

Evolution des peuplements de carabes et d'araignées dans cinq types d'habitats du domaine de Changins de 1994 à 2001

J. O. DERRON, Agroscope Changins-Wädenswil ACW, CP 1012, CH-1260 Nyon 1

G. BLANDENIER, Groupe d'arachnologie, Musée d'histoire naturelle, CH-2300 La Chaux-de-Fonds

 E-mail: jacques.derron@rac.admin.ch
Tél. (+41) 22 36 34 444.

Résumé

L'évolution des peuplements de carabes et d'araignées de 1994 à 2001 est analysée dans cinq habitats, dont trois types de SCE. L'évolution caractéristique de certaines espèces est décrite. Le taux de changement des espèces et une analyse factorielle mettent en évidence des modifications significatives de la structure des peuplements des trois SCE. Les carabes et les araignées répondent de manière différenciée aux changements de microclimat et de structure engendrés par l'évolution de la composition botanique de ces surfaces. Le mode de colonisation de ces nouveaux milieux joue un rôle important. Ces surfaces, gagnées sur la culture, permettent d'augmenter sensiblement le nombre d'espèces sur l'ensemble du site.

Introduction

Après l'introduction des surfaces de compensation écologique (SCE) en 1993, une des conditions pour bénéficier des contributions pour les prestations écologiques requises (PER), une étude a été entreprise sur le domaine de Changins dès 1994 avec pour objectif, de:

- faire rapidement un **inventaire de la diversité biologique** (état de départ) sur la base de deux indicateurs, les carabes (coléoptères) et les araignées
- décrire les **peuplements de départ** (typologie)
- évaluer l'**évolution de ces peuplements** sur une prairie implantée en 1993, ainsi que sur une jachère florale et une haie créées en 1995 sur une parcelle cultivée.

Le présent travail se propose d'analyser les tendances qui se dessinent dans

l'évolution des peuplements de carabes et d'araignées durant la période qui a suivi l'introduction des SCE.

Matériel et méthode

Le site, les habitats, le dispositif expérimental ainsi que la typologie des espèces sont décrits dans Charles (1998) et Derron et Blandenier (2002), l'inventaire des espèces de carabes dans Derron et Goy (1996) et celui des araignées dans Blandenier et Derron (1997).

Pour maintenir une cohérence avec les résultats publiés précédemment, les nomenclatures de Marggi (1992) pour les carabes et de Platnick (1993) pour les araignées ont été maintenues. Les renseignements sur l'écologie des carabes sont tirés de Luka (2004) et ceux sur les araignées de Maurer et Hänggi (1990) et Hänggi *et al.* (1995).

Le site étudié est constitué de cinq habitats contigus (forêt, prairie, culture, jachère florale, haie). La haie peut être considérée comme une jachère spontanée au moins jusqu'en 1999. Pour cette raison, la jachère

florale et la haie sont parfois regroupées sous le nom collectif de jachères.

Les piégeages ont été réalisés à l'aide de pièges d'interception (Barber) de 1994 à 2001 dans la forêt, la prairie et la culture et de 1996 à 2001 dans la jachère florale et la haie (Derron et Blandenier, 2002). La fin du piégeage en 2001 est dictée par la durée de vie légale maximale de la jachère florale (règles PER) qui est de six ans au même emplacement.

Evolution de la flore des habitats

Forêt: cette chênaie à charmes avec un sous-bois clairsemé et une strate herbacée quasiment nulle peut être considérée comme stable durant l'essai.

Prairie: la végétation de la prairie, commencée en mai 1993, très dense dans une première phase, avec un maximum de légumineuses (37%) en 1996, s'est amaigrie ensuite (Mosimann, 2005). En 2001, on comptait environ 20% de légumineuses, 30% d'autres dicotylédones et 50% de graminées (principalement: *Poa trivialis*, *Festuca pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*).

Jachère florale: l'évolution de la flore de surface de la jachère florale de 1996 à 2001 est caractérisée par le remplacement progressif des espèces annuelles par des bisannuelles puis de ces dernières par des pérennes de type prairial. A la fin de l'étude, plus de 80% de la surface est occupée par *Dactylus glomerata*, *Festuca rubra*, *Poa trivialis*, *Dipsacus fullonum* et *Tanacetum vulgare*. Durant la même période, le stock semencier de la jachère passe de 3500 graines par m² à plus de 50 000 (Delabays *et al.*, 2003).

Haie: elle a été plantée en avril 1995 avec six espèces de buissons indigènes. Jusqu'en 1999, la haie peut être considérée comme une jachère spontanée avec une forte couverture de graminées, composée essentielle-

Tableau 1. Itinéraire culturel de la parcelle cultivée, de 1994 à 2001.

Année	Culture	Travail principal du sol (profondeur de travail)		Traitements	
	(date de semis)	Type	Date	Insecticides, fongicides	Herbicides
1994	colza (2.09.93) Précédent: orge aut.	Herse rotative à axe horizontal (5-8 cm) Cultivateur (~15 cm)	20.08.93 25.08.93	insecticide (24.03.94)	2.09.93
1995	triticale (6.10.94)	Déchaumages (5-8 cm), décompacteur (~15 cm), vibroculteur (5-8 cm)	20.07-25.08 6.10.94		24.03.95
	vesce	Herse rotative à axe horizontal (5-8 cm)	14.08.95		
1996	maïs (7.05.96)	Bandes fraisées (5-8 cm) avec ameublissement médian sur 25 cm	7.05.96	(Trichogrammes)	29.05.96
1997	blé aut. (15.10.96)	Herse rotative à axe horizontal (5-8 cm)	14.10.96		10.03.97, 2.05.97
	moutarde	Cultivateur (~15 cm)	18.08.97		
1998	betterave (24.03.98)	Décompacteur (~25 cm) + herse rotative à axe horizontal (5-8 cm)	23.03.98	molluscicide (26.03.98) fongicide (31.07.98)	27.02, 23.04, 30.04, 12.05, 2.06.98
1999	pois print. (18.03.99)	Labour (~28 cm)	8.12.98	aphicide (27.05.99)	19.03.99
2000	blé aut. (14.10.99)	Cultivateur (~15 cm)	10.09.99	fongicide (24.05.00)	
2001	colza (29.08.00)	Cultivateur (~15 cm) + herse rotative à axe horizontal (5-8 cm)	27.08.00	molluscicide (12.09.00) insecticide (27.03.01)	11.10.00

ment de *Poa trivialis*, *Festuca rubra* et *Arrhenatherum elatius*. De 1999 à 2001, les buissons émergent petit à petit des graminées et commencent à former une strate qui produit de l'ombre.

