% de variance cumulée expliquée	F	p
Axe 1	0.231	11.5	2.471	0.0034
Axe 2	0.138	18.4	-	-
Axe 3	0.119	24.3	-	-
Axe 4	0.082	28.4	-	-
Tous	0.918	45.9	1.459	0.0001

Tableau 32 : Résultats de l'analyse canonique des correspondances (ACC) de l'effet des variables environnementales sur la composition en espèces de 31 sites avec suppression des espèces rares (présentes sur un seul site). Les résultats sont issus d'un test de Mantel avec 9999 permutations.

Effets individuels					Effets additionnels				
Variable explicative	Inertie marginale	% de variance expliquée	F	p	Variable explicative	Inertie additionnelle	% de variance cumulée expliquée	F	p
strat10	0.073	3.7	1.101	0.2679 NS	rich.flore	0.2	10.0	3.28	0 ***
div.vertic	0.056	2.8	0.838	0.7138 NS	Cv8G	0.1	15.0	1.57	0.005 **
gG	0.094	4.7	1.422	0.0653 NS	gG	0.08	19.0	1.34	0.075 NS
densiteG	0.117	5.8	1.799	0.0082 **	densiteG	0.08	22.9	1.32	0.087 NS
lfvG	0.166	8.3	2.626	0.0001 ***	rich.arbr	0.07	26.4	1.3	0.094 NS
lfvC	0.124	6.2	1.916	0.0054 **	Cv0.25G	0.07	29.9	1.12	0.262 NS
lfvF	0.088	4.4	1.338	0.1019 NS	lfvG	0.06	32.9	1.02	0.415 NS
cv0.25G	0.113	5.6	1.734	0.0140 *	strat10	0.06	35.9	1.07	0.335 NS
Cv8G	0.093	4.6	1.408	0.0421 *	div.vertic	0.07	39.4	1.15	0.252 NS
rich.flore	0.204	10.2	3.279	0.0001 ***	lfvC	0.07	42.9	1.21	0.188 NS
rich.arbr	0.144	7.2	2.237	0.0004 ***	lfvF	0.06	45.9	1.04	0.404 NS

L'ensemble des axes canoniques permet d'expliquer 46 % de la variance totale de l'assemblage lépidoptérologique ($p < 0,001$). Les deux premiers axes permettent d'expliquer 18 % de la variance, dont 12 % pour le premier ($p < 0,01$). Sept variables contribuent de façon significative à l'ordination de l'assemblage dans l'espace canonique, avec par ordre décroissant selon le pourcentage de variance marginale expliquée : (1) la richesse floristique de la strate herbacée, (2) le volume foliaire global, (3) la richesse en arbres, (4) le volume foliaire du charme, (5) la densité totale, (6) le recouvrement de la strate <25 cm et (7) le recouvrement de la strate 4-8 m. La richesse floristique de la strate inférieure à 1 m permet d'expliquer à elle seule 10 % de la variance. L'analyse pas à pas ne sélectionne que 2 variables environnementales ayant un effet additif significatif sur la composition des Lépidoptères : la richesse floristique de la strate <1 m puis le recouvrement de la strate 4-8 m. Ensemble, elles expliquent 15 % de la variance totale.

L'ordination représentée en Figure 22 permet de distinguer le stade de régénération, le stade jeune de fourrés-gaulis, ceux intermédiaires de bas- et hauts-perchis et ceux matures de jeune futaie et d'ex-TSF régularisés-gros-bois. La richesse floristique de la strate <1 m est corrélée à l'axe 1 ($r = 0,84$) et semble différencier le stade jeune de fourrés-gaulis, ceux de régénération et de perchis et les stades matures. En effet, les fourrés-gaulis ont une richesse floristique supérieure aux autres stades (cf. Tableau 26). La richesse floristique des stades matures est faible et celle des stades de régénération et de perchis est intermédiaire. Le volume foliaire global est négativement corrélé à l'axe 1 ($r = -0,72$). Bien que n'ayant pas d'effet significatif sur la composition en espèces, la surface terrière globale est négativement corrélée à l'axe 2 ($r = -0,52$) et semble distinguer le stade de fourrés-gaulis, celui de régénération et les autres. Cette surface terrière est plus faible dans les deux premiers stades que dans les autres (Tableau 26). Finalement, le diagramme d'ordination (Figure 22a) suggère que la composition spécifique du stade de jeune futaie se rapproche de celle du stade avant-coupe régularisé-gros-bois, ce qui confirme les résultats de l'analyse par NMDS de la partie III.2.1.3.1.

Le diagramme d'ordination de la Figure 22b nous permet d'examiner les patrons de dominance des espèces identifiées comme caractéristiques d'un stade sylvicole par l'analyse IndVal (cf. partie III.2.2.3.5). Notons que ces espèces atteignent leur plus grande abondance relative dans les stades où elles sont caractéristiques, ce qui confirme l'analyse par la méthode IndVal. Certaines espèces forestières associées aux ligneux semblent préférer les stades qui présentent un volume foliaire global relativement fort, un recouvrement de la strate herbacée <25 cm et une richesse floristique du sous-bois faibles : *Calliteara pudibunda*, *Lymantria monacha* et *Drymonia obliterrata*, ou une densité et une surface terrière assez élevées : *Apoda limacodes*, *Macaria notata* et *Plagodis dolabraria*. Ces espèces dominent dans les stades matures (jeune futaie, ex-TSF régularisé-gros-bois) ou intermédiaires (perchis). Deux espèces

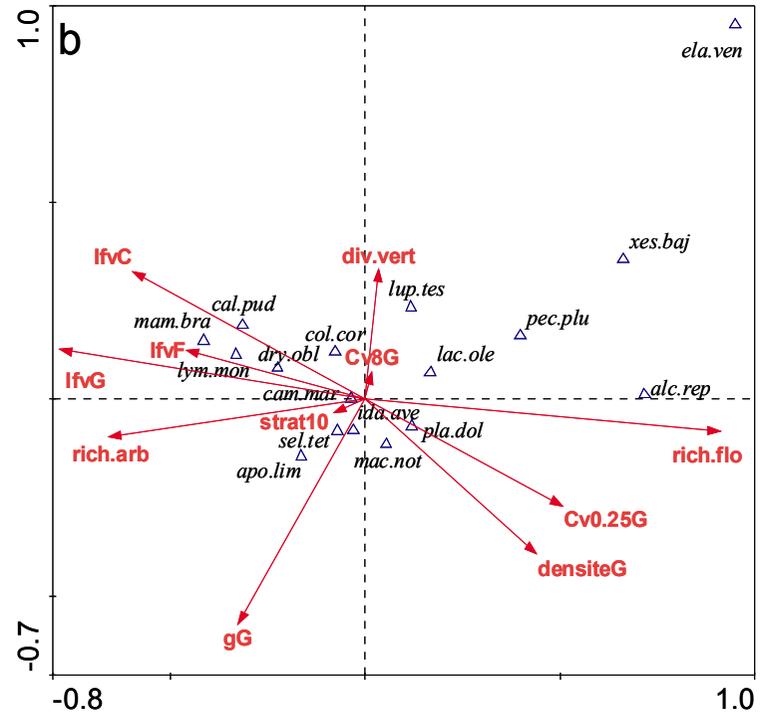
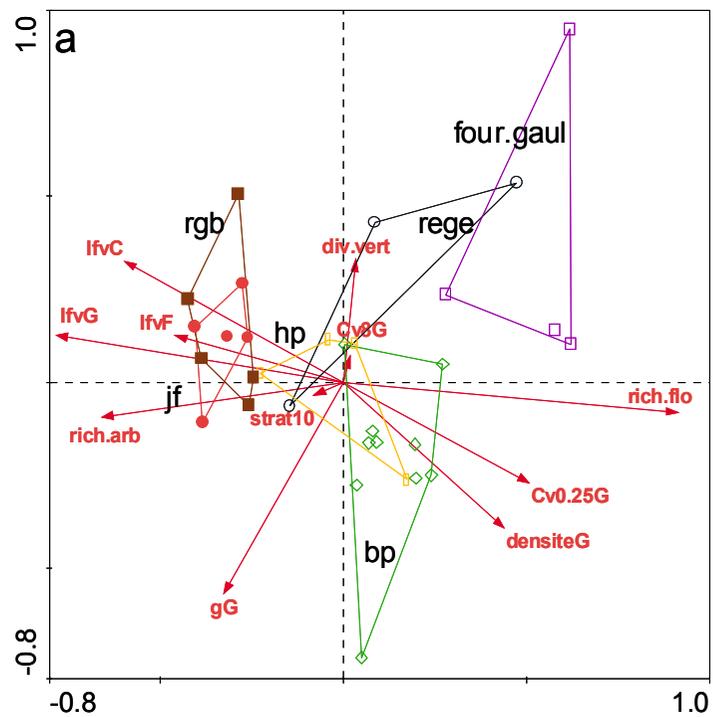
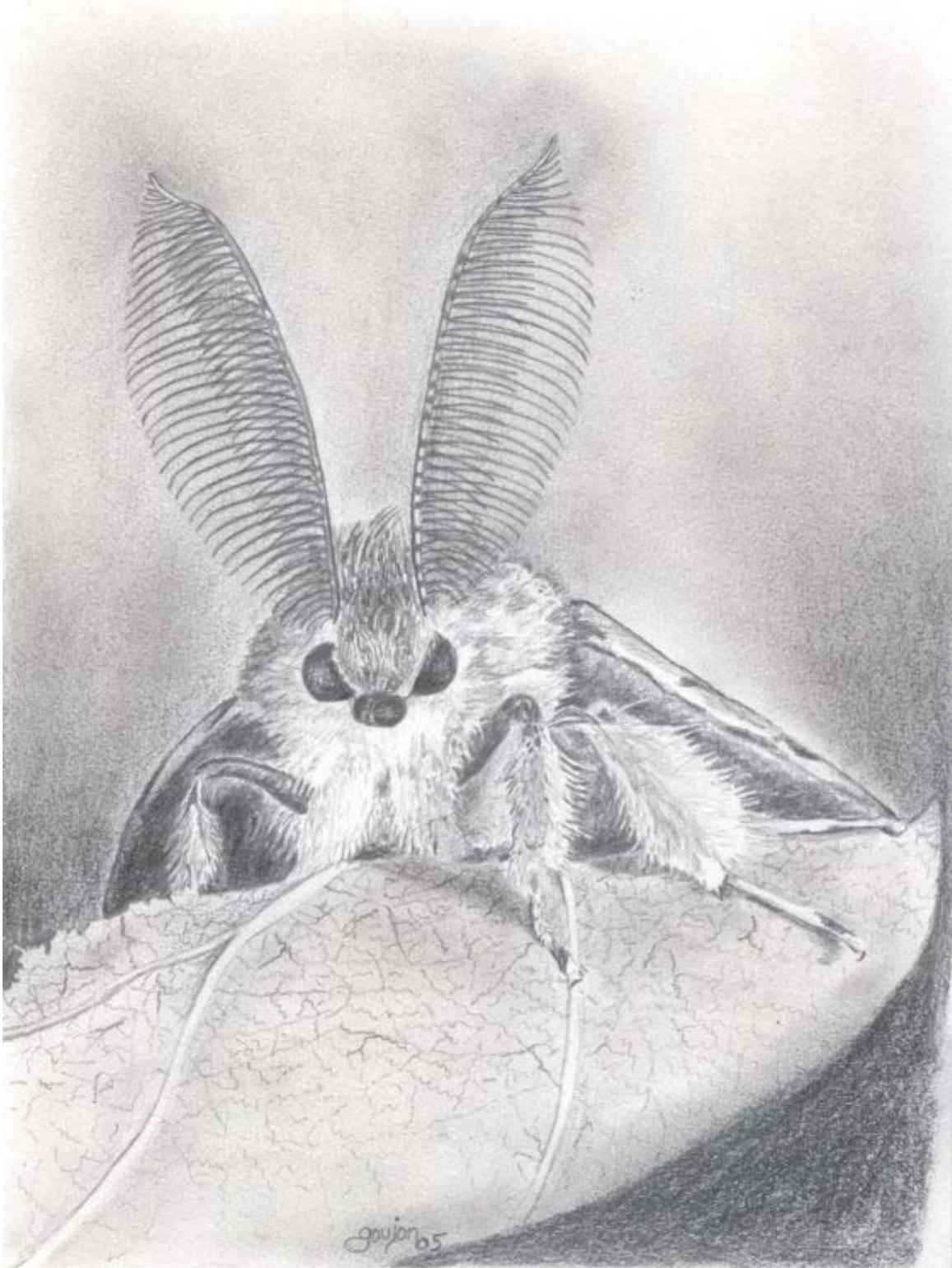


Figure 22 : Diagrammes d'ordination par analyse canonique des correspondances (ACC) de l'assemblage lépidoptérologique de 31 sites sans les espèces rares (présentes sur un seul site). (a) Représentation des sites regroupés par stade sylvicole et des variables environnementales. (b) Représentation des relations espèces-environnement. Seules les espèces identifiées comme caractéristiques d'un stade sont représentées.

eurytopes et généralistes pour le type de plante-hôte : *Elaphria venustula* et *Alcis repandata* ont une abondance relative plus importante dans les stades sylvicoles avec une forte richesse floristique de la strate herbacée et un recouvrement de la strate <25 cm relativement élevé comme en fourrés-gaulis. *Luperina testacea* et *Lacanobia oleracea*, espèces de milieux ouverts et liées aux herbacées, dominant dans le stade de régénération à richesse floristique du sous-bois assez forte, un volume foliaire assez faible et une surface terrière faible.

L'ACC permet de confirmer l'hypothèse selon laquelle la composition des communautés peut être expliquée en partie par la réponse des espèces aux variations de la structure du peuplement forestier et de la quantité et qualité de leur ressource alimentaire.

IV SYNTHÈSE ET DISCUSSION



Dans cette partie générale, nous discuterons tout d'abord notre méthodologie d'étude, en particulier l'efficacité de la stratégie d'échantillonnage. Ensuite, nous ferons la synthèse des principaux résultats et répondrons aux questions et aux hypothèses émises dans la partie I.8.2. Les réponses aux coupes et au cycle sylvicole seront discutés. Puis nous regarderons en quoi l'analyse des variables environnementales peut expliquer les patrons de réponses observées. Nos résultats seront comparés à ceux trouvés pour d'autres groupes taxonomiques, en particulier dans des contextes similaires au nôtre. Enfin, nous essaierons d'en tirer les conséquences pour la conservation de la diversité des Lépidoptères nocturnes, précisément dans ce contexte forestier.

N.B. : Les réponses de la communauté entière, des familles ou des groupes se reporteront essentiellement aux variations de leur richesse au niveau du relevé, sauf lorsque cela est mentionné. Rappelons que la richesse et l'abondance sont fortement et positivement corrélées (cf. partie III.1.3).

IV.1 Limites et apports méthodologiques

Dans cette partie, les limites méthodologiques sont rappelées et nous montrons que certains pré-supposés permettant de répondre aux questions de la thèse sont vérifiés.

Rappelons tout d'abord que les données sont issues de piégeages attractifs : en conséquence, la capture est peut-être biaisée en faveur des espèces les plus mobiles pouvant être sur-représentées, alors que les espèces peu mobiles pourraient être sous-représentées. De plus, les espèces capturées sont seulement celles percevant le mieux le spectre lumineux émis par l'ampoule et ayant un comportement d'attraction et non de répulsion (cf. Lamotte et Bourlière, 1969). Cependant, la validité des résultats, comme dans toute étude écologique de ce type, repose sur le pré-supposé que ces biais de piégeage sont constants entre les sites comparés, i.e. que les pièges fonctionnent de la même manière dans tous les types de milieux échantillonnés. Nous discuterons de ce pré-supposé dans le premier paragraphe (IV.1.1.1) et nous verrons qu'il est quasiment vérifié.

Par ailleurs, les résultats sont issus de données récoltées sur une seule année. Les différences inter-annuelles ne sont donc pas prises en compte. De plus, seule la faune lépidoptérologique estivale a été étudiée. La généralisation des résultats obtenues avec ces données est discutée à la lumière des résultats sommaires de 2002 et des données obtenues dans d'autres études (IV.1.1.2).

IV.1.1 Efficacité et validité de la stratégie d'échantillonnage

Bien que l'évaluation de l'efficacité de notre stratégie d'échantillonnage des Lépidoptères nocturnes ne fasse pas directement partie des objectifs principaux de la thèse, il est néanmoins possible de donner un rapide aperçu, d'une part de l'efficacité de la méthode de piégeage (déteabilité de la communauté) et de ses biais éventuels (différences entre stades sylvicoles), et d'autre part de la validité des résultats obtenus grâce à la configuration d'échantillonnage de 2003.

IV.1.1.1 Validité des captures par piège lumineux

Pour discuter de la validité de la méthodologie de piégeage, nous nous appuyons sur les résultats de la comparaison inter-nuits des captures (partie III.1.2). Rappelons tout d'abord que dans ce dispositif chaque stade étudié est représenté par un seul site sur lequel un piège a été posé, ce qui limite l'interprétation et la généralisation des résultats.

Ces résultats montrent que les deux méthodes utilisées pour calculer les déteabilités de la communauté (associées au programmes COMDYN ou SPECRICH et aux estimateurs de Jackknife) n'indiquent pas de différences significatives de déteabilité entre les 4 sites étudiés (cf. partie III.1.2.2 ; Tableau 9 et Tableau 10).

Cependant, les probabilités de détection estimées diffèrent de 20 % environ en fonction des résultats fournis par les deux programmes. Les calculs de la richesse spécifique "réelle estimée" en fonction des programmes COMDYN et SPECRICH sont basés sur des estimateurs différents, ainsi que sur les fréquences et les nombres d'espèces observées pour le premier, et sur la distribution d'abondance des espèces pour le second. Ainsi, le programme COMDYN permet de calculer la richesse estimée sur l'ensemble des occasions de capture (e.g. les 5 nuits de piégeage) alors que SPECRICH permet de la calculer pour chacune des occasions. Ceci explique les différences de richesses estimées par site/stade sur l'ensemble des nuits de piégeage (i.e. les occasions de capture) selon la méthode de calcul utilisée.

Malgré les différences de résultats obtenus par les deux approches, la probabilité de détection est plus faible (mais pas significativement) dans le site en régénération. Ceci est contraire à nos attentes, étant données l'absence de strate arbustive et la faible densité des grands arbres dans ce site où la distance de diffusion de la lumière du piège devrait être plus grande, ainsi que son rayon d'attraction et donc la déteabilité.

Les estimateurs utilisés supposent que les communautés (ou les populations) sont closes, c'est-à-dire que la communauté ne doit pas changer d'une occasion de capture à une autre (i.e. il n'y a pas d'émigration, d'immigration, de mortalité ou de recrutement durant la période d'étude) (Burnham et Overton, 1979 ; Nichols et Conroy, 1996 in Boulinier *et al.*, 1998b). Or, la forte variabilité de capture entre nuits semble indiquer une forte mobilité des individus et des espèces d'une nuit à l'autre, à l'intérieur d'une même parcelle ou entre parcelles (de stades identiques ou différents). En effet, les espèces présentes sur plusieurs ou toutes les nuits sont les plus abondantes, alors que celles présentes une seule nuit ne sont, pour la plupart, représentées que par un seul individu. Ces dernières, représentant de 51 à 82 % selon le site/stade, pourraient être des espèces rares et/ou des espèces vagabondes à forte mobilité.

L'hypothèse de communauté close a été vérifiée pour tous les sites/stades sauf pour le site de bas-perchis. Curieusement, c'est dans ce site/stade que la proportion d'espèces capturées une seule nuit est la plus faible (51 %). Le programme indique que dans celui-ci, il y a addition significative d'espèces et pas de perte, en particulier de la nuit 2 à la nuit 4. L'apparition de ces nouvelles espèces au cours des nuits pourrait être due à de nouvelles émergences synchrones des adultes sur le site.

L'estimateur utilisé dans le programme COMDYN est basé sur le modèle Mh de capture-recapture qui pré-suppose que les différences observées de détectabilité sont dues à l'hétérogénéité dans la réponse des espèces à l'attraction lumineuse (Hines *et al.*, 1999). L'utilisation de ce modèle est préconisée et justifiée par Boulinier *et al.* (1998b). L'analyse grâce au programme CAPTURE indique que le modèle Mh est celui sélectionné (parmi plusieurs) pour tous les stades, sauf pour les bas-perchis où c'est modèle Mb qui est sélectionné. Dans ce modèle Mb, la détectabilité varie selon qu'une espèce ait déjà été détectée ou non, c'est-à-dire en fonction de l'évolution du comportement des espèces face aux piègeages. Ce scénario est possible si une espèce en fin de phénologie disparaît à chaque nuit et n'est plus capturée la nuit suivante (ou en nombre d'individus décroissant) ou, au contraire, si un certain nombre d'espèces apparaît suite à de nouvelles émergences d'adultes, ce qui pourrait conforter les résultats des tests de communauté close.

Un autre critère, le test d'adéquation du χ^2 incrémenté dans COMDYN, indique que les données de capture s'ajustent bien au modèle Mh en jeune futaie seulement.

Toutefois, Boulinier *et al.* (1998b) indique que l'estimation des richesses spécifiques par des estimateurs basés sur ce modèle Mh peut convenir dans une large gamme de conditions, même s'il n'est pas le plus approprié.

En conclusion, l'estimation des probabilités de détection repose sur l'estimation des richesses spécifiques "réelles" des communautés. Or, l'estimation de ces richesses repose également sur divers estimateurs, eux-mêmes basés sur des hypothèses particulières qui ne sont pas nécessairement vérifiées dans notre cas.

Toutefois, si l'on se réfère aux préconisations de Boulinier *et al.* (1998b) et au programme COMDYN (Hines *et al.*, 1999), il semble qu'il n'y ait pas de fortes différences de détectabilité entre les sites appartenant à différents stades, du moins pour la période échantillonnée (mai 2002). Cependant, pour estimer de manière rigoureuse les différences de détectabilités inter-stades, nous devrions utiliser un échantillonnage contenant plusieurs répétitions des sites par stade et se rapprochant du plan d'échantillonnage robuste de Pollock (1982) (cf. Nichols *et al.*, 1998b et Kendall, 2001), mêlant différentes occasions de captures à la fois dans le temps et l'espace. Plus simplement, augmenter le nombre de répétitions spatiales par stades (i.e. le nombre d'occasions de captures) permettrait de calculer une richesse estimée "réelle" par stade au niveau de l'ensemble des sites et non plus au niveau d'un site unique.

Conclusion : en terme pratique, nous retenons que la probabilité de capture ne varie pas significativement selon les sites ou stades mais que le stade de régénération pourrait souffrir d'une moins bonne détectabilité (cf. partie IV.3.2.1 pour une explication possible).

IV.1.1.2 Validité de la stratégie d'échantillonnage

IV.1.1.2.1 Les résultats généraux concordent avec ceux d'autres études

Etant donné le faible nombre de piégeages réalisés sur l'ensemble de la période de vol et le choix de ne piéger qu'une seule et même nuit, on peut se demander si la liste des espèces capturées est représentative de la faune lépidoptérologique réellement présente.

Sur l'ensemble des piégeages réalisés en 2002 et 2003, 283 espèces de 11 familles ont pu être identifiées, dont 279 de 8 familles de macro-Hétérocères. Bien que les méthodes et les efforts de piégeages ne soient pas comparables, ces chiffres sont intermédiaires entre les 78 espèces de macro-Hétérocères inventoriées au piège lumineux avec drap dans un bois de chêne pubescent de 40 ha situé à une trentaine de km de la forêt de Montargis (Luquet, 1994), et les 675 espèces de macro-Hétérocères (297 Noctuidae et 255 Geometridae) inventoriées par diverses techniques dans le massif forestier de Fontainebleau (comprenant un grand type de milieux forestiers, ainsi que des milieux ouverts et humides soit 20 000 ha environ) à 50 km environ de notre forêt (Gibeaux, 1999).

Aussi bien en 2002 qu'en 2003, les Noctuidae et les Geometridae représentent les deux familles principales avec près des trois quarts des espèces et des individus. Sur l'ensemble des deux années d'échantillonnage, ces deux familles représentent 224 espèces (101 de Geometridae et 123 de Noctuidae). Cette dominance, ainsi que la répartition des nombres d'espèces et d'individus des autres familles, est en accord avec d'autres études en forêt

tempérée de feuillus que ce soit au stade de chenille (Butler et Strazanac, 2000) ou d'adulte (Gibeaux, 1999 en forêt de Fontainebleau et Butler *et al.*, 1999 ; Summerville et Crist, 2002 ; Summerville et Crist, 2003 en Amérique du Nord), y compris en forêt tropicale (Ricketts *et al.*, 2001).

Compte tenu du contexte très fortement forestier de l'étude, les espèces associées aux ligneux dominant en nombre d'individus (55 %) (Tableau 14), ce qui reste similaire aux résultats obtenus par d'autres études. Pourtant, il semble y avoir une assez grande variabilité de la répartition des guildes selon les types de forêt étudiée et leur localisation géographique (Hammond et Miller, 1998 ; Summerville et Crist, 2002). Par contre, la majorité des espèces sont eurytopes, et les espèces forestières ne représentent que 24 % du nombre d'espèces total, à égalité avec le nombre d'espèces de milieux ouverts, ce qui est surprenant. Cependant, ces dernières sont représentées par un faible nombre d'individus.

IV.1.1.2.2 La concentration des piégeages sur les 3 mois d'été permet de capturer la majorité de la diversité de Lépidoptères mais l'effet saisonnier doit être pris en compte

En 2003, par rapport à 2002, la concentration des piégeages sur 3 mois estivaux au lieu de 7 et une réduction du nombre de piégeages de 31 % ont tout de même permis de capturer 81 % du nombre total d'espèces de 2002, ce qui va dans le sens des résultats de Landau *et al.* (1999) qui préconisent un échantillonnage plus intensif sur une période restreinte à l'apparition du maximum d'espèces (fin du printemps-été). En conséquence, les faunes lépidoptérologiques du printemps et de l'automne ne sont pas prises en compte et des différences saisonnières dans la comparaison des communautés de plusieurs stades sylvicoles peuvent être omises.

Malgré la concentration des piégeages sur 3 mois, on ne peut éviter un effet saisonnier (i.e. un effet "date de piégeage") sur la richesse et l'abondance par relevé, comme l'ont déjà montré Thomas et Thomas (1994) et Summerville et Crist (2002, 2003) pour les adultes, et Kulfan (1994) pour les chenilles. Pour Summerville et Crist (2003), la saison constitue même le premier facteur de variation de la composition en espèces et les communautés de juin et d'août ne sont similaires que de 36 %. Nous n'avons pas testé l'effet de la date de piégeage sur la composition en espèces mais on peut s'attendre à des résultats similaires. La répartition des espèces dans une ou plusieurs dates de piégeage est due à leur phénologie (date d'émergence des adultes et nombre de générations) (Summerville et Crist, 2003). Cette-ci est liée à la disponibilité (i.e. la phénologie) et à la composition de la plante-hôte ou du feuillage des arbres-hôtes (appétence, qualité nutritive) qui sont des éléments déterminants pour l'alimentation des chenilles (Niemelä et Haukioja, 1982 ; Stamp et Bowers, 1990 ; Ivashov *et al.*, 2002).

Cet effet saisonnier sur la composition, la richesse et l'abondance des Lépidoptères doit être pris en compte car l'effet du stade sylvicole (et par conséquent de la coupe d'ensemencement et de la succession consécutive) varie selon la saison de piégeage. Nous aurions dû présenter les résultats par stade et par date. Cependant, nous sommes surtout intéressés par la réponse moyenne sur la saison, et nous avons aussi pris en compte la richesse γ par site (en sommant les 4 dates de piégeage). De plus, certaines richesses ou abondances ne sont pas sensibles à l'interaction "stade x date" d'après le test d'ANOVA. Enfin, pour celles où l'interaction est significative, son effet est toujours beaucoup plus faible que celui du stade et parfois que celui de la date (Tableau 15).

L'interaction entre l'effet saisonnier et l'effet du stade sylvicole est nécessairement plus significative dans le cadre d'un piégeage sur une large période de l'année. Néanmoins, pour une échelle saisonnière étendue (saisons solaires), une rapide analyse des données du printemps 2002 (mars à juin) donne des résultats similaires à ceux obtenus pour l'été 2003 (réponses à la coupe d'ensemencement et au cycle sylvicole de la richesse gamma, de l'abondance par site et différences de composition spécifique entre stades) (cf. poster en Annexe). Ceci laisse supposer que les résultats de 2003 pourraient être valables sur l'année entière et probablement pour d'autres années (il reste à le vérifier).

Conclusion : la comparaison rapide des résultats de 2003 avec ceux issus des 7 mois de 2002, et avec ceux d'autres études montre que la structure générale des communautés estivales de 2003 est similaire à celle généralement obtenue sur l'année entière et que les résultats restent confirmés entre deux grandes saisons bien différentes (printemps et été). Nous considérons donc que les résultats obtenus sur 3 mois sont généralisables à ceux que l'on pourrait obtenir sur une année.

IV.1.2 Amélioration de la méthodologie d'échantillonnage

Nous avons vu que :

- le type de piège lumineux utilisé semble fonctionner de la même manière dans tous les stades sylvicoles étudiés (sous réserve de confirmation par un dispositif d'échantillonnage et des tests *ad hoc*) ;
- la concentration de l'échantillonnage sur 4 périodes de piégeages réparties sur 3 mois avec, à chaque fois, une seule nuit de capture synchrone pour tous les sites permet de capturer une large part des espèces présentes sur une période plus large et capturées sur plusieurs nuits ;
- les données obtenues grâce à la stratégie finale d'échantillonnage sont en accord avec celles obtenues dans la littérature ;

- l'effet saisonnier doit être pris en compte dans l'échantillonnage : il serait risqué de baser l'échantillonnage sur une seule date ou une seule période restreinte de piégeage.

Ces résultats soulignent l'importance de la préparation et de la mise au point de la stratégie d'échantillonnage dans les études écologiques et entomologiques. Une amélioration de cette stratégie, permettant de travailler sur les données de richesse estimée "réelle" de la communauté (richesse obtenue au niveau du site), et ainsi d'éviter les biais dus à des différences de détectabilité entre milieux, serait d'augmenter le nombre de nuits de capture sur chaque site. Par exemple, les piégeages pourraient être reconduits 4 ou 5 nuits au lieu d'une seule ; ceci permettrait d'obtenir 4 ou 5 occasions de captures qui, combinées aux méthodes d'analyse de capture-recapture, autoriseraient l'estimation sur chaque site de la richesse "réelle" en Lépidoptères. Ces 5 nuits consécutives ne seraient pas des répétitions mais des pseudo-répliques (Hurlbert, 1984). En effet, comme nous l'avons vu, la faune capturée d'une nuit à l'autre reste très variable, sans doute en raison d'une assez grande mobilité des individus, des différences phénologiques entre espèces ou des différences de conditions météorologiques.

Conclusion : l'estimation de la richesse réelle des communautés est de plus en plus mise en avant dans les études de comparaisons de communautés (Boulinier *et al.*, 1998b ; Nichols *et al.*, 1998a ; Nichols *et al.*, 1998b ; Cam *et al.*, 2002 ; Kéry, 2004 ; Kéry et Schmid, 2004). La prise en compte de cette estimation par la prolongation des piégeages sur quelques nuits supplémentaires est limitée d'une part par le nombre de pièges et de batteries disponibles, et d'autre part par le nombre total de piégeages que l'on est prêt à réaliser, sachant qu'il conditionne le temps passé au tri et à l'identification.

En 2003, le choix a été fait de répartir les piégeages sur plusieurs sites, plutôt que de limiter le nombre de sites et d'échantillonner sur chacun plusieurs nuits à chaque campagne de piégeage. Par ailleurs, en piégeant sur tous les sites la même nuit à chaque campagne de piégeage, nous avons d'emblée éliminé l'effet "nuit".

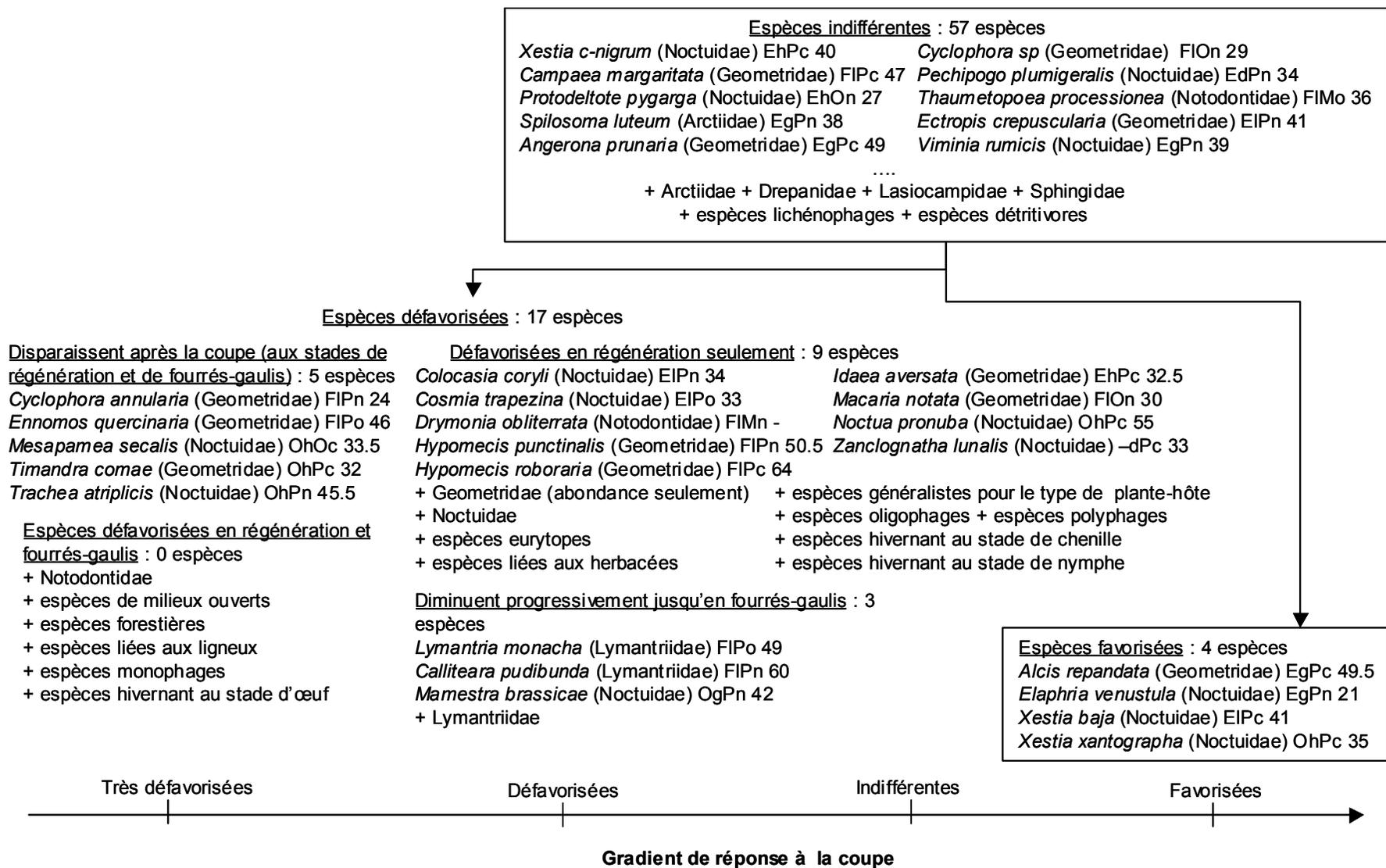
Cependant, pour être sûr de la justesse de ce choix, il faudrait avoir une idée de la variabilité inter-sites par rapport à la variabilité inter-nuits, sachant que de toute façon plusieurs campagnes de piégeages sont nécessaires (i.e. plusieurs dates) :

- si la variabilité inter-sites est plus élevée que celle inter-nuits, alors notre choix est bon
- si la variabilité inter-sites est moins élevée que celle inter-nuits, alors ce choix n'est pas optimal.

Tableau 33 : Synthèse des réponses au type de coupe et à la première moitié du cycle de futaie régulière pour l'abondance et la richesse. Les codes utilisés pour la réponse à la coupe traduisent le sens de l'effet et son intensité : +++ effet très positif (augmentation>70%), ++ effet assez positif (augmentation de 60 à 70%), + effet peu positif (augmentation de 30 à 60 %), 0 pas de réponse significative, - effet peu négatif (diminution de 30 à 60%), -- effet assez négatif (diminution de 60 à 70%), --- effet très négatif (diminution>70%). La première annotation est valable pour la richesse au niveau du relevé, la deuxième pour l'abondance au niveau du relevé. Lorsque l'effet sur la richesse au niveau du site est différent, il est noté entre parenthèses. Les codes utilisés pour l'évolution au cours du cycle reflètent le niveau de la richesse et de l'abondance au niveau du relevé, ainsi que les différences entre stades (les stades partageant le même chiffre ne sont pas significativement différents au seuil de 5% ; test de comparaisons multiples) : 0 : absence, 1 : niveau faible, 2 niveau moyen, 3 niveau élevé. Les stades où la richesse et l'abondance ont retrouvé leur niveau d'avant coupe sont indiqués (un seul lorsque la réponse est commune à la richesse et à l'abondance ; si les réponses sont différentes : d'abord pour la richesse puis pour l'abondance). Les différences de richesse et d'abondance entre jeune futaie (jf) et ex-TSF sont signalées avec les codes suivants : 0 pas de différences, - rgb>jf, + jf>rgb. Les codes entre parenthèses montrent une tendance non significative.