Culture: les cultures qui se sont succédé sur la parcelle ont été conduites avec un travail du sol simplifié chaque fois que les conditions le permettaient. Les interventions phytosanitaires ont été faites sur la base des seuils d'intervention préconisés pour la production intégrée (PI) suisse (tabl.1).

Méthode d'analyse des résultats

Seules les espèces avec plus de quatre occurrences dans l'ensemble des échantillons (habitats × années) ont été retenues pour les analyses statistiques.

Les analyses factorielles des correspondances et les analyses canoniques de redondance (Ter Braak et Smilauer, 2002) n'ont été réalisées que sur les milieux ouverts (sans la forêt). Dans l'analyse factorielle des correspondances, chaque habitat est caractérisé chaque année par un échantillon (objet) composé des espèces de carabes ou d'araignées capturées cette année-là dans cet habitat-là (descripteurs). La proximité sur les graphiques (fig. 5, 6, 11, 12) entre objets, entre descripteurs de même qu'entre objets et descripteurs peut être interprétée en termes de ressemblance ou d'explication mutuelle.

Le taux de changement (Tc) est défini comme la proportion d'espèces qui ne sont présentes que dans l'une ou l'autre des deux années consécutives par rapport à l'ensemble des espèces recensées durant ces deux années. Ce taux correspond à la mesure de la diversité bêta (complémentarité), telle que proposée par Colwell et Coddington (1994).

$$Tc = (E + I) / Stot$$

E = espèces présentes l'année 1, absentes l'année 2 (Emigration)

I = espèces absentes l'année 1, présentes l'année 2 (Immigration)

Stot = nombre total d'espèces observées pendant les deux ans.

Résultats

Pour plus de clarté, les résultats sont présentés en suivant le même plan pour les carabes d'abord (A), puis pour les araignées (B).

Tableau 2. Evolution du nombre d'individus capturés et du nombre d'espèces de carabes, de 1994 à 2001.

Années	Tout le site		Forêt		Prairie		Culture		Jachère		Haie	
	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.
1994	4498	49	713	18	1207	30	2578	36	—	—	—	—
1995	4013	53	855	29	1352	37	1806	30	—	—	—	—
1996	8224	65	1388	27	2096	37	1383	35	972	42	2385	36
1997	7089	55	892	22	1395	31	878	24	1812	36	2112	40
1998	2861	58	643	25	728	33	378	25	484	33	628	36
1999	4275	60	605	22	656	32	1537	26	781	33	696	35
2000	4368	58	657	18	1226	34	1109	33	854	34	522	25
2001	4189	60	604	31	1201	42	1534	33	706	35	144	27
Total	39 517	80	6357	47	9861	59	11 203	52	5609	60	6487	55

A. Carabes

Evolution du nombre d'espèces et d'individus

Sur l'ensemble du site, près de 40 000 individus appartenant à 80 espèces ont été capturés et identifiés (tabl. 2). L'ajout de la jachère florale et de la haie en 1996 apporte dix espèces supplémentaires au site.

Mis à part la haie, où l'on observe une diminution significative du nombre d'individus et d'espèces de 1996 à 2001, les autres habitats ne manifestent aucune tendance vers une augmentation ou une diminution du nombre d'individus ou d'espèces.

Le peuplement des carabes de la haie correspond pour l'essentiel, durant les deux premières années, à celui de la culture avec des éléments caractéristiques de la jachère en plus. Par la suite, la haie se vide progressivement en perdant les espèces inféodées aux milieux ouverts au fur et à mesure de la croissance des buissons. Dans le même temps, aucune espèce forestière n'a colonisé la jeune haie. Ces espèces sont peu mobiles, pour la plupart inaptes au vol et il est probable que les conditions permettant leur installation dans la haie ne sont pas encore remplies.

Dans les cultures, dix espèces sont présentes toutes les années (dans l'ordre d'importance: *Poecilus cupreus*, *Platynus dorsalis*, *Pterostichus melanarius*, *Bembidion lampros*, *B. quadrimaculatum*, *B. properans*, *Brachinus elegans*, *Agonum muelleri*, *Clivina fossor* et *Bembidion obtusum*). Ces espèces représentent 88% du nombre total des captures dans les cultures. Cet ensemble d'espèces, homogène, est très peu affecté par les différentes pratiques agricoles. Ce constat est confirmé par Hance (2002). La chute des effectifs observée en 1997, 1998 et du nombre d'espèces en 1997, 1998 et 1999 peut difficilement être attribuée à une culture en particulier puisque l'on a affaire en 1997 à une culture d'automne (blé) et en 1998 à une culture de printemps (betterave). Le faible nombre d'espèces présentes dans le pois en 1999 pourrait être une conséquence de la pauvreté des deux années précédentes.

Le colza est la seule culture qui héberge des espèces particulières, des granivores nettement inféodées aux crucifères comme *Amara ovata* et *A. similata*. Ces deux espèces sont accompagnées de *Brachinus explodens* dont les larves sont des parasitoïdes des pupes d'*Amara* (Saska et Honek, 2004). D'autres espèces, abondantes dans les jachères, *Harpalus distinguendus* et *H. dimidiatus*, sont également bien présentes dans le colza. Plus de 90% des individus de ces cinq espèces capturés dans les cultures l'ont été dans le colza en 1994 et 2001.

Certains groupes de carabes sont principalement phytophages, et en particulier granivores (Brandmayr Zetto, 1990; Honek et al., 2003). En particulier, les *Zabrinini* (*Amara* spp.) et les *Harpalini* (*Harpalus* spp., *Ophonus* spp.). Compte tenu de cette caractéristique, on constate que les cultures abritent 16% d'espèces phytophages en 1994 et 2001 dans le colza et seulement 2,4%, en moyenne, dans les autres cultures. La prairie, de son côté, montre une répartition des espèces semblable à celle des cultures durant les deux premières années, soit 3% de phytophages en 1994 et 1995, pour sauter ensuite à 15% en moyenne de 1996 à 2001. Purtauf et al. (2004) décrivent un processus très semblable. La jachère et la haie hébergent quant à elles respectivement 26,2 et 42,3% d'espèces phytophages.