		Effet des coupes à court terme			Evolution au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière					Comparaison avec ex-TSF		
		Effet de la coupe d'ensemencement		Effet de la coupe d'éclaircie	Régénération	Fourrés-gaulis	Bas-perchis	Haut-perchis	Jeune futaie	Premier stade de récupération	Stade où le niveau est > à l'état initial	Différence jeune futaie/ex-TSF
Groupe de réponse		A 4 ans	A 30 ans	A 5 ans	1-4 ans	25-35 ans	57-71 ans	57-71 ans	106-111 ans			
Global		-/---	0/0	0/0	1	2	3	3	2/3	four.gaul	/	0
Famille	Arctiidae	0/0	0/0	0/0	1/2	1	2	1/2	1	/	/	0
	Drepaniidae	0/0	0/0	+++ /+++ (0)	0	1	1	1	1	/	/	0
	Geometridae	---/---	-/0 (0)	0/0	1	2	3	3	2/3	bp/four.gaul	/	0
	Lasiocampidae	0/0	0/0	0/0	1	1	1	1	1	/	/	0
	Lymantriidae	0/---	---/--- (-)	0/0	1/2	1	2	3	3	bp/hp	/	0
	Noctuidae	-/---	0/0	0/-	1	2/3	3	2/3	2	four.gaul	bp	0
	Notodontidae	0/---	--/-- (0)	0/0	1	1	2	2	2	bp	/	0
	Sphingidae	0/0	0/0	0/0	1	1	1	1	1	/	/	0
Préferendum d'habitat	Espèces de milieux ouverts	-/-- (0)	-/ (0)	0/0	1	1	2/3	2	2	bp	/	0 (-)
	Espèces forestières	--/---	-/-- (0)	0/0	1	1	2	2	2	bp	/	0
	Espèces eurytopes	-/--	0/0	0/0	1	2	3	3	2	four.gaul	/	0 (-)
Préferendum vis à vis du type de plante-hôte	Espèce sur ligneux	--/---	-/ (0)	0/0	1	2	3	3	3	bp	/	0
	Espèces sur herbacées	-/ (0)	0/0	0/0	1	2	3	2/3	1/2	four.gaul	/	0 (-)
	Espèces généralistes	--/--- (0)	0/0	0/0	1	1/2	2	2	2	four.gaul	/	0
	Espèces lichenophages	0/0	0/0	0/0	1/2	1	1/2	1/2	1/2	/	/	0
	Espèces détritivores	0/0	0/0	0/0	1	2	2	1/2	1/2	/	/	0
Degré de polyphagie	Espèces monophages	--/---	-/--- (0)	0/0	1	1	2	2	2	bp	/	0
	Espèces oligophages	--/-- (-)	0/0	0/0	1	2	3	2/3	2/3	four.gaul	bp	0 (+)
	Espèces polyphages	-/---	0/0	0/0	1	2	3	2/3	2/3	four.gaul	/	0
Stade hivernant	Stade œuf	--/--- (-)	-/---	0/0	1	1	2	2	2	bp	/	0
	Stade chenille	-/-	0/0	0/0	1	2	3	2/3	2/3	four.gaul	/	0
	Stade nymphe	--/---	0/0	0/0	1	2	3	3	3	four.gaul	/	0 (+)
Envergure moyenne		0	--	0/0	2/3	1	1/2	2	2	/	/	-

Tableau 34 : Représentation des réponses à la coupe des espèces et groupes d'espèces (selon la famille et les traits écologiques et biologiques) basées sur l'abondance (pour les groupes, la richesse spécifique évolue dans le même sens sauf indication). Les variations d'abondance entre stades ont été testées par test de Kruskal-Wallis et observation des moyennes pour les espèces ; par ANOVA et test de comparaison multiples des moyennes pour les groupes d'espèces. $P < 0,05$. Les sigles suivant les espèces correspondent à leur traits écologiques et biologiques (cf. Annexe 3) et à leur envergure moyenne (en mm). Les lettres correspondent dans l'ordre : au prefendum d'habitat, au type de plante-hôte consommée, à la spécialisation trophique et au stade hivernant.



IV.2 Réponses des communautés de Lépidoptères nocturnes aux coupes et au cycle de futaie régulière

Dans les parties suivantes, nous avons basé la discussion sur les réponses de richesse et d'abondance au niveau du relevé. L'effet du stade sylvicole sur ces variables est corrigé par l'effet de la date de piégeage et par celui de l'interaction entre cette date et l'effet "stade ou type de peuplement", et nous considérons, compte tenu des remarques faites dans la partie précédente (IV.1.1.2.2), qu'il est préférable de prendre en compte ces interactions. L'essentiel des résultats est synthétisé dans le Tableau 33, le Tableau 34 et le Tableau 35.

IV.2.1 Quel est l'impact à court terme de la coupe d'ensemencement ?

IV.2.1.1 La coupe d'ensemencement modifie fortement la diversité et la composition locales des communautés de Lépidoptères

La coupe d'ensemencement constitue à court terme une perturbation qui a pour effet de diminuer assez fortement la richesse spécifique (locale et sur l'ensemble des sites) (diminution de 58 % de la richesse par relevé) et l'abondance (diminution de 75 %) des Lépidoptères nocturnes. Cet impact négatif n'est visible qu'à très court terme, au stade de régénération, au maximum 4 ans après la coupe mais ne l'est plus au stade de fourrés-gaulis où richesse spécifique et abondance sont revenues à leur niveau d'avant coupe.

Nous pouvons ainsi accepter l'hypothèse **H1.1 : "la coupe d'ensemencement (et les coupes secondaires de régénération suivantes) diminue à court terme (jusqu'à 30 ans environ après la coupe) la richesse et l'abondance des Lépidoptères nocturnes"**.

Malgré les différences de types de forêts, de familles étudiées et de conditions de régénération après la coupe, cette diminution est semblable à celle observée dans d'autres études après une coupe rase. En forêt tropicale, peu d'études portent sur l'impact des coupes rases, mais les résultats d'Intachat *et al.* (1997) en Malaisie sur les Geometridae et de Fermon *et al.* (2000) sur les Rhopalocères Nymphalidae de Côte d'Ivoire montrent une diminution de la richesse et/ou de l'abondance, respectivement 24 et 5 ans après la coupe. En forêt boréale d'épicéa, les macro-Hétérocères (Geometridae seulement, ou couplés avec les Noctuidae et les Lasiocampidae) subissent jusqu'à 4 ans après la coupe une diminution de leurs richesses et abondance (Atlegrim et Sjoberg, 1996b ; Thomas, 2002 ; Mönkkonen et Mutanen, 2003). Dans une forêt de chêne d'Amérique du Nord, Summerville et Crist (2002) observent la même diminution 15 à 20 ans après la coupe rase. Pour les deux types de coupes (rase et

d'ensemencement), les diminutions d'abondance observées à très court terme sont quasiment équivalentes : baisse de 75 % des individus pour la coupe d'ensemencement et baisse de 80 à 94 % pour la coupe rase (Atlegrim et Sjoberg, 1996b ; Thomas, 2002 ; Mönkkonen et Mutanen, 2003). Par contre, la diminution de richesse spécifique est légèrement plus forte après la coupe d'ensemencement : baisse de 50 % environ contre 30 à 40 % pour la coupe rase (Thomas, 2002 ; Mönkkonen et Mutanen, 2003). Plus tardivement après la coupe, soit 15 à 20 ans après, Summerville et Crist, 2002 n'observent qu'une diminution de 25 % de la richesse et de 20 à 45 % de l'abondance selon la saison de capture. Il est possible que dans leur cas l'effet quelques années après la coupe était plus fort mais que la richesse et l'abondance aient commencé à remonter, sans retrouver encore leur niveau d'avant coupe. Dans notre cas, au stade de fourrés-gaulis, soit 30 ans environ après la coupe d'ensemencement ou 15 à 20 ans après la dernière coupe de régénération, la richesse et l'abondance ne sont plus significativement différentes de celles avant coupe, bien que légèrement inférieures. La vitesse de récupération des valeurs initiales pourrait donc dépendre de la vitesse de régénération du peuplement forestier après la coupe.

La diminution de richesse et d'abondance s'accompagne d'une modification de la composition globale en espèces. La composition au stade de régénération est significativement différente de celle d'avant coupe ; de plus, elle le reste au stade de fourrés-gaulis tout en étant distincte de celle du stade précédent. Les changements de composition sont liés à peu d'espèces : 61 % des 93 espèces analysées ne voient pas leur abondance varier entre le stade d'avant coupe et les deux suivants. Les changements de composition se traduisent, dans la trentaine d'années après la coupe, par l'apparition de 4 espèces seulement et par la diminution de l'abondance de 17 des espèces analysées.

Nous pouvons par conséquent accepter également l'hypothèse **H1.2** : "**la coupe d'ensemencement modifie la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes**".

Une modification de la composition suite à la coupe rase est aussi observée en forêt tropicale (Intachat *et al.*, 1997), boréale (Thomas, 2002) ou tempérée (Summerville et Crist, 2002). Thomas (2002) montre que l'assemblage des Geometridae de peuplements témoins non coupés diffère de celui de peuplements coupés ras de 24 à 51 % seulement, selon l'indice de dissimilarité utilisé. Dans notre cas, l'assemblage au stade de régénération diffère fortement de celui d'avant coupe (de 71 à 73 % selon l'indice) et un peu moins au stade de fourrés-gaulis (de 62 à 68 %).

Les diminutions de richesse et d'abondance totales concernent non seulement l'ensemble de la communauté, mais aussi la moitié des familles et quasiment tous les groupes écologiques et biologiques (cf. parties suivantes).

IV.2.1.2 La coupe affecte négativement la moitié des familles de macro-Hétérocères

La diminution de richesse et d'abondance totales observée suite à la coupe se traduit par la diminution de celle des familles de Geometridae, Noctuidae, Notodontidae et de Lymantriidae. Deux types de réponses à la coupe sont observés (cf. Tableau 34):

- Les Geometridae et les Noctuidae réagissent rapidement à la coupe : leurs richesse et abondance diminuent au stade de régénération et réaugmentent ensuite en fourrés-gaulis. La richesse des Geometridae est aussi plus affectée que celle des Noctuidae : elle diminue de 70 % pour les Geometridae contre 52 % chez les Noctuidae, et plus durablement : en fourrés-gaulis, la richesse des Geometridae reste encore inférieure à celle avant-coupe.
- Les Lymantriidae et Notodontidae réagissent plus lentement avec une diminution progressive jusqu'en fourrés-gaulis. Elles semblent donc être plus affectées par la disparition du couvert arboré.

Les réponses des familles diffèrent des résultats de Summerville et Crist (2002) en chênaie nord-américaine 15 à 20 après coupe rase. Ces auteurs observent que la richesse spécifique des Arctiidae diminue également et que les Notodontidae sont les plus sensibles. De plus, la richesse des Noctuidae est plus affectée que celle des Geometridae, contrairement à notre étude. Summerville *et al.* (2004) considèrent ainsi que les Notodontidae sont de meilleurs indicateurs de perturbation forestière que les Geometridae, ce que nos résultats ne confirment pas.

La diminution de la richesse et de l'abondance des Geometridae après coupe rase est mise en évidence par d'autres travaux en forêt boréale (Atlegrim et Sjoberg, 1996b ; Thomas, 2002). Par ailleurs, la forte sensibilité de cette famille à la coupe d'ensemencement est en accord avec d'autres études en forêts tropicales et tempérées qui considèrent que les Geometridae sont un bon indicateur du degré de perturbation forestière, en particulier à cause de leur faible aptitude au vol et de leur grande fidélité vis-à-vis de leur habitat (Holloway, 1985 ; Usher et Keiller, 1998 ; Intachat et Holloway, 2000).

IV.2.1.3 La coupe d'ensemencement affecte négativement quasiment tous les groupes écologiques et biologiques

Suite à la coupe d'ensemencement, au stade de régénération, les diminutions de richesse et d'abondance de l'ensemble des Lépidoptères nocturnes concernent aussi quasiment tous les groupes écologiques et biologiques. Avant d'aborder la réponse de chaque groupe, rappelons

que certains traits sont corrélés entre eux (ce qui permet par ailleurs d'établir des stratégies d'espèces). Ainsi, nous pouvons observer les liens suivants :

- les espèces forestières sont surtout liées aux ligneux, alors que les espèces de milieux ouverts sont surtout liées aux herbacées ;
- les espèces généralistes pour le type de plante-hôte et les lichénophages sont surtout eurytopes et les deux groupes sont polyphages ;
- les espèces détritivores sont surtout forestières ;
- les espèces lichénophages hivernent surtout au stade de chenille ...

Il n'est donc pas étonnant que certains groupes écologiques répondent de manière similaire, sans que l'on puisse attribuer préférentiellement le patron observé à l'un ou l'autre des traits d'espèces.

IV.2.1.3.1 La coupe affecte particulièrement les espèces forestières

La coupe d'ensemencement a un effet négatif sur la richesse et l'abondance de tous les groupes écologiques basés sur le *preferendum* d'habitat. Ainsi, l'hypothèse **H1.3** émise d'après Heliovaara et Väisänen (1984) : **"la coupe d'ensemencement défavorise à court terme les espèces forestières et favorise ou n'affecte pas les espèces eurytopes et de milieux ouverts"** n'est donc qu'en partie vérifiée.

Néanmoins, il existe un gradient d'intensité et de vitesse de réponse, avec par ordre d'impact décroissant : le groupe des espèces forestières, celui des espèces de milieux ouverts et celui des espèces eurytopes. Le dernier retrouve ses niveaux de richesse et d'abondance d'avant coupe en fourrés-gaulis, contrairement aux deux autres qui ne les retrouvent qu'en bas-perchis. Aussi, l'effet est plus marqué chez les espèces forestières que chez les espèces de milieux ouverts.

Ces résultats se retrouvent en partie lors de l'analyse par espèce. En effet, la moitié des espèces affectées négativement sont forestières, et l'autre moitié sont eurytopes ou de milieux ouverts.

L'hypothèse selon laquelle les espèces de milieux ouverts seraient favorisées par l'ouverture du milieu n'est pas totalement confirmée : l'abondance et la richesse de ce groupe diminuent après la coupe et une seule espèce de ce groupe, *Xestia xantographa*, est favorisée. Même le groupe des espèces eurytopes est défavorisé, bien que 3 espèces soient favorisées (*Alcis repandata*, *Elaphria venustula* et *Xestia baja*). En dépit de l'ouverture du milieu, il est difficile d'expliquer pourquoi les espèces de milieux ouverts répondent négativement.

Nous pouvons donc reformuler une nouvelle hypothèse : "la coupe d'ensemencement affecte tous les groupes d'espèces basés sur le *preferendum* d'habitat mais davantage celui des espèces forestières". En forêt tropicale, d'autres études indiquent que les coupes sélectives affectent les espèces les plus spécialisées au niveau de l'habitat (Fermon *et al.*, 2000 ; Hamer *et al.*, 2003). Cependant, en forêt tempérée, le peu d'études cherchant la réponse des groupes basés sur le *preferendum* d'habitat à une perturbation ne permet pas de confirmer ces observations.

IV.2.1.3.2 La coupe affecte particulièrement les espèces liées aux ligneux et celles généralistes pour le type de plante-hôte

La coupe d'ensemencement n'a pas les mêmes effets à court terme sur tous les groupes d'espèces basées sur le type de plante-hôte. La richesse et l'abondance de tous les groupes diminuent sauf celui des espèces lichénophages et des espèces détritivores. L'hypothèse **H1.4** : **"la coupe d'ensemencement défavorise à court terme les espèces liées aux ligneux, détritivores et lichénophages, elle n'affecte pas les espèces liées aux herbacées et généralistes pour le type de plante-hôte consommée"** n'est donc qu'en partie confirmée.

Néanmoins, parmi les groupes trophiques défavorisés par la coupe d'ensemencement, celui des espèces liées aux herbacées est le moins affecté, suivi des espèces généralistes. Les espèces liées aux ligneux sont les plus affectées en intensité et en durée (jusqu'au stade fourrés-gaulis). L'analyse des variations d'abondance par espèce confirme ces résultats : les espèces apparaissant après la coupe ou caractéristiques des deux stades après coupe sont plutôt généralistes ou liées aux herbacées, alors que les espèces défavorisées sont plutôt liées aux ligneux.

Notre hypothèse de départ est basée sur les observations de Summerville et Crist (2002) suite à une coupe rase en chênaie nord-américaine. Ces auteurs font l'hypothèse que les réponses des groupes trophiques sont liées aux modifications de l'abondance et de la composition des plantes-hôtes suite à la coupe. Contrairement à leurs résultats, la coupe d'ensemencement affecte également les espèces liées aux herbacées et généralistes mais pas les espèces lichénophages et détritivores. Il est difficile d'expliquer pourquoi les espèces liées aux herbacées ne répondent pas de manière positive à la coupe, car consécutivement le recouvrement de la strate herbacée augmente (Tableau 26).

Nous ne possédons aucune donnée sur les variations d'abondance et d'occurrence des lichens après la coupe d'ensemencement. Il est possible que le maintien d'arbres âgés au cours du stade de régénération et la présence de semis déjà bien développés au stade de fourrés-gaulis

soient suffisants pour maintenir le faible nombre d'espèces et d'individus lichénophages (cf. partie IV.4.4.3).

Contrairement à la coupe rase, le couvert ligneux (strate arborescente ou arbustive) n'est jamais complètement supprimé et l'apport de feuilles mortes en particulier de chêne peut permettre le maintien des quelques espèces détritivores (7 espèces de la sous-famille des *Hermiinae*, famille des *Noctuidae*) se nourrissant sur les feuilles en décomposition de cette essence forestière.

En conclusion, nous pouvons reformuler une nouvelle hypothèse : "en partie seulement à cause de la modification de la ressource trophique disponible, la coupe d'ensemencement affecte négativement les espèces liées aux ligneux, les généralistes vis-à-vis du type de plante-hôte consommée et même celles liées aux herbacées, mais son effet est nul sur les lichénophages et les détritivores".

IV.2.1.3.3 La coupe affecte particulièrement les espèces monophages

La coupe d'ensemencement entraîne à court terme la diminution de la richesse et de l'abondance des trois groupes d'espèces basés sur le degré de spécialisation trophique. Cependant, les espèces monophages sont les plus affectées car, contrairement aux espèces oligo- et polyphages, leur richesse et leur abondance sont encore, en fourrés-gaulis, significativement inférieures à celles avant-coupe. De plus, leur richesse et leur abondance diminuent respectivement de 65 et 80 % après la coupe contre 57 et 75 % pour les espèces polyphages. Par conséquent, l'hypothèse **H1.5** émise sur ce trait à partir des théories des stratégies de traits d'espèces (cf. partie I.5.3) : "**la coupe d'ensemencement défavorise à court terme les espèces plutôt monophages et favorise les espèces polyphages**" n'est qu'en partie vérifiée.

Par ailleurs, au niveau des espèces, toutes celles qui sont favorisées après la coupe sont polyphages, mais la grande majorité de celles qui sont défavorisées le sont également (seulement 3 espèces sont mono- ou oligophages). Il en est de même pour les espèces identifiées comme caractéristiques des stades avant ou après coupe.

Pour les espèces liées aux ligneux seulement, Summerville et Crist (2002) observent également que la coupe rase affecte le nombre d'espèces mono-, oligo- et polyphages. Cependant, à la différence de nos résultats, ils n'observent pas un impact plus important de la coupe sur les espèces monophages que sur les polyphages (il y a peu d'oligophages dans son jeu de données). D'après MacArthur (1955) (in Leps *et al.*, 1998), l'abondance des espèces polyphages devrait pourtant être relativement stable après une perturbation car, compte tenu

de leur capacité à se nourrir sur un grand nombre d'espèces végétales, ces espèces seraient moins affectées par un déclin brutal d'une partie de leur ressource trophique.

En conclusion, nous pouvons reformuler une nouvelle hypothèse : "la coupe d'ensemencement affecte négativement toutes les espèces selon leur degré de spécialisation trophique avec toutefois un effet plus marqué sur les espèces monophages, en accord avec les théories des traits d'espèces".

IV.2.1.3.4 La coupe affecte essentiellement les espèces hivernant au stade d'œuf

La réponse des groupes d'espèces basés sur le stade biologique hivernant ressemble aux précédentes. Précisons tout d'abord que le jeu de données ne contient pas d'espèces hivernant au stade adulte. Par conséquent **l'hypothèse H1.6 : "La coupe d'ensemencement favorise à court terme les espèces hivernant au stade adulte"** émise par Brown (1985) n'a pas pu être testée.

Pour les trois autres groupes d'espèces, la richesse et l'abondance sont affectées négativement par la coupe d'ensemencement au stade de régénération. Les espèces hivernant au stade d'œuf sont néanmoins les plus affectées, à la fois en intensité (pour l'abondance) et en durée (la richesse et l'abondance de ce groupe sont encore, en fourrés-gaulis, significativement inférieures au stade d'avant coupe). Pour les deux autres groupes, les valeurs de richesse et d'abondance en fourrés-gaulis sont redevenues quasiment identiques à celles d'origine. On peut donc classer ces espèces en fonction de leur sensibilité à la coupe : les espèces hivernant au stade d'œuf sont les plus affectées suivi des espèces hivernant au stade de nymphe puis de celles hivernant au stade de chenille.

Au niveau des espèces, trois parmi les quatre favorisées par la coupe (i.e. apparaissant consécutivement) hivernent au stade de chenille, ce qui confirmerait l'impact négatif plus faible sur ce groupe d'espèces.

Par le piétinement des chenilles et des nymphes dans la litière ou par la mort et l'exportation des arbres coupés servant de refuge à certaines chenilles et de support aux œufs (cependant, tout n'est pas exporté et les billes et les rémanents de houppier peuvent rester à l'intérieur ou en bordure de parcelle pendant un temps assez long), les trois stades de développement pourraient être sensibles à la coupe qui a lieu pendant l'hiver. Au printemps suivant la coupe, l'absence des arbres-hôtes ou leur réduction devrait moins pénaliser, voire favoriser, les espèces aptes à coloniser rapidement un milieu plus favorable. Ces espèces seraient celles dont l'activité post-hivernale reprend au stade adulte ou de chenille à un stade assez avancé

(i.e. 4^{ième} au 6^{ième} stade larvaire selon l'espèce, cependant moins mobile qu'un individu adulte), c'est-à-dire celles qui hivernent au stade de nymphe et de chenille. Fraser et Lawton (1994) indiquent que les espèces à large amplitude écologique (en l'occurrence, celles capables de changer d'hôte et d'élargir leur aire de distribution avec l'enrésinement des forêts) contiennent une plus grande proportion d'espèces hivernant au stade d'œuf et dont la chenille émerge tôt dans l'année. Cependant, la jeune chenille émergeant directement de l'œuf risque davantage de ne pas atteindre sa plante-hôte qu'une chenille plus âgée¹¹ ou qu'un adulte.

En conclusion, d'après nos résultats, nous émettrions la nouvelle hypothèse suivante : "la coupe d'ensemencement affecte négativement tous les groupes d'espèces basés sur leur stade hivernant et plus particulièrement celui des espèces hivernant au stade d'œuf en raison de la faible mobilité de la chenille qui en émerge".

IV.2.1.3.5 La coupe ne modifie pas immédiatement la taille moyenne des individus

A très court terme (i.e. au stade de régénération), la coupe n'entraîne pas d'augmentation de l'envergure moyenne des individus de la communauté, contrairement à notre hypothèse : **H1.7 : "la coupe d'ensemencement favorise les espèces dispersives à grande envergure alaire"**. Cette envergure diminue même au stade de fourrés-gaulis. De plus, l'interprétation des analyses par espèce n'indique pas que les espèces favorisées par la coupe sont particulièrement plus grandes que celles qui sont défavorisées. Aucune étude n'aborde, à notre connaissance, le lien entre perturbation et envergure chez les Lépidoptères nocturnes et ne pourrait confirmer ces résultats.

L'hypothèse formulée *a priori* est basée sur l'observation de Nieminen (1996b), en Finlande, où les espèces de plus grande envergure alaire volent plus fréquemment d'îles en îles que celles d'envergure plus petite. Dans notre cas, il est vraisemblable que ce critère renseigne mal la capacité des espèces à la dispersion et à la colonisation de nouveaux milieux, ou que les stades après coupe (régénération et fourrés-gaulis) soient peu propices à la colonisation de nouveaux individus.

La diminution de l'envergure moyenne au stade de fourrés-gaulis, qui est un des plus denses (Tableau 26) surtout au niveau du feuillage, pourrait aussi être liée au faible volume de vol disponible dans ce compartiment forestier (J. Lhonoré com. pers.) (cf. partie IV.3.3).

¹¹ Le dernier stade larvaire (ou instar) correspond en général à une phase où la chenille est très mobile, parcourant parfois de longues distances pour trouver un lieu propice à la nymphose (Carter et Hargreaves, 1988).

IV.2.1.3.6 Conclusion sur la réponse des groupes écologiques et biologiques à l'effet à court terme de la coupe d'ensemencement

Mis à part les espèces lichénophages et détritivores, tous les groupes écologiques et biologiques étudiés, ainsi que la moitié des familles de macro-Hétérocères, réagissent négativement à la coupe d'ensemencement à court terme, à la fois en abondance et en richesse spécifique. Cette relative homogénéité dans la réponse des groupes et des familles pourrait indiquer l'effet prépondérant d'un facteur limitant (ou d'une interaction de facteurs limitants) pour la communauté de Lépidoptères nocturnes, indépendamment des stratégies de traits d'espèces (cf. partie IV.3.2). Ce facteur limitant pourrait correspondre à la modification profonde du peuplement forestier suite à la coupe, notamment à travers des conditions climatiques plus extrêmes, une augmentation de la pression de prédation ou de parasitisme, ou par la destruction de l'habitat des organismes hivernant par l'exploitation forestière.

IV.2.2 Les communautés évoluent-elles au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière ?

IV.2.2.1 La richesse, l'abondance et la composition globales en espèces évoluent le long du cycle sylvicole

La coupe d'ensemencement initie un cycle sylvicole au cours duquel évoluent la richesse, l'abondance et la composition globale en espèces. La richesse et l'abondance ont un profil d'évolution (ou successional) plutôt intermédiaire, c'est-à-dire qu'elles augmentent depuis le stade de régénération jusqu'aux stades intermédiaires de perchis, puis entament une diminution (non significative) jusqu'en jeune futaie. Par conséquent, l'hypothèse **H2.1 : "la richesse et l'abondance des Lépidoptères nocturnes augmentent progressivement au cours du cycle"** n'est pas vérifiée à cause de la tendance à la diminution après le stade des hauts-perchis.

La composition en espèces évolue d'abord rapidement jusqu'au stade de bas-perchis, puis plus lentement jusqu'en jeune futaie. Cela se traduit par un changement d'abondance de seulement 17 espèces (18 % des espèces étudiées) (Tableau 35) : 3 seulement ont un profil précoce (i.e. l'abondance est maximale en fourrés-gaulis puis décroît), 6 présentent un profil intermédiaire et 8 ont un profil tardif (i.e. l'abondance augmente jusqu'en jeune futaie). L'analyse par IndVal montre que peu d'espèces sont caractéristiques de chaque stade. De plus, seuls les stades précoces (régénération et fourrés-gaulis) contiennent des espèces qui leur sont fortement associées (i.e. qui ont leur valeur indicatrice maximale dans ceux-ci).

L'hypothèse **H2.2 : " la composition des communautés évolue au cours du cycle"** est donc vérifiée.

Les profils d'évolution de la richesse et de l'abondance sont semblables à ceux observés dans les études à l'origine de nos hypothèses mais qui ont lieu dans des contextes différents. Pour l'ensemble des Hétéroptères et des Coléoptères, l'évolution de la diversité depuis l'abandon d'un terrain arable à un terrain boisé mixte (chêne, hêtre et bouleau) suit le même profil d'évolution mais sur une période plus courte (60 ans environ) (Southwood *et al.*, 1979). La richesse spécifique et l'abondance des Lépidoptères Hétérocères diurnes augmentent aussi régulièrement depuis le début de la réhabilitation d'une carrière jusqu'au stade boisé adulte (âge non indiqué mais supérieur à 30 ans et vraisemblablement assez jeune) (Holl, 1996). Dans les Alpes suisses, lors de l'abandon de prairies de fauche, Erhardt et Thomas (1991) observent la même augmentation de la richesse des Géomètres diurnes des stades jeunes jusqu'au stade buissonnant, puis une diminution avec la fermeture du peuplement jusqu'au stade adulte à sapins (et hormis le stade à Aulne vert qui est particulièrement défavorable à la biodiversité ; cf. Anthelme *et al.*, 2001, 2003). Ces études réalisées sur des successions secondaires montrent donc la même augmentation de la diversité, au moins jusqu'aux stades intermédiaires de fermeture du milieu. Southwood *et al.* (1979), et surtout Holl (1996) pour les Hétérocères diurnes, observent également une évolution progressive de la composition de la communauté. Aucune étude réalisée dans un contexte exclusivement forestier ne permet donc, à notre connaissance, d'infirmer ou de confirmer nos résultats.

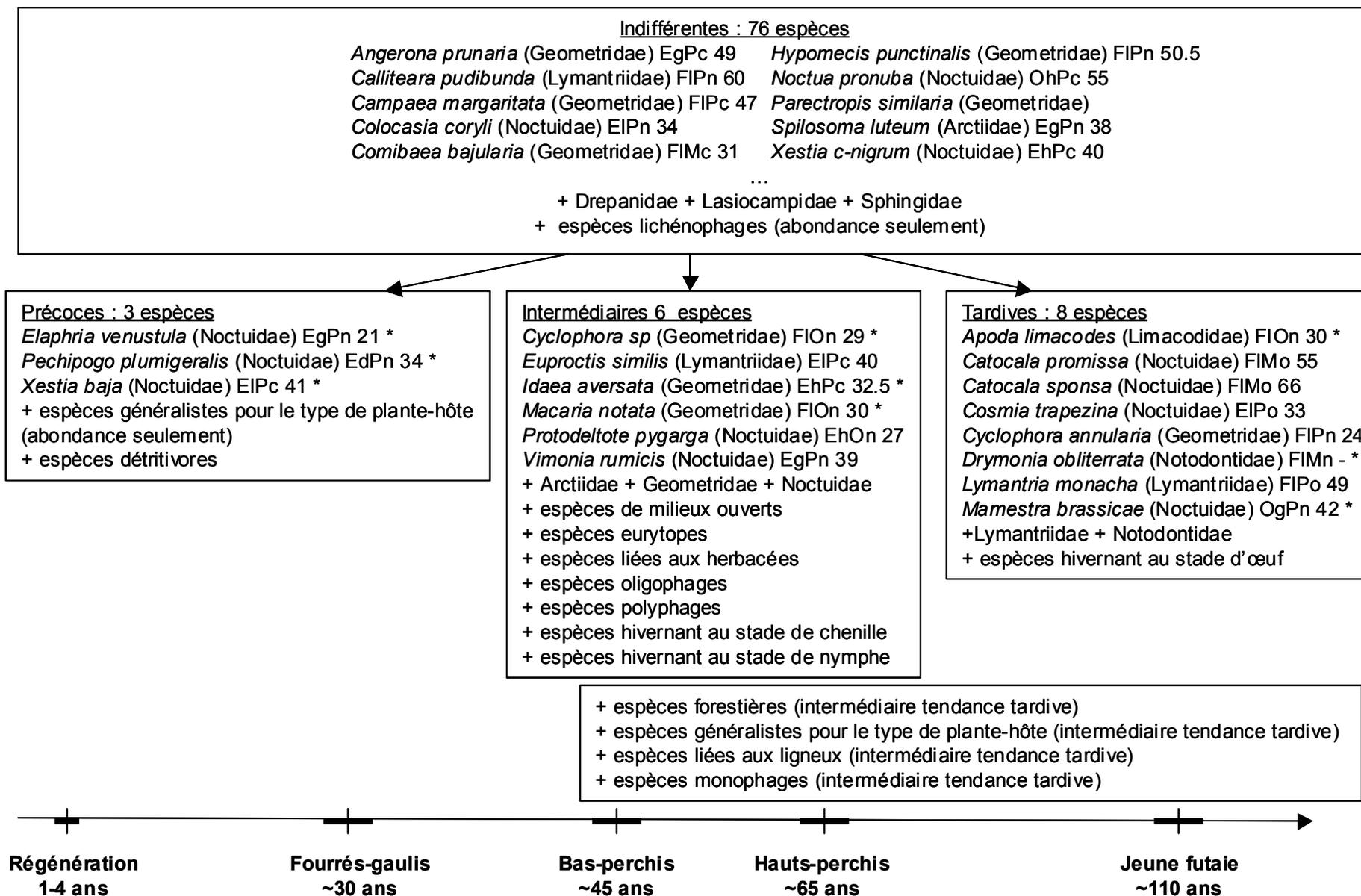
IV.2.2.2 La structure de la communauté évolue au cours du cycle sylvicole

IV.2.2.2.1 Les familles répondent différemment au cycle sylvicole

Parmi les 8 familles de Macro-Hétérocères étudiées, 3 ne varient pas en richesse et abondance le long du cycle : les Drepanidae, les Lasiocampidae et les Sphingidae. Il s'agit des familles les moins riches et les moins abondantes.

Les autres familles évoluent en richesse et abondance avec, approximativement, un profil successional similaire à celui observé pour la communauté entière. Selon les familles, le maximum atteint dans les stades intermédiaires de perchis est suivi d'une diminution ou non. Les Lymantriidae et les Notodontidae, ont un profil plus tardif, c'est-à-dire que leur richesse se maintient après les stades de perchis et leur abondance continue d'augmenter jusqu'au stade de jeune futaie. Les Arctiidae, les Geometridae, et en particulier les Noctuidae augmentent en richesse et en abondance jusqu'aux stades intermédiaires de perchis puis entament une diminution jusqu'en jeune futaie. Les diminutions de richesse et d'abondance après les stades de bas- ou hauts-perchis sont plus marquées chez les Noctuidae (diminution significative) que chez les Geometridae.

Tableau 35 : Représentation des profils successionnels des espèces et groupes d'espèces (selon la famille et les traits écologiques et biologiques) basés sur l'abondance (pour les groupes, la richesse spécifique évolue dans le même sens sauf indication). Les variations d'abondance entre stades ont été testées par test de Kruskal-Wallis et observation des moyennes pour les espèces ; ANOVA et test de comparaisons multiples des moyennes pour les groupes d'espèces. $P < 0,05$. Les espèces suivies d'une astérisque sont également caractéristiques de ces stades ou regroupement de stades. Les sigles suivant les espèces correspondent à leur traits écologiques et biologiques (cf. Annexe 3) et à leur envergure moyenne (en mm). Les lettres correspondent dans l'ordre : au préfendum d'habitat, au type de plante-hôte consommée, à la spécialisation trophique et au stade hivernant.



IV.2.2.2 Les espèces forestières sont plus tardives que les autres

Les profils successionnels de richesse et d'abondance des 3 groupes d'espèces basés sur le *preferendum* d'habitat sont voisins entre eux et similaires à celui de l'ensemble des Lépidoptères nocturnes. Cependant, il est nuancé selon le groupe. Les espèces de milieux ouverts et les eurytopes ont un profil intermédiaire ; les forestières ont un profil plus tardif (leur richesse et leur abondance se maintiennent depuis les bas-perchis jusqu'en jeune futaie).

L'hypothèse H2.3 : **"les espèces forestières sont favorisées au cours du cycle, les espèces de milieux ouverts sont défavorisées et les espèces eurytopes sont peu ou pas affectées"** n'est donc confirmée que pour les espèces forestières.

Les analyses par espèce tendent à confirmer ces résultats : les quelques espèces précoces et caractéristiques des stades jeunes sont eurytopes ou de milieux ouverts, les espèces intermédiaires ou caractéristiques des perchis sont eurytopes ou forestières et les espèces tardives ou caractéristiques de jeune futaie sont pour la plupart forestières. Le vieillissement du peuplement semble donc entraîner l'augmentation de la proportion d'espèces forestières.

Ce résultat est retrouvé par Erhardt (1985) et Erhardt et Thomas (1991) après abandon de prairies de fauche en Suisse pour les Géomètres seulement : le nombre d'espèces sténotopes (leur type habitat n'est pas indiqué) augmente au cours de la succession jusqu'au stade de climax à *Picea abies*, alors que celui des espèces eurytopes diminue à partir des stades intermédiaires de bois ouverts.

IV.2.2.3 Les espèces liées aux ligneux ont un profil plus tardif

Selon le type de plante-hôte consommée, la richesse et l'abondance des groupes évoluent différemment au cours du cycle sylvicole. Les espèces lichénophages ont un profil successional indifférent bien qu'un maximum de richesse ou d'abondance soit atteint au stade de bas-perchis. Les espèces détritvives ont un profil plutôt précoce avec un maximum en fourrés-gaulis, suivi d'une tendance à la diminution jusqu'en haut-perchis puis plus faiblement jusqu'en jeune futaie. Les espèces liées aux herbacées ont un profil intermédiaire avec un maximum en bas-perchis suivi d'une diminution significative jusqu'en jeune futaie. Les espèces généralistes et celles liées aux ligneux ont un profil plus tardif avec un maximum atteint en bas-perchis, quasiment maintenu jusqu'en jeune futaie.

Par conséquent, l'hypothèse H2.4 : **"les espèces liées aux ligneux et les espèces lichénophages sont favorisées au cours du cycle, les espèces liées aux herbacées sont défavorisées et les espèces généralistes pour le type de plante-hôte et détritvives ne sont"**

pas affectées" n'est confirmé que pour le groupe des espèces forestières. Les espèces lichénophages ne sont pas favorisées, les espèces liées aux herbacées ne sont défavorisées qu'à partir des hauts-perchis et les espèces généralistes et détritivores évoluent au cours du cycle.

L'analyse par espèce ne confirme qu'une partie de ces résultats : aucune espèce précoce n'est liée aux herbacées mais toutes les espèces tardives sont liées aux ligneux sauf une qui est généraliste pour le type de plante-hôte.

Aucune autre étude n'aborde, à notre connaissance, l'évolution des groupes de Lépidoptères nocturnes basés sur le type de plante-hôte consommée au cours d'une succession forestière. Par conséquent, nous ne pouvons pas discuter les patrons observés à la lumière d'autres résultats. Néanmoins, nous pouvons reformuler l'hypothèse suivante : "au cours de la première moitié du cycle de futaie régulière, les espèces liées aux ligneux et celles généralistes pour le type de plante-hôte sont favorisées. Les espèces liées aux herbacées, et dans une moindre mesure les espèces détritivores atteignent un maximum de richesse et d'abondance dans les stades intermédiaires. Enfin, les espèces lichénophages atteignent un minimum de richesse et d'abondance dans le stade précoce de fourrés-gaulis".

IV.2.2.2.4 Les espèces monophages ont un profil successional plus tardif

Les profils successionnels de la richesse et de l'abondance des groupes d'espèces basés sur le degré de polyphagie suivent la tendance observée pour l'ensemble des Lépidoptères nocturnes. Cependant, les espèces oligophages et polyphages ont un profil plus intermédiaire : le maximum en bas-perchis est suivi d'une légère diminution (non-significative) jusqu'en jeune futaie. Chez les espèces monophages, richesses et abondance restent plus constantes jusqu'en jeune futaie et ont un profil plus tardif.

Par conséquent, l'hypothèse **H2.5 : "les espèces plus monophages sont favorisées le long du cycle et les espèces polyphages sont défavorisées"** n'est vérifiée que pour les espèces monophages.

L'analyse par espèce va en partie dans le sens de notre hypothèse : les espèces précoces sont toutes polyphages et parmi les 8 espèces tardives 4 sont mono- ou oligophages. Les espèces intermédiaires sont quant à elles oligo- ou polyphages.

Ces derniers résultats vont dans le sens des hypothèses de Margalef (1968), Odum (1969), Brown (1985), Brown et Hyman (1986) et Steffan-Dewenter et Tschardtke (1997) qui

prédisent une augmentation de la spécialisation vis-à-vis de la plante-hôte au cours d'une succession secondaire. Par ailleurs, ces auteurs formulent leurs hypothèses à partir de l'évolution des abondances relatives. Nous pensons que seule l'étude des abondances absolues permet d'établir un patron de réponse fiable et réaliste.

L'augmentation du nombre et de l'abondance des espèces monophages jusqu'en bas-perchis puis leur maintien jusqu'en jeune futaie serait liée à l'augmentation de la proportion de la ressource stable constituée par les essences forestières (Southwood, 1976 ; Fraser, 1997). L'abondance des espèces monophages est également plus liée à la quantité de leur plante-hôte que les espèces oligo- et polyphages (Leps *et al.*, 1998). Les espèces monophages identifiées comme tardives (*Catocala promissa*, *C. sponsa* et *Drymonia obliterrata*) sont toutes liées au chêne, et l'abondance du feuillage de cette essence augmente au cours du cycle (indice de volume foliaire global IfvG ; cf. Tableau 26).

Les stratégies de défense des plantes contre les phytophages dépendent de leur type successional et de leur forme biologique. Pour se prévenir de l'herbivorie, les plantes annuelles, éphémères ou de début de succession produisent en général des composés très toxiques mais peu coûteux en énergie, alors que les plantes pérennes, plus stables dans le temps (et l'espace) comme les arbres, ont convergé vers la production de composés réduisant la digestibilité, coûteux en énergie (Feeny, 1976 ; Rhoades et Cates, 1976 ; Schowalter et Lowman, 1999). L'adaptation au premier groupe d'espèces végétales devrait sélectionner des espèces spécialistes et l'adaptation au deuxième devrait sélectionner des espèces généralistes. En effet, chez les macro-Lépidoptères, Futuyma (1976) et Niemela *et al.* (1982) ont montré que les espèces liées aux herbacées sont plus spécialisées que celles liées aux arbres et arbustes. Ainsi, la proportion d'espèces monophages devrait être plus grande en début de cycle où le recouvrement herbacé est le plus élevé (stades de régénération, fourrés-gaulis et bas-perchis), mais ce n'est pas ce que nous observons. Par ailleurs, dans notre jeu de données, les espèces liées aux herbacées ont une proportion à peine plus élevée d'espèces mono- ou oligophages que celles liées aux ligneux (41 % contre 36 %).

IV.2.2.2.5 Profils des groupes d'espèces selon leur stade hivernant

L'hypothèse **H2.6** : "les espèces hivernant au stade adulte sont favorisées au cours du cycle" n'a pu être testée à cause de l'absence d'espèces hivernant au stade adulte dans notre jeu de données.

Les profils successionnels des espèces regroupées selon leur stade hivernant suivent la tendance observée pour l'ensemble des Lépidoptères nocturnes. Néanmoins, les espèces hivernant au stade de chenille ou de nymphe ont un profil plus intermédiaire, avec une légère

diminution (non significative) après un maximum en bas-perchis, alors que celles hivernant au stade d'œuf ont un profil plus tardif.

L'augmentation de l'hétérogénéité de la structure du peuplement et la fermeture du peuplement forestier pourraient bénéficier à la survie des individus quel que soit leur stade hivernant, ce qui expliquerait les patrons observés. En effet, les variations journalières de température et d'humidité sont tamponnées sous couvert forestier (Chen *et al.*, 1993 ; Aussenac, 2000), même si c'est sans doute moins vrai en hiver, sans le feuillage. Les œufs pourraient être mieux abrités des conditions climatiques défavorables et des prédateurs dans des peuplements plus âgés et plus hétérogènes ou comportant des arbres suffisamment vieux avec une écorce rugueuse fournissant un bon support aux œufs. En effet, certaines espèces comme *Epirrita autumnata* (Geometridae) préfèrent pondre leur œufs sur une surface rugueuse, sous un substrat quelconque ou dans les trous et fissures de l'écorce (Tammaru *et al.*, 1995). De plus, les œufs déposés sur les lichens (supposés être plus abondants sur les vieux arbres ; cf. Dettki et Esseen, 1998 ; Dettki et Esseen, 2003) pourraient être moins susceptibles de tomber, et ils pourraient être mieux protégés des prédateurs et de rudes conditions climatiques (Bylund, 1997). Ainsi, la surface rugueuse et complexe de l'écorce des arbres âgés, associée à une structure plus complexe et à un plus grand recouvrement en lichens pourrait expliquer la plus grande abondance et le plus grand nombre d'espèces hivernant au stade d'œuf dans les peuplements âgés comme en jeune futaie ou en ex-TSF.

IV.2.2.2.6 L'envergure moyenne augmente au cours du cycle

Après la diminution entre le stade de régénération et celui de fourrés-gaulis, l'envergure moyenne des individus augmente progressivement le long du cycle sylvicole jusqu'en haut-perchis puis plus faiblement jusqu'en jeune futaie. Ce résultat est donc en opposition nette avec l'hypothèse **H2.7 : "les espèces dispersives de grande envergure sont défavorisées et celles peu dispersives de petite envergure sont favorisées au cours du cycle sylvicole"**.

De plus, l'analyse par espèce n'indique pas que les espèces précoces sont plus grandes que les tardives, au contraire. Certaines des espèces parmi les plus grandes, *Catocala promissa* et *C. sponsa*, sont même des espèces tardives.

Comme précédemment développé (cf. IV.2.1.3.5), il est possible que l'envergure moyenne des individus renseigne mal la capacité de vol, mais elle serait plutôt liée au volume de vol disponible. Une nouvelle hypothèse serait donc que l'envergure moyenne évolue plutôt en fonction de la fermeture du peuplement forestier et de la densité en arbres et arbustes, ce qui correspond mieux à ce qui est observé. En effet, l'envergure moyenne est minimale dans le stade de fourrés-gaulis et secondairement de bas-perchis où les densités en tiges de diamètre

supérieur à 2,5 cm sont les plus élevées. L'envergure est maximale aux stades de régénération et de jeune futaie où les densités sont relativement faibles (Tableau 26).

IV.2.3 Comment se reconstituent les communautés après la coupe d'ensemencement ?

Au niveau global, la richesse et l'abondance des communautés de Lépidoptères retrouvent rapidement leur niveau d'avant coupe au stade de fourrés-gaulis au bout d'une trentaine d'années (cf. partie IV.2.1.1). Aucun des stades suivants ne dépasse les valeurs d'avant coupe, et en jeune futaie, vers 110 ans, richesse et abondance sont voisines de celles des ex-TSF. La composition en espèces évolue au cours du cycle sylvicole pour se rapprocher en jeune futaie de celle des ex-TSF (dissimilarité de composition entre les deux stades sylvicoles non significative par test ANOSIM).

Malgré les légères différences qui existent entre le stade d'avant coupe et celui de jeune futaie, on peut donc considérer que 110 ans après la coupe d'ensemencement, les communautés se sont quasiment reconstituées et les hypothèses **H3.1 : "la richesse et l'abondance ont retrouvé en jeune futaie leur niveau d'avant coupe"** et **H3.2 : "la composition en espèces redevient proche en jeune futaie de celle d'avant coupe"** peuvent être confirmées.

Parmi les espèces caractéristiques des peuplements matures (analyse IndVal), une seule espèce (*Lymantria monacha*) caractérise plus particulièrement les ex-TSF régularisés-gros-bois, c'est-à-dire qu'en jeune futaie, elle n'a pas retrouvé totalement son abondance d'avant coupe et/ou qu'elle y est moins fréquente.

Quasiment tous les groupes de traits écologiques et biologiques retrouvent leur richesse et leur abondance d'avant coupe rapidement au stade de fourrés-gaulis. Les espèces forestières, celles de milieux ouverts, celles associées aux ligneux, les monophages et celles hivernant au stade œuf ne retrouvent leur richesse et leur abondance d'origine qu'en bas-perchis. Ces groupes d'espèces, sauf celles de milieux ouverts, sont les plus affectés par la coupe d'ensemencement en intensité mais aussi en durée de reconstitution des effectifs initiaux. En jeune futaie, tous les groupes d'espèces ont retrouvé leur richesse et leur abondance d'avant coupe (différences non significatives entre les deux stades sylvicoles). Cependant, on peut y noter quelques tendances :

- les espèces de milieux ouverts, les espèces eurytopes et celles liées aux herbacées ont une richesse et une abondance qui tendent à être inférieures aux valeurs avant coupe ;
- les espèces oligophages et celles hivernant au stade de chenille ont une richesse et une abondance légèrement supérieures aux valeurs avant coupe.

Nous pouvons par conséquent nous attendre à ce que cette diminution ou cette augmentation se poursuivent dans la seconde partie du cycle de futaie régulière, mais ceci reste à confirmer.

De plus, l'envergure moyenne augmente régulièrement au cours de la première moitié du cycle. En jeune futaie, elle reste encore inférieure à celle d'avant coupe. Cette augmentation pourrait se poursuivre dans la seconde partie du cycle et l'envergure d'avant coupe serait retrouvée plus tardivement.

Par conséquent, seule la première partie de **l'hypothèse H3.3 : "Il n'y a pas de différence ou très peu quant aux traits des espèces, cependant, en jeune futaie, les espèces considérées comme sensibles (espèces forestières et à faible aptitude à la dispersion) sont moins nombreuses et/ou moins abondantes"** est vérifiée : même la richesse et l'abondance des espèces forestières ont réatteint, en jeune futaie, leur niveau d'avant coupe d'ensemencement. Si l'envergure moyenne des individus traduit bien la capacité de dispersion des espèces, ce sont les espèces les plus dispersives qui sont favorisées au cours du cycle, et celles-ci seraient donc plus nombreuses et/ou plus abondantes au stade avant coupe et au bout d'une centaine d'années, en jeune futaie (mais cf. partie IV.2.1.3.5).

Ces résultats ne sont pas surprenants étant données les structures et la physionomie proches des peuplements de jeune futaie et d'ex-TSF régularisés-gros-bois. Ces peuplements diffèrent surtout par leur proportion relative en charme et en hêtre : les ex-TSF sont plus riches en charme alors que les jeunes futaies sont plus riches en hêtre (plus fort volume foliaire IfvF, Tableau 26 et plus fort volume de bois, Chevalier, 2003). Les peuplements d'ex-TSF seraient aussi plus matures que ceux de jeune futaie.

Une trentaine d'années après abandon d'exploitation et réhabilitation d'une ancienne carrière, Holl (1996) montre que la richesse et l'abondance des Hétérocères diurnes sont quasiment revenues à leur niveau d'origine (i.e. dans un peuplement forestier feuillu, adulte et mélangé). La composition se rapproche de celle d'avant exploitation bien que les deux soient encore différenciées. Dans ce cas, la reconstitution des communautés d'Hétérocères diurnes est rapide: un peu plus d'une trentaine d'années (bien que l'âge exact ne soit pas indiqué par l'auteur). Cependant, les espèces d'avant exploitation les moins fréquentes ne sont pas retrouvées au bout de cette trentaine d'années. Notre analyse ne considère que l'abondance des espèces assez fréquentes, par conséquent nous ne pouvons pas comparer les résultats de Holl (1996) avec les nôtres.

IV.2.4 Quel est l'impact à court terme de la coupe d'éclaircie ?

IV.2.4.1 La coupe d'éclaircie ne modifie pas les communautés de Lépidoptères nocturnes

Au stade de bas-perchis, la première coupe d'éclaircie n'a pas d'effet sur la richesse et l'abondance totales, et elle modifie peu la composition en espèces de Lépidoptères nocturnes (dissimilarité de composition avant et après coupe non significative par test ANOSIM). Par conséquent, nous pouvons accepter les hypothèses **H4.1 : "La coupe d'éclaircie n'a pas d'influence ou peu sur la richesse et l'abondance globale des Lépidoptères Hétérocères"** et **H4.2 : "La coupe d'éclaircie modifie peu la composition de la communauté"**.

La seule modification significative a lieu au niveau des familles : la richesse et l'abondance des Drepanidae augmentent fortement après la coupe, et l'abondance des Noctuidae diminue légèrement mais de manière significative. Au niveau des espèces, une seule parmi les plus fréquentes (au niveau de l'ensemble des sites), *Timandra comae*, espèce de milieux ouverts dont la chenille polyphage se nourrit d'herbacées, voit son abondance augmenter fortement après la coupe.

Ces résultats rejoignent ceux déjà trouvés par ailleurs en forêt tropicale (Fermon *et al.*, 2000 ; Lewis, 2001 ; Hamer *et al.*, 2003 ; Dunn, 2004) ou boréale (Atlegrim et Sjoberg, 1996b) ou tempérée (Summerville et Crist, 2002).

IV.2.4.2 Vérification des hypothèses sur la réponse des groupes écologiques et biologiques à la coupe d'éclaircie

L'hypothèse **H4.3 : "En lien avec l'ouverture du sous-bois, la coupe d'éclaircie n'affecte pas les espèces eurytopes mais peut défavoriser les espèces forestières et favoriser les espèces de milieux ouverts"** est acceptée : aucun des groupes d'espèces n'est affecté. Cependant la seule espèce favorisée par la coupe est une espèce de milieux ouverts. Par ailleurs, les espèces constituant la famille favorisée des Drepanidae sont toutes eurytopes ou forestières.

L'hypothèse **H4.4 : "La coupe d'éclaircie ne défavorise que les espèces liées aux ligneux et peut favoriser des espèces liées aux herbacées ou généralistes"** est refusée : aucun des groupes d'espèces n'est affecté par la coupe. L'éclaircie provoquée par la coupe pourrait ne pas favoriser suffisamment les herbacées pour détecter une modification même légère des espèces qui leur sont associées. Seule *T. comae* apparaît. Nos relevés floristiques ne montrent pas de plus grandes abondances et fréquences de ses plantes-hôtes (*Rumex sp*, *Polygonum sp*, *Atriplex sp*, *Stellaria sp* ...) dans les peuplements de bas-perchis après éclaircie. Au contraire,

ces espèces y sont très peu présentes. Par ailleurs, les espèces constituant la famille favorisée des Drepanidae sont toutes associées aux ligneux.

L'hypothèse **H4.5** : "**La coupe d'éclaircie n'affecte pas les espèces mono-, oligo- ou polyphages**" est vérifiée : le nombre et l'abondance des espèces mono-, oligo- ou polyphages ne sont pas modifiées. Cependant, *T. comae* est polyphage et les espèces constituant la famille favorisée des Drepanidae sont pour la majorité mono- ou oligophages.

L'hypothèse **H4.6** : "**La coupe d'éclaircie n'affecte pas les espèces selon leur stade hivernant**" est vérifiée également. Cependant, *T. comae* hiverne au stade de chenille et les espèces constituant la famille favorisée des Drepanidae hivernent toutes au stade de nymphe.

L'hypothèse **H4.7** : "**La coupe d'éclaircie n'affecte pas ou favorise peu les espèces dispersive de grande envergure alaire**" est vérifiée : l'envergure moyenne n'est pas modifiée par la coupe.

En conclusion, il semble que les modifications du peuplement forestier induites par la coupe d'éclaircie ne soient pas assez importantes pour détecter des différences significatives de la richesse et de l'abondance totales et par groupes écologiques et biologiques.

IV.3 Discussion des patrons de réponse observés

Nos hypothèses sur les patrons de réponses à la coupe d'ensemencement et au cycle sylvicole ne sont pas vérifiées pour la quasi-totalité des groupes écologiques et biologiques. Notamment, nous observons les faits suivants :

- tous les groupes écologiques et biologiques étudiés sont défavorisés à très court terme par la coupe d'ensemencement ; par conséquent le stade de régénération constitue un stade particulier ;
- les réponses à la coupe d'ensemencement et au cycle sylvicole consécutif de la majorité des groupes écologiques et biologiques étudiés ne correspondent pas à celles attendues, néanmoins les tendances observées permettent de rassembler certains traits constitutifs de ces groupes selon les stratégies d'espèces généralement identifiées (cf. parties I.5.3 et IV.3.4).

Plusieurs hypothèses méthodologiques et biologiques peuvent expliquer ces résultats non attendus et sont détaillées dans les parties suivantes.

IV.3.1 Les groupes écologiques pourraient être mal renseignés

Le renseignement *a priori* des traits d'espèces pourrait ne pas être fiable, la littérature pouvant contenir de nombreuses inexactitudes pour certains traits d'espèces et certaines espèces (Fielding et Coulson, 1995). Pour la plupart des espèces et/ou des traits, ce renseignement est basé sur des observations naturalistes et non sur des études scientifiques.

De plus, des variations régionales de *preferendum* d'habitat, de plante-hôte et de spécialisation trophique peuvent exister. Par exemple, l'identité et le nombre (i.e. le degré de spécialisation trophique) des plantes consommées localement par une espèce sont mal connus. L'utilisation de la ressource trophique montre des variations considérables selon les zones géographiques. Des différences significatives dans la préférence des plantes-hôtes existent même entre populations apparemment proches (Fraser, 1997). Le degré de spécialisation à une ou plusieurs plantes-hôtes est également difficile à définir. Si la liste des plantes-hôtes possibles est aisément disponible, la définition du nombre de plantes-hôtes effectivement consommées localement dépend de leur disponibilité, c'est-à-dire de la composition floristique (Leps *et al.*, 1998). De même, le stade hivernant dépend du nombre effectif de générations, c'est-à-dire de la zone biogéographique, du climat local ou de celui de l'année (Chinery et Cuisin, 1994). La taille des individus pourrait également varier localement. En conséquence, les résultats concernant les traits des espèces sont à prendre avec précaution.

IV.3.2 Au stade de régénération : des résultats surprenants

La réponse négative à la coupe d'ensemencement à très court terme de l'ensemble des Lépidoptères et de certains groupes écologiques et biologiques est surprenante. Quasiment tous les groupes écologiques et biologiques sont défavorisés et ceux que nous supposions indifférents ou favorisés sont quand même négativement affectés (espèces de milieux ouverts ou eurytopes, espèces liées aux herbacées ou généralistes pour le type de plante-hôte, espèces polyphages). Leur réponse n'est pas reliée à l'ouverture du peuplement forestier, à la colonisation des aires de coupe par certaines herbacées et à leur plus forte richesse floristique. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces résultats :

- les groupes écologiques pourraient être mal renseignés (cf. partie précédente) ;
- la détectabilité est plus faible au stade de régénération ;
- les conditions micro-climatiques y seraient moins favorables ;
- la qualité du feuillage des semenciers âgés seraient de moins bonne qualité ;
- la pression exercée par les ennemis naturels pourrait y être particulièrement importante.

IV.3.2.1 La détectabilité est plus faible au stade de régénération

Nous avons vu que la probabilité de détection des espèces tend à être plus faible au stade de régénération que dans d'autres stades (détectabilité plus faible sur le site représentant ce stade mais pas significativement différente de celles observées sur les autres sites/stades ; cf. partie IV.1.1.1). Cette tendance pourrait expliquer le faible nombre d'espèces observées sur l'ensemble de la communauté et pour chaque groupe écologique ou biologique. Cette faible détectabilité pourrait résulter d'une prédation des adultes en vol autour du piège en fonctionnement plus importante que dans les autres stades. En effet, dans ce stade, l'ouverture du milieu rend le piège visible d'assez loin lorsqu'il est en marche, et certains prédateurs pourraient être attirés vers cette source lumineuse comme c'est, par exemple, le cas avec les chauves-souris chassant les nombreux insectes attirés par les éclairages urbains. De plus, les oiseaux insectivores, nombreux dans ce stade (cf. partie IV.3.2.4) pourraient, au crépuscule, chasser les Lépidoptères attirés autour des pièges, réduisant ainsi les captures.

IV.3.2.2 Les conditions micro-climatiques seraient moins favorables au stade de régénération

L'ouverture du peuplement forestier a pour effet de modifier les conditions climatiques locales du peuplement forestier : l'amplitude thermique augmente, les nuits sont plus froides, les journées sont plus chaudes, la vitesse du vent augmente, l'humidité relative de l'air diminue (Heliovaara et Väisänen, 1984 ; Chen *et al.*, 1993 ; Aussenac, 2000). Toutes ces conditions pourraient ne pas favoriser le vol des adultes la nuit et expliquer le faible nombre capturé. De plus, elles pourraient également affecter la survie des chenilles : à cause des températures plus élevées le jour et de la faible humidité relative, le risque de dessiccation augmente (Atlegrim et Sjoberg, 1996a). Si cette hypothèse peut expliquer la diminution de nombreux groupes après la coupe d'ensemencement, elle n'est pourtant pas suffisante pour expliquer la diminution du groupe des espèces de milieux ouverts.

IV.3.2.3 La qualité du feuillage pourrait être moins bonne sur les arbres âgés du stade de régénération

Les jeunes arbres et les plantes apparaissant suite à une perturbation investissent davantage dans la croissance que dans les composés de défenses (Schowalter, 1985 ; Schowalter et Lowman, 1999). De plus, la fermeture du peuplement forestier ou, au contraire, le stress provoqué par son ouverture soudaine peuvent entraîner une diminution de la qualité du feuillage (Mattson, 1980). Ces éléments, parmi d'autres, ont amené Lawton et McNeill (1979) à prédire des tailles de populations d'insectes phytophages plus élevées sur les plantes de début de succession que sur celles plus tardives. Par exemple, la densité des espèces mineuses

de micro-Lépidoptères sont plus abondantes sur les plantes herbacées de début de succession que sur les arbres (Godfray, 1985) et l'abondance de *Zeiraphera canadensis* (Tortricidae) décroît avec la fermeture et le vieillissement des peuplements d'épicéa, son arbre-hôte (Ostaf et Quiring, 2000).

Dans notre cas, ces éléments pourraient expliquer les faibles richesses et abondances observées, en particulier celles des espèces liées aux ligneux, au stade de régénération où ne restent que des arbres âgés et où les jeunes semis s'installent à peine. De la même manière, la diminution de la qualité chimique du feuillage avec l'âge des arbres pourrait expliquer, en interaction avec d'autres facteurs, la tendance observée à la diminution de la richesse et de l'abondance des espèces liées aux ligneux après les stades de perchis.

IV.3.2.4 Les ennemis naturels pourraient être plus nombreux au stade de régénération

Le nombre de prédateurs et l'efficacité de recherche des hôtes par les insectes parasitoïdes pourraient être plus importants au stade de régénération. La conséquence serait une mortalité plus élevée à tous les stades biologiques et donc un plus faible nombre d'individus et d'espèces dans ce stade quel que soit le groupe écologique et biologique considéré.

Les oiseaux sont de grands consommateurs de Lépidoptères à tous les stades de développement (Chinery et Cuisin, 1994 ; Pettersson *et al.*, 1995). Par exemple, plus de la moitié des chenilles émergeant de l'œuf sont prédatées par les oiseaux (Chinery et Cuisin, 1994). Par ailleurs, certaines études ont montré que l'abondance de ces derniers est particulièrement élevée au stade de régénération (Ferry et Frochot, 1970 ; Ferry et Frochot, 1974) (cf. partie IV.5.1).

De même les chauves-souris sont des prédateurs importants des adultes en vol, et des études ont montré que plusieurs espèces ont une activité de chasse plus importante dans les trouées forestières et dans les peuplements en régénération que dans les peuplements fermés (Krusic *et al.*, 1996 ; Grindal et Brigham, 1998).

L'ouverture du sous-bois et la faible densité des arbres pourraient faciliter le repérage des chenilles par les insectes parasitoïdes. De plus, certaines espèces de parasitoïdes de Lépidoptères nocturnes préfèrent l'intérieur plus humide et tempéré des peuplements forestiers plutôt que les clairières alors que d'autres préfèrent des conditions plus sèches et se retrouvent en grande densité à la lisière des peuplements forestiers adultes (Weseloh, 1976 in Roland *et al.*, 1997). Ces dernières pourraient donc être plus nombreuses au stade de régénération et entraîner une plus forte mortalité des chenilles.

IV.3.3 L'envergure reflète-t-elle vraiment la capacité de dispersion des espèces ?

Nos résultats concernant l'envergure moyenne des individus ne confirment pas nos hypothèses quant à la réaction des espèces selon leur capacité de dispersion. D'après les travaux de Nieminen (1996b), nous avons fait l'hypothèse que l'envergure était liée à l'aptitude au vol et à la capacité de dispersion. Elle pourrait plutôt être liée à l'espace de vol disponible pour les individus (cf. partie IV.2.1.3.5). En effet, l'envergure moyenne est la plus élevée dans les peuplements où la densité des arbres et des arbustes est la plus faible (stades de régénération, d'ex-TSF et de jeune futaie) et elle est la plus faible dans le stade de fourrés-gaulis où cette densité est très élevée et où la végétation est continue dans une tranche de 0 à 6 m, celle constituant l'espace de vol de la plupart des individus (J. Lhonoré, com. pers.).

Une autre manière d'estimer l'effet de la coupe sur la capacité de dispersion est de comparer les réponses des familles de Geometridae et de Noctuidae. En effet, généralement, les espèces de Noctuidae sont considérées comme ayant une meilleure aptitude au vol que les Geometridae (Usher et Keiller, 1998). Elles volent plus haut, plus loin, plus longtemps (Woiwod et Stewart, 1990) et plus fréquemment (Nieminen, 1996b). Woiwod et Stewart (1990) notent également que les espèces d'Hétérocères qui colonisent les premiers stades d'une succession sont invariablement des espèces de Noctuidae.

Nos résultats montrent que les Geometridae sont plus affectées par la coupe d'ensemencement que les Noctuidae, que leur richesse retrouve son niveau d'avant coupe plus tardivement (bas-perchis au lieu de fourrés-gaulis) et que la diminution de richesse et d'abondance suivant les maxima de bas- ou haut-perchis est moins marquée que chez les Noctuidae. Par conséquent, si l'on se réfère à ces deux familles, les espèces les plus dispersives seraient moins affectées par la coupe d'ensemencement et coloniseraient ensuite plus rapidement que les moins dispersives. La richesse et l'abondance des plus dispersives diminueraient plus rapidement que celles des moins dispersives au cours du cycle, ce qui va dans le sens de l'hypothèse de Steffan-Dewenter et Tschardt (1997) d'une diminution de la capacité de colonisation au cours d'une succession.

IV.3.4 Traits d'espèces et réponse aux perturbations par la coupe

Nous avons vu que la plupart de groupes écologiques et biologiques ont des patrons de réponses très similaires : (1) ils sont négativement affectés par la coupe et (2) en général ils atteignent un maximum de richesse et d'abondance au stade de bas-perchis ou à partir de ce

stade. Une première conclusion serait que les traits étudiés ne nous éclairent pas sur les réponses contrastées d'un faible nombre d'espèces. Cependant, compte tenu du faible contraste dans la réponse des espèces elles-mêmes (la majorité des espèces sont indifférentes à la coupe ou au cycle sylvicole), il est cohérent d'observer aussi des réponses peu contrastées des groupes d'espèces.

De plus, nous avons vu qu'il est possible que les traits soient mal renseignés. Par ailleurs, la capacité de dispersion peut être mieux abordée par la comparaison des réponses des Noctuidae et des Geometridae que par l'évolution de l'envergure moyenne (cf. IV.3.3), et la richesse et l'abondance de ces deux familles suivent grossièrement les tendances ci-dessus.

Néanmoins, l'effet de la coupe d'ensemencement diffère selon les groupes en intensité, en durée d'action (i.e. en durée de récupération des niveaux de richesse et d'abondance d'avant coupe) et en évolution au cours du cycle sylvicole. Ainsi, on peut rassembler certains traits d'espèces selon leurs réponses à la coupe d'ensemencement et au cycle sylvicole. Les espèces les moins affectées négativement par la coupe, dont la richesse et l'abondance retrouvent leur niveau d'avant coupe en fourrés-gaulis et qui diminuent plus franchement après les stades de perchis sont :

- les espèces eurytopes
- les espèces liées aux herbacées
- les espèces polyphages
- les espèces hivernant au stade de chenille
- les espèces assez dispersives (i.e. les Noctuidae)

Les espèces les plus affectées par la coupe, dont la richesse et l'abondance retrouvent leur niveau d'avant coupe plus tardivement en bas-perchis et ne rediminuent pas après le maximum de perchis sont :

- les espèces forestières
- les espèces se nourrissant sur ligneux
- les espèces monophages
- les espèces hivernant au stade d'œuf
- les espèces moins aptes à la dispersion (i.e. les Geometridae).

Ainsi, certains traits de ces deux groupes correspondent assez bien aux stratégies d'espèces r et K (Southwood, 1977 ; Greenslade, 1983 ; Brown, 1985). Même si le premier groupe de traits est également affecté par la coupe d'ensemencement (conditions climatiques plus extrêmes et plus forte prédation), certains traits correspondent à une stratégie de type r : faible spécialisation à une niche écologique (habitat : espèces eurytopes ; ressource alimentaire : polyphagie) et bonne aptitude à la dispersion. D'autres parmi les plus défavorisés correspondent à une stratégie de type K : forte spécialisation à une niche (habitat : espèces

forestières ; ressources trophiques : espèces monophages) et plus faible aptitude à la dispersion. Les traits basés sur le type de plante-hôte consommée traduiraient plutôt la disponibilité de ces types.

IV.4 La richesse et le recouvrement de la végétation du sous-bois, et la structure du peuplement forestier éclairent-elles les patrons de réponses à la coupe et au cycle sylvicole ?

Sont principalement discutées dans les parties suivantes, les variables environnementales ayant un effet significatif assez fort sur les variables de richesse des Lépidoptères étudiées ($r^2 > 0,20$ et $p < 0,01$).

IV.4.1 Sur l'ensemble des peuplements, la richesse totale est liée à l'hétérogénéité de la structure du peuplement forestier

Deux facteurs sont particulièrement corrélés de façon positive à la richesse totale des Lépidoptères : le nombre de strates (de recouvrement supérieur à 10 %) et la surface terrière. Les variations de la richesse totale peuvent même être expliquées essentiellement par le nombre de strates et secondairement par la surface terrière (résultats de l'analyse de régression pas à pas ; cf. partie III.4.2.1.1). Rappelons que le nombre de strates reflète l'hétérogénéité et la complexité de la structure du peuplement forestier, à la fois sur le plan horizontal et vertical (cf. partie II.7.2.2). La surface terrière reflète à la fois le vieillissement du peuplement forestier et la densité en arbres (cf. partie II.7.2.2). De plus, elle est considérée comme un bon indicateur du recouvrement de la canopée (Spurr, 1960 in Holl, 1996). Dans notre cas, elle est corrélée au recouvrement de la strate de 8 à 16 m ($r^2 = 0,35$, $p < 0,05$). Ainsi, la richesse totale augmente avec l'hétérogénéité de la structure du peuplement forestier et la fermeture du peuplement, ce qui explique le maximum observé en bas-perchis.

Nous pouvons par conséquent accepter l'hypothèse : **H5.2.1 : "la richesse des Lépidoptères nocturnes est liée à l'hétérogénéité de la structure du peuplement"** basée sur les travaux de (Lawton et Schröder, 1977 ; Lawton, 1978 ; Southwood *et al.*, 1979 ; Lawton, 1983).

Une forte hétérogénéité structurale permet d'augmenter le nombre de niches disponibles pour les espèces. Une structure complexe des arbres et du peuplement forestier peut également réduire l'efficacité de recherche de l'hôte par les parasitoïdes (Andow et Prokrym, 1990 ; Casas, 1991), ce qui va dans le sens de la théorie de "l'espace libre d'ennemis" ("enemy-free

space") (Jeffries et Lawton, 1984). Dans la structuration des communautés de phytophages, le rôle de cet espace (i.e. l'augmentation du nombre de niches) pour échapper aux ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) est supposé plus important que son rôle dans la compétition interspécifique (Strong *et al.*, 1984).

Pour expliquer la diversité des Lépidoptères diurnes ou nocturnes, d'autres auteurs ont déjà avancé ou confirmé le rôle de l'hétérogénéité de la structure de la plante-hôte (Price, 1977 in Strong *et al.*, 1984 ; Neuvonen et Niemela, 1981 ; Niemelä et Haukioja, 1982 ; Godfray, 1985) ou celui de l'hétérogénéité de l'habitat (Baz et Garcia Boyero, 1995 ; Bragança *et al.*, 1998 ; Summerville, 2002). Lors des explosions de leur population, certaines espèces ravageuses atteignent des densités plus grandes dans les peuplements âgés ou matures et/ou sur les vieux arbres, à la structure ou l'architecture complexe. C'est par exemple le cas d'*Epirrita autumnata* (Geometridae) en peuplements de Bouleaux (Tenow, 1972 ; Bylund, 1997) ou celui de *Lymantria monacha* en forêt d'épicéas (Bejer, 1988 in Bylund, 1997).

En revanche, nous rejetons les hypothèses **H5.1.1 : "la richesse des Lépidoptères nocturnes est liée à celle de la végétation"** et **H5.1.2 : "la diversité des Lépidoptères nocturnes est liée positivement à celle des ligneux"**. Summerville et Crist (2004) montrent que la richesse des Lépidoptères Hétérocères augmente avec la diversité (indice de Simpson) des arbres. Nous ne retrouvons pas ce résultat, probablement à cause du faible gradient de la richesse en arbres et arbustes dans notre contexte comparé à leur forêt (forêt mixte dominé par le chêne d'Amérique du Nord). Mais les données fournies par les auteurs ne permettent pas de connaître la gamme de la richesse en arbres et arbustes de leur étude.

IV.4.2 La composition en espèces et la richesse totale sont liées à la richesse floristique du sous-bois dans les peuplements de plus de 40 ans

Dans les peuplements âgés de plus de 40 ans, les gradients du nombre de strates, de la surface terrière totale et de la richesse en arbres et arbustes sont restreints.

La richesse totale devient corrélée positivement à la richesse floristique surtout et au recouvrement de la strate herbacée inférieure à 25 cm. Elle devient négativement corrélée à l'indice de volume foliaire global. Sa variation est essentiellement expliquée (46% de la variance) par la richesse floristique du sous-bois seulement.

Par conséquent, l'hypothèse **H5.1.1 : "la richesse des Lépidoptères nocturnes est liée à celle de la végétation"** est désormais acceptée mais dans les peuplements de plus de 40 ans seulement.

Sur un gradient successional forestier restreint (différents îlots forestiers adultes de surfaces variées), Usher et Keiller (1998) notent également un lien positif entre la richesse totale des macro-Hétérocères et la richesse floristique mais il est assez faible ($r^2=24\%$). Ce lien pourrait être également valable sur l'ensemble des peuplements jeunes mais il n'a pas été testé par manque de répétitions. Holl (1996), sur les 30 premières années d'une succession, montre que la richesse totale des Hétérocères diurnes est très corrélée à celle de la végétation ($r^2=79\%$). Dans notre cas, le gradient successional semble intermédiaire entre ceux de ces deux études et le pourcentage de variance de richesse expliquée est également intermédiaire ($r^2=46\%$).

En ce qui concerne la composition en espèces, elle est corrélée à de nombreuses variables environnementales (cf. partie III.4.3), mais c'est la richesse floristique, en lien avec le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m qui explique le mieux la différenciation des assemblages (15 % de la variation d'assemblage expliqués). La richesse floristique permet de distinguer les assemblages des stades jeunes et intermédiaires de ceux des stades matures. Le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m, également corrélé à celui de la strate arbustive de 2 à 4 m, permet de distinguer les assemblages des stades intermédiaires et matures de ceux des stades jeunes. Ainsi, l'hypothèse **H5.1.3 : "La composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la diversité de la végétation"** est vérifiée et l'hypothèse **H5.2.2 : "La composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la complexité de la structure du peuplement"** n'est pas totalement vérifiée : la composition est liée en partie au recouvrement des strates arbustives.