Evolution caractéristique de quelques espèces

En dehors des espèces qui sont présentes toutes les années ou sporadiques sans montrer de tendance particulière dans la durée, on peut distinguer trois types d'évolution des populations:

- Certaines espèces semblent exploiter un état particulier du milieu et se déplacent en fonction de leurs besoins. Les populations de *Diachromus germanus* (fig.1), qui se nourrit de graines de graminées, atteignent leur maximum de manière différée, d'abord dans la prairie, puis dans les jachères (fig. 2).
- Des espèces pionnières à forte capacité de dispersion, abondantes au début de l'implantation des jachères, diminuent rapidement à mesure que la densité de la végétation augmente. Par exemple, *Harpalus distinguendus*, *H. affinis* ou *Ophonus arduusiacus* pullulent les deux premières années et disparaissent progressivement au fur et à mesure de l'enherbement de celles-ci.



Fig. 1. *Diachromus germanus*: ce carabe phytophage (granivore), inféodé aux graminées, s'est manifesté sporadiquement dans les différents habitats dominés par les graminées (fig. 2).

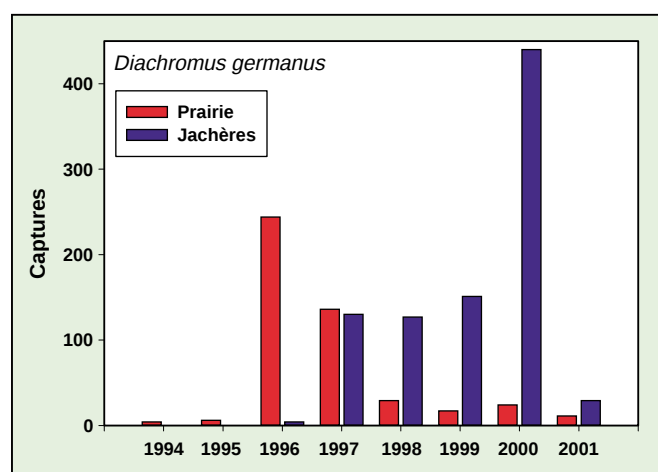


Fig. 2. Après avoir colonisé la prairie alors âgée de 3 ans en 1996, la population du carabe *Diachromus germanus* se maintient essentiellement sur les jachères (jachère florale et haie) en voie d'enherbement dans lesquelles elle pullule en 2000 avant de retomber à son plus bas niveau.

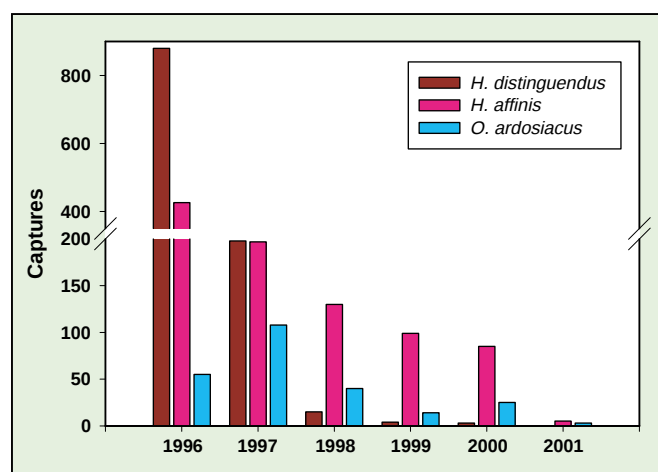


Fig. 3. Certains carabes plutôt granivores et héliophiles, comme *Harpalus distinguendus*, *H. affinis* et *Ophonus arduusiacus*, abondent dans les jachères nouvellement implantées et disparaissent progressivement au fur et à mesure de l'enherbement de celles-ci.

- Des espèces rares ou absentes au début augmentent progressivement par la suite. C'est le cas de *Amara aenea* et de *A. fulvipes* qui apparaissent en cours de route dans la prairie et semblent définitivement installées en 2001.

Taux de changement

Le taux de changement moyen pour les carabes des cinq milieux est de $0,36 \pm 0,08$ (fig. 4). Autrement dit, entre deux années consécutives, 64% des espèces en moyenne sont communes et 36% sont différentes. Il n'y a ni différence significative entre les milieux ni tendance sur la durée. On note toutefois une diminution de la variabilité entre 2000 et 2001 qui pourrait correspondre à une certaine stabilisation. Ce taux de 0,36 apparaît comme une constante, caractéristique de l'ensemble formé par les cinq habitats.

Evolution des peuplements

Analyse canonique de redondance

Une analyse de redondance partielle des peuplements de carabes des cinq habitats (forêt, prairie, culture, jachère florale, haie) de 1996 à 2001 montre que 75,1% de la variation totale est expliquée par les deux variables, habitats et années. La variable habitat seule explique une part significative (test de permutations, $p < 0,01$) de 59,9%. La variable année qui explique 15,2% de la variation n'est pas significative ($p < 0,05$).

Analyse factorielle des correspondances

Le premier axe de l'AFC (fig. 5) explique 22% de la variance. Il exprime une évolution des peuplements dans le temps puisque les échantillons représentant la prairie, la jachère et la haie s'échelonnent chronologiquement de gauche à droite (ce qui peut également s'interpréter comme une modification progressive des habitats). Le retour en arrière observé en 2001 pourrait indiquer l'atteinte d'un certain équilibre sur l'ensemble du site. La prairie qui est proche de la culture durant les trois premières années se démarque par la suite. La jachère et la haie se rapprochent de la prairie les deux dernières années. Seul le peuplement de la culture ne semble pas évoluer dans le temps. Cela peut s'expliquer par la permanence d'un ensemble stable d'espèces dominantes, adaptées aux perturbations.

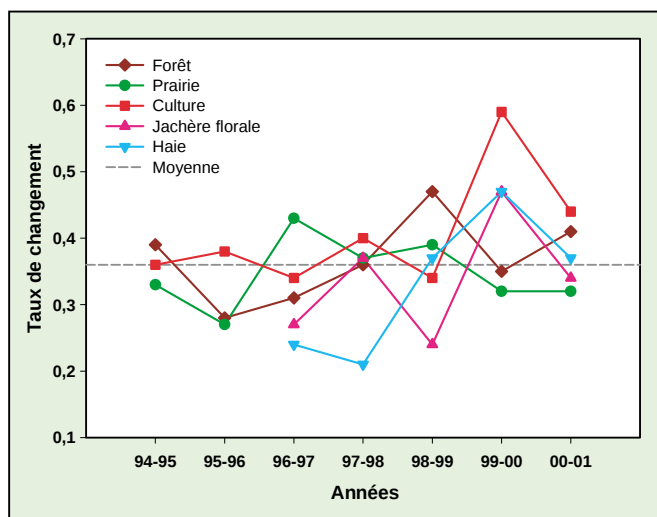


Fig. 4. Le taux de changement moyen (proportion d'espèces différentes au cours de deux années consécutives) chez les carabes ne montre pas de différence significative entre les habitats et est remarquablement stable au cours du temps.