La composition en Lépidoptères Hétérocères et Rhopalocères diurnes est aussi corrélée à celle de la végétation (Holl, 1996). Malheureusement, par manque de temps, nous n'avons pas pu vérifier cette hypothèse sur les Hétérocères nocturnes.

La richesse en arbres et arbustes explique assez faiblement mais significativement une partie de l'assemblage des espèces (7%). L'hypothèse **H5.1.4 : "la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la diversité des arbres et des arbustes "** peut être acceptée. Dans des forêts feuillues, Summerville et Crist (2002 et 2003) montrent également que la composition des Hétérocères est liée en partie à la diversité des arbres et des arbustes.

IV.4.3 L'influence de la structure du peuplement forestier et de la richesse floristique dépendrait de l'avancement dans le cycle sylvicole

A cause d'un trop faible nombre de répétitions (7 seulement), nous n'avons pas analysé l'effet des variables environnementales sur l'ensemble des peuplements jeunes (régénération et fourrés-gaulis). Néanmoins, sous réserve que les effets soient significatifs, étant donné que le

nombre de strates semble avoir plus d'effet que la richesse floristique dans les stades jeunes, l'hétérogénéité du peuplement forestier aurait un rôle dominant dans ces peuplements jeunes. C'est l'inverse dans les peuplements forestiers plus âgés, à savoir que la richesse floristique a plus d'effet que le nombre de strates, i.e. l'hétérogénéité du peuplement forestier (cf. Figure 20).

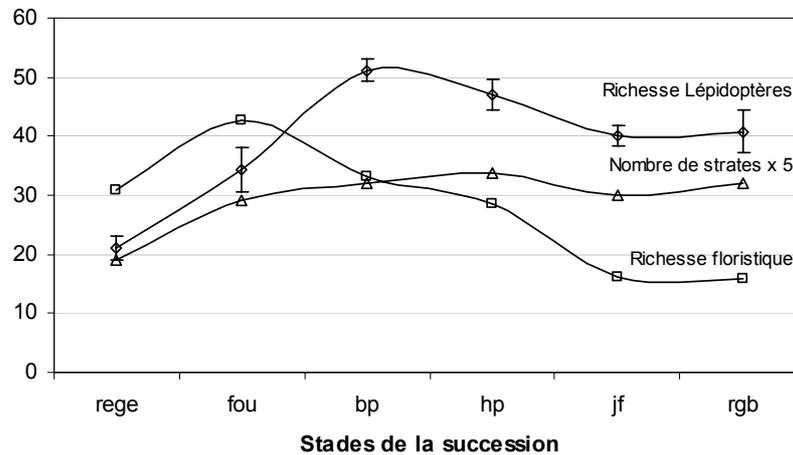


Figure 23 : Evolutions comparées le long de la succession forestière de la richesse spécifique des Lépidoptères nocturnes, de la richesse floristique du sous-bois et du nombre de strates de recouvrement supérieur à 10% (multiplié par 5 pour une meilleure adaptation à l'échelle). Les valeurs sont les moyennes au niveau du site et l'erreur standard est représentée pour la richesse des lépidoptères seulement.

Pour les Hétéroptères et les Coléoptères, Southwood *et al.* (1979) ont déjà montré une influence différée de la diversité de la végétation et de l'hétérogénéité de sa structure. Par contre, leurs résultats diffèrent des nôtres : la diversité des insectes augmente d'abord avec l'augmentation de la diversité de la végétation dans les stades jeunes puis avec l'augmentation de l'hétérogénéité structurale de la végétation dans les stades plus âgés (fermeture du milieu) qui compense la chute de la diversité floristique. Dans notre cas, l'augmentation de la richesse des Lépidoptères dans les stades jeunes a lieu en parallèle de celles de la richesse floristique et du nombre de strates, mais la chute de la richesse floristique qui suit entraîne une diminution de la richesse des Lépidoptères qui n'est compensée par le nombre de strates (i.e. l'hétérogénéité structurale du peuplement) qu'en bas- perchis (cf. Figure 23). L'hypothèse **H5.2.3 : "L'influence respective de la richesse de la végétation et de sa structure dépend de l'avancement dans le cycle sylvicole"** pourrait donc être acceptée sous réserve de tests plus rigoureux, notamment dans les stades jeunes.

IV.4.4 Influence des variables environnementales sur la richesse des familles principales et des groupes écologiques

IV.4.4.1 Richesse des Geometridae et des Noctuidae

Au niveau de l'ensemble des peuplements, la richesse des Geometridae peut être essentiellement expliquée par le nombre de strates avec lequel elle est positivement corrélée. Elle est également positivement corrélée au recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 mètres et à la surface terrière totale. Une hypothèse est que les espèces de cette famille pourraient préférer une ambiance "forestière" caractérisée par un grand nombre de strates, une forte hétérogénéité de la structure et une fermeture assez forte du peuplement forestier. En restreignant le gradient environnemental aux peuplements de plus de 40 ans, le nombre d'espèces de Geometridae augmente essentiellement avec la richesse floristique du sous-bois. Ceci explique que la richesse de cette famille soit plus élevée aux stades de perchis.

Sur l'ensemble des peuplements et sur ceux âgés de plus de 40 ans, la richesse des Noctuidae est corrélée essentiellement à la densité des arbres et des arbustes. Elle est en effet plus élevée dans le stade de bas-perchis.

Sur un ensemble d'îlots boisés de différentes tailles, Usher et Keiller (1998) trouvent également une corrélation positive entre la richesse des Géomètres et la richesse floristique. La similitude entre les pourcentages de variance expliquée dans son cas et dans le nôtre est surprenante : 35 % et 36 % respectivement. Cependant, ils ne trouvent pas de corrélation entre le nombre de Noctuidae et la richesse floristique, contrairement à notre étude dans les peuplements de plus de 40 ans.

IV.4.4.2 Richesse des espèces selon le *preferendum d'habitat*

Sur l'ensemble des peuplements, le nombre d'espèces forestières est surtout corrélé positivement au nombre de strates, et aussi à la richesse en arbres et arbustes. Il peut être essentiellement expliqué par le nombre de strates en lien avec la surface terrière. La corrélation avec le nombre de strates est maintenue dans les peuplements de plus de 40 ans. Contrairement aux résultats de Usher et Keiller (1998), le nombre d'espèces forestières n'est pas corrélé à la richesse floristique. Comme les Geometridae, les espèces forestières préféreraient des peuplements avec un grand nombre de strates, une hétérogénéité et une fermeture assez fortes. Ainsi, elles sont plus nombreuses dans les peuplements fermés au-delà du stade de bas-perchis.

Aucune variable environnementale n'est corrélée au nombre d'espèces de milieux ouverts, que ce soit sur l'ensemble des peuplements ou sur les plus âgés seulement. Ainsi, rien dans les variables environnementales ne permet d'expliquer leur surprenante réponse à la coupe d'ensemencement et au cycle sylvicole, notamment le minimum de richesse et d'abondance dans les peuplements les plus ouverts en régénération.

Sur l'ensemble des peuplements, la richesse des espèces eurytopes est corrélée positivement à la surface terrière et à la densité des arbres et des arbustes. La surface terrière, en lien avec la richesse floristique et le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m, explique essentiellement la variation de cette richesse. Dans les peuplements plus âgés, elle est expliquée en grande partie par la richesse floristique. Ces relations contribuent à expliquer le nombre maximal d'espèces eurytopes en bas-perchis.

IV.4.4.3 Richesse des espèces selon leur type de plante-hôte

Sur l'ensemble des peuplements et sur ceux âgés de plus de 40 ans, le nombre d'espèces liées aux ligneux est corrélé positivement au nombre de strates. Cette variable permet d'expliquer la plus grande part de la variance (46 et 31 %). Sur l'ensemble des peuplements, la richesse de ces espèces est également corrélée à la surface terrière, au recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m et à la richesse en arbres et arbustes ($r^2=0.21$). La première partie de l'hypothèse **H5.1.6 : "la diversité des Lépidoptères nocturnes liés aux ligneux et aux herbacées est reliée à celle de ces types de végétaux"** est donc vérifiée. Ainsi, les espèces liées aux ligneux sont plus nombreuses à partir des stades de perchis et, comme les espèces de Geometridae et les forestières, elles pourraient préférer une ambiance "forestière".

Le nombre d'espèces liées aux herbacées est corrélé positivement mais assez faiblement ($r^2=18\%$) au nombre de strates sur l'ensemble des peuplements. La surface terrière associée au recouvrement de la strate herbacée inférieure à 25 cm n'explique que 30 % de la variance. Dans les peuplements plus âgés, la richesse de ces espèces est corrélée négativement au volume foliaire et positivement au recouvrement de la strate herbacée. En effet, ce dernier bénéficie de l'ouverture du peuplement et donc d'un volume foliaire relativement faible. La richesse des espèces est aussi corrélée positivement mais assez faiblement ($r^2=0.22$) à la richesse floristique du sous-bois, ce qui confirme la deuxième partie de l'hypothèse **H5.1.6**.

Une plus grande abondance des herbacées pourrait permettre la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces liées à celles-ci. On aurait pu s'attendre à une plus grande richesse de ces espèces dans les peuplements les plus riches en plantes herbacées (Summerville et Crist, 2002). Or, la richesse des espèces herbacées et le recouvrement de la strate herbacée sont assez faiblement corrélés. Les espèces d'Hétérocères diurnes liées aux herbacées et aux milieux ouverts recherchent avant tout une végétation herbacée haute qui sert également de

refuge (Saarinen *et al.*, in press). Ainsi, parmi les stades où la végétation herbacée est développée, les espèces liées à ce type de plantes pourraient préférer ceux où la végétation est assez haute et où les strates arbustives et arborescentes sont suffisamment présentes pour fournir un refuge suffisant aux chenilles ou aux adultes. Ainsi, leur nombre est le plus élevé au stade fermé de bas-perchis et il est minimal au stade ouvert de régénération, ces deux stades étant parmi les plus riches sur le plan floristique.

Le nombre d'espèces généralistes pour le type de plante-hôte est corrélé positivement à la richesse floristique, mais assez faiblement ($r^2=16\%$) et seulement dans les peuplements assez âgés.

Sur l'ensemble des peuplements, le nombre d'espèces détritivores est surtout corrélé négativement au volume foliaire. Comme pour les espèces liées aux ligneux, on aurait pu s'attendre à une corrélation positive. En effet, pour ces espèces le feuillage constitue leur ressource (elles consomment les feuilles flétrissant sur l'arbre ou en début de décomposition au sol). Le volume foliaire augmente avec l'âge du peuplement : un volume élevé est rencontré dans les peuplements contenant des arbres de plus d'une centaine d'années (ex-TSF, régénération et jeune futaie).

Les qualités nutritives des plantes-hôtes diffèrent d'une part selon leur type biologique (plantes annuelles ou pérennes) et d'autre part selon leur âge, ou selon la maturité des feuilles pour les arbres-hôtes (Feeny, 1968 ; Cates et Orians, 1975 ; Stamp et Bowers, 1990). Avec l'âge des feuilles et l'avancement dans la saison, la qualité du feuillage évolue vers une plus grande concentration en tannins, une diminution de la teneur en azote N qui est un facteur limitant (Feeny, 1968 ; Mattson, 1980) et en eau ; et une augmentation des fibres et de la coriacité (Mattson, 1980 ; Scriber et Slansky, 1981). Les conséquences sont une diminution du taux de croissance et de l'appétance des chenilles, ainsi qu'une diminution de la taille de ponte des femelles adultes (Feeny, 1970 ; Stamp et Bowers, 1990). Le feuillage des jeunes peuplements est également de meilleure qualité nutritive que celui des peuplements plus âgés car l'ombre apportée par la fermeture peut réduire cette qualité (Mattson, 1980). De plus, les jeunes arbres sont supposés supporter plus d'espèces et d'individus de Lépidoptères que les plus âgés (Godfray, 1985 ; Ostaff et Quiring, 2000). Aussi, même si la quantité de feuillage est supérieure dans des peuplements plus âgés, il est possible que les espèces de Lépidoptères liées à celui-ci préfèrent les peuplements plus jeunes comme les fourrés-gaulis ou les bas-perchis où il serait de meilleure qualité.

Le nombre des espèces lichénophages est corrélé négativement mais assez faiblement au recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 mètres. Pourtant, les jeunes arbres et arbustes de cette strate sont supposés supporter moins d'espèces de lichens que les arbres plus âgées. En effet, la richesse des lichens épiphytes augmenterait avec l'âge et le diamètre de l'arbre

support (Kantvilas et Jarman, 2004), et avec l'âge du peuplement (McCune, 1993 in Pettersson *et al.*, 1995 ; Dettki et Esseen, 2003 ; Juriado *et al.*, 2003). Certaines espèces de lichens ne se retrouvent que sur des arbres suffisamment gros et âgés (Kantvilas et Jarman, 2004). De plus, la richesse et l'abondance des lichens diminuent suite à une coupe d'autant plus que son intensité est forte et augmentent avec l'âge du peuplement, la surface terrière, la densité et le volume des arbres (Dettki et Esseen, 1998 et 2003). Les conditions microclimatiques liées à ces variables (en particulier les variations d'humidité) sont des facteurs importants pour l'installation et la croissance des lichens (Renhorn *et al.*, 1997). Ainsi, les peuplements plus âgés supportant une plus grande richesse et également un plus grand recouvrement de lichens contiendraient un plus grand nombre d'espèces lichénophages. Hélas, l'estimation du recouvrement en lichens n'a pu être effectuée sur nos sites d'étude pour tester cette hypothèse. Les peuplements contenant des arbres assez âgés (comme les ex-TSF et le stade de régénération) ont une richesse et une abondance en lichénophages relativement élevées, mais cette tendance n'est pas confirmée en jeune futaie. Les bas-perchis sont également relativement riches et abondants, ce qui pourrait être lié à une plus grande abondance et richesse des lichens dans les peuplements à structure très hétérogène (Dettki et Esseen, 1998).

IV.5 Comparaisons avec les patrons de réponse d'autres groupes taxonomiques

Les réponses des macro-Lépidoptères nocturnes aux coupes et au cycle sylvicole que nous avons pu mettre en évidence peuvent être comparées à celles d'autres groupes taxonomiques dans des conditions similaires, c'est-à-dire dans le cadre de la futaie régulière.

IV.5.1 Effet des coupes de forte intensité

La diminution du nombre et de l'abondance d'espèces de Lépidoptères après une coupe de forte intensité comme celle d'ensemencement est également visible chez d'autres ordres et groupes d'insectes mais les résultats sont fortement contrastés.

Pour les Diptères Mycetophilidae (insectes aériens), Okland (1994) observe une diminution du nombre d'espèces après coupe rase en forêt d'épicéas (Norvège). Dans une autre forêt de conifères, Deans *et al.* (2005) n'observent pas d'effet de la coupe rase sur l'abondance de cette famille. Sur 30 familles d'insectes aériens (Diptères, Hyménoptères, Coléoptères et Homoptères), 3 seulement sont significativement affectées par la coupe rase : les familles de Diapriidae (Hyménoptères) et Cicadellidae (Homoptères) ont une abondance plus faible en peuplements forestiers coupés ras, alors que c'est le contraire pour les Sarcophagidae

(Diptères). De la même manière, Deans *et al.* (2005) montrent que la coupe rase affecte négativement l'abondance des insectes parasitoïdes (larves et adultes) et des insectes phytophages (adultes seulement). Elle favorise au contraire l'abondance des insectes prédateurs (adultes). Pour des insectes rampants comme les Carabiques, Jennings *et al.* (1986 in Richard, 2004) observent une diminution de l'abondance après coupe rase mais ce résultat dépend de l'année. Néanmoins, cette diminution semble anecdotique chez les Carabiques, la plupart des études montrant une augmentation de la richesse spécifique et/ou de l'abondance après la coupe, associée à un changement de composition des communautés (Niemelä *et al.*, 1988 ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Haila *et al.*, 1994 ; Niemelä *et al.*, 1996 ; Beaudry *et al.*, 1997 ; Fahy et Gormally, 1998 ; Koivula, 2002 ; Moore *et al.*, 2002 in Bergès, 2004a et Richard, 2004). En forêt de Montargis, sur un dispositif d'étude proche, Richard (2004) montre des résultats au niveau des espèces compatibles avec cette augmentation de la richesse des Carabiques après la coupe d'ensemencement.

Sur les oiseaux, les résultats sont contrastés. En forêts résineuses (USA), les coupes de forte intensité (rases ou d'ensemencement) provoquent une forte diminution de la richesse spécifique et/ou de l'abondance (Beese et Bryant, 1999 ; Chambers *et al.*, 1999 in Bergès, 2004a). Au contraire, d'autres études en forêts de feuillus montrent une augmentation de la richesse spécifique et de l'abondance suite à la coupe d'ensemencement au stade de régénération (Muller, 1995 ; King et DeGraaf, 2000 in Bergès, 2004a), notamment dans une région et un contexte proches du nôtre (futaie régulière de chêne pédonculé en Bourgogne) (Ferry et Frochot, 1970 ; Ferry et Frochot, 1974).

La richesse floristique semble plutôt favorisée par la coupe d'ensemencement à court terme (aux stades de régénération et de fourrés-gaulis) (notre étude : cf. Tableau 26 et Chevalier, 2003).

Par conséquent, d'après ces résultats et les nôtres, aucun patron commun de réponse à une coupe de forte intensité ne peut être proposé qui correspondent aux réponses de taxons aussi variés que les insectes, les oiseaux ou la flore. En conclusion, nous pouvons penser que l'utilisation de taxons bio-indicateurs de l'état de la biodiversité n'est qu'une illusion, au moins en milieu forestier.

IV.5.2 Evolution le long d'une succession

Chez les Carabiques, on peut généralement observer, en forêt boréale et tempérée de résineux: une augmentation immédiate de l'abondance suivie d'une diminution vers une dizaine d'années puis d'une remontée éventuelle dans les stades adultes (Baguette et Gerard, 1993 ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Spence *et al.*, 1997 in Richard, 2004). Au niveau

de la richesse spécifique on observe, toujours en forêts résineuses ou tempérées, un maximum dans les stades jeunes, puis un déclin dans les stades intermédiaires (Baguette et Gerard, 1993 ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Haila *et al.*, 1994 ; Spence *et al.*, 1997 ; Ings et Hartley, 1999 in Richard, 2004) et enfin une légère remontée en peuplements matures (Niemelä *et al.*, 1988). En futaie régulière de chêne, le même patron d'évolution de la richesse est observé (du Bus de Warnaffe et Lebrun, 2004). Des variations de ces patrons existent. Cependant, les minima d'abondance et de richesse spécifique sont fréquemment rencontrés dans les peuplements d'âge intermédiaire et correspondent vraisemblablement aux stades les plus sombres des plantations de conifères (Baguette et Gerard, 1993 in Richard, 2004).

Chez, les oiseaux, la diversité suit des évolutions variables au cours du cycle sylvicole et ces différences résultent de contextes écologiques et historiques différents (Helle et Mönkkönen, 1990 in Bergès, 2004a). Cependant, dans un contexte proche du nôtre (cycle de futaie régulière de chêne pédonculé en Bourgogne), l'abondance et la richesse diminuent fortement d'abord du stade de régénération jusqu'au stade de fourrés et gaulis, puis rediminue aux stades intermédiaires de perchis avant de remonter jusqu'en futaie adulte (Ferry et Frochot, 1970 ; Ferry *et al.*, 1976). Ce patron d'évolution de la richesse et de l'abondance des oiseaux est par conséquent inversement corrélé au patron de richesse et d'abondance que nous avons observé pour les Lépidoptères nocturnes.

Pour la flore du sous-bois, plusieurs études en futaie régulière montrent une diminution de la richesse et du recouvrement le long du cycle ou d'une partie du cycle sylvicole : Zobel (1989) en forêt mixte d'Estonie, Didier et Royer (1994) en hêtraie-charmaie et chênaie-charmaie en forêt d'Orient (Aube) et Chevalier (2003) en forêt de Montargis.

Ainsi, parmi les communautés abordées, aucune ne semble évoluer de la même manière le long du cycle sylvicole. La richesse et l'abondance des carabes, des oiseaux et de la flore du sous-bois diminuent en général progressivement jusqu'aux stades intermédiaires les plus denses et les plus sombres, alors que celles des Lépidoptères Macro-Hétérocères augmente jusqu'à ces stades. Ensuite, elles remontent plus ou moins légèrement chez les carabes et les oiseaux ou continuent à diminuer chez la flore et commencent à diminuer chez les Lépidoptères nocturnes. Les patrons d'évolution de la richesse et de l'abondance des oiseaux et des Lépidoptères nocturnes semblent par conséquent inversement corrélés.

IV.6 Implications et perspectives pour la gestion forestière

Rappelons que le but de la thèse reste essentiellement descriptif. Il n'est pas de comparer l'impact sur la biodiversité du traitement de la futaie régulière à celui d'un autre type, pas même à celui de l'ancien traitement de taillis-sous-futaie ou des peuplements transitoires à la conversion. Rappelons également que la deuxième partie du cycle sylvicole n'a pas été étudiée, car les stades correspondants n'existent pas encore en forêt de Montargis. Néanmoins, nous pouvons tirer quelques conclusions sur la reconstitution des communautés au bout d'un peu plus d'une centaine d'années et sur le maintien des espèces considérées comme sensibles aux pratiques de gestion (pour rappel : les espèces forestières et les espèces à faible capacité de dispersion).

Les résultats obtenus montrent que la coupe d'ensemencement entraîne :

- à court terme, une forte diminution de la diversité, de la richesse et de l'abondance des Lépidoptères et une forte altération de la communauté ;
- à long terme, une évolution des communautés avec une reconstitution progressive vers l'état avant-coupe et une reconstitution rapide de la richesse et de l'abondance qui se retrouvent à leur niveau d'origine au bout de 110 ans, en jeune futaie. Les communautés se succèdent donc dans les différents stades du cycle sylvicole. Les premiers stades (de régénération et de fourrés-gaulis) sont caractérisés par des espèces de milieux ouverts ou eurytopes ;
- les espèces considérées comme plus sensibles et vulnérables (espèces forestières et à faible capacité de colonisation) sont plus affectées à court terme, leur richesse et leur abondance d'avant coupe sont retrouvées plus tardivement (bas-perchis au lieu de fourrés-gaulis), mais en jeune futaie elles ont retrouvé leur niveau d'avant-coupe.

Par conséquent, l'impact de la coupe d'ensemencement sur la diversité des Lépidoptères nocturnes peut être considéré comme négatif à court terme, avec une diminution de la diversité et la perte plus importante d'espèces forestières que d'espèces de milieux ouverts et eurytopes. Cependant, elle initie une succession qui comporte des stades originaux avec des communautés de Lépidoptères nocturnes assez différenciées. Il en résulte probablement une plus forte diversité à l'échelle du massif forestier par rapport aux peuplements transitoires d'ex-TSF, comme a pu le remarquer Chevalier (2003) pour la flore du sous-bois. Vers 110 ans, les communautés sont quasiment reconstituées, mais il est probable qu'elles évoluent encore au cours de la deuxième moitié du cycle de FR. Si les tendances observées se confirment, il est possible que cette évolution s'accompagne d'une perte d'espèces de milieux ouverts, des eurytopes et de celles liées aux herbacées, et d'une augmentation des espèces forestières et de celles liées aux ligneux. Néanmoins, des études complémentaires sur la deuxième partie du cycle doivent être menées pour confirmer ces hypothèses.

Une répartition équilibrée des âges des peuplements de futaie régulière devrait permettre de maintenir cette diversité, par contre une répartition déséquilibrée en faveur d'une plus grande proportion des stades jeunes pourrait mettre en danger la conservation des espèces forestières au profit des espèces de milieux ouverts et eurytopes. En forêt de Montargis, les coupes de régénération représentent actuellement 10 % environ de la surface totale et les peuplements jeunes (régénération et fourrés-gaulis) ne constituent que 18 % de la surface de la chênaie. La répartition en surface des différents stades de futaie régulière est globalement équilibrée (les peuplements transitoires âgés ne sont pas pris en compte) (ONF, 1996b).

Malgré l'existence d'une succession des communautés au cours du cycle sylvicole, les profils d'évolution de la majorité des espèces ne sont pas très marqués. En effet, la grande majorité des espèces ont une valeur indicatrice maximale pour le niveau de la typologie où l'ensemble des stades sont regroupés. Ceci indique que la grande majorité des espèces sont indifférentes au stade. Ce résultat peut indiquer une réelle indifférence de la majorité des espèces au stade sylvicole ou une grande mobilité qui entraîne leur capture dans des peuplements où elles ne sont pas à leur optimum. Cette hypothèse de mobilité est corroborée par Usher et Keiller (1998) et Summerville et Crist (2003) qui observent un effet de la taille et de la forme des îlots forestiers au sein d'une matrice agricole sur les communautés de Lépidoptères : les îlots les plus petits et à la forme allongée et exigüe contiennent moins d'espèces forestières et d'espèces liées aux ligneux et plus d'espèces liées aux herbacées que les îlots de surface élevée et de forme arrondie. Il y aurait perte d'espèces préférant l'îlot boisé et gain d'espèces de la matrice environnante. Ricketts *et al.* (2001) montrent que les espèces de la matrice paysagère sont capables de pénétrer à l'intérieur des îlots et que les espèces des îlots sont capables de circuler dans la matrice jusqu'à une certaine distance. Ainsi, il est possible que la taille des parcelles forestières soit relativement petite à l'échelle des déplacements des Lépidoptères nocturnes (à Montargis elle est de 10 à 30 ha environ) et qu'il y ait une certaine homogénéisation de la faune lépidoptérologique. Augmenter la taille des parcelles (et donc des coupes) pourrait aboutir à une plus grande différenciation et distinction des communautés de chaque stade, et la diminuer pourrait aboutir à une plus grande homogénéisation.

L'organisation spatiale des coupes de régénération peut également jouer sur le maintien des espèces forestières et peu dispersives : laisser à proximité des peuplements âgés qui constituent des sources de recolonisation pourrait leur être favorable (Bergès, 2004a).

Au niveau de la parcelle, la diversité en Lépidoptères pourrait bénéficier d'une structure du peuplement hétérogène avec un grand nombre de strates (au sens où nous l'avons défini : cf. partie II.5), une strate arbustive développée, mais suffisamment lumineuse pour permettre le maintien d'une flore du sous-bois développée et diversifiée. L'ensemble de ces conditions est

présent au stade de bas-perchis, notamment grâce à la présence de cloisonnements d'exploitation, mais semble difficilement réalisable plus tard avec le vieillissement du peuplement forestier et la diminution de la richesse floristique du sous-bois (Chevalier, 2003). D'autres études ont montré que la richesse des Lépidoptères nocturnes est positivement corrélée à la diversité des arbres et des arbustes (Summerville et Crist, 2004). Nous ne retrouvons pas ce résultat pour l'ensemble des espèces (vraisemblablement à cause d'un gradient de diversité en arbres et arbustes trop faible) mais seulement pour les Géomètres, les espèces forestières et celles liées aux ligneux. Diversifier les essences et les espèces du sous-étage, lorsque c'est possible, pourrait donc favoriser le maintien voire la diversification de ces espèces plus sensibles à la coupe et des Lépidoptères en général.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Conclusions

Le premier objectif de la thèse était de décrire la réponse de la diversité et de la composition des communautés de macro-Lépidoptères nocturnes à deux types de coupes d'intensités différentes. La réponse a été perçue à deux échelles temporelles : à court terme (de quelques jusqu'à une trentaine d'années après la coupe) et à plus long terme (jusqu'à une centaine d'années).

Afin de répondre à ces objectifs, une mise au point et la vérification de pré-supposés méthodologiques ont été nécessaires. Une première année d'échantillonnage, en 2002, réalisée sur une grande partie de l'année, a permis de révéler de nombreux problèmes techniques et méthodologiques. A cause des problèmes techniques, une partie non négligeable des piègeages ont entraîné une absence de données ou des données non fiables.

De plus, un dispositif d'échantillonnage nous a permis de vérifier la validité de la configuration d'échantillonnage (i.e. 32 piègeages répartis sur 3 nuits à chaque campagne de piégeage) et le pré-supposé d'égalité des probabilités de détection de la communauté entre plusieurs stades sylvicoles étudiés. Malgré l'absence de répétitions spatiales, ce dispositif a révélé une forte variabilité de captures inter-nuits et une plus faible probabilité de détection au stade de régénération (non significative).

En conséquence, nous avons supprimé la variabilité inter-nuits par un nouveau plan d'échantillonnage en 2003. Les piègeages ont alors été réalisés sur 35 sites à 4 périodes réparties de début juin à fin août et ont tous été réalisés la même nuit à chaque date.

Ce sont les données issues de cet échantillonnage 2003 qui nous ont fourni les résultats présentés et discutés.

L'analyse de nos données a montré la présence d'un effet de la date de piégeage et d'une interaction entre la date et le stade sylvicole. Néanmoins, l'effet de cette interaction est faible comparée aux deux autres. Pour plus de précisions, nous aurions dû interpréter les résultats pour chaque date ou, afin d'éviter les contradictions, analyser les effets du stade sur la richesse et l'abondance au niveau du site et non du relevé. Toutefois, la présence d'un effet "date de piégeage" et d'une interaction permettent de souligner l'importance, pour ce type d'étude, d'échantillonner à plusieurs dates et de ne pas tirer de conclusions sur un échantillonnage réalisé à une seule date. Ceci a des conséquences dans le cadre des suivis de la diversité entomologique.

A très court terme (dans les 5 ans suivant la coupe), la coupe d'ensemencement entraîne une modification de la composition des communautés. Cette modification se traduit par une diminution de la richesse et de l'abondance totales, ainsi que par la diminution de la moitié des familles, et de quasiment tous les groupes écologiques et biologiques définis *a priori*, y compris ceux que l'on supposait favorisés par la coupe. Au niveau des espèces, peu réagissent de manière significative à la coupe mais 17 espèces sont défavorisées et 4 seulement sont favorisées.

Au contraire, la première coupe d'éclaircie, en bas-perchis, ne modifie que très peu la composition des communautés, et la richesse et l'abondance totales ne sont pas affectées. Seules la richesse et l'abondance de la famille des Drepanidae augmentent après la coupe, l'abondance des Noctuidae diminue de manière significative et une seule espèce voit son abondance augmenter.

La composition des communautés évolue au cours de la première moitié du cycle sylvicole pour se rapprocher en jeune futaie de la composition d'avant coupe. La richesse et l'abondance totales retrouvent leur niveau d'avant coupe assez rapidement au stade de fourrés-gaulis vers 30 ans et atteignent un maximum en bas-perchis vers 45 ans, suivi d'une diminution légère mais non significative jusqu'en jeune futaie, vers 110 ans. L'évolution de la richesse et de l'abondance de quasiment toutes les familles et de tous les groupes écologiques et biologiques, sauf les lichénophages, suivent ce patron général de réponse au cycle sylvicole. Au niveau des espèces, la majorité est indifférente au cycle mais quelques-unes montrent des réponses contrastées (3 ont un profil précoce, 6 ont un profil intermédiaire et 8 ont un profil tardif).

Au stade de jeune futaie, vers 110 ans, la composition des communautés se rapproche de celle d'avant coupe : la richesse et l'abondance totales, par famille et par groupe écologique ou biologique ont retrouvé leur niveau observé dans les anciens taillis-sous-futaie.

Si la réponse de l'ensemble des Lépidoptères nocturnes correspond à nos hypothèses de départ, le même patron de réponse observé pour plusieurs familles et tous les groupes écologiques ou biologiques (excepté pour les espèces lichénophages) est surprenant.

Plusieurs hypothèses pourraient expliquer le faible niveau de richesse et d'abondance observé au stade de régénération :

- une faible détectabilité est observée dans ce stade ;
- les conditions micro-climatiques y sont plus extrêmes et pourraient induire une plus grande mortalité des individus ou fournir des conditions de vol défavorables ;
- la qualité nutritive du feuillage et des plantes-hôtes dans ce stade pourrait être moindre, en particulier pour les espèces se nourrissant sur ligneux ;
- la prédation et le parasitisme pourraient y être plus importants.

En plus de ces hypothèses, il est possible que les traits écologiques et biologiques des espèces soient mal renseignés, ce qui expliquerait la réponse commune des groupes.

Les patrons de réponse observés ne peuvent pas être expliqués par la capacité de dispersion des espèces. Cette capacité de dispersion a été évaluée par les variations de l'envergure moyenne des individus dans chaque stade. Cette envergure n'augmente pas immédiatement après la coupe d'ensemencement comme attendu, mais diminue au stade de fourrés-gaulis puis réaugmente progressivement jusqu'en jeune futaie. La comparaison de la réponse des Geometridae, considérées comme moins aptes à la dispersion et de celle des Noctuidae, à capacité de dispersion supérieure, pourrait donner une meilleure indication de la réponse des espèces selon leur capacité de dispersion.

Nous pensons donc que l'envergure traduit mal la capacité de colonisation des espèces. Cette variable pourrait plutôt refléter le volume de vol disponible pour les individus.

Néanmoins, des différences subtiles de réponse des groupes écologiques et biologiques peuvent être mises en évidence. Ainsi, on peut classer les groupes d'espèces en deux catégories selon leur réponse à la coupe d'ensemencement et au cycle sylvicole :

- les groupes d'espèces les plus défavorisés par la coupe, qui retrouvent leur niveau d'abondance et de richesse d'origine plus tardivement en bas-perchis et qui ont un profil successional tardif sont les espèces forestières, les espèces se nourrissant sur ligneux, les espèces monophages, les espèces hivernant au stade d'œuf et les Geometridae ;
- les groupes d'espèces les moins défavorisés par la coupe, qui retrouvent leur niveau d'abondance et de richesse d'origine plus rapidement en fourrés-gaulis et qui ont un profil successional précoce ou intermédiaire sont les espèces eurytopes, les espèces liées aux herbacées, les espèces polyphages, les espèces hivernant au stade de chenille et les Noctuidae.

Ces deux catégories de traits correspondent approximativement aux stratégies d'espèces K et r.

Les variations de richesse observées peuvent être expliquées par l'hétérogénéité du peuplement forestier et par la richesse floristique du sous-bois. L'hétérogénéité du peuplement forestier, évaluée par le nombre de strates et le recouvrement de la strate arbustive de 4 à 8 m, joue un rôle déterminant si l'on considère l'ensemble des stades, alors que la richesse floristique du sous-bois devient le facteur essentiel dans les peuplements âgés de plus de 40 ans.

Une forte hétérogénéité du peuplement forestier (i.e. un grand nombre de strates et une strate arbustive développée) permet de maintenir une richesse spécifique élevée en augmentant le

nombre de niches écologiques disponibles et en fournissant plus d'espace pour échapper aux ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes).

Une richesse floristique élevée permet de maintenir, dans les peuplements assez âgés, une richesse spécifique élevée en augmentant le nombre et la quantité des plantes-hôtes disponibles.

Nos résultats indiquent que la richesse spécifique pourrait augmenter d'abord avec l'augmentation de la richesse floristique dans les stades jeunes puis se maintenir grâce à une hétérogénéité forte du peuplement forestier.

La comparaison avec les réponses d'autres groupes taxonomiques (Coléoptères carabiques, oiseaux et flore) à des coupes de forte intensité (y compris la coupe d'ensemencement) montre qu'il n'est pas possible de formuler un patron commun de réponse de la biodiversité à une forte perturbation en milieu forestier. Il est néanmoins intéressant d'observer les réponses négativement corrélées de la richesse et de l'abondance des oiseaux et celles des Lépidoptères nocturnes.

Même si notre dispositif n'est pas adapté pour évaluer la gestion forestière pratiquée en forêt de Montargis, nous pouvons dégager quelques conclusions appliquées.

Localement, la coupe d'ensemencement ne semble pas entraîner, du moins au bout de la première moitié du cycle de futaie régulière, de perte des espèces considérées comme plus vulnérables aux pratiques de gestion, à savoir les espèces forestières et les espèces à faible capacité de dispersion. Néanmoins, pour ces groupes d'espèces, on peut observer une tendance à la diminution de richesse et d'abondance après les stades de perchis qui, si elle se confirmait, indiquerait que la seconde moitié du cycle leur est défavorable.

La coupe d'ensemencement entraîne une modification de la communauté qui évolue aux cours du cycle de façon assez bien différenciée jusque dans les stades intermédiaires. Il en résulte probablement une diversité assez forte à l'échelle du massif forestier.

Au niveau de la parcelle, la diversification des essences, la conduite d'un peuplement bien stratifié avec une strate arbustive développée et un sous-bois assez riche permettraient, lorsque c'est possible, de maintenir une faune lépidoptérologique riche.

Cependant, il est important de souligner que ces conclusions sont valables sous réserve de confirmation par des études complémentaires dans d'autres forêts, d'autres contextes forestiers et incluant la deuxième partie du cycle de futaie régulière.

Perspectives

Les résultats présentés dans cette thèse constituent une première approche dans la description des patrons de réponse des communautés de Lépidoptères nocturnes aux coupes forestières et au cycle sylvicole en chênaie de plaine.

Une première étape est de vérifier l'hypothèse d'égalité des probabilités de détection de la communauté entre les stades sylvicoles étudiés. Les méthodes de capture-recapture adaptées à l'étude des communautés (Boulinier *et al.*, 1998b ; Nichols *et al.*, 1998a), associées à un dispositif d'échantillonnage incluant plusieurs occasions de capture, à la fois spatiales et temporelles (pour chaque stade étudié), pourraient permettre d'obtenir une richesse spécifique estimée de la communauté, aboutissant à une probabilité de détection dont les différences entre stades peuvent être testées statistiquement.

Nous n'avons pas mis en évidence quel est le facteur qui détermine le plus la richesse ou l'abondance des Lépidoptères nocturnes. L'évolution des communautés de Lépidoptères nocturnes peut correspondre à une succession "vraie" déterminée par les capacités de recolonisation après la coupe d'ensemencement, ou à une succession guidée par l'évolution du peuplement forestier en fournissant un habitat et des ressources plus ou moins favorables à l'installation des espèces, ou d'une combinaison des deux facteurs : "durée depuis la dernière perturbation" et "conditions d'habitat offertes par le peuplement forestier". Pour trancher parmi ces trois hypothèses, nous pourrions comparer les trois modèles correspondants, par exemple en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC).

Les analyses pourraient bénéficier de la prise en compte de la part de variation expliquée par l'auto-corrélation spatiale des sites. En effet, d'autres études entomologiques montrent une structuration spatiale des communautés d'insectes (cf. Bouget, 2000). La vérification de cette structuration spatiale pourrait être réalisée par un test de Mantel entre la matrice de dissimilarité faunistique et la matrice des distances géographiques entre sites (Kinnunen et Tiainen, 1999). Pour les analyses de richesse et d'abondance, cette prise en compte pourrait se faire à travers un modèle linéaire à effets mixtes tenant compte de l'auto-corrélation spatiale. Dans l'analyse de composition en espèces, des co-variables spatiales peuvent être intégrées : co-variables géographiques et permutations contraintes dans un bloc géographique dans une ACC partielle par exemple (Sawchik *et al.*, 2003 in Bouget, 2000).

Les résultats que nous avons obtenus mériteraient d'être validés par l'étude des Lépidoptères nocturnes échantillonnés sur une année entière et par la comparaison sur plusieurs années afin de vérifier la présence d'un effet inter-annuel.

De plus, la prise en compte des espèces de micro-Lépidoptères pourrait enrichir nos résultats, voire les modifier si leurs réponses étaient différentes ou contraires.

Les réponses des groupes écologiques et biologiques pourraient être affinées en croisant les traits d'espèces (prise en compte des espèces forestières liées strictement aux ligneux et des espèces forestières liées aux herbacées par exemple).

Toutefois, le problème de la validité des groupes écologiques et biologiques reste entier. Le renseignement des traits d'espèces devrait être effectué, dans la mesure du possible, grâce à des données locales ou proches. La classification en groupes écologiques et biologiques tel que nous l'avons réalisée demande aussi à être testée par d'autres études afin de vérifier nos résultats quant aux réponses de ces groupes. De plus, la capacité de dispersion des espèces pourrait être évaluée de manière fiable par la mesure du rapport de l'envergure alaire sur la largeur du thorax d'un échantillon de plusieurs individus de chaque espèce.

Nous n'avons étudié les communautés de Lépidoptères nocturnes que sur la première moitié du cycle de futaie régulière. Les tendances que nous observons et la reconstitution des communautés à la fin de cette première moitié, ainsi que le retour des espèces considérées comme vulnérables à la coupe d'ensemencement, doivent être confirmés par l'étude de la deuxième moitié du cycle.

Nous n'avons étudié que deux types de coupes assez éloignées sur un gradient d'intensité. L'évaluation de l'impact des perturbations par les coupes devrait prendre en compte, dans le futur, d'autres intensités de coupes. Il faudrait par exemple étudier les effets d'une coupe d'intensité intermédiaire à celles que nous avons étudiées, comme la coupe sous abri, et d'une coupe très intense comme la coupe rase.

La réponse à la coupe devrait également tenir compte de la surface coupée. Nous avons étudié des coupes de petites et de grandes tailles : il faudrait inclure des coupes réalisées sur des surfaces intermédiaires.

Nous avons observé des réponses contraires des Lépidoptères nocturnes et des oiseaux à la coupe d'ensemencement. De plus, nous soupçonnons que la prédation par ces derniers est un facteur déterminant pour les Lépidoptères après la coupe. Le lien entre ces deux groupes et la relation proie-prédateur devraient être précisés.

Nous n'avons pas pu évaluer le niveau et la diversité de la ressource en lichens. La prise en compte de cette ressource dans les analyses de corrélations permettrait probablement d'expliquer la réponse des espèces lichénophages.

Afin de préciser le rôle de la végétation et de tester l'hypothèse **H5.1.5 : "la composition des communautés de Lépidoptères nocturnes est liée à la composition de la végétation (Holl, 1996)"**, il faudrait étudier le lien entre la composition floristique et la composition lépidoptérologique, soit globale (par un test de mantel entre la matrice de dissimilarité floristique et la matrice de dissimilarité faunistique par exemple), soit au niveau de l'espèce (réponse des Lépidoptères en fonction de l'abondance ou de la fréquence d'une espèce végétale ou d'un groupe d'espèces).

Enfin, le lien entre chaque espèce de Lépidoptères (ou quelques unes) et les caractéristiques du peuplement pourrait être étudié.

BIBLIOGRAPHIE

- Anderson D.R., Burnham K.P., Gould W.R. et Cherry S., 2001. Concerns about finding effects that are actually spurious. *Wildlife Society Bulletin*, 29, 1, p. 311-316.
- Andersson F.O., Feger K.H., Hüttl R.F., Kräuchi N., Mattsson L., Sallnäs O. et Sjöberg K., 2000. Forest ecosystem research - priorities for Europe. *Forest Ecology and Management*, 132, p. 111-119.
- Andow D.A. et Prokrym D.R., 1990. Plant structural complexity and host-finding by a parasitoid. *Oecologia*, 82, p. 162-165.
- Anthelme F., Grossi J.-L., Brun J.-J. et Didier L., 2001. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps. *Forest Ecology and Management*, 145, 1-2, p. 57-65.
- Anthelme F., Michalet R., Barbaro L. et Brun J.-J., 2003. Environmental and spatial influences of shrub cover (*Alnus viridis* DC.) on vegetation diversity at the upper treeline in the inner western Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35, 1, p. 48-55.
- Atlegrim O. et Sjöberg K., 1996a. Effects of clear-cutting and single-tree selection harvests on herbivorous insect larvae feeding on bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in uneven-aged boreal *Picea abies* forest. *Forest Ecology and Management*, 87, 1-3, p. 139-148.
- Atlegrim O. et Sjöberg K., 1996b. Effects of clear-cutting and single-tree selection harvests on herbivorous insect larvae feeding on bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. *Forest Ecology and Management*, 87, 1-3, p. 139-148.
- Atlegrim O., 1992. Mechanisms regulating bird predation on a herbivorous larva guild in boreal coniferous forests. *Ecography*, 15, 1, p. 19-24.
- Attiwill P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63, 2-3, p. 247-300.
- Aussenac G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.*, 57, p. 287-301.
- Axmacher J.C., Tünte H., Schrupf M., Müller-Hohenstein K., Lyaruu H.V.M. et Fiedler K., 2004. Diverging diversity patterns of vascular plants and geometrid moths during forest regeneration on Mt Kilimanjaro, Tanzania. *Journal of Biogeography*, 31, p. 895-904.
- Baguette M. et Gerard S., 1993. Effects of spruce plantations on carabid beetles in southern Belgium. *Pedobiologia*, 37, 3, p. 129-140.
- Baize D. et Girard M.C., 1992. *Référentiel pédologique, principaux sols d'Europe*. INRA, Paris, 222 p.
- Balmer O. et Erhardt A., 2000. Consequences of succession on extensively grazed grasslands for central European butterfly communities : rethinking conservation practices. *Conservation Biology*, 14, 3, p. 746-757.
- Barbault R. et Hochberg M.E., 1992. Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. *Acta Oecologica*, 13, 1, p. 137-146.
- Barbault R., 1995. *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris, 273 p.

- Barbosa P., Segarra A. et Gross P., 2000. Structure of two macrolepidopteran assemblages on *Salix nigra* (Marsh) and *Acer negundo* L. : abundance, diversity, richness, and persistence of scarce species. *Ecological Entomology*, 25, p. 374-379.
- Barbosa P., Krischik V. et Lance D., 1989. Life-history traits of forest-inhabiting flightless Lepidoptera. *American Midland Naturalist*, 122, 2, p. 262-274.
- Baz A. et Garcia Boyero A., 1995. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *Journal of Biogeography*, 22, 1, p. 129-140.
- Beaudry S., Duchesne L.C. et Cote B., 1997. Short-term effects of three forestry practices on carabid assemblages in a jack pine forest. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 27, 12, p. 2065-2071.
- Beck J., Schulze C., Linsenmair K.E. et Fiedler K., 2002. From forest to farmland : diversity of geometrid moths along two habitat gradients on Borneo. *Journal of tropical ecology*, 18, p. 33-51.
- Beck J., 1998. Diversität von Geometriden-Artengemeinschaften in einem Gradienten von Waldhabitaten in Nordost-Borneo. Master thesis, Bayreuth, .
- Beese W.J. et Bryant A.A., 1999. Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 231-242.
- Begon M., Harper J.L. et Townsend C.R., 1996. *Ecology : individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Editions, Oxford, 1068 p.
- Bejer B., 1988. The nun moth in European spruce forest. In Berryman A.A. (Eds), *Dynamics of forest insect populations. Patterns, causes and implications*. Plenum Press, p. 212-231.
- Bennett I.J., McComb J.A. et Bradley J.S., 1992. Testing the expression of resistance to insect attack: Resistance of jarrah (*Eucalyptus marginata*) to jarrah leafminer (*Perthida glyphopa*). *Forest Ecology and Management*, 48, 1-2, p. 99-105.
- Bergès L., 2004a. Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité. In Gosselin M., Laroussinie, O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 149-215.
- Bergès L., 2004b. The effects of felling regime and silvicultural treatments on forest species with different life history traits: state of the art and management implications. In Andersson F., Birot Y. et Päivinen R. (Eds), *Towards the sustainable use of Europe's forests - Forest ecosystem and landscape research: scientific challenges and opportunities*. European Forest Institute, p. 221-236.
- Blandin P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie*, 17, 4, p. 215-307.
- Blondel J. et Cuvillier R., 1977. Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiscope. *Oikos*, 29, 2, p. 326-331.
- Blondel J., Ferry C. et Frochot B., 1973. Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41, 1/2, p. 63-84.
- Blondel J., (Eds.), 1998. Biologie de la conservation : enjeux et contraintes dans les pays industrialisés. Actes du colloque *3e rencontres Routes et faune sauvage Coll., Strasbourg, 30-08/02-10-1998* Association Française des Ingénieurs Ecologues, .

- Bormann F.H. et Likens G.E., 1979. Pattern and process in a forested ecosystem : disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. Springer-Verlag, New York, 253 p.
- Bouget C., 2000. *Echantillonnage de la diversité des Coléoptères Carabidae - Limites du piège à fosse en relation avec le milieu forestier*. Rapport technique de DEA, ENESAD Dijon, Université Claude Bernard Lyon I, Cemagref Nogent-sur-Vernisson, 28 p.
- Bouget C., 2004. Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- Boulinier T., Nichols J.D., Hines J.E., Sauer J.R. et Flather C.H., 1998a. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, 95, p. 7497-7501.
- Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.R., Hines J.E. et Pollock K.H., 1998b. Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79, 3, p. 1018-1028.
- Braby M., 2002. Life history strategies and habitat templates of tropical butterflies in north-eastern Australia. *Evolutionary Ecology*, 16, p. 399-413.
- Bragança M.A.L., Zanuncio J.C., Picanco M. et Laranjeiro A.J., 1998. Effects of environmental heterogeneity on lepidoptera and hymenoptera populations in eucalyptus plantations in brazil. *Forest Ecology and Management*, 103, 2-3, p. 287-292.
- Brehm G., Homeier J. et Fiedler K., 2003. Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera : Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9, 5, p. 351-366.
- Brennan K.E.C., 2003. The successional response of spider communities following the multiple disturbances of mining and burning in Western Australian Jarrah forest. *Australian Journal of Entomology*, 42, p. 379-380.
- Brose U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: Mediated by vegetation structure or plant diversity ? *Oecologia*, 135, 3, p. 407-413.
- Brown V.K. et Hyman P.S., 1986. Successional communities of plants and phytophagous Coleoptera. *Journal of Ecology*, 74, p. 963-975.
- Brown V.K., 1985. Insect herbivores and plant succession. *Oikos*, 44, 1, p. 17-22.
- Burnham K.P. et Overton W.S., 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65, p. 623-633.
- Burnham K.P. et Overton W.S., 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60, p. 927-936.
- Butler L. et Strazanac J., 2000. Occurrence of lepidoptera on Selected Host Trees in Two Central Appalachian National Forests. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 3, p. 500-511.
- Butler L., Kondo C., Barrows E.M. et Townsend E.C., 1999. Effects of weather conditions and trap types on sampling for richness and abundance of forest macrolepidoptera. *Environmental Entomology*, 28, 5, p. 795-811.

- Bylund H., 1997. Stand age-structure influence in a low population peak of *Epirrita autumnata* in a mountain birch forest. *Ecography*, 20, 3, p. 319-326.
- Cam E., Nichols J.D., Sauer J.R. et Hines J.E., 2002. On the estimation of species richness based on the accumulation of previously unrecorded species. *Ecography*, 25, 1, p. 102-108.
- Carbiener D., 1995. Les arbres qui cachent la forêt, la gestion forestière à l'épreuve de l'écologie. Edisud, Aix-en-Provence, 242 p.
- Carbiener D., 1996. Pour une gestion écologique des forêts européennes. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 29, p. 19-38.
- Carter D.J. et Hargreaves B., 1988. *Guide des chenilles d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Neufchâtel - Paris, 311 p.
- Casas J., 1991. Density dependent parasitism and plant architecture. In Anonyme (Eds), *Insect parasitoids. 4th European Workshop. Perugia 1991*. Redia, p. 217-222.
- Cates R. et Orians G., 1975. Successional status and palatability of plants to generalist herbivores. *Ecology*, 56, p. 410-418.
- Chambers C.L., McComb W.C. et Tappeiner J.C., 1999. Breeding bird responses to three silvicultural treatments in the Oregon Coast Range. *Ecological Applications*, 9, 1, p. 171-185.
- Chao A., Lee S.M. et Jeng S.L., 1992. Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics*, 48, 1, p. 201-216.
- Chao A., 2004. Species richness estimation. In Balakrishnan N., Read C.B. et Vidakovic B. (Eds), *Encyclopedia of Statistical Sciences*. in press, .
- Chauvet M. et Olivier L., 1993. La biodiversité, enjeu planétaire. Préserver notre patrimoine génétique. Sang de la Terre, 413 p.
- Chen J., Franklin J.F. et Spies T.A., 1993. Contrasting microclimatic among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63, p. 219-237.
- Chevalier R., Dumas Y. et Gilbert J.M., 1996. Typologie des stations forestières de la forêt domaniale de Montargis. 25 p.
- Chevalier R., 2003. Sylviculture du Chêne et biodiversité végétale spécifique. Étude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45). Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 111 p.
- Chey V.K., Holloway J.D. et Speight M.R., 1997. Diversity of moths in forest plantations and natural forests in Sabah. *Bulletin of Entomological Research*, 87, 4, p. 371-385.
- Chinery M. et Cuisin M., 1994. *Les papillons d'Europe (Rhopalocères et Hétérocères diurnes)*. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 323 p.
- Clarke K.R. et Ainsworth M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92, p. 205-219.
- Clarke K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, p. 117-143.

- Clements F.E., 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington, Washington D. C., 512 p.
- Coddington J.A., Griswold C., Davila D., Penaranda E. et Larcher S., 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical systems. In Dudley E. (Eds), *Proceedings of the Fourth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology*, Portland, Oregon, Dioscorides Press, p. 44-46.
- Collins B.S., Dunne K.P. et Pickett S.T.A., 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. In Pickett S.T.A. et White P.S. (Eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, p. 217-233.
- Colwell R.K. et Coddington J.A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345, p. 101-118.
- Colwell R.K., 2004, EstimateS : Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7., <http://purl.oclc.org/estimates> .
- Colwell R., Chang X. et Chang J., 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85, 10, p. 2717-2727.
- Connell J.H. et Slatyer R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, p. 1119-1145.
- Connell J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, p. 1302-1310.
- Connell J.H., 1979. Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In Anderson R.M., Turner B.D. et Taylor L.R. (Eds), *Population dynamics*. Blackwell, Oxford, p. 141-163.
- Cornell H.V. et Lawton J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61, p. 1-12.
- Crisp P.N., Dickinson K.J.M. et Gibbs G.W., 1998. Does native invertebrate diversity reflect native plant diversity? A case study from New Zealand and implications for conservation. *Biological Conservation*, 83, 2, p. 209-220.
- Croxton P., Hann J., Greatorex-Davies J. et Sparks T., 2005. Linear hotspots? The floral and butterfly diversity of green lanes. *Biological Conservation*, 121, 4, p. 579-584.
- CRPF Ile de France et Centre, 1997. *Gestion forestière et biodiversité*. 6 p.
- Daily G.C. et Ehrlich P.R., 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: Rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation*, 4, 1, p. 35-55.
- Dajoz R., 1996. *Précis d'écologie*. Dunod, Paris, 357 p.
- Day K.R., 1997. The influence of temperature on egg mortality in the budmoth *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera: Tortricidae), and its role in determining the regional abundance of an important forest pest. *Bulletin of Entomological Research*, 87, 3, p. 259-264.
- Deans A.M., Malcolm J., Smith S.M. et Bellocq M.I., 2005. Edge effects and the responses of aerial insect assemblages to structural-retention harvesting in Canadian boreal peatland forests. *Forest Ecology and Management*, 204, p. 249-266.

- Deconchat M., 2001. Effects of logging techniques on the soil surface. *Annals of Forest Science*, 58, 6, p. 653-661.
- Denizot G., 1971. *Carte géologique au 1/50 000. Montargis XXIV - 19*. Carte + Notice, BRGM, Orléans, .
- Dennis R.L.H., Hodgson J.G., Grenyer R., Shreeve T.G. et Roy D.B., 2004. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status ? *Ecological Entomology*, 19, p. 12-26.
- Denno R.F., McClure M.S. et Ott J.M., 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects : competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40, p. 297-331.
- Dettki H. et Esseen P.A., 1998. Epiphytic macrolichens in managed and natural forest landscapes: a comparison at two spatial scales. *Ecography*, 21, 6, p. 613-624 %8 //.
- Dettki H. et Esseen P.A., 2003. Modelling long-term effects of forest management on epiphytic lichens in northern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 175, 1, p. 223-238.
- Didier B. et Royer J.M., 1994. Etude de l'évolution de la flore forestière en liaison avec les traitements sylvicoles en Forêt d'Orient (Forêt domaniale du Temple, Aube). *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional de la Forêt d'Orient*, 18, p. 11-46.
- Drury W.H. et Nisbet I.C., 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54, p. 331-368.
- du Bus de Warnaffe G. et Dufrière M., 2004. To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. *Ecography*, 27, 6, p. 701-714.
- du Bus de Warnaffe G. et Lebrun P., 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 118, 2, p. 219-234.
- du Bus G., 2002. *Etude des impacts de la gestion forestière sur la biocénose en région Wallone*. Unité des Eaux et Forêts, Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique, 93 p.
- Duelli P. et Obrist M.K., 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation*, 7, 3, p. 297-309.
- Dufrene M. et Legendre P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 3, p. 345-366.
- Dunn R.R., 2004. Managing the tropical landscape: a comparison of the effects of logging and forest conversion to agriculture on ants, birds, and lepidoptera. *Forest Ecology and Management*, 191, 1-3, p. 215-224.
- Ehrlich P.R., 1996. Conservation in temperate forests: What do we need to know and do? *Forest Ecology and Management*, 85, 1-3, p. 9-19.
- Elkinton J.S., Healy W.M., Buonaccorsi J.P., Boettner G.H., Hazzard A.M., Smith H.R. et Liebhold A.M., 1996. Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. *Ecology*, 77, 8, p. 2332-2342.

- Erhardt A. et Thomas J.A., 1991. Lepidoptera as indicators of change in the semi-natural grasslands of lowland and upland Europe. In Collins N.M. et Thomas J.A. (Eds), *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London, p. 213-236.
- Erhardt A., 1985. Diurnal Lepidoptera : sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology*, 22, p. 849-861.
- Faeth S.H. et Simberloff D., 1981. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp nov., at increased field densities. *Ecology*, 62, p. 620-624.
- Faeth S.H. et Simberloff D., 1981. Experimental isolation of oak host plants : effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects. *Ecology*, 62, p. 625-635.
- Fahy O. et Gormally M., 1998. A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecology and Management*, 110, 1-3, p. 263-273.
- Faith D.P., Minchin P.R. et Belbin L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69, p. 57-68.
- Fauth J.E., Bernardo J., Camara M., Resetarits W.J., VanBuskirk J. et McCollum S.A., 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist*, 147, 2, p. 282-286.
- Feeny P., 1968. Effects of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth Operophtera brumata. *Journal of Insect Physiology*, 14, p. 805-817.
- Feeny P., 1970. Seasonal changes in Oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 15, 4, p. 565-581.
- Feeny P., 1976. Plant apparency and chemical defence. In Wallace J.W. et Mansell R.L. (Eds), *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York, p. 1-40.
- Fermon H., Walter M., Larsen T.B., Dall'Asta U. et Mühlenberg M., 2000. Effect of forest management on diversity and abundance of fruit-feeding nymphalid butterflies in south-eastern Côte d'Ivoire. *Journal of Insect Conservation*, 4, p. 173-189.
- Ferry C., Blondel J. et Frochot B., 1976. Plant successional stages and avifaunal structure on an island. In anonymous (Eds), *Proc. 16th. Int. Orinth. Congr.*, p. 643-653.
- Ferry C. et Frochot B., 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne. Etude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie*, 24, p. 153-251.
- Ferry C. et Frochot B., 1974. L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. In Pesson P. (Eds), *Ecologie forestière - La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Gauthier-Villars, Paris, p. 309-326.
- Ferry C. et Frochot B., 1990. Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura (Eastern France). In Keast A. (Eds), *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, p. 183-195.
- Fielding C.A. et Coulson J.C., 1995. A test of the validity of insect food-plant and life-history records: Lepidoptera on heather (*Calluna vulgaris*). *Ecological Entomology*, 20, 4, p. 343-350.
- Fleishman E., Murphy D.D. et Brussard P.E., 2000. A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications*, 10, 2, p. 569-579.

- Foster B.L. et Tilman D., 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146, 1, p. 1-10.
- Fouillet P., 1999. Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord : étude de l'entomofaune. *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord*, 7, p. 55-74.
- Franklin J.F., Spies T.A., Van Pelt R., Carey A.B., Thornburgh D.A., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K. et Chen J.Q., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155, 1-3, p. 399-423.
- Fraser S.M. et Lawton J.H., 1994. Host-range expansion by british moths onto introduced conifers. *Ecological Entomology*, 19, 2, p. 127-137.
- Fraser S., 1997. Host specificity in forest insects. In Watt A.D., Stork N.E. et Hunter M.D. (Eds), *Forests and Insects*. Chapman and Hall, London, p. 15-32.
- Futuyma D.J. et Gould F., 1979. Association of plants and insects in a deciduous forest. *Ecological Monographs*, 49, p. 33-50.
- Futuyma D.J., 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. *American Naturalist*, 110, p. 285-292.
- Garnier A., 1965. La forêt de Montargis. Excursion du 4 avril 1965. *Bulletin de l'Association des Naturalistes de l'Orléanais*, 30, Juillet, p. 12-23.
- Gaston K.J. et Spicer J.I., 1998. *Biodiversity. An introduction*. Blackwell Science, Oxford, G.-B., 128 p.
- Gaston K.J., 1988. Patterns in the local and regional dynamics of moth populations. *Oikos*, 53, p. 49-57.
- Gauch H.G., 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 298 p.
- Ghazoul J., 2002. Impact of logging on the richness and diversity of forest butterflies in a tropical dry forest in Thailand. *Biodiversity and conservation*, 11, p. 521-541.
- Gibeaux C.A., 1999. Liste-inventaire des Lépidoptères du massif de Fontainebeau (Insecta, Lepidoptera). *Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing*, 75, 2, p. 1-64.
- Gleason H.A., 1939. The individualistic concept of plant association. *American Midland Naturalist*, 21, p. 92-110.
- Godfray H.C.J., 1985. The absolute abundance of leaf miners on plants of different successional stages. *Oikos*, 45, 1, p. 17-25.
- Godron M., Daget P., Emberger L., Le Floch E., Poissonet J., Sauvage C. et Wacquart J.P., 1968. *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. CNRS, Paris, 296 p.
- Gonseth Y., 1993. Les Lépidoptères diurnes (Lep. Rhopalocera) des clairières et des chemins forestiers du Jura neuchâtelois. *Mitteilungen Der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 66, 1-2, p. 283-302.
- Gonseth Y., 1994. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des pâturages, des pelouses sèches et des prairies de fauche du Jura neuchâtelois. *Mitteilungen Der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 67, p. 17-36.

- Gosselin F. et Gosselin M., 2004. Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 58-99.
- Gosselin M., Fady B. et Lefevre F., 2004. La biodiversité : définitions, enjeux et débats scientifiques. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 16-39.
- Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), 2004. *Biodiversité et Gestion Forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Co-édition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, 320 p.
- Gotelli N.J. et Colwell R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 4, p. 379-391.
- Gotelli N.J. et Ellison A.M., 2002. Biogeography at a regional scale: Determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology*, 83, 6, p. 1604-1609.
- Greenslade P., 1983. Adversity selection and the habitat templet. *American Naturalist*, 122, p. 352-365.
- Grime J.P., 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111, p. 1169-1194.
- Grime J.P., 1987. Dominant and subordinate components of plant communities : implications for succession, stability and diversity. In Gray A.J., Crawley M.J. et Edwards P.J. (Eds), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, p. 413-428.
- Grindal S.D. et Brigham R.M., 1998. Short-term effects of small-scale habitat disturbance on activity by insectivorous bats. *Journal of Wildlife Management*, 62, 3, p. 996-1003.
- Haila Y., Hanski I.K., Niemelä J., Punttila P., Raivio S. et Tukia H., 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 1, p. 187-202.
- Hamer K.C., Hill J.K., Benedick S., Mustaffa N., Sherratt T.N., Maryati M. et Chey V.K., 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo: the importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 40, 1, p. 150-162.
- Hamer K., Hill J., Benedick S., Mustaffa N., Sherratt T., Maryati M. et Chey V., 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of northern Borneo : the importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 40, p. 150-162.
- Hammond P.C. et Miller J.C., 1998. Comparison of the biodiversity of Lepidoptera within three forested ecosystems. *Annals of the Entomological Society of America*, 91, 3, p. 323-328.
- Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. et Ohmann J.L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioScience*, 41, 6, p. 382-392.
- Hanski I.K. et Gilpin M.E., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. In Gilpin M.E. et Hanski I.K. (Eds), *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London, p. 3-16.
- Harrison J.O., 1964. Factors effecting the abundance of Lepidoptera in banana plantations. *Ecology*, 45, p. 508-519.

- Hartley S.E. et Jones T.H., 2003. Plant diversity and insect herbivores : effects of environmental change in contrasting model systems. *Oikos*, 101, p. 6-17.
- Haysom K.A. et Coulson J.C., 1998. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris* : effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological entomology*, 23, 4, p. 377- 385.
- Heliovaara K. et Väisänen R., 1984. Effects of modern forestry on northwestern European forest invertebrates – a synthesis. *Acta Forestalia Fennica*, 189, p. 1-32.
- Helle P. et Mönkkönen M., 1990. Forest succession and bird communities: theoretical aspects and practical implications. In Keast A. (Eds), *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, p. 299-318.
- Heltshe J. et Forrester N., 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics*, 39, p. 1-11.
- Heppner J.B., 1998. Classification of Lepidoptera. Part. 1 : Introduction. *Holarctic Lepidoptera*, 5 (Suppl. 1), p. 1-148.
- Herbulot C., 1965. *Atlas des Lépidoptères de France. Tome III*. Boubée & Cie, Paris, 145 p.
- Herbulot C., 1967. *Atlas des Lépidoptères de France. Tome II*. Boubée & Cie, Paris, 143 p.
- Hill J.K., 1999. Butterfly spatial distribution and habitat requirements in a tropical forest: impacts of selective logging. *Journal of Applied Ecology*, 36, 4, p. 564-572.
- Hilty J. et Merenlender A., 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, 92, 2, p. 185-197.
- Hines J.E., Boulinier T., Nichols J., Sauer J. et Pollock K.H., 1999. COMDYN : software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study*, 46 (suppl.), p. 209-217.
- Holl K.D., 1996. The effect of coal surface mine reclamation on diurnal lepidopteran conservation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 2, p. 225-236.
- Holloway J.D., 1985. Moths as indicator organisms for categorizing rain-forest an monitoring changes and regeneration processes. In Chadwick A.C. et Sutton S.L. (Eds), *Tropical rain forests. the Leeds symposium, special publication*. Leeds Philosophical and Literary Society, p. 235-242.
- Hunter M. et Price P., 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73, p. 724-732.
- Huntly N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, p. 477-503.
- Hurlbert S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, p. 187-211.
- Huston M.A., 1994. *Biological diversity : the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, xix + 681 p.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks. In anonymous (Eds), *Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, p. 415-427.
- IFN, 1998. Département du Loiret. Résultats du deuxième inventaire forestier (1992). IFN, Nogent sur Vernisson, 151 p.

- Ings T.C. et Hartley S.E., 1999. The effect of habitat structure on carabid communities during the regeneration of a native Scottish forest. *Forest Ecology and Management*, 119, 1-3, p. 123-136.
- Intachat J. et Holloway J., 2000. Is there stratification in diversity or preferred flight height of geometroid moths in Malaysian lowland tropical forest ? *Biodiversity and Conservation*, 9, p. 1417-1439.
- Intachat J., Holloway J.D. et Speight M.R., 1997. The effects of different forest management practices on geometroid moth populations and their diversity in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 9, 3, p. 411-430.
- Intachat J., Holloway J.D. et Speight M.R., 1999. The impact of logging on geometroid moth populations and their diversity in lowland forests of Peninsular Malaysia. *Special 10th year anniversary issue. Journal of Tropical Forest Science*, 11, 1, p. 61-78.
- Ivashov A.V., Boyko G.E. et Simchuk A.P., 2002. The role of host plant phenology in the development of the oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera : Tortricidae). *Forest Ecology and Management*, 157, p. 7-14.
- Jactel H., Menassieu P. et Raise G., 1994. Infestation dynamics of *Dioryctria sylvestrella* (Ratz.) (Lepidoptera: Pyralidae) in pruned maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management*, 67, 1-3, p. 11-22.
- Jarret P., 1996. Sylviculture du Chêne sessile. *Bulletin Technique de l'ONF*, 31, p. 21-28.
- Jarret P., 2004. *Guide des sylvicultures. Chênaie atlantique*. Lavoisier - Office National des Forêts, 335 p.
- Jeffries M. et Lawton J., 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23, p. 269-286.
- Jenner X., 2001. La typologie des peuplements feuillus "Aubry-Druelle" et après. In Bastien Y. (Eds), *Typologie des peuplements. Actes de la table d'hôte sur la sylviculture des peuplements en futaie irrégulière*. ENGREF, Nancy, p. 45-49.
- Jennings D.T., Houseweart M.W. et Dunn G.A., 1986. Carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) associated with strip clearcut and dense spruce-fir forests of Maine. *Coleopterists Bulletin*, 40, 3, p. 251-263.
- Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F. et van Tongeren O.F.R. (Eds), 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge,
- Jonsson B.G. et Jonsell M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation*, 8, 10, p. 1417-1433.
- Juriado I., Paal J. et Liira J., 2003. Epiphytic and epixylic lichen species diversity in Estonian natural forests. *Biodiversity and Conservation*, 12, 8, p. 1587-1607.
- Kantvilas G. et Jarman S.J., 2004. Lichens and bryophytes on *Eucalyptus obliqua* in Tasmania: management implications in production forests. *Biological Conservation*, 117, 4, p. 359-373.
- Kempton R., 2002. Species diversity. In El-Shaarawi A.H. et Piegorisch W. (Eds), *Encyclopedia of Environmetrics*. Jon Wiley & sons, Ltd, Chichester, p. 2086-2092.
- Kendall W.L., 2001. The robust design for capture-recapture studies : analysis using program Mark. In Field R., Warren R.J., Okarma H. et Sievert P.R. (Eds), *Wildlife, land, and*

- people : priorities for the 21st century. *Proceedings of the second international wildlife management congress*. Bethesda, Maryland, USA, p. 357-360.
- Kéry M. et Schmid H., 2004. Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability. *Basic and Applied Ecology*, 5, 1, p. 65-73.
- Kéry M., 2004. Extinction rate estimates for plant populations in revisitation studies: importance of detectability. *Conservation biology*, 18, 2, p. 570-574.
- King D.I. et DeGraaf R.M., 2000. Bird species diversity and nesting success in mature, clearcut and shelterwood forest in northern New Hampshire, USA. *Forest Ecology and Management*, 129, 1-3, p. 227-235.
- Kinnunen H. et Tiainen J., 1999. Carabid distribution in a farmland mosaic: the effect of patch type and location. *Annales Zoologici Fennici*, 36, 3, p. 149-158.
- Knops J.M.H., Tilman D., Haddad N.M., Naeem S., Mitchell C.E., Haarstad J., Ritchie M.E., Howe K.M., Reich P.B., Siemann E. et Groth J., 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 2, 5, p. 286-293.
- Koivula M., Kukkonen J. et Niemelä J., 2002. Boreal carabid-beetle (*Coleoptera, Carabidae*) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation*, 11, 7, p. 1269-1288.
- Koivula M., 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Forest Ecology and Management*, 167, 1-3, p. 103-121.
- Krusic R.A., Yamasaki M., Neefus C.D. et Pekins P.J., 1996. Bat habitat use in White Mountain National Forest. *Journal of Wildlife Management*, 60, 3, p. 625-631.
- Kulfan J., 1994. The seasonal dynamics of the moth larvae communities (Lepidoptera) on spruce. *Entomological Problems*, 25, 2, p. 63-72.
- Lamotte M. et Bourlière F., 1969. Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson, Paris, 303 p.
- Landau D., Prowell D. et Carlton C.E., 1999. Intensive versus long-term sampling to assess Lepidopteran diversity in a southern mixed mesophytic forest. *Annals of the Entomological Society of America*, 92, 3, p. 435-441.
- Lanier L., 1994. *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy, .
- Lavorel S., 1991. Structure spatiale, perturbations, et dynamique de la coexistence d'espèces végétales : de l'expérimentation à la modélisation. L'exemple de friches méditerranéennes. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 269 p.
- Lawton J.H. et McNeill S., 1979. Between the devil and deep blue sea : on the problems of being a herbivore. In Anderson R.M., Turner B.D. et Taylor L.R. (Eds), *Population dynamics*. Blackwell, Oxford, p. 223-244.
- Lawton J.H., Bignell D.E., Bolton B., Bloemers G.F., Eggleton P., Hammond P.M., Hodda M., Holt R.D., Larsen T.B., Mawdsley N.A., Stork N.E., Srivastava D.S. et Watt A.D., 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391, 6662, p. 72-76.
- Lawton J.H. et Schröder D., 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, 265, p. 137-140.

- Lawton J.H. et Strong D.R., 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist*, 118, p. 317-338.
- Lawton J.H., 1978. Host-plant influences on insect diversity: the effects of space and time. In Mound L. et Waloff N. (Eds), *Diversity of insect faunas. Symposium of the Royal Entomol Society of London*. p. 105-125.
- Lawton J.H., 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28, p. 23-39.
- Lawton J.H., 1987. Are there assembly rules for successional communities ? In Gray A.J., Crawley M.J. et Edwards P.J. (Eds), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, p. 225-244.
- Le Tacon F., Selosse M.A. et Gosselin F., 2000. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Première partie. *Revue Forestière Française*, 52, 6, p. 477-496.
- Leblanc P., 1994. Etude sur le peuplement entomologique du taillis-sous-futaie et de la futaie régulière (Forêt d'Orient, Aube). *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional de la Forêt d'Orient*, 18, p. 47-68.
- Legendre P. et Legendre L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, 853 p.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. et Gozales A., 2004. The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, p. 601-613.
- Leps J., Novotny V. et Basset Y., 2001. Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. *Journal of Ecology*, 89, 2, p. 186-199.
- Leps J., Goldberg D.E., Herben T. et Palmer M., 1999. Mechanistic explanations of community structure: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 10, 2, p. 147-150.
- Leps J., Spitzer K. et Jaros J., 1998. Food plants, species composition and variability of the moth community in undisturbed forest. *Oikos*, 81, 3, p. 538-548.
- Leraut P.J.A., 1997. Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. Supplément à *Alexanor*, 526 p.
- Leraut P.J.A., 2001. Contribution à l'étude des Lépidoptères de la Brie occidentale (Insecta Lepidoptera). *Alexanor*, 22, 1-4, p. 3-237.
- Lewis O.T., 2001. Effects of experimental selective logging on tropical butterflies. *Conservation Biology*, 15, p. 389-400.
- Lhomme L., 1923. Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique. Vol. 1 : Macrolépidoptères. Lhomme L., Paris, 800 p.
- Lindenmayer D.B. et Franklin J.F., 1997. Managing stand structure as a part of ecologically sustainable forest management in Australian mountain ash forests. *Conservation Biology*, 11, p. 1053-1068.
- Lindenmayer D.B. et Franklin J.F., 2002. Conserving forest biodiversity : a comprehensive multiscaled approach. Island Press, 352 p.
- Lindenmayer D.B., Margules C.R. et Botkin D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14, 4, p. 941-950.