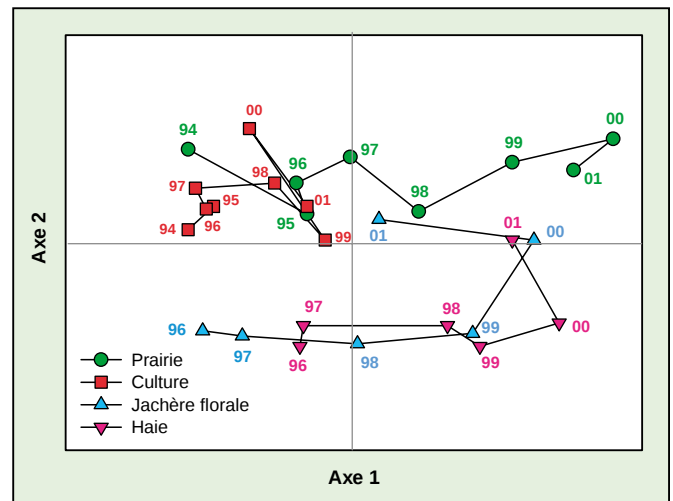


Fig. 5. Les échantillons, reliés par un trait, sont ordonnés chronologiquement le long de l'axe factoriel 1. Celui-ci exprime par conséquent essentiellement la variable temps. Les communautés de carabes des différents habitats, à l'exception de celle de la culture, évoluent au cours des années. L'axe 2 sépare la culture et la prairie des jachères.

Le deuxième axe, qui explique 13% de la variation observée, discrimine les jachères et la haie d'une part et la prairie d'autre part.

La figure 6 qui peut être superposée à la figure 5 montre qu'au départ (1994 à 1997), les peuplements sont marqués par des espèces caractéristiques (> 66% des captures de l'espèce dans un milieu donné) des cultures et des jachères, en particulier par *Pterostichus melanarius*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Harpalus distinguendus* et *Ophonus ardosiacus*. Ensuite apparaissent des espèces sténoèces (spécialistes)

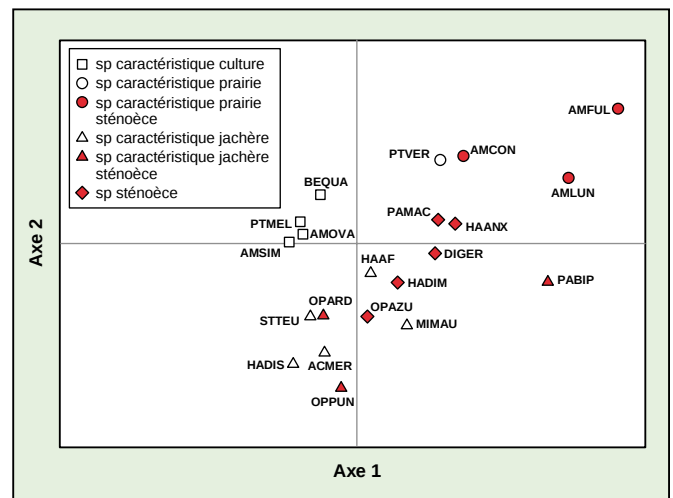


Fig. 6. Ce graphique peut être superposé à celui de la figure 5. Il montre les espèces de carabes caractéristiques (> 66% des captures de l'espèce dans un milieu donné) et les espèces sténoèces (spécialistes). Il est intéressant de noter que le gros des espèces sténoèces n'apparaît qu'après 1997. Ces espèces sont dans leur ensemble plutôt xérophiles et caractéristiques des prairies. ACMER = *Acupalpus meridianus*, AMCON = *Amara convexior*, AMFUL = *A. fulvipes*, AMLUN = *A. lunicollis*, AMOVA = *A. ovata*, AMSIM = *A. similata*, BEQUA = *Bembidion quadrimaculatum*, DAGER = *Diachromus germanus*, HAAFF = *Harpalus affinis*, HAANK = *H. anxius*, HADIM = *H. dimidiatus*, HADIS = *H. distinguendus*, MIMAU = *Microlestes maurus*, OPAPU = *Ophonus ardosiacus*, OPAZU = *O. azureus*, OPPUN = *O. puncticeps*, PABIP = *Panageus bipustulatus*, PAMAC = *Parophonus maculicornis*, PTMEL = *Pterostichus melanarius*, PTVER = *P. vernalis*, STTEU = *Stenolophus teutonius*.

comme *Harpalus dimidiatus*, *H. anxius*, *Ophonus azureus*, *Parophonus maculicornis* qui bénéficient probablement de la diversification du site. Ce sont pour la plupart des espèces prairiales montrant une préférence pour les endroits secs et chauds (xérophiles). Finalement, après huit ans, ce sont des espèces inféodées aux prairies (*Amara convexior*, *A. lunicollis*, *A. fulvipes*) qui caractérisent les peuplements. D'après Purtauf *et al.* (2004), le changement complet de la faune typique des cultures en une faune typique des prairies se déroule en moins de dix ans, les plus grands changements se produisant au début de la succession.

Discussion

Jusqu'en 1993, la parcelle est entièrement cultivée jusqu'en bordure de la forêt. C'est donc logiquement que les peuplements de carabes des SCE, durant les deux ou trois ans qui suivent leur mise en place, ressemblent à ceux des cultures. La proportion d'espèces phytophages sur tout le site (sans la forêt), établie à 8% en 1994 et 1995, fluctue entre 15 et 25% de 1996 à 2001 (moyenne 22%). L'augmentation du nombre d'espèces consécutive à l'implantation des SCE est principalement le fait d'espèces mobiles, aptes au vol, plutôt phytophages et xérophiles. En tout, seize espèces de carabes ont été rencontrées exclusivement dans la prairie, la jachère et la haie.

A partir de 1997, les peuplements de carabes de chaque milieu évoluent en fonction des changements de la composition botanique qui modifient le microclimat, la lumière et l'offre alimentaire, sur le plan quantitatif et qualitatif (proies, graines). Les communautés de la jachère et de la haie se rapprochent progressivement de celle de la prairie. La diminution nette du nombre d'individus et d'espèces dans la haie est due à la perte des espèces caractéristiques des milieux ouverts, sans que les conditions requises pour accueillir des espèces forestières soient remplies.

Les peuplements des cultures changent très peu du fait qu'ils sont composés d'un noyau stable d'espèces adaptées aux perturbations engendrées par les pratiques agricoles. Seuls les peuplements du colza se démarquent de ceux des autres cultures.