- Lindenmayer D.B., 1999. Future directions for biodiversity conservation in managed forests : indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 277-287.
- Lindström J., Kaila L. et Niemelä P., 1994. Polyphagy and adult body size in geometrid moths. *Oecologia*, 98, p. 130-132.
- Looijen R.C. et van Andel J., 1999. Ecological communities : conceptual problems and definitions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, p. 210-222.
- Loreau M., 2000. Are communities saturated ? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*, 3, 2, p. 73-76.
- Luff M.L. et Woiwod I.P., 1995. Insects as indicators of land-use change: a European perspective, focusing on moths and ground beetles. In Harrington R. et Stork N.E. (Eds), *Insects in a changing environment*. Academic Press, London, p. 399-422.
- Luquet G.C., 1994. Données préliminaires sur la faune lépidoptérique et orthoptérique du bois de Bouchereau (Loiret) (Insecta Lepidoptera et Orthoptera). *Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing*, 70, 3, p. 155-173.
- MacArthur R.H. et Wilson E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, p. 373-387.
- MacArthur R.H. et Wilson E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New York, .
- MacArthur R.H., 1972. *Geographical ecology*. Princeton university Press, Princeton, New Jersey.
- MacArthur R., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36, p. 533-536.
- Magurran A.E., 1985. The diversity of Macrolepidoptera in two contrasting woodland habitats at Banagher, Northern Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 85 B, p. 121-132.
- Magurran A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 179 p.
- Margalef R., 1968. *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago, .
- Mattson W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11, p. 119-161.
- McCune B., 1993. Gradients in epiphyte biomass in three Pseudotsuga-Tsuga forests of different ages in western Oregon and Washington. *Bryologist*, 96, 3, p. 405-411.
- McGeoch M.A. et Chown S.L., 1997. Evidence of competition in a herbivorous, gall-inhabiting moth (Lepidoptera) community. *Oikos*, 78, 1, p. 107-115.
- McGeoch M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 2, p. 181-201.
- McIntosh R.P., 1995. H. A. Gleason's "individualistic concept" and theory of animal communities: a continuing controversy. *Biological Review*, 70, p. 317-357.
- McLeod J., 1980. Forests, disturbances and insects. *Canadian Entomologist*, 112, p. 1185-1192.

- Météo France 45, 2002. *Poste de Amilly, récapitulatif 1971 à 2000*. Météo France 45, Orléans, 1 p.
- Millier C., Barre V. et Landeau S., (Eds.), 2004. Programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière. Résultats scientifiques et actions de transfert. Actes du colloque *Colloque de restitution du programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière, Paris, 2-3 décembre 2004* GIP-Ecofor, 170 p.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000. *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, Paris, 129 p.
- Mitchell R.J., Palik B.J. et Hunter M.L., 2002. Natural disturbance as a guide to silviculture. Preface. *Forest Ecology and Management*, 155, 1-3, p. 315-317.
- Mönkkönen M. et Mutanen M., 2003. Occurrence of moths in boreal forest corridors. *Conservation Biology*, 17, 2, p. 468-475.
- Montgomery D.C. et Peck E.A., 1982. *Introduction to linear regression analysis*. Wiley & Sons, New York, 504 pp. p.
- Moore J.-D., Ouimet R., Camire C. et Houle D., 2002. Effects of two silvicultural practices on soil fauna abundance in a northern hardwood forest, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Soil Science*, 82, 1, p. 105-113.
- Moran V.C., 1980. Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* hosts. *Ecological Entomology*, 5, p. 153-164.
- Morand A., 1996. Dynamique de la coexistence des espèces. De la théorie des perturbations à la théorie des traits d'histoire de vie. L'exemple du modèle Amphibiens dans l'espace alluvial du Haut-Rhône. Diplôme de doctorat, Ecologie des eaux douces et des grands fleuves, Université Lyon 1, Lyon, .
- Mothiron P., 1997. Inventaire commenté des Lépidoptères de l'Île-de-France. I. Noctuelles (Lepidoptera Noctuidae). Supplément hors-série au tome 19 d'Alexanor, 144 p.
- Mothiron P., 2001. Inventaire commenté des Lépidoptères de l'Île-de-France. II. Géomètres (Lepidoptera Geometridae). Supplément hors-série au tome 21 d'Alexanor, 164 p.
- Muirhead-Thomson R.C., 1991. Light traps. In Muirhead-Thomson R.C. (Eds), *Trap responses of flying insects*. Academic Press, London, p. 1-39.
- Muller Y., 1995. Influence de la structure du peuplement forestier sur l'avifaune nicheuse. *Bulletin Technique de l'ONF*, 28, p. 39-48.
- Murdoch W., Evans F. et Peterson C., 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology*, 53, p. 819-829.
- Myers J.H., Boettner G. et Elkinton J., 1998. Maternal effects in gypsy moth: Only sex ratio varies with population density. *Ecology*, 79, 1, p. 305-314.
- Myers J.H. et Kuken B., 1995. Changes in the fecundity of tent caterpillars: A correlated character of disease resistance or sublethal effect of disease? *Oecologia*, 103, 4, p. 475-480.
- Nagel H.G., 1979. Analysis of invertebrate diversity in a mixed prairie ecosystem. *Journal of Kansas Entomological Society*, 52, p. 777-786.
- Neuvonen S. et Niemela P., 1981. Species richness of Macrolepidoptera on Finnish Deciduous Trees and shrubs. *Oecologia*, 51, p. 364-370.

- New T.R., 1999. Limits to species focusing in insect conservation. *Annual Entomological Society of America*, 92, p. 853-860.
- Nichols J.D., Boulinier T., Hines J.E., Pollock K.H. et Sauer J.R., 1998a. Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecological Applications*, 8, 4, p. 1213-1225.
- Nichols J.D., Boulinier T., Hines J.E., Pollock K.H. et Sauer J.R., 1998b. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conservation biology*, 12, 6, p. 1390-1398.
- Nichols J.D. et Conroy M.J., 1996. Estimation of species richness. In Wilson D.E., Cole F.R., Nichols J.D., Rudran R. et Foster M.S. (Eds), *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 226-234.
- Niemelä J., Hanhimäki S. et Mannila R., 1981. The relationship of adult size in noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae) to breadth of diet and growth form of host plants. *Annales Entomologici Fennici*, 47, p. 17-20.
- Niemelä J., Haila Y., Halme E., Lahti T., Pajunen T. et Punttila P., 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Annales Zoologici Fennici*, 25, 2, p. 107-119.
- Niemelä J., Haila Y. et Punttila P., 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography*, 19, 3, p. 352-368.
- Niemelä J., Langor D. et Spence J.R., 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in Western Canada. *Conservation Biology*, 7, 3, p. 551-561.
- Niemelä J., Spence J.R., Langor D., Haila Y. et Tukia H., 1993. Logging and boreal ground-beetle assemblages on two continents: implications for conservation. In Gaston K.J., New T.R. et Samways M.J. (Eds), *Perspectives on insect conservation*. Intercept Limited, Andover (United Kingdom), p. 29-50.
- Niemelä J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 127-134.
- Niemela P., Tahvanainen J., Sorjonen J., Hokkanen T. et Neuvonen S., 1982. The influence of host plant growth form and phenology on the life strategies of Finnish macrolepidopterous larvae. *Oikos*, 39, p. 164-170.
- Niemelä P. et Haukioja E., 1982. Seasonal patterns in species richness of herbivorous macrolepidopteran larvae on Finnish deciduous trees. *Ecological Entomology*, 7, p. 169-175.
- Niemelä P. et Neuvonen S., 1983. Species richness of herbivores on hosts: how robust are patterns revealed by analysing published host plant lists ? *Annales Entomologici Fennici*, 49, 4, p. 95-99.
- Nieminen M., 1996a. *Metapopulation dynamics of moths*. PhD Thesis, Ecology and Systematics; Population biology, Faculty of Science of the University of Helsinki, Helsinki, 47 p.
- Nieminen M., 1996b. Migration of moth species in a network of small islands. *Oecologia*, 108, p. 643-651.

- Nieminen M., 1996c. Risk of population extinction in moths: Effect of host plant characteristics. *Oikos*, 76, 3, p. 475-484.
- Noss R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4, 4, p. 355-364.
- Noss R.F., 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 135-146.
- Odum E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, p. 262-270.
- Okland B., 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 3, 1, p. 68-85.
- Okland R.H., 1996. Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies ? *Journal of Vegetation Science*, 7, p. 289-292.
- Oldeman R.A.A., 1990. *Forests : elements of sylvology*. Springer, Berlin, .
- ONF, 1996a. Propositions de règles de gestion destinées à favoriser la biodiversité dans les forêts domaniales d'Eure-et-Loir. Orléans, DRONF Centre, 27 p.
- ONF, 1996b. Révision d'aménagement. Forêt domaniale de Montargis (4090,42 ha). Département du Loiret. 1996b-2015. ONF, 120 p.
- ONF, 1997. Guide de sylviculture: la futaie régulière de chêne en Région Centre. ONF - DRONF Centre, 40 + annexes p.
- ONF, 1997. Arbres morts, arbres à cavités. Pourquoi? Comment? ONF, 22 p.
- ONF, 2000. Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Classeur. ONF, Paris.
- Oostermeijer J. et Van Swaay C., 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: A tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation*, 86, 3, p. 271-280.
- Ostiff D.P. et Quiring D.T., 2000. Role of host plant in the decline of populations of a specialist herbivore, the spruce bud moth. *Journal of Animal Ecology*, 69, p. 263-273.
- Otis D.L., Burnham K.P., White G.C. et Anderson D.R., 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62, p. 1-135.
- Otto H.J., 1998. *Ecologie forestière*. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 397 p.
- Palmer M., 2004, *Ordination methods for ecologists*, <http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/> .
- Panzer R. et Schwartz M., 1998. Effectiveness of a vegetation-based approach to insect conservation. *Conservation Biology*, 12, 3, p. 693-702.
- Park C.G., Shin W.K., Kim I.G. et Kim C.H., 1988. Fruit piercing moths collected at an orchard surrounded by forest in Kyongnam Province. *Korean Journal of Applied Entomology*, 27, 2, p. 111-116.
- Pettersson R.B., Ball J.P., Renhorn K.E., Essen P.A. et Sjoberg K., 1995. Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Biological Conservation*, 74, 1, p. 57-63.
- Pianka E.R., 1970. On r- and K- selection. *The American Naturalist*, 104, p. 592-597.

- Pickett S.T.A. et White P., 1985. *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, New York, .
- Pointerau P., 1992. La forêt qui cache l'arbre. *Courrier de la Cellule Environnement de l'INRA*, 16, p. 1-8.
- Pointerau P., 1994. Vers une foresterie durable. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 23, p. 65-67.
- Pollock K.H., 1982. A capture-recapture sampling design robust to unequal catchability. *Journal of Wildlife Management*, 46, p. 752-757.
- Prendergast J.R., Quinn R.M., Lawton J.H., Eversham B.C. et Gibbons D.W., 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365, p. 335-.
- Price P.W., 1977. General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution*, 31, p. 405-420.
- Prodon R. et Lebreton J.D., 1981. Breeding avifauna of a mediterranean succession : the holm oak and cork oak series in eastern Pyrénées, 1. Analysis and modeling of the structure gradient. *Oikos*, 37, p. 21-38.
- Prodon R. et Lebreton J.D., 1994. Analyses multivariées des relations espèces-milieu: structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*, 44, 1, p. 69-91.
- Rameau J.C., 1997. *Référentiel français des habitats forestiers et associés à la forêt*. ENGREF/Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 113 p.
- Rapley L.P., Allen G.R. et Potts B.M., 2004. Genetic variation of *Eucalyptus globulus* in relation to autumn gum moth *Mnesampela privata* (Lepidoptera: Geometridae) oviposition preference. *Forest Ecology and Management*, 194, 1-3, p. 169-175.
- Redfearn A. et Pimm S.L., 1988. Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities. *Ecological Monographs*, 58, p. 39-55.
- Redman A. et Scriber J., 2000. Competition between the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the northern tiger swallowtail, *Papilio canadensis* : interactions mediated by host plant chemistry, pathogens, and parasitoids. *Oecologia*, 125, p. 218-228.
- Renhorn K.E., Esseen P.A., Palmqvist K. et Sundberg B., 1997. Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. *Oecologia*, 109, p. 1-9.
- Rexstad E. et Burnham K.P., 1991. User's guide for interactive program CAPTURE. Abundance estimation of closed animal populations. Colorado State University, Fort Collins, Colorado, USA, .
- Rhoades D.F. et Cates R.G., 1976. Towards a general theory of plant antiherbivores chemistry. Rec. Adv. In Wallace J.W. et Mansell R.L. (Eds), *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York, p. 168-213.
- Richard E., 2004. Réponse des communautés de carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. Thèse de Doctorat, Sciences de l'Environnement, ENGREF, Paris, 446 p.
- Ricketts T.H., Daily G.C., Ehrlich P.R. et Fay J.P., 2001. Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: Biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology*, 15, 2, p. 378-388.

- Robert J.C., 1979a. Détermination des caractéristiques du vol nocturne d'Insectes par utilisation du piégeage lumineux. *Comptes Rendus de L Academie Des Sciences Serie III Sciences de La Vie Life Sciences*, 288, p. 1183-1186.
- Robert J.C., 1979b. Les caractéristiques spécifiques du vol nocturne de Lépidoptères Geométrides : heure, rythme, quantité d'activité. *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté Besançon*, 15, p. 65-91.
- Roland J., Taylor P. et Cooke B., 1997. Forest structure and the spatial pattern of parasitoid attack. In Watt A.D., Stork N.E. et Hunter M.D. (Eds), *Forests and Insects*. Chapman and Hall, London, p. 97-106.
- Roman-Amat B., Hermeline M. et Michon J.M., 1998. Proposition d'indicateurs pour la gestion durable des forêts au niveau sub-national dans les cas des forêts européennes. Contribution de l'Office National des Forêts (France). *Bulletin technique de l'Office National des Forêts*, 35, p. 57-69.
- Roughgarden J., 1989. Community structure and assembly. In Roughgarden J., May R.M. et Levin S.A. (Eds), *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, N.J., p. 203-226.
- Roxburgh S., Shea K. et Wilson J., 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85, 2, p. 359-371.
- Saarinen K., 2002. A comparison of butterfly communities along field margins under traditional and intensive management in SE Finland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 90, 1, p. 59-65.
- Saarinen K., Valtonen A., Jantunen J. et Saarnio S., Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance? *Biological Conservation*, In Press, Corrected, .
- Sawchik J., Dufrêne M. et Lebrun P., 2003. Estimation of habitat quality based on plant community, and effects of isolation in a network of butterfly habitat patches. *Acta Oecologica*, 24, 1, p. 25-33.
- Schnitzler A. et Borlea F., 1998. Lessons from natural forests as keys for sustainable management and improvement of naturalness in managed broadleaved forests. *Forest Ecology and Management*, 109, 1-3, p. 293-303.
- Schnitzler-Lenoble A., 1996. En Europe, la forêt primaire. L'extension de vraies réserves forestières est une nécessité scientifique. *La Recherche*, 290, p. 68-72.
- Schnitzler-Lenoble A., 2002. Ecologie des forêts naturelles d'Europe : biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires. Tec & Doc, Lavoisier, Paris, 271 p.
- Schowalter T.D., Hargrove W.W. et Crossley D.A., 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology*, 31, p. 177-196.
- Schowalter T.D. et Lowman M.D., 1999. Forest herbivory : insects. In Walker L.R. (Eds), *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, p. 253-269.
- Schowalter T.D., 1985. Adaptations of insects to disturbance. In Pickett S. et White P. (Eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, p. 235-252.
- Schütz J.P., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity ? *Forestry*, 72, 4, p. 359-366.

- Scriber J.M. et Slansky J., F., 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 26, p. 183-211.
- Selmi S. et Boulinier T., 2003. Does time of season influence bird species number determined from point-count data? A capture-recapture approach. *Journal of Field Ornithology*, 74, 4, p. 349-356.
- Seymour R.S., White A.S. et de Maynadier P.G., 2002. Natural disturbance regimes in northeastern North America - evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 155, 1-3, p. 357-367.
- Shapiro A.M., 1974. Partitioning of resources among lupine-feeding Lepidoptera. *American Midland Naturalist*, 91, p. 243-248.
- Shapiro A.M., 1981. The pierid red-egg syndrome. *American Naturalist*, 117, p. 276-294.
- Sharov A.A., Liebhold A.M. et Roberts E.A., 1996. Spatial variation among counts of gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae) in pheromone-baited traps at expanding population fronts. *Environmental Entomology*, 25, 6, p. 1312-1320.
- Sharov A.A., Roberts E.A., Liebhold A.M. et Ravlin F.W., 1995. Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) spread in the central Appalachians: three methods for species boundary estimation. *Environmental Entomology*, 24, 6, p. 1529-1538.
- Shea K. et Chesson P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 4, p. 170-176.
- Shreeve T.G., 1981. Flight patterns of butterfly species in woodlands. *Oecologia*, 51, p. 289-293.
- Siemann E., Tilman D., Haarstad J. et Ritchie M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist*, 152, 5, p. 738-750.
- Siemann E., 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology*, 79, 6, p. 2057-2070.
- Simberloff D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? *Biological Conservation*, 83, 3, p. 247-257.
- Simberloff D., 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 101-111.
- Skinner B., 1998. The colour identification guide to moths of the British Isles. Penguins books LTD, London, 276 p.
- Smith E.P. et van Belle G., 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40, p. 119-129.
- Solis M.A... et Pogue M.G., 1999. Lepidopteran biodiversity : patterns and estimators. *American Entomologist*, 45, 4, p. 206-211.
- Sousa W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, p. 353-391.
- Southwood T.R.E., Brown V.K. et Reader P.M., 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, 12, p. 327-348.
- Southwood T.R.E. et Henderson P.A., 2000. *Ecological methods*. Blackwell Science, 576 p.

- Southwood T.R.E., 1976. *The stability of the trophic milieu, its influence on the evolution of behaviour and of responsiveness to trophic signals*. Colloques internationaux du CNRS : "Comportement des insectes en milieu trophique", Tours - France, .
- Southwood T.R.E., 1977. Habitat, the template for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology*, 46, p. 337-365.
- Southwood T.R.E., 1988. Tactics, strategies and templates. *Oikos*, 52, p. 3-18.
- Southwood T.R.E., 1996. Natural communities: Structure and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 351, 1344, p. 1113-1129.
- Sparks T.H. et Parish T., 1995. Factors affecting the abundance of butterflies in field boundaries in Swavesey fens, Cambridge, UK. *Biological Conservation*, 73, p. 221-227.
- Sparks T.H., Greatorex-Davies J.N., Mountford J.O., Hall M.L. et Marrs R.H., 1996. The effects of shade on the plant communities of rides in plantation woodland and implications for butterfly conservation. *Forest Ecology and Management*, 80, 1-3, p. 197-207.
- Spence J.R., Langor D.W. et Hammond H.E.J., Pohl, G. R., 1997. Beetle abundance and diversity in a boreal mixed-wood forest. In Watt A.D., Stork N.E. et Hunter M.D. (Eds), *Forests and Insects*. Chapman and Hall, London, p. 287-301.
- Spies T.A., 1997. Forest stand structure, composition, and function. In Kohn K.A. et Franklin J.F. (Eds), *Creating a forestry for the 21st century - The science of ecosystem management*. Island Press, Washington D.C., p. 11-30.
- Spurr S.H., 1960. *Photogrammetry and photo-interpretation*. Ronald Press Compagny, New York, .
- Stamp N.E. et Bowers M.D., 1990. Phenology of nutritional differences between new and mature leaves and its effect on caterpillar growth. *Ecological Entomology*, 15, 4, p. 447-454.
- Stanley T.R. et Richards J.D., 2004, *Close Test. A program for testing capture-recapture data for closure*, <http://www.fort.usgs.gov/products/software/cloctest/cloctest.asp> .
- Stanley T.R. et Burnham K., 1999. A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics*, 6, 2, p. 197-209.
- Steffan-Dewenter I. et Tschardt T., 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia*, 109, p. 294-302.
- Stewart A.J.A., 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, p. 233-234.
- Strong D.R., Lawton J.H. et Southwood R., 1984. *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 313 p.
- Summerville K.S. et Crist T.O., 2004. Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography*, 27, p. 3-12.
- Summerville K.S. et Crist T.O., 2003. Determinants of lepidopteran community composition and species diversity in eastern deciduous forests : roles of season, eco-region and patch size. *Oikos*, 100, p. 134-148.

- Summerville K.S. et Crist T.O., 2001. The species richness of lepidoptera in a fragmented landscape : a supplement to the checklist of moths of Butler county, Ohio. *The Great lakes Entomologist*, p. 93-110.
- Summerville K.S., Boulware M.J., Veech J.A. et Crist T.O., 2003. Spatial variation in species diversity and composition of forest Lepidoptera in eastern deciduous forests of North America. *Conservation Biology*, 17, 4, p. 1045-1057.
- Summerville K.S., Crist T.O., Kahn J.K. et Gering J.C., 2003. Community structure of arboreal caterpillars within and among four tree species of the eastern deciduous forest. *Ecological Entomology*, 28, 6, p. 747-757.
- Summerville K.S. et Crist T.O., 2002. Effects of timber harvest on forest Lepidoptera: Community, guild, and species responses. *Ecological Applications*, 12, 3, p. 820-835.
- Summerville K.S., 2002. Ecological determinants of species diversity and community composition of forest moths (Lepidoptera) at local and regional scales. PhD, Zoology, Miami University, Miami, .
- Summerville K.S., Ritter L.M. et Crist T.O., 2004. Forest moth taxa as indicators of lepidopteran richness and habitat disturbance: a preliminary assessment. *Biological Conservation*, 116, 1 SU -, p. 9-18.
- Süssenbach D. et Fiedler K., 1999. Noctuid moths attracted to fruit baits : testing models and methods of estimating species diversity. *Nota lepid.*, 22, 2, p. 115-154.
- Svensson I., 1982. Skogsbrukets inverkan pa fjärilfaunan. In anonymous (Eds), *XIX Nordiska entomologmötet, Helsingfors*, p. 23.
- Symstad A.J., Siemann E. et Haarstad J., 2000. An experimental test of the effect of plant functional group diversity on arthropod diversity. *Oikos*, 89, 2, p. 243-253.
- Tammaru T., Kaitianemi P. et Ruohomäki K., 1995. Oviposition choice of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera : Geometridae) in relation to its eruptive population dynamics. *Oikos*, 74, p. 296-304.
- Tenow O., 1972. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophtera* spp (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862-1968. *Zool. Bidr. Uppsala*, Supplement 2, .
- Ter Braak C.J.F. et Smilauer P., 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide : Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA, 500 p.
- Ter Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 5, p. 1167-1179.
- Ter Braak C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69, 1, p. 69-77.
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielborger K., Wichmann M., Schwager M. et Jeltsch F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, p. 79-92.
- Thiollay J.M., 2002. Forest ecosystems : threats, sustainable use and biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, 11, p. 943-946.
- Third Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 1998. Follow-up reports on the Ministerial Conferences on the protection of Forest in Europe. vol. 2 Sustainable

- forest management in Europe. Special report on the follow-up on the implementation of resolutions H1 and H2 of the Helsinki Ministerial Confer. Ministry of agriculture rural development and fisheries, Lisbon, PRT, Lisbon, 274 p.
- Thomas A.W. et Thomas G.M., 1994. Sampling strategies for estimating moth species diversity using a light trap in a Northeastern softwood forest. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 48, 2, p. 85-105.
- Thomas A.W., 1996. Light-trap catches of moths within and above the canopy of a northeastern forest. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 50, 1, p. 21-45.
- Thomas A.W., 2001. *Moth diversity in a northeastern, North American, red spruce forest. 1 : a baseline study*. Canadian forest service - Atlantic forestry centre, Fredericton (New-Brunswick), .
- Thomas A.W., 2002. *Moth diversity in a northeastern, North American, red spruce forest. 2 : the effect of sivicultural practices on geometrid diversity (Lepidoptera : Geometridae)*. Canadian forest service, Atlantic forestry centre, Fredericton (New-Brunswick), .
- Townsend C.R., Doledec S. et Scarsbrook M.R., 1997. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: A test of habitat templet theory. *Freshwater Biology*, 37, 2, p. 367-387.
- Townsend C.R., 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, p. 36-50.
- Ugland K.I., Gray J.S. et Ellingsen K.E., 2003. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 72, p. 888-897.
- Usher M.B. et Keiller S.W.J., 1998. The macrolepidoptera of farm woodlands: determinants of diversity and community structure. *Biodiversity and Conservation*, 7, 6, p. 725-748.
- Vallauri D., Gilg O., Poncet L. et Schwoehrer C., 2001. Références scientifiques sur la conservation d'un réseau représentatif et fonctionnel de forêts naturelles. WWF & RNF, Paris, 90 p.
- Varkonyi G., Kuussaari M. et Lappalainen H., 2003. Use of forest corridors by boreal *Xestia* moths. *Oecologia*, 137, p. 466-474.
- Varley G.C., 1949. Population changes in German forest pests. *Journal of Animal Ecology*, 18, p. 117-122.
- Virtanen T. et Neuvonen S., 1999. Performance of moth larvae on birch in relation to altitude, climate, host quality, and parasitoids. *Oecologia*, 120, p. 92-101.
- Weseloh R.M., 1976. Behavior of forest insect parasitoids. In Anderson J.F. et Kaya H.K. (Eds), *Perspectives in forest entomology*. Academic Press, New York, p. 99-110.
- West C., 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf mining guild on oak. *Ecological Entomology*, 10, p. 111-120.
- Whittaker R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 2-3, p. 213-251.
- Williams C., 1939. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part 1. General Survey ; sex proportion ; phenology ; and time of flight. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 89, p. 79-132.

- Williams C., 1940. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part 2. The effect of wheather conditions on insect activity ; and the estimation and forecasting of changes in the insect population. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 90, p. 227-306.
- Willott S.J., Lim D.C., Compton S.G. et Sutton S.L., 2000. Effects of selective logging on the butterflies of a Bornean Rainforest. *Conservation Biology*, 14, 4, p. 1055-1065.
- Willott S.J., 1999. The effects of selective logging on the distribution of moths in a Bornean rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 354, 1391, p. 1783-1790.
- Willott S.J., 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *Journal of applied ecology*, 38, p. 484-486.
- Wilson J., 1994. The Intermediate Disturbance Hypothesis of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 18, 2, p. 176-181.
- Witkowski Z., Gryzybek J. et Plonka P., 1992. Effect of air pollution on the oak leaf biochemistry and herbivorous insect abundance in the Niepolomice Forest. *Ekologia, CSFR*, 11, 1, p. 59-77.
- Woiwod I.P. et Stewart J.A., 1990. Butterflies and moths - migration in the agricultural environment. In Bunce R.G. et Howard D.C. (Eds), *Species dispersal in agricultural habitats*. ITE, .
- Wolda H., 1983. Insect seasonality : why ? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, p. 1-18.
- Wood B. et Gillman M.P., 1998. The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. *Biodiversity and Conservation*, 7, 5, p. 597-616.
- WWF, 2001. *Insight into Europe's forest protection*. WWF, Gland, Switzerland, 35 p.
- Yela J. et Holyoak M., 1997. Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera : Noctuidae). *Environmental Entomology*, 26, p. 1283-1290.
- Yoccoz N.G., Nichols J.D. et Boulinier T., 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 8, p. 446-453.
- Zar J.H., 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall Int., London, 662 + Appendices p.
- Zobel M., 1989. Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia : changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici*, 26, 2, p. 171-182.

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Passage du taillis-sous-futaie vers la futaie régulière.	28
Figure 2 : Conversion progressive à la futaie régulière et stades successifs (schéma adapté à notre étude).....	29
Figure 3 : Conversion et cycle de la futaie régulière avec les différents stades. rgb : ex-TSF régularisé-gros-bois ; régé : régénération ; four : fourrés-gaulis ; bp : bas-perchis ; hp : hauts-perchis ; jf : jeune futaie.	29
Figure 4 : Hypothèse de perturbation intermédiaire (d'après Connell, 1978).	38
Figure 5 : Relation hypothétique entre la diversité des insectes forestiers, la durée depuis une perturbation et sa taille (d'après McLeod, 1980).	39
Figure 6 : Le modèle du "patch dynamic concept", d'après Townsend (1989).	40
Figure 7 : Evolution au cours du temps de la biomasse totale d'une forêt après coupe rase et succession des quatre phases sylvogénétiques (d'après Bormann et Likens, 1979). R : phase d'installation et de réorganisation du peuplement forestier.	41
Figure 8 : Modèle d'habitat ("habitat template") et stratégies d'espèces rKA d'après Greenslade (1983).	44
Figure 9 : Localisation de la forêt domaniale de Montargis.	65
Figure 10 : illustration des stades sylvicoles étudiés (photos P. Bonneil).	68
Figure 11 : Illustration du piège lumineux utilisé (photo P. Bonneil).....	70
Figure 12 : Représentation du nombre de répétitions par facteur de comparaison du plan d'échantillonnage, et des effets étudiés. Une astérisque indique un ou plusieurs piégeages ayant échoué et donc manquant.	82
Figure 13 : Variations des captures entre les 5 nuits consécutives échantillonnées en mai 2002. (a) Variations d'abondance. (b) Variations de richesse spécifique. A cause d'un piégeage défectueux la quatrième nuit en fourrés-gaulis, des pointillés reliant la troisième et la cinquième nuit.	94
Figure 14 : Evolution de la richesse spécifique totale moyenne par piège aux quatre dates de piégeage.....	103
Figure 15 : Courbes de richesse cumulée par stade réalisées avec 1000 itérations sans remise (Colwell, 2004).....	106
Figure 16 : Représentations des ordinations NMDS des assemblages par sites et regroupement selon le stade sylvicole. (a) NMDS basée sur l'indice de Bray-Curtis appliqué sur données ln-transformées (stress = 0,05 ; corrélations de Spearman de l'effet "stade" avec l'axe 1 : $r = 0,63$, $p < 0,0001$ et l'axe 2 : $r = 0,79$, $p < 0,0001$). (b) NMDS basée sur l'indice de Dice-Sorensen (données en présence-absence) (stress = 0,08 ; corrélations de Spearman de l'effet "stade" avec l'axe 1 : $r = 0,58$, $p < 0,0001$ et l'axe 2 : $r = 0,5$, $p = 0,0002$).	108

Figure 17 : Classification ascendante hiérarchique par la méthode UPGMA de l'assemblage lépidoptérologique réalisée avec : a) l'indice moyen de dissimilarité de Bray-Curtis (sur données ln-transformées) et b) l'indice moyen de dissimilarité de Dice-Sorensen (sur données de présence-absence).....	116
Figure 18 : Typologie des stades sylvicoles avec leurs espèces caractéristiques (selon la méthode IndVal, Dufrene et Legendre, 1997). Le nom des espèces est suivi de leur valeur indicatrice (entre parenthèses) et du niveau de significativité aux test associés. Les espèces en gras atteignent leur valeur indicatrice maximale dans ce stade ou regroupement de stades. * p<0,05, **p<0,01, *** p<0,001.	117
Figure 19 : Courbes de richesses cumulées avant et après la première coupe d'éclaircie en bas-perchis réalisées avec 1000 itérations sans remise (Colwell, 2004).	125
Figure 20 : Représentations des ordinations NMDS des assemblages par site avant et après coupe d'éclaircie, basées sur a) l'indice de Bray-Curtis sur données ln-transformées (stress = 0.0063 ; corrélation de Spearman de l'effet "coupe" avec l'axe 1 : r = 0.27, p = 0.0715 et l'axe 2 : r = 0.182, p = 0.1215) et b) sur l'indice de Dice-Sorensen (données en présence-absence) (stress = 0.016 ; corrélation de Spearman de l'effet "coupe" avec l'axe 1 : r = 0.182, p = 0.1215 et l'axe 6 : r = 0.27, p = 0.0715).....	126
Figure 21 : Relation entre la richesse spécifique totale des Lépidoptère nocturnes et a) le nombre de strates de recouvrement supérieur à 10 % et b) la richesse floristique du sous-bois selon l'âge du peuplement forestier. n=7 dans les peuplements jeunes ; n=30 dans les peuplements >40 ans.	140
Figure 22 : Diagrammes d'ordination par analyse canonique des correspondances (ACC) de l'assemblage lépidoptérologique de 31 sites sans les espèces rares (présentes sur un seul site). (a) Représentation des sites regroupés par stade sylvicole et des variables environnementales. (b) Représentation des relations espèces-environnement. Seules les espèces identifiées comme caractéristiques d'un stade sont représentées.	143
Figure 23 : Evolutions comparées le long de la succession forestière de la richesse spécifique des Lépidoptères nocturnes, de la richesse floristique du sous-bois et du nombre de strates de recouvrement supérieur à 10% (multiplié par 5 pour une meilleure adaptation à l'échelle). Les valeurs sont les moyennes au niveau du site et l'erreur standard est représentée pour la richesse des lépidoptères seulement.	186

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Classification r-K-A des stratégies adaptatives et traits associés (modifié d'après Greenslade, 1983).....	44
Tableau 2 : Répartition des sites dans le plan d'échantillonnage de 2002 et caractéristiques générales par stade sylvicole. ex-TSF rgb ou irr : ancien Taillis-sous-futaie régularisé-gros-bois ou irrégulier (selon la typologie de Jenner, 2001).....	67
Tableau 3 : Répartition des sites dans le plan d'échantillonnage de 2003 et caractéristiques générales par stade sylvicole. ex-TSF rgb : ancien Taillis-sous-futaie régularisé-gros-bois (selon la typologie de Jenner, 2001).....	67
Tableau 4 : Répartition des piégeages selon les nuits à l'intérieur de chaque stade sylvicole en 2002 (répartition identique sur toutes les périodes de piégeage).	71
Tableau 5 : Nombre de sites échantillonnés (i.e. de piégeages effectués) pour chacune des quatre périodes d'échantillonnage de 2003. Une astérisque indique un piégeage ayant échoué et donc manquant.	75
Tableau 6 : Schéma synthétique de l'analyse des données	81
Tableau 7 : Répartition des captures de 2002 selon les familles (sur 7 périodes de piégeages de mars à septembre).....	93
Tableau 8 : Répartition des captures de 2002 selon les dates de piégeages avec indication du nombre de piégeages effectués.....	94
Tableau 9 : Résultats de l'analyse des variations de probabilité de détection par COMDYN (Hines <i>et al.</i> , 1999) au niveau du site (\pm erreur standard).....	95
Tableau 10 : Résultats de l'analyse des variations de probabilité de détection par SPECRICH (Hines <i>et al.</i> , 1999) au niveau de la nuit (\pm erreur standard).....	95
Tableau 11 : Répartition des captures de 2003 selon la date de piégeage.	96
Tableau 12 : Répartition des captures de 2003 selon les familles.....	97
Tableau 13 : Liste des 10 espèces les plus abondantes avec leurs caractéristiques écologiques.	98
Tableau 14 : Répartition des captures de 2003 selon le groupe écologique. NR = non renseigné.....	99
Tableau 15 : Résultats de l'analyse de variance sur les variables de richesse spécifique et d'abondance moyennes par relevé à partir du modèle linéaire complet (effet du stade sylvicole, de la date de piégeage et de l'interaction entre les 2). Degrés de liberté de la résiduelle : ddl=113.....	101
Tableau 16 : Evolution selon les quatre dates de piégeage des variables de richesse et d'abondance par relevé au niveau global, par famille et par groupes écologiques et biologiques, ainsi que l'envergure moyenne des individus (\pm erreur standard).....	104
Tableau 17 : Evolution de la richesse spécifique cumulée (moyenne \pm écart-type) raréfiée à 18 piégeages et calculée de manière analytique sous EstimateS (Colwell, 2004).	106

Tableau 18 : Moyennes de la richesse moyenne par relevé, de la richesse moyenne par site (regroupement des 4 relevés réalisés aux quatre dates de piégeage) et de l'abondance moyenne par relevé (\pm l'erreur standard) au niveau global et par famille. Les moyennes partageant au moins une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % (test de comparaisons multiples de Tukey sur données ln-transformées).....	107
Tableau 19 : Matrice des résultats de l'analyse ANOSIM de différences de composition en espèces entre stades, basée sur l'indice moyen de dissimilarité de Bray-Curtis entre stades ($d \pm$ erreur standard). R : statistique non paramétrique du test et probabilité associée p.....	109
Tableau 20 : Matrice des résultats de l'analyse ANOSIM de différences de composition en espèces entre stades, basée sur l'indice moyen de dissimilarité de Dice-Sorensen entre stades ($d \pm$ erreur standard). R : statistique non paramétrique du test et probabilité associée p.....	109
Tableau 21 : Moyennes de la richesse moyenne par relevé, de la richesse moyenne par site (regroupement des 4 relevés réalisés aux quatre dates de piégeage) et de l'abondance moyenne par relevé (\pm l'erreur standard) au niveau des groupes et traits écologiques et biologiques. Les moyennes partageant au moins une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % (test de comparaisons multiples de Tukey sur données ln-transformées).	111
Tableau 22 : Abondances moyennes par stade des espèces présentes dans au moins 10 % des sites, et résultats des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney et Kruskal-Wallis de différences entre stades. Les espèces en gras sont sensibles à la coupe d'ensemencement (positivement ou négativement). Les espèces surlignées en vert citron ont un profil successional précoce ; celles surlignées en bleu ciel ont un profil intermédiaire ; celles surlignées en vert clair ont un profil tardif. Les noms correspondants aux abréviations sont donnés en Annexe.....	114
Tableau 23 : Espèces caractéristiques du stade avant-coupe d'ensemencement et des 2 stades compris dans une trentaine d'années après-coupe. Analyse par la méthode IndVal (Dufrene et Legendre, 1997). Les espèces sont suivies de leur valeur indicatrice IV et de la significativité des tests appliqués (cf. Matériel et méthode)	115
Tableau 24 : Moyennes des variables de réponse globales et par famille à la coupe d'éclaircie (\pm erreur standard). Les résultats de l'analyse de l'effet de la coupe par modèle linéaire sont également indiqués. Degrés de liberté de la résiduelle : 32 (richesse et abondance par relevé) ou 8 (richesse par site).	125
Tableau 25 : Moyennes des variables de réponse par groupes et traits écologiques et biologiques à la coupe d'éclaircie (\pm erreur standard). Les résultats de l'analyse de l'effet de la coupe par modèle linéaire sont également indiqués. Degrés de liberté de la résiduelle : 32 (richesse et abondance par relevé) ou 8 (richesse par site).....	128