Le taux de changement des espèces est remarquablement constant dans les cinq habitats pendant toute la durée de l'essai. Il pourrait être considéré comme caractéristique de l'ensemble de la mosaïque.



Fig. 7. *Trochosa ruricola* femelle protégeant son cocon: cette espèce de *Lycosidae* est très répandue à Changins. On l'a observée, à une exception près, dans tous les milieux toutes les années. Elle marque une préférence pour les milieux ouverts.

B. Araignées

Evolution du nombre d'espèces et d'individus

Plus de 25 000 araignées (fig. 7), réparties en 124 espèces (tabl. 3), ont été observées sur le site d'étude.

C'est dans la prairie que le nombre d'individus est le plus élevé et dans la forêt qu'il est le plus bas (tabl. 3). Le nombre d'individus moyen enregistré dans la jachère et dans la haie se rapproche de celui des cultures. Dans la haie et la prairie, la diminution du nombre d'individus au fil des ans est significative. Les autres milieux ne présentent pas de tendance significative.

Le nombre d'espèces est le plus élevé

dans la prairie et le plus faible dans les cultures, soit respectivement 60% et 43% du nombre total d'espèces observées dans notre étude.

Après la mise en place de la jachère et de la haie, sept espèces supplémentaires sont observées sur l'ensemble du site.

Le nombre total d'espèces augmente ensuite jusqu'en 1999, puis diminue pour se rapprocher de la valeur de départ. L'évolution du nombre d'espèces varie selon les milieux. Les valeurs maximales s'observent plutôt vers le début ou au milieu de l'étude. Seule la jachère enregistre un nombre maximal d'espèces dans la deuxième moitié de l'étude. L'écart entre le nombre maximal et minimal d'espèces est de onze pour la haie et de quinze pour la jachère.

Tableau 3. Evolution du nombre d'individus capturés et du nombre d'espèces d'araignées, de 1994 à 2001.

Années	Tout le site		Forêt		Prairie		Culture		Jachère		Haie	
	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.	Nb ind.	Nb sp.
1994	2589	46	139	25	1257	26	1193	20	—	—	—	—
1995	2333	60	227	35	1502	32	604	25	—	—	—	—
1996	4641	67	212	27	1391	31	760	31	778	28	1500	39
1997	3367	71	186	30	1391	38	511	26	426	24	853	31
1998	3485	75	241	27	1336	38	564	26	793	37	551	33
1999	3613	79	267	32	1212	36	1084	23	742	39	308	31
2000	3199	68	222	25	1082	33	604	26	749	29	542	35
2001	2560	61	124	22	860	36	965	19	382	30	229	28
Total	25 787	124	1618	63	10 031	75	6285	54	3870	56	3983	64

Evolution de quelques espèces

Dans la prairie et la jachère, l'espèce *Pardosa agrestis* (fig. 8) est la plus abondante trois ans après l'installation respective de ces milieux, puis elle diminue de manière importante. L'activité d'*Oedothorax apicatus* diminue au cours du temps dans la prairie, la haie et la jachère. Dans l'espace cultivé, la présence de ces deux espèces reste élevée tout au long de l'étude, quel que soit le type de culture. *O. apicatus* montre cependant une préférence pour le colza; en 2001, son activité étant très forte, elle a débordé dans la jachère. Ces deux espèces, qui sont les plus nombreuses sur le site étudié, sont des espèces pionnières. Elles recherchent des surfaces de sol nu ou faiblement recouvert de végétation. Fréquemment observées dans les cultures (Samu et Szinetar, 2002), elles sont connues pour pratiquer la dispersion aérienne (*ballooning*) (Blandenier et Fürst, 1998). Elles répondent rapidement à un changement de structure des milieux non cultivés en disparaissant dès que le sol est couvert.

Pardosa palustris (fig. 9) montre une tendance inverse. Son activité est faible au début de l'étude puis augmente de manière importante, principalement dans la prairie. Dans la jachère, ses peuplements culminent en 1999, puis diminuent un peu. Dans la haie, ils diminuent aussi la dernière année après avoir augmenté continuellement auparavant, probablement en relation avec l'apparition de zones d'ombre générées par les buissons et les petits arbres. Il s'agit d'une espèce prairiale. Cette espèce prolifère lorsque la structure du milieu lui convient. Elle répond donc d'une part à une modification de la structure de la strate herbacée induite par une densité accrue en graminées et d'autre part à l'augmentation de la quantité de litière. Son activité déborde aussi graduellement dans la culture.

Quatre espèces rares – moins de onze citations en Suisse d'après Maurer et Hänggi (1990) et Hänggi (1993) –, régulièrement observées dans notre étude, sont favorisées par la mise en place de la prairie, de la haie et de la jachère. Il s'agit de *Argenna subnigra*, *Eperigone trilobata*, *Zelotes exiguus* et *Euophrys aperta*. Mis à part la dernière, déjà observée entre la prairie et la culture en 1994, les autres espèces apparaissent sur le site en 1996 ou 1997. Elles sont les plus répandues dans la prairie, la haie ou la jachère. *A. subnigra* débordé aussi régulièrement dans les cultures, tandis que *Z. exiguus* et *E. aperta* y sont très sporadiquement présentes. *A. subnigra*, *E. trilobata* et *E. aperta* pratiquent la dispersion aérienne dans la région étudiée (Blandenier et Fürst, 1998). Le *ballooning* d'*E. trilobata* commence en 1997 et augmente par la suite.

Ces quatre espèces sont xérophiles. On les rencontre habituellement dans les prairies sèches et différents autres types de milieux bien ensoleillés.

D'autres espèces rares, plus sporadiques, sont aussi présentes dans les trois SCE. Il s'agit de *Dysdera crocata*, *Erigonella hiemalis*, *Haplodrassus dalmatensis*, *Meioneta saxatilis*, *M. simplicatarsis*, *Sintula cornigera*, *Robertus arundineti*, *Synageles venator*, *Trichopterna cito*, *Arctosa lutetiana* et *Xysticus luctator*.

Taux de changement

Le taux de changement moyen pour les araignées des cinq milieux est de 0,39 (fig. 10). Ce taux est maximal dans les cultures et minimal dans la forêt. La différence entre ces deux taux est significative. La jachère, la haie et la prairie présentent des taux intermédiaires. Ces taux évoluent en fonction des années. Sauf dans la culture, ils montrent une tendance à la baisse, donc à la stabilisation. Cette évolution est particulièrement nette dans la prairie où elle est significative

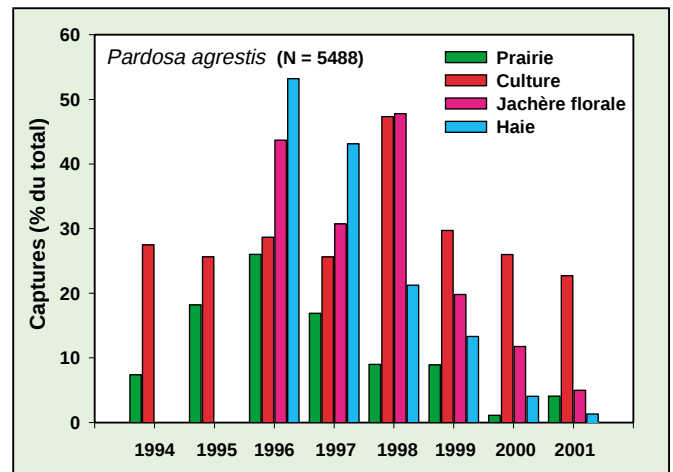


Fig. 8. *Pardosa agrestis*, une araignée pionnière, est très répandue dans les cultures et dans les différents autres milieux au début de l'étude (en % du nombre total de captures par milieu par année). Son activité baisse ensuite de manière importante lorsque le sol se couvre dans les différents milieux.

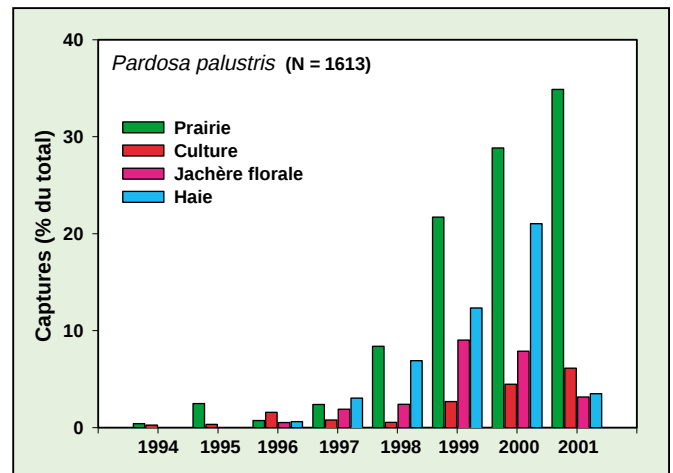


Fig. 9. L'araignée *Pardosa palustris* est une espèce liée aux prairies. Son activité augmente au fil du temps, principalement dans la prairie, répondant à l'augmentation de la densité des graminées et de la quantité de litière.

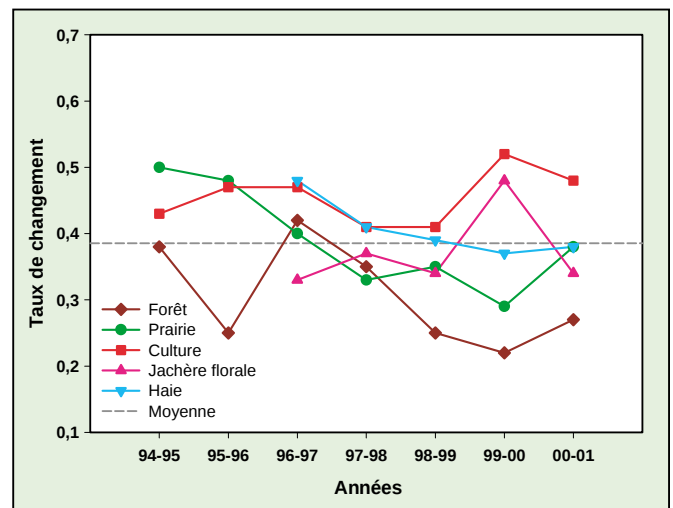


Fig. 10. Le taux de changement moyen des araignées (proportion d'espèces différentes au cours de deux années consécutives) montre une différence significative entre la forêt et la culture. La baisse générale de ce taux, sauf dans la culture, exprime la stabilisation des milieux étudiés.

ainsi que dans la haie en croissance. Dans un milieu perturbé comme la culture, le peuplement est instable et change rapidement. On note par exemple une brusque augmentation entre 1999 et 2000 (également dans la jachère), difficile à expliquer.

Evolution des peuplements

Analyse canonique de redondance

L'analyse de redondance partielle des peuplements d'araignées des cinq habitats montre que 80,2% de la variation totale est expliquée par les deux variables habitats et années. La variable habitats seule explique une part significative de 65,5%. La variable années, qui explique 14,7% de la variation, n'est pas significative.

Analyse factorielle des correspondances

Le premier axe de l'analyse factorielle des correspondances (fig. 11 et 12) explique 26% de la variance. Il exprime l'évolution des peuplements dans le temps. Ceux des premières années de l'étude se situent tout à gauche (fig. 11), ceux de la fin majoritairement à droite. Pour les cultures, on note que l'analogie des peuplements entre le début et la fin de l'étude amène un retour en arrière sur cet axe: le type de culture, du colza au début et à la fin, permet de l'expliquer. Pour les autres milieux, on observe aussi un petit retour en arrière la dernière année, signe probable que les milieux évoluent moins vite qu'auparavant.

L'axe 2, qui explique 11% de la variance, marque une opposition entre la jachère d'une part, la haie et la prairie d'autre part. Le peuplement de la jachère est original dès le départ et il suit son évolution propre. Ce peuplement ressemble, au début, à celui que l'on peut trouver dans la culture, dont il est issu, puis s'en éloigne de plus en plus. Le peuplement de la haie, à son installation, est très proche de la culture, mais il est aussi marqué par des éléments provenant de la prairie. Ensuite, il évolue et s'éloigne de plus en plus de la culture, pour finalement se rapprocher de la jachère. Globalement, la culture évolue moins que les autres milieux, mais elle s'enrichit de quelques espèces provenant des milieux adjacents.

Les espèces forment deux groupes (fig. 12). Le premier compte sept espèces caractéristiques des prairies: *Araeoncus humilis*, *Dicymbium nigrum*, *Enoplognatha thoracica*, *Erigone atra*, *Erigone dentipalpis*, *Pachygnatha degeeri* et *Pardosa proxima*. *E. atra*, *D. nigrum* et *E. thoracica* sont présentes dans la prairie durant les premières années puis leur nombre diminue. *E. atra* reprend un peu en 2001. Les autres espèces de ce groupe sont présentes régulièrement dans les prairies et les cultures sans que leurs effectifs marquent de tendances nettes selon les années. *A. humilis* est observée surtout dans la prairie. La position excentrée d'*Eperigone trilobata*, une autre espèce caractéristique et rare des prairies, peut s'expliquer par sa présence continue dans la prairie, à partir de 1997.