Tableau 26 : Variables environnementales sélectionnées avec leur moyenne par stade (\pm 1 erreur standard). Sont également présentés les résultats de l'effet "stade" sur chaque variable par un test de Kruskal-Wallis.	130
Tableau 27 : Résultats, pour l'ensemble des stades sylvicoles, des analyses de régression linéaire simple testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site, au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : le signe de l'effet, le niveau de significativité et le coefficient de détermination r^2 (entre parenthèses). * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, *** : $p < 0,001$, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.	132
Tableau 28 : Résultats, pour l'ensemble des stades sylvicoles, de l'analyse de régression multiple pas à pas ascendante testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site , au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : l'ordre d'entrée de la variable dans le modèle (entre parenthèses), le signe et la valeur du coefficient partiel de régression b, et le niveau de significativité. * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, *** : $p < 0,001$, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.	133
Tableau 29 : Résultats, pour l'ensemble des stades âgés de plus de 40 ans, des analyses de régression linéaire simple testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site, au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : le signe de l'effet, le niveau de significativité et le coefficient de détermination r^2 (entre parenthèses). * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, *** : $p < 0,001$, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.	136
Tableau 30 : Résultats, pour l'ensemble des stades âgés de plus de 40 ans, de l'analyse de régression multiple pas à pas ascendante testant l'effet des variables environnementales sur les variables de richesse spécifique par site, au niveau global, pour les deux familles principales et par groupe écologique. Sont indiqués : l'ordre d'entrée de la variable dans le modèle (entre parenthèses), le signe et la valeur du coefficient partiel de régression b, et le niveau de significativité. * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, *** : $p < 0,001$, NS : non-significatif. ddl : degrés de liberté de la résiduelle.	137
Tableau 31 : Résumé de l'analyse canonique des correspondances des communautés de Lépidoptères de 31 sites avec suppression des espèces rares (présentes sur un seul site).	141
Tableau 32 : Résultats de l'analyse canonique des correspondances (ACC) de l'effet des variables environnementales sur la composition en espèces de 31 sites avec suppression des espèces rares (présentes sur un seul site). Les résultats sont issus d'un test de Mantel avec 9999 permutations.	141
Tableau 33 : Synthèse des réponses au type de coupe et à la première moitié du cycle de futaie régulière pour l'abondance et la richesse. Les codes utilisés pour la réponse à la coupe traduisent le sens de l'effet et son intensité : +++ effet très positif (augmentation > 70%),	

++ effet assez positif (augmentation de 60 à 70%), + effet peu positif (augmentation de 30 à 60 %), 0 pas de réponse significative, - effet peu négatif (diminution de 30 à 60%), - - effet assez négatif (diminution de 60 à 70%), --- effet très négatif (diminution >70%). La première annotation est valable pour la richesse au niveau du relevé, la deuxième pour l'abondance au niveau du relevé. Lorsque l'effet sur la richesse au niveau du site est différent, il est noté entre parenthèses. Les codes utilisés pour l'évolution au cours du cycle reflètent le niveau de la richesse et de l'abondance au niveau du relevé, ainsi que les différences entre stades (les stades partageant le même chiffre ne sont pas significativement différents au seuil de 5% ; test de comparaisons multiples) : 0 : absence, 1 : niveau faible, 2 niveau moyen, 3 niveau élevé. Les stades où la richesse et l'abondance ont retrouvé leur niveau d'avant coupe sont indiqués (un seul lorsque la réponse est commune à la richesse et à l'abondance ; si les réponses sont différentes : d'abord pour la richesse puis pour l'abondance). Les différences de richesse et d'abondance entre jeune futaie (jf) et ex-TSF sont signalées avec les codes suivants : 0 pas de différences, - rgb>jf, + jf>rgb. Les codes entre parenthèses montrent une tendance non significative. 154

Tableau 34 : Représentation des réponses à la coupe des espèces et groupes d'espèces (selon la famille et les traits écologiques et biologiques) basées sur l'abondance (pour les groupes, la richesse spécifique évolue dans le même sens sauf indication). Les variations d'abondance entre stades ont été testées par test de Kruskal-Wallis et observation des moyennes pour les espèces ; par ANOVA et test de comparaison multiples des moyennes pour les groupes d'espèces. P<0,05. Les sigles suivant les espèces correspondent à leur traits écologiques et biologiques (cf. Annexe 3) et à leur envergure moyenne (en mm). Les lettres correspondent dans l'ordre : au prefendum d'habitat, au type de plante-hôte consommée, à la spécialisation trophique et au stade hivernant. 156

Tableau 35 : Représentation des profils successionnels des espèces et groupes d'espèces (selon la famille et les traits écologiques et biologiques) basés sur l'abondance (pour les groupes, la richesse spécifique évolue dans le même sens sauf indication). Les variations d'abondance entre stades ont été testées par test de Kruskal-Wallis et observation des moyennes pour les espèces ; ANOVA et test de comparaisons multiples des moyennes pour les groupes d'espèces. P<0,05. Les espèces suivies d'une astérisque sont également caractéristiques de ces stades ou regroupement de stades. Les sigles suivant les espèces correspondent à leur traits écologiques et biologiques (cf. Annexe 3) et à leur envergure moyenne (en mm). Les lettres correspondent dans l'ordre : au prefendum d'habitat, au type de plante-hôte consommée, à la spécialisation trophique et au stade hivernant. ... 168

ANNEXES

Liste des annexes

Annexe 1 : Emplacements des sites échantillonnés en 2003

Annexe 2 : Poster présenté aux premières journées francophones de conservation de la biodiversité, Villeurbanne, 22-25 avril 2003

Annexe 3 : liste des espèces capturées en 2003 et traits écologiques et biologiques

Annexe 4 : liste des espèces de Lépidoptères capturées sur 2002 et 2003

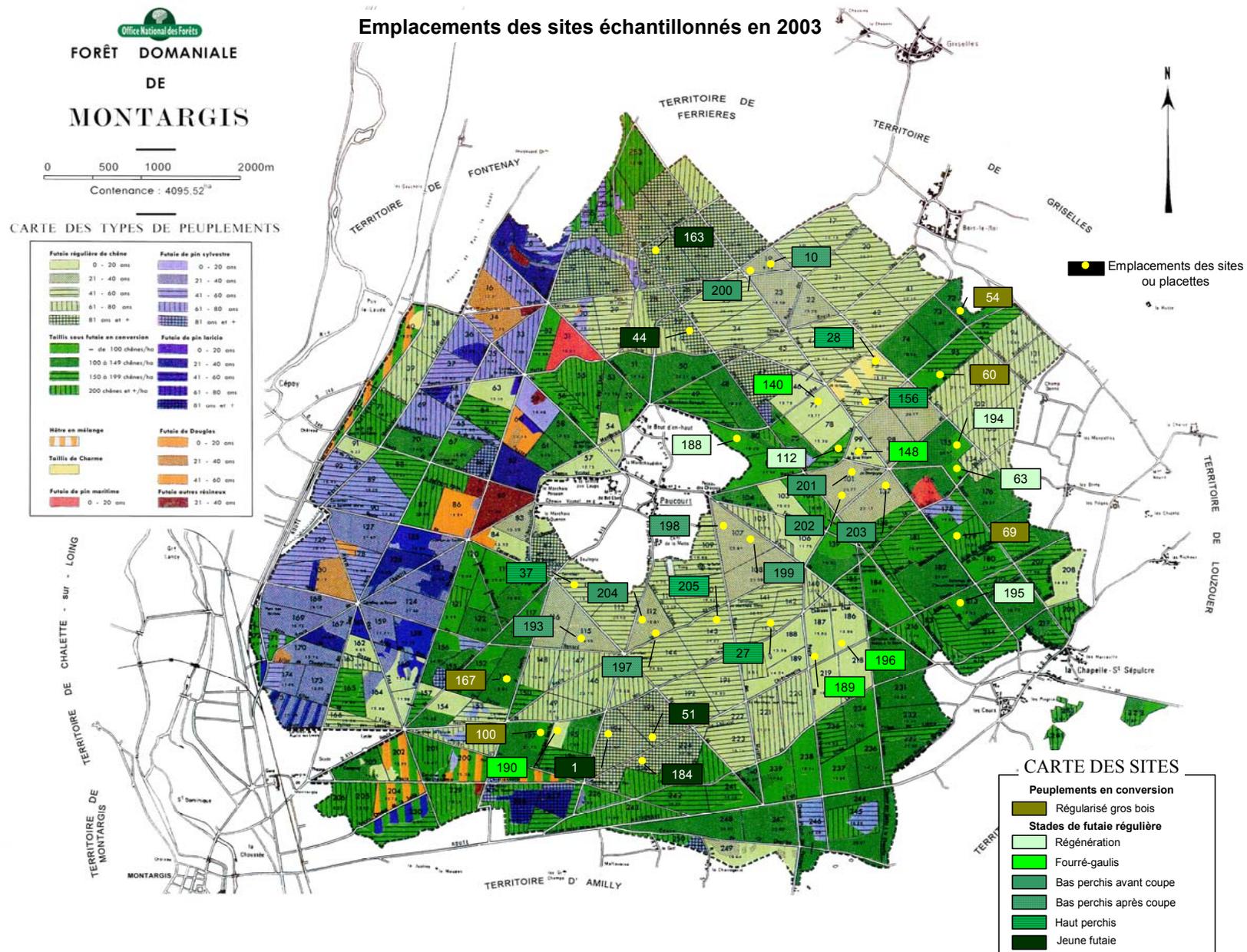
Annexe 5 : Liste des espèces de Lépidoptères capturées sur 5 nuits de mai 2002

Annexe 6 : liste des espèces floristiques des relevés du sous-bois

Annexe 7 : corrélations de Spearman des variables environnementales

Annexe 8 : Profils de stratification des sites par stade

Annexe 1 : Emplacements des sites échantillonnés en 2003



Annexe 2 : Poster présenté aux premières journées francophones de conservation de la biodiversité, Villeurbanne, 22-25 avril 2003



INFLUENCE DE LA GESTION FORESTIERE SUR LA DIVERSITE DES LEPIDOPTERES NOCTURNES EN CHENAIE DE PLAINE

Philippe BONNEIL

Doctorant 2^{ème} année

Cemagref, Equipe Ecosylv « Biodiversité et gestion forestière », 45290 Nogent-sur-Vernisson
philippe.bonneil@cemagref.fr

La gestion forestière durable : un double enjeu

- Produire du bois
- Conserver la biodiversité

Le contexte

La conversion des taillis-sous-futaies (TSF) en futaies régulières (FR) dans les forêts domaniales.

Les questions

- Le passage à la FR induit-il une perte, un maintien ou une augmentation de la diversité à l'échelle du massif forestier ?
- Quelle est l'importance des perturbations engendrées par les coupes de régénération et d'éclaircie ?
- Comment se succèdent les communautés le long du cycle sylvoicole ?
- Quelles sont les variables environnementales du peuplement forestier qui affectent la structure des communautés de Lépidoptères ?

La zone étudiée

La forêt domaniale de Montargis

- 4000 ha dont 70% de chênaie-charmaie ± acide avec hêtre.
- Objectif : production durable de bois d'œuvre de qualité (chêne).

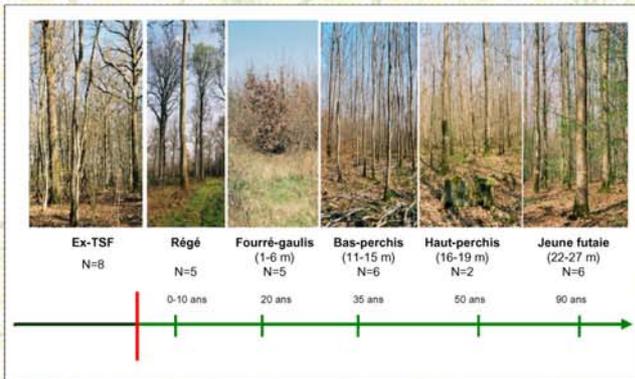


Fig. 1 : Représentation du passage au cycle de la futaie régulière
Photos : E. Richard.



Fig. 2 : Piège lumineux (tube actinique de 15 W et batterie auto de 12V).
Photo : J. Lhonoré

Pourquoi les Lépidoptères nocturnes ?

- Une grande richesse spécifique (1700 espèces environ en forêt de Fontainebleau).
- La plus grande abondance d'insectes phytophages dans les écosystèmes forestiers.
- Un rôle écologique (phytophagie, pollinisation) et une importance économique (ravageurs) considérables.
- Dépendance relative des chenilles à une espèce ou un groupes d'espèces végétales.
- Faible connaissance de l'écologie de ces communautés dans les écosystèmes forestiers, en particulier en lien avec la gestion forestière.

Les hypothèses

- Les coupes de régénération seraient des perturbations majeures alors que les coupes d'éclaircie sont des perturbations mineures (reconstitution rapide de l'état initial).
- La perturbation liée à la coupe de régénération initie une succession des communautés de Lépidoptères.
- La diversité et la composition des communautés de Lépidoptères est liée à celles de la flore (herbacée en particulier et arborée) et à la complexité du peuplement (multiplication des niches).

L'échantillonnage

L'étude est de type synchronique.

L'échantillonnage des lépidoptères est réalisé sur 2 années consécutives par piégeage lumineux (fig. 2) sur 32 placettes représentatives des peuplements en conversion et du cycle de la FR (fig. 1) dont certaines avant et après coupes. Chaque placette est piégée une nuit par mois de mars à octobre.

Les premiers résultats

L'analyse de la faune du printemps 2002 (mars à mai) porte sur 150 espèces de « macros-Lépidoptères » (Geomètres, Noctuelles, Notodontes ...).

On peut observer :

- une diminution de la richesse et de l'abondance en espèces suite aux coupes de régénération (fig. 3 et 4).
- une variation de la richesse spécifique et de l'abondance le long du cycle de la FR, avec une richesse et une abondance faible suite aux coupes de régénération, suivi d'une augmentation rapide au stade fourré-gaulis et d'une diminution progressive jusqu'en haut-perchis pour augmenter en jeune futaie.
- La composition en espèces (fig. 6) distingue 2 groupes : les peuplements très jeunes (Régé et Four.gaul) et les peuplements plus âgés (arborés). Les peuplements jeunes étant eux-mêmes différents du point de vue de l'assemblage des espèces.

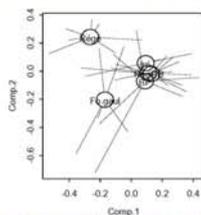


Fig. 6 : Ordination non-métrique basée sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis entre les relevés. Meilleur plan représentant l'effet du type de peuplement.

Abréviations : Régé = parcelles en coupes de régénération Fo.gaul = fourrés-gaulis
BP = bas-perchis HP = haut-perchis JF = jeune futaie
RGB = peuplements en conversion régularisés gros bois
IRR = peuplements en conversion irréguliers

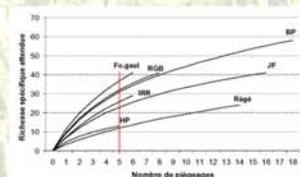


Fig. 3 : Courbes d'accumulation de richesse spécifique pour les 5 stades de futaie régulière et les 2 peuplements en conversion (issage de la courbe par moyenne après 1000 itérations).



Fig. 4 : Evolution de l'abondance des individus piégés. Test de Kruskal-Wallis de comparaison de moyennes significatif ($p=0.0059$). Barres d'erreur = écart-type.

Annexe 3 : liste des espèces capturées en 2003 et traits écologiques et biologiques

(selon Leraut P.J.A., 1997. *Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse*. Supplément à Alexanor, 526 p.)

Préférence habitat : F espèces forestières, O espèces de milieux ouverts, E espèces eurytopes

Groupe trophique : l espèces liées aux ligneux, h espèces liées aux herbacées, g espèces généralistes pour le type de plante-hôte, ml espèces lichénophages,

d espèces détritivores

Spécialisation trophique : m espèces monophages, o espèces oligophages, p espèces polyphages

Stade hivernant : C chenille, N nymphe, O œuf

nr : non-renreigné

Code	Famille	Espèce	N° Leraut	Préférence habitat	Groupe trophique	Spécialisation trophique	Envergure	Stade hivernant
abr.tri	Noctuidae	Abrostola tripartita (Hufnagel, 1766)	4402	E	h	m	35	N
ach.atr	Sphingidae	Acherontia atropos (Linnaeus, 1758)	3243	O	h	o	118.5	ns
act.pol	Noctuidae	Actinotia polyodon (Clerck, 1759)	4966	O	h	m	33.5	N
agr.exc	Noctuidae	Agrotis exclamatoris (Linnaeus, 1758)	4975	O	h	p	39.5	C
agr.ips	Noctuidae	Agrotis ipsilon (Hufnagel, 1766)	4973	E	h	p	47.5	ns
agr.put	Noctuidae	Agrotis puta (Hübner, [1803])	4972	E	h	p	31	C
agr.seg	Noctuidae	Agrotis segetum (Denis & Schiffermüller, 1775)	4977	E	h	p	37	C
alc.rep	Geometridae	Alcis repandata (Linnaeus, 1758)	4060	E	g	p	49.5	C
ale.alb	Noctuidae	Aletia (Mythimna) albipuncta (Denis & Schiffermüller, 1775)	4792	E	h	o	34.5	C
ale.fer	Noctuidae	Aletia (Mythimna) ferrago (Fabricius, 1787)	4793	E	h	p	40	C
ale.imp	Noctuidae	Aletia (Mythimna) impura (Hübner, [1808])	4788	E	h	o	34.5	C
ale.lal	Noctuidae	Aletia (Mythimna) l-album (Linnaeus, 1767)	4784	O	h	o	37	C
ale.pal	Noctuidae	Aletia (Mythimna) pallens (Linnaeus, 1758)	4787	O	h	o	36	C
amp.ber	Noctuidae	Amphipyra berbera svenssoni Fletcher, 1968	4562	F	l	p	51.5	O
amp.ocu	Noctuidae	Amphipoea oculea (Linnaeus, 1761)	4690	E	h	p	31.5	O
amp.tra	Noctuidae	Amphipyra tragopoginis (Clerck, 1759)	4559	E	h	p	36	O
ang.pru	Geometridae	Angerona prunaria (Linnaeus, 1758)	4014	E	g	p	49	C
apa.mon	Noctuidae	Apamea monoglypha (Hufnagel, 1766)	4736	O	h	o	50	C
apa.rem	Noctuidae	Apamea remissa (Hübner, [1809])	4722	E	h	o	39	C
apa.sco	Noctuidae	Apamea scolopacina (Esper, [1788])	4716	F	h	o	39	C
apa.una	Noctuidae	Apamea unanims (Hübner, [1813])	4721	E	h	o	34	C
ape.syr	Geometridae	Apeira syringaria (Linnaeus, 1758)	3997	E	g	p	40	C
apl.pla	Geometridae	Aplocera plagiata (Linnaeus, 1758)	3929	E	h	o	40	C
apo.lim	Limacodidae	Apoda limacodes (Hufnagel, 1766)	1919	F	l	o	30	N
arc.caj	Arctiidae	Arctia caja (Linnaeus, 1758)	4230	E	g	p	64	C
ast.alb	Geometridae	Asthena albulata (Hufnagel, 1767)	3938	F	l	p	21	N
aut.gam	Noctuidae	Autographa gamma (Linnaeus, 1758)	4426	E	h	p	42	ns
aut.pul	Noctuidae	Autographa pulchrina (Haworth, 1809)	4425	F	g	p	40	C
axy.put	Noctuidae	Axylia putris (Linnaeus, 1761)	4963	E	h	p	33	N
bis.bet	Geometridae	Biston betularia (Linnaeus, 1758)	4016	E	l	p	48.5	N
cab.exa	Geometridae	Cabera exanthemata (Scopoli, 1763)	4082	E	l	o	32.5	N
cab.pus	Geometridae	Cabera pusaria (Linnaeus, 1758)	4081	F	l	p	33.5	N
cal.pud	Lymantriidae	Calliteara pudibunda (Linnaeus, 1758)	4186	F	l	p	60	N
cam.bil	Geometridae	Camptogramma bilineata (Linnaeus, 1758)	3715	E	h	p	30	C
cam.mar	Geometridae	Campaea margaritata (Linnaeus, 1767)	4088	F	l	p	47	C
cat.alc	Noctuidae	Catephia alchymista (Denis & Schiffermüller, 1775)	4314	F	l	p	46	N
cat.ele	Noctuidae	Catocala electa (Vieweg, 1790)	4331	ns	l	o	72.5	O
cat.nup	Noctuidae	Catocala nupta (Linnaeus, 1767)	4328	E	l	p	80	O
cat.pro	Noctuidae	Catocala promissa (Denis & Schiffermüller, 1775)	4330	F	l	m	55	O
cat.spo	Noctuidae	Catocala sponsa (Linnaeus, 1767)	4325	F	l	m	66	O
cer.vin	Notodontidae	Cerura vinula (Linnaeus, 1758)	4174	E	l	p	71	N
cha.tri	Noctuidae	Charanyca trigrammica (Hufnagel, 1766)	4661	O	h	p	36.5	C
chi.cla	Geometridae	Chiasma (Semiothisa) clathrata (Linnaeus, 1758)	3969	O	h	o	29	N
chl.cit	Geometridae	Chloroclysta citrata (Linnaeus, 1761)	3747	E	g	p	29	O

cho.pyg	Noctuidae	Chortodes (Photedes) pygmina (Haworth, 1809)	4698	E	h	p	26	O
clo.pig	Notodontidae	Clostera pigra (Hufnagel, 1766)	4144	E	l	o	26	N
col.cor	Noctuidae	Colocasia coryli (Linneaus, 1758)	4433	E	l	p	34	N
col.pec	Geometridae	Colostygia pectinataria (Knoch, 1781)	3769	E	h	m	27	C
com.baj	Geometridae	Comibaena bajularia (Denis & Schiffermüller, 1775)	3543	F	l	m	31	C
cos.aff	Noctuidae	Cosmia affinis (Linneaus, 1767)	4742	E	l	m	31.5	O
cos.oce	Geometridae	Cosmorhoe ocellata (Linneaus, 1758)	3732	E	h	m	29	C
cos.tra	Noctuidae	Cosmia trapezina (Linneaus, 1758)	4740	E	l	p	33	O
cra.lig	Noctuidae	Craniophora ligustri (Denis & Schiffermüller, 1775)	4450	O	l	p	39	N
cro.eli	Geometridae	Crocallis elinguarina (Linneaus, 1758)	4010	E	l	p	43	O
cry.mur	Noctuidae	Cryphia muralis (Forster, 1771)	4437	E	ml	p	30.5	C
cyc.ann	Geometridae	Cyclophora annularia (annulata) (Fabricius, 1775)	3560	F	l	p	24	N
cyc.sp	Geometridae	Cyclophora sp Hübner, 1822		F	l	o	29	N
dia.chr	Noctuidae	Diachrysia chrysitis (Linneaus, 1758)	4417	O	h	p	39	C
dic.fas	Lymantriidae	Dicallomera fascelina (Linneaus, 1758)	4185	E	l	p	46.5	C
dre.cur	Drepanidae	Drepana curvatula (Borkhausen, 1790)	3526	E	l	p	38	N
dry.obl	Notodontidae	Drymonia (Ochrostigma) oblitterata (melagona) (Esper, 1785)	4152	F	l	m	ns	N
dyp.sca	Noctuidae	Dypterygia scabruscula (Linneaus, 1758)	4767	E	h	p	38	N
ect.cre	Geometridae	Ectropis crepuscularia/ bistortata (Denis & Schiffermüller, 1775) / Goeze, 1781	4070	E	l	p	41	N
eil.com	Arctiidae	Eilema complana (Linneaus, 1758)	4217	E	ml	p	33	C
eil.dep	Arctiidae	Eilema depressa (deplana) (Esper, 1787)	4219	E	ml	p	32	C
eil.gri	Arctiidae	Eilema griseola (Hübner, 1803)	4210	E	ml	p	36	C
eil.lur	Arctiidae	Eilema lurideola (Zincken, 1817)	4218	E	ml	p	34.5	C
ela.ven	Noctuidae	Elaphria venustula (Hübner, 1790)	4624	E	g	p	21	N
enn.que	Geometridae	Ennomos quercinaria (Hufnagel, 1767)	4000	F	l	p	46	O
epi.alt	Geometridae	Epirrhoe alternata (Müller, 1764)	3708	E	h	m	28.5	N
epi.vil	Arctiidae	Epicallia (Arctia) villica (Linneaus, 1758)	4233	E	h	p	58	C
eup.bia	Geometridae	Euphyia biangulata (Haworth, 1809)	3789	E	h	o	32.5	N
eup.luc	Noctuidae	Euplexia lucipara (Linneaus, 1758)	4757	E	g	p	32.5	N
eup.sim	Lymantriidae	Euproctis similis (Fuessly, 1775)	4188	E	l	p	40	C
eut.pot	Lasiocampidae	Euthrix potatoria (Linneaus, 1758)	3220	O	h	o	60	C
eux.tri	Noctuidae	Euxoa tritici (Linneaus, 1767)	4998	O	h	p	34	O
hab.pyr	Drepanidae	Habrosyne pyrtoides (Hufnagel, 1766)	3516	E	l	m	42	N
har.mil	Notodontidae	Harpyla milhauseri Fabricius, 1775)	4168	F	l	p	55	N
hem.aes	Geometridae	Hemithea aestivaria (Hübner, 1789)	3546	E	g	p	31.5	C
her.gri	Noctuidae	Herminia grisealis (Denis & Schiffermüller, 1775)	4275	F	d	p	26	N
her.tar	Noctuidae	Herminia tarsicrinalis (Knoch, 1782)	4274	F	d	p	30	C
hop.amb	Noctuidae	Hoplodrina ambigua (Denis & Schiffermüller, 1775)	4655	O	h	p	33	C
hop.bla	Noctuidae	Hoplodrina blanda/octogenaria (Denis & Schiffermüller, 1775)/(Goeze, 1781)		O	h	p	33	C
hyd.mic	Noctuidae	Hydraecia micacea (Esper, 1789)	4685	O	h	p	42	O
hyp.pro	Noctuidae	Hypena proboscidalis (Linneaus, 1758)	4290	E	h	p	39	C
hyp.pun	Geometridae	Hypomecis (Serraca) punctinalis (Scopoli, 1763)	4065	F	l	p	50.5	N
hyp.rob	Geometridae	Hypomecis roboraria (Denis & Schiffermüller, 1775)	4064	F	l	p	64	C
ida.ave	Geometridae	Idaea aversata (Linneaus, 1758)	3657	E	h	p	32.5	C
ida.bis	Geometridae	Idaea biselata (Hufnagel, 1767)	3629	E	h	p	23.5	C
ida.dim	Geometridae	Idaea dimidiata (Hufnagel, 1767)	3641	O	h	o	19.5	C
ida.fus	Geometridae	Idaea fuscovenosa (Goeze, 1781)	3632	O	h	p	20.5	C
ida.str	Geometridae	Idaea straminata (Borkhausen, 1794)	3660	O	h	p	31.5	C
ida.syl	Geometridae	Idaea sylvestraria (Hübner, [1799])	3622	O	h	p	21.5	C
jod.lac	Geometridae	Jodis lactearia (Linneaus, 1758)	3553	F	l	p	24.5	N
lac.ole	Noctuidae	Lacanobia oleracea (Linneaus, 1758)	4842	O	h	p	39	N
lac.tha	Noctuidae	Lacanobia thalassina (Hufnagel, 1766)	4845	O	g	p	41	N
las.fle	Noctuidae	Laspeyria flexula (Denis & Schiffermüller, 1775)	4297	E	ml	p	32	C
lig.adu	Geometridae	Ligdia adustata (Denis & Schiffermüller, 1775)	3955	E	l	m	27.5	N
lit.qua	Arctiidae	Lithosia quadra Fabricius, 1798	4222	E	ml	p	45	C
lom.bim	Geometridae	Lomographa bimaculata (Fabricius, 1775)	4083	F	l	p	29	N
lom.mar	Geometridae	Lomaspolis marginata (Linneaus, 1758)	3956	E	l	o	26	N
lup.tes	Noctuidae	Luperina testacea (Denis & Schiffermüller, 1775)	4695	O	h	o	36	C
lyc.por	Noctuidae	Lycophotia porphyrea (Denis & Schiffermüller, 1775)	4901	O	l	o	30	C
lym.dis	Lymantriidae	Lymantria dispar (Linneaus, 1758)	4193	E	l	p	56.5	O
lym.mon	Lymantriidae	Lymantria monacha (Linneaus, 1758)	4191	F	l	p	49	O
mac.not	Geometridae	Macaria (Semiothisa) notata (Linneaus, 1758)	3960	F	l	o	30	N
mac.rub	Lasiocampidae	Macrothylacia rubi (Linneaus, 1758)	3215	O	l	p	60	C
mac.ste	Sphingidae	Macroglossum stellatarum (Linneaus, 1758)	3249	O	h	o	54	ns
mal.neu	Lasiocampidae	Malacosoma neustria (Linneaus, 1758)	3209	E	l	p	35.5	O

mam.bra	Noctuidae	Mamestra brassicae (Linneaus, 1758)	4837	O	g	p	42	N
meg.alb	Noctuidae	Meganola albula (Denis & Schiffermüller, 1775)	4384	O	l	m	21	C
mel.per	Noctuidae	Melanchra persicariae (Linneaus, 1761)	4839	O	g	p	44	N
mes.did	Noctuidae	Mesapamea didyma (Esper, 1788)	4706	O	h	o	30	C
mes.sec	Noctuidae	Mesapamea secalis (Linneaus, 1758)	4705	O	h	o	33.5	C
mil.min	Arctidae	Miltchrista miniata (Forster, 1771)	4203	F	ml	p	28.5	C
mim.til	Sphingidae	Mimas tiliiae (Linneaus, 1758)	3238	E	l	p	75	N
mom.alp	Noctuidae	Moma alpium (Osbeck, 1778)	4463	F	l	m	36	N
noc.com	Noctuidae	Noctua comes (Hübner, [1813])	4918	E	g	p	43	C
noc.fim	Noctuidae	Noctua fimbriata (Schreber, 1759)	4923	E	g	p	54	C
noc.int	Noctuidae	Noctua interjecta (Hübner, [1803])	4915	O	h	p	33.5	C
noc.jan	Noctuidae	Noctua janthe/janthina	4916	E	g	p	39	C
noc.pro	Noctuidae	Noctua pronuba (Linneaus, 1758)	4921	O	h	p	55	C
och.ple	Noctuidae	Ochropleura plecta (Linneaus, 1761)	4951	O	h	p	31	N
oli.ver	Noctuidae	Oligia versicolor (Borkhausen, 1792)	4712	O	h	o	25.5	C
opi.lut	Geometridae	Opisthographis luteolata (Linneaus, 1758)	3992	E	l	p	39.5	N
pac.hip	Geometridae	Pachynemina hippocastanaria (Hübner, [1799])	3989	E	l	m	30	N
par.sim	Geometridae	Parectropis (Paradarisa) similaria (extersaria) (Hufnagel, 1767)	4072	F	l	p	36	N
par.tri	Noctuidae	Paracolax tristalis (Fabricius, 1794)	4265	F	d	m	31.5	C
pec.plu	Noctuidae	Pechipogo plumigeralis Hübner, [1825]	4271	E	d	p	34	N
pec.str	Noctuidae	Pechipogo strigilata (Linneaus, 1758)	4270	F	d	p	32.5	C
per.alc	Geometridae	Perizoma alchemillata (Linneaus, 1758)	3801	E	h	m	23	N
per.rho	Geometridae	Peribatodes rhomboidaria (Denis & Schiffermüller, 1775)	4047	E	l	p	44	C
per.sau	Noctuidae	Peridroma saucia (Hübner, [1808])	4900	E	h	p	50.5	ns
per.str	Geometridae	Perconia strigillaria (Hübner, [1787])	4133	O	g	p	38.5	C
pha.buc	Notodontidae	Phalera bucephala (Linneaus, 1758)	4146	E	l	p	62.5	N
phe.tre	Notodontidae	Pheosia tremula (Clerck, 1759)	4159	E	l	o	57	N
phr.ful	Arctidae	Phragmatobia fuliginosa (Linneaus, 1758)	4250	E	h	p	33	C
pla.dol	Geometridae	Plagodis dolabraria (Linneaus, 1767)	3988	F	l	p	36	N
pla.pul	Geometridae	Plagodis pulveraria (Linneaus, 1758)	3987	F	l	p	35	N
pol.neb	Noctuidae	Polia nebulosa (Hufnagel, 1766)	4855	E	g	p	52	C
pol.ser	Noctuidae	Polyphaenis sericata (Esper, 1787)	4764	E	l	p	43	C
pro.pyg	Noctuidae	Protodeltote pygarga (Hufnagel, 1766)	4351	E	h	o	27	N
pse.pra	Noctuidae	Pseudoips prasinanus (prasinana) (Linneaus, 1758)	4389	F	l	p	36	N
pse.pru	Geometridae	Pseudoterpna pruinata (Hufnagel, 1767)	3539	O	l	o	37.5	C
pte.pal	Notodontidae	Pterostoma palpina (Clerck, 1759)	4163	E	l	o	51	N
pti.cap	Notodontidae	Ptilodon (Ptilodontella) capucina (Linneaus, 1758)	4164	F	l	p	45	N
rho.sac	Geometridae	Rhodometra sacraria (Linneaus, 1767)	3668	E	h	p	25	ns
rhy.pur	Arctidae	Rhyparia purpurata (Linneaus, 1758)	4243	O	g	p	ns	C
riv.ser	Noctuidae	Rivula sericealis (Scopoli, 1763)	4279	O	h	o	22	C
rus.fer	Noctuidae	Rusina ferruginea (Esper, [1785])	4766	E	h	p	36	C
sco.che	Geometridae	Scotopteryx chenopodiata (Linneaus, 1758)	3685	O	h	p	36	C
sco.imi	Geometridae	Scopula imitaria (Hübner, [1799])	3588	E	h	p	27.5	C
sco.nig	Geometridae	Scopula nigropunctata (Hufnagel, 1767)	3577	E	h	p	31.5	C
sel.den	Geometridae	Selenia dentaria (Fabricius, 1775)	4005	E	l	p	42	N
sel.tet	Geometridae	Selenia tetralunaria (Hufnagel, 1767)	4007	E	l	p	45	N
spa.luc	Geometridae	Spargania luctuata (Denis & Schiffermüller, 1775)	3779	O	h	m	31.5	N
spi.lub	Arctidae	Spilosoma lubricipeda (Linneaus, 1758)	4245	E	g	p	41	N
spi.lut	Arctidae	Spilosoma luteum (Hufnagel, 1766)	4246	E	g	p	38	N
spo.exi	Noctuidae	Spodoptera exigua (Hübner, [1808])	4652	E	h	m	29	ns
sta.fag	Notodontidae	Stauropus fagi (Linneaus, 1758)	4169	F	l	p	62.5	N
tet.flu	Drepanidae	Tetheella fluctuosa (Hübner, [1803])	3520	F	l	m	36.5	N
tet.or	Drepanidae	Tethea or (Denis & Schiffermüller, 1775)	3519	E	l	o	40.5	N
tha.mat	Noctuidae	Thalpophila matura (Hufnagel, 1766)	4762	E	h	o	42	C
tha.pro	Notodontidae	Thaumetopoea processionea (Linneaus, 1758)	4139	F	l	m	36	O
thy.bat	Drepanidae	Thyatira batis (Linneaus, 1758)	3517	F	l	m	41.5	N
tim.com	Geometridae	Timandra comae (griseata) Schmidt, 1931	3570	O	h	p	32	C
tra.atr	Noctuidae	Trachea atriplicis (Linneaus, 1758)	4758	O	h	p	45.5	N
tri.cra	Lasiocampidae	Trichiura crataegi (Linneaus, 1758)	3201	E	l	p	36.5	O
tri.emo	Noctuidae	Trisateles emortalis (Denis & Schiffermüller, 1775)	4340	F	d	o	32	N
tri.psi	Noctuidae	Triaena (Acronicta) psi (Linneaus, 1758)	4459	E	l	p	39.5	N
tri.syl	Hepialidae	Triodia (Hepialus) sylvina (Linneaus, 1761)	170	O	h	p	40	C
vim.aur	Noctuidae	Viminia (Acronicta) auricoma (Denis & Schiffermüller, 1775)	4453	F	l	p	39	N
vim.rum	Noctuidae	Viminia (Acronicta) rumicis (Linneaus, 1758)	4451	E	g	p	39	N

wat.bin	Drepanidae	Watsonalla binaria (Hufnagel, 1767)	3531	F	l	o	31.5	N
wit.sor	Arctiidae	Wittia (Eilema) sororcula (Hufnagel, 1766)	4208	F	ml	p	28.5	N
xan.fer	Geometridae	Xanthorhoe ferrugata (Clerck, 1759)	3695	E	h	p	25.5	N
xan.spa	Geometridae	Xanthorhoe spadicearia (Denis & Schiffermüller, 1775)	3694	E	h	p	25.5	N
xes.baj	Noctuidae	Xestia baja (Denis & Schiffermüller, 1775)	4884	E	l	p	41	C
xes.cni	Noctuidae	Xestia c-nigrum (Linnaeus, 1758)	4888	E	h	p	40	C
xes.rho	Noctuidae	Xestia rhomboidea (Esper, 1790)	4483	F	l	p	40.5	C
xes.tri	Noctuidae	Xestia triangulum (Hufnagel, 1766)	4886	E	g	p	41	C
xes.xan	Noctuidae	Xestia xanthographa (Denis & Schiffermüller, 1775)	4878	O	h	p	35	C
zan.lun	Noctuidae	Zanclognatha (Herminia) lunalis (Scopoli, 1763)	4269	ns	d	p	33	C

Annexe 4 : liste des espèces de Lépidoptères capturées sur 2002 et 2003

(selon Leraut P.J.A., 1997. *Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse*. Supplément à Alexanor, 526 p.)

Famille	Espèce	Code	N° Leraut
Arctiidae	<i>Arctia caja</i> (Linnaeus, 1758)	arc.caj	4230
Arctiidae	<i>Cybosia mesomella</i> (Linnaeus, 1758)	cyb.mes	4205
Arctiidae	<i>Diaphora mendica</i> (Clerck, 1759)	dia.men	4248
Arctiidae	<i>Eilema complana</i> (Linnaeus, 1758)	eil.com	4217
Arctiidae	<i>Eilema depressa</i> (deplana) (Esper, 1787)	eil.dep	4219
Arctiidae	<i>Eilema griseola</i> (Hübner, 1803)	eil.gri	4210
Arctiidae	<i>Eilema lurideola</i> (Zincken, 1817)	eil.lur	4218
Arctiidae	<i>Epicallia</i> (<i>Arctia</i>) <i>villica</i> (Linnaeus, 1758)	epi.vil	4233
Arctiidae	<i>Lithosia quadra</i> Fabricius, 1798	lit.qua	4222
Arctiidae	<i>Miltochrista miniata</i> (Forster, 1771)	mil.min	4203
Arctiidae	<i>Phragmatobia fuliginosa</i> (Linnaeus, 1758)	phr.ful	4250
Arctiidae	<i>Rhyparia purpurata</i> (Linnaeus, 1758)	rhy.pur	4243
Arctiidae	<i>Spilosoma lubricipeda</i> (Linnaeus, 1758)	spi.lub	4245
Arctiidae	<i>Spilosoma luteum</i> (Hufnagel, 1766)	spi.lut	4246
Arctiidae	<i>Wittia sororcula</i> (Hufnagel, 1766)	wit.sor	4208
Cossidae	<i>Cossus cossus</i> (Linnaeus, 1758)	cos.cos	1817
Cossidae	<i>Zeuzera pyrina</i> (Linnaeus, 1761)	zeu.pyr	1823
Drepanidae	<i>Cymatophorima diluta</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	cym.dil	3522
Drepanidae	<i>Drepana curvatula</i> (Borkhausen, 1790)	dre.cur	3526
Drepanidae	<i>Habrosyne pyritoides</i> (Hufnagel, 1766)	hab.pyr	3516
Drepanidae	<i>Polyploca ridens</i> (Fabricius, 1787)	pol.rid	3524
Drepanidae	<i>Tethea or</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	tet.or	3519
Drepanidae	<i>Tetheella fluctuosa</i> (Hübner, [1803])	tet.flu	3520
Drepanidae	<i>Thyatira batis</i> (Linnaeus, 1758)	thy.bat	3517
Drepanidae	<i>Watsonalla binaria</i> (Hufnagel, 1767)	wat.bin	3531
Geometridae	<i>Abraxas grossulariata</i> (Linnaeus, 1758)	abr.gro	3952
Geometridae	<i>Alcis repandata</i> (Linnaeus, 1758)	alc.rep	4060
Geometridae	<i>Alsophila aescularia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	als.aes	3536
Geometridae	<i>Angerona prunaria</i> (Linnaeus, 1758)	ang.pru	4014
Geometridae	<i>Apeira syringaria</i> (Linnaeus, 1758)	ape.syr	3997
Geometridae	<i>Aplocera efformata</i> (Guenée, 1857)	apl.eff	3927
Geometridae	<i>Aplocera plagiata</i> (Linnaeus, 1758)	apl.pla	3929
Geometridae	<i>Asthena albulata</i> (Hufnagel, 1767)	ast.alb	3938
Geometridae	<i>Biston betularia</i> (Linnaeus, 1758)	bis.bet	4016
Geometridae	<i>Biston strataria</i> (Hufnagel, 1767)	bis.str	4015
Geometridae	<i>Cabera exanthemata</i> (Scopoli, 1763)	cab.exa	4082
Geometridae	<i>Cabera pusaria</i> (Linnaeus, 1758)	cab.pus	4081
Geometridae	<i>Campaea margaritata</i> (Linnaeus, 1767)	cam.mar	4088
Geometridae	<i>Camptogramma bilineata</i> (Linnaeus, 1758)	cam.bil	3715
Geometridae	<i>Chiasma clathrata</i> (Linnaeus, 1758)	chi.cla	3969
Geometridae	<i>Chloroclysta citrata</i> (Linnaeus, 1761)	chl.cit	3747
Geometridae	<i>Chloroclysta siterata</i> (Hufnagel, 1767)	chl.sit	3745
Geometridae	<i>Chloroclysta truncata</i> (Hufnagel, 1767)	chl.tru	3748
Geometridae	<i>Colostygia multistrigaria</i> (Haworth, 1809)	col.mul	3765
Geometridae	<i>Colostygia pectinataria</i> (Knoch, , 1781)	col.pec	3769
Geometridae	<i>Comibaena bajularia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	com.baj	3543
Geometridae	<i>Cosmorhoe ocellata</i> (Linnaeus, 1758)	cos.oce	3732
Geometridae	<i>Crocallis elinguarua</i> (Linnaeus, 1758)	cro.eli	4010
Geometridae	<i>Cyclophora annularia</i> (Fabricius, 1775)	cyc.ann	3560
Geometridae	<i>Cyclophora linearia</i> (Hübner, [1799])	cyc.lin	3569
Geometridae	<i>Cyclophora porata</i> (Linnaeus, 1767)	cyc.por	3565

Geometridae	<i>Cyclophora punctaria</i> (Linneaus, 1758)	cyc.pun	3567
Geometridae	<i>Cyclophora pupillaria</i> (Hübner, [1799])	cyc.pup	3562
Geometridae	<i>Cyclophora quercimontaria</i> (Bastelberger, 1897)	cyc.que	3566
Geometridae	<i>Cyclophora</i> sp Hübner, 1822	cyc.sp	
Geometridae	<i>Ectropis bistortata</i> Goeze, 1781	ect.bis	4070
Geometridae	<i>Ectropis crepuscularia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	ect.cre	4070
Geometridae	<i>Ectropis crepuscularia/ bistortata</i> Goeze, 1781	ect.cre	4070
Geometridae	<i>Ennomos quercinaria</i> (Hufnagel, 1767)	enn.que	4000
Geometridae	<i>Epione repandaria</i> (Hufnagel, 1767)	epi.rep	3993
Geometridae	<i>Epirrhoe alternata</i> (Müller, 1764)	epi.alt	3708
Geometridae	<i>Epirrhoe galiata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	epi.gal	3711
Geometridae	<i>Epirrhoe rivata</i> (Hübner, [1813])	epi.riv	3709
Geometridae	<i>Euphyia biangulata</i> (Haworth, 1809)	eup.bia	3789
Geometridae	<i>Euphyia unangulata</i> (Haworth, 1809)	eup.una	3790
Geometridae	<i>Eupithecia abbreviata</i> Stephens, 1831	eup.abb	3891
Geometridae	<i>Eupithecia distinctaria</i> Herrich-Schäffer	eup.dis	3879
Geometridae	<i>Eupithecia exiguata</i> (Hübner, [1813])	eup.exi	3830
Geometridae	<i>Eupithecia</i> sp curtis, 1825	eup.sp	
Geometridae	<i>Hemistola chrysoprasaria</i> (Esper, 1795)	hem.chr	3556
Geometridae	<i>Hemitheia aestivaria</i> (Hübner, 1789)	hem.aes	3546
Geometridae	<i>Hydriomena furcata</i> (Thunberg, 1784)	hyd.fur	3771
Geometridae	<i>Hypomecis</i> (Serraca) <i>punctinalis</i> (Scopoli, 1763)	hyp.pun	4065
Geometridae	<i>Hypomecis roboraria</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	hyp.rob	4064
Geometridae	<i>Idaea aversata</i> (Linneaus, 1758)	ida.ave	3657
Geometridae	<i>Idaea biselata</i> (Hufnagel, 1767)	ida.bis	3629
Geometridae	<i>Idaea degeneraria</i> (Hübner, [1799])	ida.deg	3659
Geometridae	<i>Idaea dimidiata</i> (Hufnagel, 1767)	ida.dim	3641
Geometridae	<i>Idaea fuscovenosa</i> (Goeze, 1781)	ida.fus	3632
Geometridae	<i>Idaea straminata</i> (Borkhausen, 1794)	ida.str	3660
Geometridae	<i>Idaea sylvestriaria</i> (Hübner, [1799])	ida.syl	3622
Geometridae	<i>Idaea trigeminata</i> (Haworth, 1809)	ida.tri	3649
Geometridae	<i>Jodis lactearia</i> (Linneaus, 1758)	jod.lac	3553
Geometridae	<i>Larerannis marginaria</i> (Fabricius, 1777)	lar.mar	4022
Geometridae	<i>Ligdia adustata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	lig.adu	3955
Geometridae	<i>Lobophora halterata</i> (Hufnagel, 1767)	lob.hal	3944
Geometridae	<i>Lomaspillis marginata</i> (Linneaus, 1758)	lom.mar	3956
Geometridae	<i>Lomographa bimaculata</i> (Fabricius, 1775)	lom.bim	4083
Geometridae	<i>Lomographa distinctata</i> (Herrich-Schäffer, [1847])	lom.dis	4085
Geometridae	<i>Lomographa temerata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	lom.tem	4084
Geometridae	<i>Lycia hirtaria</i> (Clerck, 1759)	lyc.hir	4024
Geometridae	<i>Macaria liturata</i> (Clerck, 1759)	mac.lit	3963
Geometridae	<i>Macaria notata</i> (Linneaus, 1758)	mac.not	3960
Geometridae	<i>Melanthia procellata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	mel.pro	3919
Geometridae	<i>Menophra abruptaria</i> (Thunberg, 1792)	men.abr	4032
Geometridae	<i>Mesoleuca albicillata</i> (Linneaus, 1758)	mes.alb	3728
Geometridae	<i>Odontopera bidentata</i> (Clerck, 1759)	odo.bid	4008
Geometridae	<i>Opisthographis luteolata</i> (Linneaus, 1758)	opi.lut	3992
Geometridae	<i>Pachycnemia hippocastanaria</i> (Hübner, [1799])	pac.hip	3989
Geometridae	<i>Paradarisa consonaria</i> (Hübner, [1799])	par.con	4071
Geometridae	<i>Parectropis similaria</i> (Hufnagel, 1767)	par.sim	4072
Geometridae	<i>Perconia strigillaria</i> (Hübner, [1787])	per.str	4133
Geometridae	<i>Peribatodes rhomboidaria</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	per.rho	4047
Geometridae	<i>Perizoma affinitata</i> (Stephens, 1831)	per.aff	3800
Geometridae	<i>Perizoma alchemillata</i> (Linneaus, 1758)	per.alc	3801
Geometridae	<i>Petrophora chlorosata</i> (Scopoli, 1763)	pet.chl	3982
Geometridae	<i>Philereme</i> sp Hübner, [1725]	phi.sp	
Geometridae	<i>Plagodis dolabraria</i> (Linneaus, 1767)	pla.dol	3988
Geometridae	<i>Plagodis pulveraria</i> (Linneaus, 1758)	pla.pul	3987
Geometridae	<i>Pseudopanthera macularia</i> (Linneaus, 1758)	pse.mac	3995

Geometridae	<i>Pseudoterpna pruinata</i> (Hufnagel, 1767)	pse.pru	3539
Geometridae	<i>Rhodometra sacraria</i> (Linneaus, 1767)	rho.sac	3668
Geometridae	<i>Scopula floslactata</i> (Haworth, 1809)	sco.flo	3591
Geometridae	<i>Scopula imitaria</i> (Hübner, [1799])	sco.imi	3588
Geometridae	<i>Scopula nigropunctata</i> (Hufnagel, 1767)	sco.nig	3577
Geometridae	<i>Scopula virgulata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	sco.vir	3578
Geometridae	<i>Scotopteryx chenopodiata</i> (Linneaus, 1758)	sco.che	3685
Geometridae	<i>Selenia dentaria</i> (Fabricius, 1775)	sel.den	4005
Geometridae	<i>Selenia lunularia</i> (Hübner, 1788)	sel.lun	4006
Geometridae	<i>Selenia tetralunaria</i> (Hufnagel, 1767)	sel.tet	4007
Geometridae	<i>Spargania luctuata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	spa.luc	3779
Geometridae	<i>Stegania trimaculata</i> (Villers, 1789)	ste.tri	3958
Geometridae	<i>Timandra comae</i> Schmidt, 1931	tim.com	3570
Geometridae	<i>Xanthorhoe ferrugata</i> (Clerck, 1759)	xan.fer	3695
Geometridae	<i>Xanthorhoe spadicearia</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	xan.spa	3694
Hepialidae	<i>Korscheltellus lupulinus</i> (Linneaus, 1758)	kor.lup	173
Hepialidae	<i>Triodia sylvina</i> (Linneaus, 1761)	tri.syl	170
Lasiocampidae	<i>Euthrix potatoria</i> (Linneaus, 1758)	eut.pot	3220
Lasiocampidae	<i>Macrothylacia rubi</i> (Linneaus, 1758)	mac.rub	3215
Lasiocampidae	<i>Malacosoma neustria</i> (Linneaus, 1758)	mal.neu	3209
Lasiocampidae	<i>Phyllodesma illicifolia</i> (Linneaus, 1758)	phy.ill	3222
Lasiocampidae	<i>Trichiura crataegi</i> (Linneaus, 1758)	tri.cra	3201
Limacodidae	<i>Apoda limacodes</i> (Hufnagel, 1766)	apo.lim	1919
Limacodidae	<i>Heterogenea asella</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	het.ase	1921
Lymantriidae	<i>Calliteara pudibunda</i> (Linneaus, 1758)	cal.pud	4186
Lymantriidae	<i>Dicallopera fascelina</i> (Linneaus, 1758)	dic.fas	4185
Lymantriidae	<i>Euproctis similis</i> (Fuessly, 1775)	eup.sim	4188
Lymantriidae	<i>Lymantria dispar</i> (Linneaus, 1758)	lym.dis	4193
Lymantriidae	<i>Lymantria monacha</i> (Linneaus, 1758)	lym.mon	4191
Lymantriidae	<i>Orgyia antiqua</i> (Linneaus, 1758)	org.ant	4180
Noctuidae	<i>Abrostola tripartita</i> (Hufnagel, 1766)	abr.tri	4402
Noctuidae	<i>Abrostola triplasia</i> (Linneaus, 1758)	abr.tri	4400
Noctuidae	<i>Actinotia polyodon</i> (Clerck, 1759)	act.pol	4966
Noctuidae	<i>Agrochola lychnidis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	agr.lyc	4480
Noctuidae	<i>Agrotis exclamationis</i> (Linneaus, 1758)	agr.exc	4975
Noctuidae	<i>Agrotis ipsilon</i> (Hufnagel, 1766)	agr.ips	4973
Noctuidae	<i>Agrotis puta</i> (Hübner, [1803])	agr.put	4972
Noctuidae	<i>Agrotis segetum</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	agr.seg	4977
Noctuidae	<i>Aletia albipuncta</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	ale.alb	4792
Noctuidae	<i>Aletia ferrago</i> (Fabricius, 1787)	ale.fer	4793
Noctuidae	<i>Aletia impura</i> (Hübner, [1808])	ale.imp	4788
Noctuidae	<i>Aletia l-album</i> (Linneaus, 1767)	ale.l-a	4784
Noctuidae	<i>Aletia pallens</i> (Linneaus, 1758)	ale.pal	4787
Noctuidae	<i>Amphipoea fucosa</i> (Freyer, 1830)	amp.fuc	4689
Noctuidae	<i>Amphipoea oculatea</i> (Linneaus, 1761)	amp.ocu	4690
Noctuidae	<i>Amphipyra berbera svenssoni</i> Fletcher, 1968	amp.ber	4562
Noctuidae	<i>Amphipyra tragopoginis</i> (Clerck, 1759)	amp.tra	4559
Noctuidae	<i>Apamea crenata</i> (Hufnagel, 1766)	apa.cre	4732
Noctuidae	<i>Apamea monoglypha</i> (Hufnagel, 1766)	apa.mon	4736
Noctuidae	<i>Apamea remissa</i> (Hübner, [1809])	apa.rem	4722
Noctuidae	<i>Apamea scolopacina</i> (Esper, [1788])	apa.sco	4716
Noctuidae	<i>Apamea unanims</i> (Hübner, [1813])	apa.una	4721
Noctuidae	<i>Autographa gamma</i> (Linneaus, 1758)	aut.gam	4426
Noctuidae	<i>Autographa pulchrina</i> (Haworth, 1809)	aut.pul	4425
Noctuidae	<i>Axylia putris</i> (Linneaus, 1761)	axy.put	4963
Noctuidae	<i>Bena bicolorana</i> (Fuessly, 1775)	ben.bic	4390
Noctuidae	<i>Callopietria juvenina</i> (Stoll, 1782)	cal.juv	4752
Noctuidae	<i>Catephia alchymista</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	cat.alc	4314
Noctuidae	<i>Catocala electa</i> (Vieweg, 1790)	cat.ele	4331

Noctuidae	<i>Catocala nupta</i> (Linneaus, 1767)	cat.nup	4328
Noctuidae	<i>Catocala promissa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	cat.pro	4330
Noctuidae	<i>Catocala spona</i> (Linneaus, 1767)	cat.spo	4325
Noctuidae	<i>Charanyca trigrammica</i> (Hufnagel, 1766)	cha.tri	4661
Noctuidae	<i>Chortodes pygmina</i> (Haworth, 1809)	cho.pyg	4698
Noctuidae	<i>Colobochyla salicalis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	col.sal	4283
Noctuidae	<i>Colocasia coryli</i> (Linneaus, 1758)	col.cor	4433
Noctuidae	<i>Conistra erythrocephala</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	con.ery	4492
Noctuidae	<i>Conistra vaccinii</i> (Linneaus, 1761)	con.vac	4502
Noctuidae	<i>Cosmia affinis</i> (Linneaus, 1767)	cos.aff	4742
Noctuidae	<i>Cosmia trapezina</i> (Linneaus, 1758)	cos.tra	4740
Noctuidae	<i>Craniophora ligustri</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	cra.lig	4450
Noctuidae	<i>Cryphia muralis</i> (Forster, 1771)	cry.mur	4437
Noctuidae	<i>Cryphia</i> sp Hübner, 1818	cry.sp	
Noctuidae	<i>Cuculia asteris</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	cuc.ast	4605
Noctuidae	<i>Cuculia umbratica</i> (Linneaus, 1758)	cuc.umb	4614
Noctuidae	<i>Diachrysia chrysitis</i> (Linneaus, 1758)	dia.chr	4417
Noctuidae	<i>Discesta trifolii</i> (Hufnagel, 1766)	dis.tri	4864
Noctuidae	<i>Dypterygia scabriuscula</i> (Linneaus, 1758)	dyp.sca	4767
Noctuidae	<i>Elaphria venustula</i> (Hübner, 1790)	ela.ven	4624
Noctuidae	<i>Euplexia lucipara</i> (Linneaus, 1758)	eup.luc	4757
Noctuidae	<i>Eupsilia transversa</i> (Hufnagel, 1766)	eup.tra	4504
Noctuidae	<i>Euxoa tritici</i> (Linneaus, 1767)	eux.tri	4998
Noctuidae	<i>Herminia grisealis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	her.gri	4275
Noctuidae	<i>Herminia tarsicrinalis</i> (Knoch, 1782)	her.tar	4274
Noctuidae	<i>Herminia zelleralis</i> Wocke, 1850	her.zel	4276
Noctuidae	<i>Herminiinae</i> sp	her.sp	
Noctuidae	<i>Hoplodrina ambigua</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	hop.amb	4655
Noctuidae	<i>Hoplodrina blanda</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	hop.bla	4659
Noctuidae	<i>Hoplodrina blanda/octogenaria</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	hop.bla	
Noctuidae	<i>Hoplodrina octogenaria</i> (Goeze, 1781)	hop.oct	4660
Noctuidae	<i>Hydraecia micacea</i> (Esper, 1789)	hyd.mic	4685
Noctuidae	<i>Hypena proboscidalis</i> (Linneaus, 1758)	hyp.pro	4290
Noctuidae	<i>Lacanobia oleracea</i> (Linneaus, 1758)	lac.ole	4842
Noctuidae	<i>Lacanobia thalassina</i> (Hufnagel, 1766)	lac.tha	4845
Noctuidae	<i>Laspeyria flexula</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	las.fle	4297
Noctuidae	<i>Lithophane hepatica</i> (Clerck, 1759)	lit.hep	4550
Noctuidae	<i>Litophane ornitopus</i> (Hufnagel, 1766)	lit.orn	4549
Noctuidae	<i>Luperina dumerilii</i> (Duponchel, 1827)	lup.dum	4693
Noctuidae	<i>Luperina testacea</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	lup.tes	4695
Noctuidae	<i>Lycophotia porphyrea</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	lyc.por	4901
Noctuidae	<i>Mamestra brassicae</i> (Linneaus, 1758)	mam.bra	4837
Noctuidae	<i>Meganola albula</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	meg.alb	4384
Noctuidae	<i>Meganola strigula</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	meg.str	4385
Noctuidae	<i>Melanchra persicariae</i> (Linneaus, 1761)	mel.per	4839
Noctuidae	<i>Mesapamea didyma</i> (Esper, 1788)	mes.did	4706
Noctuidae	<i>Mesapamea secalis</i> (Linneaus, 1758)	mes.sec	4705
Noctuidae	<i>Minucia lunaris</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	min.lun	4323
Noctuidae	<i>Moma alpium</i> (Osbeck, 1778)	mom.alp	4463
Noctuidae	<i>Noctua comes</i> (Hübner, [1813])	noc.com	4918
Noctuidae	<i>Noctua fimbriata</i> (Schreber, 1759)	noc.fim	4923
Noctuidae	<i>Noctua interjecta</i> (Hübner, [1803])	noc.int	4915
Noctuidae	<i>Noctua janthe</i> (Borkhausen, 1792)	noc.jan	4916
Noctuidae	<i>Noctua janthina</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	noc.jan	4917
Noctuidae	<i>Noctua pronuba</i> (Linneaus, 1758)	noc.pro	4921
Noctuidae	<i>Nola confusalis</i> (Herrich-Schäffer, 1847)	nol.con	4382
Noctuidae	<i>Ochropleura plecta</i> (Linneaus, 1761)	och.ple	4951
Noctuidae	<i>Oligia strigilis</i> (Linneaus, 1758)	oli.str	4713
Noctuidae	<i>Oligia versicolor</i> (Borkhausen, 1792)	oli.ver	4712

Noctuidae	<i>Orthosia cerasi</i> (Fabricius, 1775)	ort.cer	4801
Noctuidae	<i>Orthosia cruda</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	ort.cru	4806
Noctuidae	<i>Orthosia gothica</i> (Linnaeus, 1758)	ort.got	4798
Noctuidae	<i>Orthosia gracilis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	ort.gra	4802
Noctuidae	<i>Orthosia incerta</i> (Hufnagel, 1766)	ort.inc	4800
Noctuidae	<i>Orthosia munda</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	ort.mun	4799
Noctuidae	<i>Paracolax tristalis</i> (Fabricius, 1794)	par.tri	4265
Noctuidae	<i>Paradrina clavipalpis</i> (Scopoli, 1763)	par.cla	4638
Noctuidae	<i>Pechipogo plumigeralis</i> Hübner, [1825]	pec.plu	4271
Noctuidae	<i>Pechipogo strigilata</i> (Linnaeus, 1758)	pec.str	4270
Noctuidae	<i>Peridroma saucia</i> (Hübner, [1808])	per.sau	4900
Noctuidae	<i>Phytometra viridaria</i> (Clerck, 1759)	phy.vir	4295
Noctuidae	<i>Polia nebulosa</i> (Hufnagel, 1766)	pol.neb	4855
Noctuidae	<i>Polyphaenis sericata</i> (Esper, 1787)	pol.ser	4764
Noctuidae	<i>Protodeltote pygarga</i> (Hufnagel, 1766)	pro.pyg	4351
Noctuidae	<i>Pseudoips prasinanus</i> (Linnaeus, 1758)	pse.pra	4389
Noctuidae	<i>Rivula sericealis</i> (Scopoli, 1763)	riv.ser	4279
Noctuidae	<i>Rusina ferruginea</i> (Esper, [1785])	rus.fer	4766
Noctuidae	<i>Spodoptera exigua</i> (Hübner, [1808])	spo.exi	4652
Noctuidae	<i>Thalophila matura</i> (Hufnagel, 1766)	tha.mat	4762
Noctuidae	<i>Trachea atriplicis</i> (Linnaeus, 1758)	tra.atr	4758
Noctuidae	<i>Triaena psi</i> (Linnaeus, 1758)	tri.psi	4459
Noctuidae	<i>Trisateles emortualis</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	tri.emo	4340
Noctuidae	<i>Tyta luctuosa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	tyt.luc	4310
Noctuidae	<i>Viminia auricoma</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	vim.aur	4453
Noctuidae	<i>Viminia rumicis</i> (Linnaeus, 1758)	vim.rum	4451
Noctuidae	<i>Xestia baja</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	xes.baj	4884
Noctuidae	<i>Xestia castanea</i> (Esper, 1798)	xes.cas	4882
Noctuidae	<i>Xestia c-nigrum</i> (Linnaeus, 1758)	xes.c-n	4888
Noctuidae	<i>Xestia rhomboidea</i> (Esper, 1790)	xes.rho	4483
Noctuidae	<i>Xestia triangulum</i> (Hufnagel, 1766)	xes.tri	4886
Noctuidae	<i>Xestia xanthographa</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	xes.xan	4878
Noctuidae	<i>Xylocampa areola</i> (Esper, 1789)	xyl.are	4541
Noctuidae	<i>Zanclognatha lunalis</i> (Scopoli, 1763)	zan.lun	4269
Noctuidae	<i>Zanclognatha tarsipennalis</i> (Treitshke, 1835)	zan.tar	4268
Notodontidae	<i>Cerura vinula</i> (Linnaeus, 1758)	cer.vin	4174
Notodontidae	<i>Clostera curtula</i> (Linnaeus, 1758)	clo.cur	4141
Notodontidae	<i>Clostera pigra</i> (Hufnagel, 1766)	clo.pig	4144
Notodontidae	<i>Drymonia dodonaea</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	dry.dod	4149
Notodontidae	<i>Drymonia oblitterata</i> (Esper, 1785)	dry.obl	4152
Notodontidae	<i>Drymonia ruficornis</i> (Hufnagel, 1766)	dry.ruf	4150
Notodontidae	<i>Harpyia milhauseri</i> Fabricius, 1775)	har.mil	4168
Notodontidae	<i>Notodonta ziczac</i> (Linnaeus, 1758)	not.zic	4154
Notodontidae	<i>Peridea anceps</i> (Goeze, 1781)	per.anc	4148
Notodontidae	<i>Phalera bucephala</i> (Linnaeus, 1758)	pha.buc	4146
Notodontidae	<i>Pheosia tremula</i> (Clerck, 1759)	phe.tre	4159
Notodontidae	<i>Pterostoma palpina</i> (Clerck, 1759)	pte.pal	4163
Notodontidae	<i>Ptilodon capucina</i> (Linnaeus, 1758)	pti.cap	4164
Notodontidae	<i>Ptilodon cuculina</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	pti.cuc	4165
Notodontidae	<i>Stauporus fagi</i> (Linnaeus, 1758)	sta.fag	4169
Notodontidae	<i>Thaumetopoea processionea</i> (Linnaeus, 1758)	tha.pro	4139
Sphingidae	<i>Acherontia atropos</i> (Linnaeus, 1758)	ach.atr	3243
Sphingidae	<i>Laothoe populi</i> (Linnaeus, 1758)	lao.pop	3240
Sphingidae	<i>Macroglossum stellatarum</i> (Linnaeus, 1758)	mac.ste	3249
Sphingidae	<i>Mimas tiliae</i> (Linnaeus, 1758)	mim.til	3238
Sphingidae	<i>Sphinx (Hyloicus) pinastri</i> (Linnaeus, 1758)	sph.pin	3245

Annexe 5 : Liste des espèces de Lépidoptères capturées sur 5 nuits de mai 2002

Stade	Nuit	bp					four.gaul					jf					rege				
		1	2	3	4	5	1	2	3	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	
Famille	Espèce																				
Arctiidae	Diaphora mendica	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Arctiidae	Epicallia (Arctia) villica	0	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arctiidae	Phragmatobia fuliginosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Arctiidae	Spilosoma lubricipeda	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0
Arctiidae	Spilosoma luteum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Arctiidae	Wittia (Eilema) sororcula	11	0	0	1	2	0	0	0	16	7	7	0	4	9	11	1	0	1	1	1
Geometridae	[Boarmiini] sp	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Alcis repandata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Angerona prunaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Aplocera plagiata	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Asthena albulata	1	3	6	3	0	0	0	0	0	0	6	2	7	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Cabera pusaria	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Campaea margaritata	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Chloroclysta siterata	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Chloroclysta truncata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Colostygia pectinataria	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Cyclophora annularia (annulata)	0	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Cyclophora sp	4	4	11	8	6	3	2	5	8	2	6	2	8	3	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Epirrhoe alternata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Eupithecia abbreviata	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Hypomecis (Serraca) punctinalis	0	0	4	1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Idea aversata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Jodis lactearia	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Lomographa bimaculata	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Macaria (Semiothisa) liturata	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Macaria (Semiothisa) notata	2	3	5	10	1	1	3	1	7	0	5	3	9	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Odontopera bidentata	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Paradarisa consonaria	3	0	3	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Parectropis similaria	0	1	2	1	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Plagodis dolabraria	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Scopula floslactata	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometridae	x x	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Geometridae	Xanthorhoe spadicearia	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lasiocampidae	Macrothylacia rubi	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lymantriidae	Calliteara pudibunda	17	28	33	39	0	0	16	11	5	14	34	20	38	31	14	11	11	12	23	23
Noctuidae	Colocasia coryli	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	3	3	7	1	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Craniophora ligustri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Discesta trifolii	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Elaphria venustula	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Euplexia lucipara	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Laspeyria flexula	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Minucia lunaris	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Moma alpium	1	0	1	2	5	0	0	0	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Ochropleura plecta	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Pechipogo strigilata	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Protodeltote pygarga	0	0	0	1	1	0	0	0	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Pseudoips prasinanus (prasinana)	1	2	0	2	1	1	0	0	2	3	3	0	2	0	2	0	0	0	0	0
Noctuidae	Triaena (Acronicta) psi	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Noctuidae	Viminia (Acronicta) rumicis	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Noctuidae	Xestia c-nigrum	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	Clostera curtula	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	Drymonia dodonaea	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	Notodonta (Eligmodonta) ziczac	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	Peridea anceps	0	2	2	4	1	1	1	0	1	1	7	5	3	0	0	0	0	0	1	1
Notodontidae	Phalera bucephala	0	0	0	1	3	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Notodontidae	Ptilodon (Ptilodontella) capucina	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	Ptilodon (Ptilodontella) cuculina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	x x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Notodontidae	Drymonia obliterata	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sphingidae	Laothoe populi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Thyatiridae	Habrosyne pyritoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Thyatiridae	Tethea or	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thyatiridae	Thyatira batis	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Annexe 6 : liste des espèces floristiques des relevés du sous-bois

Espèces	Sites																																					
	54	60	69	100	167	63	112	188	194	195	140	148	189	190	196	200	201	202	203	204	10	193	197	198	199	27	28	37	156	205	1	44	51	163	184			
<i>Acer campestre</i> K. Maly subsp. <i>campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0			
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Agrostis canina</i> L. subsp. <i>canina</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Agrostis capillaris</i> L. subsp. <i>capillaris</i>	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	2	1	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Agrostis stolonifera</i> L. var. <i>stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Ajuga reptans</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anemone nemorosa</i> L.	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. subsp. <i>odoratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Arabis</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Betula pendula</i> Roth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Hudson) P. Beauv. subsp. <i>sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campanula rapunculus</i> L. subsp. <i>rapunculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex flacca</i> Schreber subsp. <i>flacca</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Carex pallescens</i> L. var. <i>pallescens</i> *	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Carex pilulifera</i> L. subsp. <i>pilulifera</i>	2	0	0	0	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	0	1	1	3	2	1	1	2	1	0	1	0	2	2	1	1	1	2	1	1	
<i>Carex sylvatica</i> Hudson subsp. <i>sylvatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Carpinus betulus</i> L.	1	2	1	1	1	1	1	2	4	1	2	0	1	1	2	1	0	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Centaurea nigra</i> L. subsp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Annexe 7 : corrélations de Spearman des variables environnementales

Strates : nombre total de strates ; strat10 : nombre de strates de recouvrement >10% ; encombrG : niveau d'encombrement total ; div.horiz : diversité horizontale ; div.vertic : diversité verticale ; complex : niveau de complexité ; densiteG : densité totale d'arbres et arustes ; densiteQ : densité de chêne ; gQ : surface terrière totale ; gG : surface terrière de chêne ; Cv : recouvrement total ; IfvG : indice de volume foliaire total ; IswG : indice de diversité de stratification de Shannon-Weaver ; rich.flore : richesse floristique du sous-bois ; recouvre.flore : recouvrement de la flore du sous-bois ; rich.arbr : richesse en arbres et arbustes (diamètre à 1,30 m > 2,5 cm)

Rho	strates	strat10	encombrG	div.horiz	div.vertic	complex	densiteG	densiteQ	gQ	gG	Cv0.25G	Cv0.5G	Cv1G	Cv2G	Cv4G	Cv8G	Cv16G	Cv32G	IfvG	IswG	rich.flore	recouvr.flore	rich.arbr	
strates	1.00																							
strat10	0.41	1.00																						
encombrG	0.27	0.86	1.00																					
div.horiz	0.24	0.85	0.72	1.00																				
div.vertic	-0.03	-0.01	0.19	-0.13	1.00																			
complex	0.21	0.80	0.74	0.94	0.12	1.00																		
densiteG	-0.28	0.31	0.27	0.24	0.08	0.29	1.00																	
densiteQ	-0.33	0.28	0.25	0.24	0.10	0.26	0.84	1.00																
gQ	0.07	0.03	-0.06	-0.02	-0.17	-0.06	0.26	0.46	1.00															
gG	0.41	-0.01	-0.13	-0.09	-0.15	-0.10	0.11	0.10	0.77	1.00														
Cv0.25G	-0.31	0.02	0.12	-0.08	0.05	0.00	0.41	0.37	0.27	-0.02	1.00													
Cv0.5G	-0.38	0.42	0.48	0.55	0.01	0.59	0.29	0.27	-0.12	-0.39	0.42	1.00												
Cv1G	-0.16	0.69	0.76	0.75	0.01	0.75	0.33	0.40	-0.16	-0.38	0.24	0.76	1.00											
Cv2G	-0.02	0.70	0.74	0.72	0.07	0.72	0.55	0.54	-0.11	-0.25	0.10	0.52	0.80	1.00										
Cv4G	-0.01	0.60	0.75	0.58	0.29	0.61	0.48	0.46	-0.12	-0.23	0.02	0.40	0.63	0.87	1.00									
Cv8G	0.28	0.51	0.67	0.27	0.30	0.29	0.41	0.24	-0.12	-0.07	-0.03	0.05	0.24	0.48	0.67	1.00								
Cv16G	0.69	0.23	0.12	0.04	0.15	0.05	-0.21	-0.27	-0.01	0.35	-0.47	-0.39	-0.32	-0.26	-0.17	0.22	1.00							
Cv32G	0.44	-0.19	-0.23	-0.25	-0.11	-0.28	-0.83	-0.70	-0.15	0.07	-0.40	-0.43	-0.34	-0.51	-0.52	-0.33	0.32	1.00						
IfvG	0.67	0.06	0.04	-0.09	-0.01	-0.11	-0.68	-0.65	-0.08	0.23	-0.42	-0.41	-0.29	-0.44	-0.38	-0.02	0.65	0.87	1.00					
IswG	0.23	0.84	1.00	0.69	0.19	0.71	0.26	0.24	-0.07	-0.15	0.15	0.51	0.77	0.72	0.73	0.66	0.10	-0.24	0.04	1.00				
rich.flore	-0.65	0.06	0.13	0.16	0.09	0.14	0.33	0.47	0.06	-0.36	0.47	0.64	0.43	0.30	0.31	-0.02	-0.58	-0.56	-0.67	0.16	1.00			
recouvr.flore	-0.67	0.03	0.11	0.15	0.07	0.15	0.34	0.48	0.05	-0.39	0.58	0.67	0.47	0.33	0.32	-0.07	-0.69	-0.55	-0.71	0.15	0.97	1.00		
rich.arbr	0.72	0.35	0.19	0.27	0.01	0.28	-0.18	-0.29	-0.04	0.29	-0.28	-0.27	-0.09	0.10	0.15	0.09	0.46	0.36	0.48	0.15	-0.54	-0.51	1.00	