Le deuxième groupe est formé de onze espèces caractéristiques des jachères: *Alopecosa cuneata*, *Argenna subnigra*, *Aulonia albimana*, *Bianor aurocinctus*, *Euophrys aperta*, *Hahnina nava*, *Pardosa pullata*, *Pirata latitans*, *Pisaura mirabilis*, *Xysticus cristatus* et *Zelotes exiguus*. Parmi celles-ci, on retrouve trois espèces rares. Elles se montrent toutes trois plus actives au fil des années, certaines n'ayant jamais été observées dans les autres milieux auparavant. Quelques années sont nécessaires pour qu'elles s'installent dans la jachère.

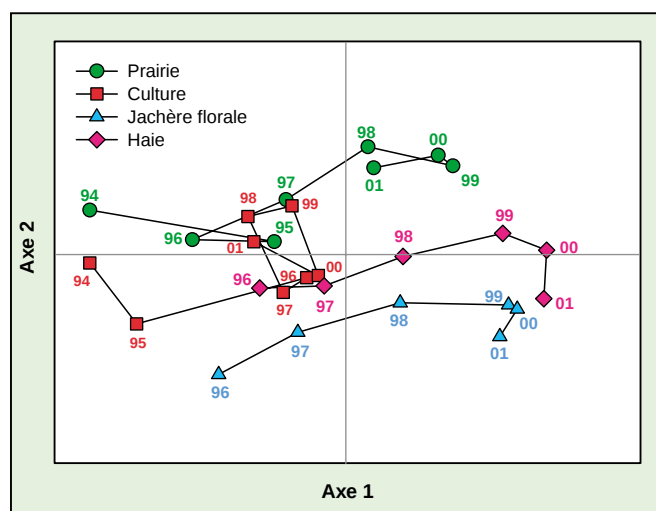


Fig. 11. Représentation des deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les araignées. Le premier axe exprime l'évolution temporelle des milieux. Le deuxième axe sépare la jachère de la haie et de la prairie.

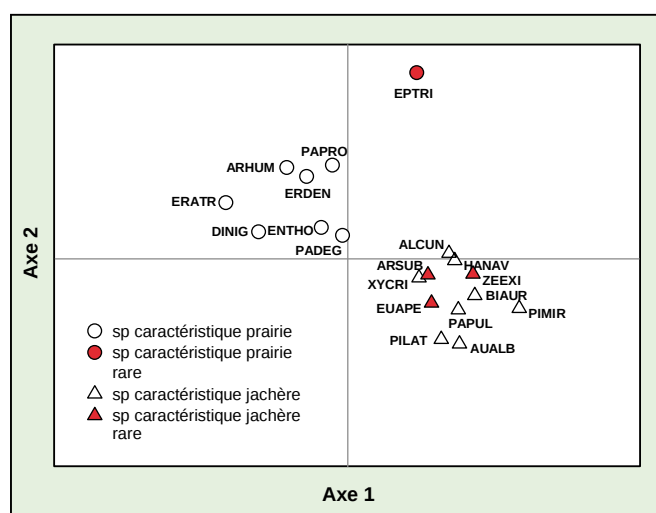


Fig. 12. Ce graphique peut être superposé à celui de la figure 11. Les espèces d'araignées rares et caractéristiques sont représentées. On distingue clairement deux groupes: les espèces caractéristiques de la prairie et les espèces caractéristiques des jachères. ALCUN = *Alopecosa cuneata*, ARHUM = *Araeoncus humilis*, ARSUB = *Argenna subnigra*, AUALB = *Aulonia albimana*, BIAUR = *Bianor aurocinctus*, DINIG = *Dicymbium nigrum*, ENTHO = *Enoplognatha thoracica*, EPTRI = *Eperigone trilobata*, ERATR = *Erigone atra*, ERDEN = *Erigone dentipalpis*, EUAPE = *Euophrys aperta*, HANAV = *Hahnina nava*, PADEG = *Pachygnatha degeeri*, PAPRO = *Pardosa proxima*, PAPUL = *Pardosa pullata*, PILAT = *Pirata latitans*, PIMIR = *Pisaura mirabilis*, XYCRI = *Xysticus cristatus*, ZEEXI = *Zelotes exiguus*.

Discussion

Après la création de nouveaux milieux, ici la prairie, la jachère et la haie, le nombre d'espèces d'araignées augmente. Les peuplements de la première année dans les milieux ouverts sont très proches de ceux que l'on observe dans les cultures. Ces milieux sont d'abord colonisés par des espèces pionnières adaptées aux perturbations (Samu et Szinetar, 2002), possédant une grande capacité de dispersion et un potentiel élevé de reproduction. Tous les nouveaux milieux n'ont pas la même potentialité, qui dépend des caractéristiques internes (climat, type de sol, etc.) et de ce qu'il y a autour (Jeanneret *et al.*, 2003; Schmidt *et al.*, 2005). Cela

confirme l'importance des mosaïques d'habitats. La colonisation d'un nouveau milieu par une araignée se fait par le sol ou par les airs (*ballooning*), depuis les milieux attenants ou de bien plus loin (Bishop et Riechert, 1990; Weyman, 1993; Samu *et al.*, 1999). La composition du peuplement pionnier est donc dépendante des peuplements des zones voisines. Ainsi, la haie en croissance qui jouxte la prairie abrite dès le début quelques espèces qui en proviennent très probablement. La jachère, qui jouxte la culture, possède au début un peuplement très proche de sa voisine. Les espèces qui pratiquent la dispersion aérienne forment une part importante des peuplements des milieux nouveaux.

Par la suite, les peuplements de ces milieux connaissent des changements constants. Les effectifs des espèces évoluent différemment. Certaines ne sont présentes que durant une année. Les araignées réagissent finement à la structure (Robinson, 1981; Rypstra *et al.*, 1999) et au microclimat. L'apparition d'une strate herbacée de plus en plus développée et dominée par les graminées dans la prairie, la jachère et la haie, ainsi que la diversité accrue des structures au sol permettent d'expliquer l'augmentation des effectifs de certaines espèces. D'autres espèces, même si les araignées sont très souvent généralistes, suivent un type de proies particulier, comme les fourmis par exemple (Derron et Blandenier, 2002). Ces nouveaux milieux peuvent aussi, au hasard de la colonisation, abriter des espèces spécialisées qui sont rares. Dans notre étude, ce sont des espèces xérophiles.

Il faut quelques années pour que l'on observe une amélioration de la qualité des peuplements. Cela a été montré par Pozzi *et al.* (2005).

Ceux-ci évoluent vers une plus grande stabilité, c'est-à-dire que le nombre des espèces augmente et que leurs effectifs sont répartis de manière plus régulière. Une tendance de ce type s'amorce dans la prairie et la haie en croissance six ans après leur mise en place. Bien que certaines espèces réagissent déjà à l'apparition de zones ombragées par les buissons, la haie ne contient pas encore d'espèces forestières.

Remerciement

Merci à Marie-France Cattin, Stefano Pozzi, Stève Breitenmoser et aux anonymes pour la relecture critique du manuscrit.

Conclusions

- ❑ La mise en place des surfaces de compensation écologique – prairie, jachère florale, haie – gagnées sur les cultures permet d'augmenter le nombre d'espèces de carabes et d'araignées.
- ❑ L'évolution des peuplements de carabes et d'araignées montre beaucoup de similitudes. Les changements observés chez les carabes sont fortement marqués par la diversité des régimes alimentaires rencontrés. Chez les araignées, ce sont les changements de structure des milieux qui sont prépondérants pour expliquer l'évolution des peuplements.
- ❑ La valeur d'un nouveau milieu dépend des caractéristiques de son emplacement et de ce qu'il y a autour.
- ❑ La richesse des peuplements de carabes et d'araignées observée sur le site étudié est due à la présence d'une mosaïque de zones agricoles et semi-naturelles ainsi qu'à la nature très hétérogène du terrain.
- ❑ La colonisation des nouveaux milieux est un phénomène complexe dans lequel divers processus s'entremêlent, suivant des échelles temporelles et spatiales très variées.
- ❑ Les changements de peuplements observés sont rapides et importants. L'activité de certaines espèces diminue ou augmente de manière nette au cours du temps.
- ❑ Six ans après sa mise en place, la haie ne contient toujours pas d'espèces forestières. Il faut donc beaucoup de temps pour créer ce type de milieu.
- ❑ Les surfaces de compensation écologique étudiées abritent quelques espèces rares de carabes et d'araignées spécialistes.
- ❑ L'évaluation de la valeur des nouveaux milieux et la compréhension de leur évolution nécessitent une connaissance approfondie de la biologie des espèces impliquées et des interactions entre elles. Ces connaissances sont loin d'être acquises.

Bibliographie

- Bishop L. & Riechert S., 1990. Spider colonization of agroecosystems: mode and source. *Environ. Entomol.* **19**, 1738-1745.
- Blandenier G. & Fürst P.-A., 1998. Ballooning spiders caught by a suction trap in an agricultural landscape in Switzerland. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh, 1997, 177-186.
- Blandenier G. & Derron J. O., 1997. Inventaire des araignées (*Araneae*) épigées du domaine de Changins. *Revue suisse Agric.* **29**, 189-194.
- Brandmayr Zetto T., 1990. Spermatophagous (seed eating) ground beetles: First comparison of the diet and ecology of the *Harpalinae* genera *Harpalus* and *Ophonus* (Col.: *Carabidae*). In: Stork N.E. (ed). *The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*. Intercept, Andover, 307-316.
- Charles R., 1998. MOSAIC: une approche de la production intégrée. *Revue suisse Agric.* **30**, 223-227.
- Colwell R. K. & Coddington J. A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **345**, 101-118.
- Delabays N., Charles R. & Mermillod G., 2003. Projet MOSAIC: suivi floristique et malherbologique d'une jachère florale, de son installation à sa remise en culture. *Revue suisse Agric.* **35**, 83-90.
- Derron J. O. & Blandenier G., 2002. Typologie des carabes et des araignées du domaine de Changins. *Revue suisse Agric.* **34**, 177-186.
- Derron J. O. & Goy G., 1996. La faune des arthropodes épigés du domaine de Changins. *Revue suisse Agric.* **28**, 205-212.
- Hance T., 2002. Impact of cultivation and crop husbandry practices. In: Holland J. M. (ed). *The agroecology of carabid beetles*. Intercept, Andover, 231-249.
- Hänggi A., 1993. Nachträge zum «Katalog der schweizerischen Spinnen» 1. Neunachweise von 1990 bis 1993. *Arachnol. Mitt.* **6**, 2-11.
- Hänggi A., Stöckli E. & Nentwig W., 1995. Habitats of central European spiders. *Miscellanea Faunistica Helvetica* vol. 4. CSCF, Neuchâtel, 495 p.
- Honek A., Martinkova Z. & Jarosik V., 2003. Ground beetles (*Carabidae*) as seed predators. *European Journal of Entomology* **100**, 531-544.
- Jeanneret Ph., Schüpbach B. & Luka H., 2003. Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **98**, 311-320.
- Luka H., 2004. Ökologische Bewertung von Landschaftselementen mit Arthropoden. *Opusc. Biogeogr. Basileensa* **4**, 1-253.
- Marggi W. A., 1992. Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (*Cicindelidae* & *Carabidae*) Coleoptera. Teil 1. *Documenta Faunistica Helvetica* vol. 13, CSCF, Neuchâtel, 477 p.
- Maurer R. & Hänggi A., 1990. Catalogue des araignées de Suisse. *Documenta Faunistica Helvetica* vol.12, CSCF, Neuchâtel.
- Mosimann E., 2005. Mise en place de prairies fleuries avec de l'herbe à semences. *Revue suisse Agric.* **37**, 195-199.
- Platnick N. I., 1993. *Advances in spider taxonomy 1988-1991*. With synonymies and transfers 1940-1980. New York Entomological Society and American Museum of Natural History, New York, 846 p.
- Pozzi S., Jeanneret P., Luka H. & Wermeille E., 2005. Evaluation des mesures de compensation écologique de la région de Nuvilly/Combrement. Synthèse. *Revue suisse Agric.* **37**, I-XII.

Purtauf T., Dauber J. & Wolters V., 2004. Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. *Landscape and Urban Planning* **67**, 185-193.

Robinson J.-V., 1981. The effect of architectural variation in habitat on a spider community; an experimental field study. *Ecology* **62**, 73-80.

Rypstra A. L., Carter P. E., Balfour R. A. & Marshall S. D., 1999. Architectural features of agricultural habitats and their impact on the spider inhabitants. *Journal of Arachnology* **27**, 371-377.

Samu F., Sunderland K. D. & Szinetar C., 1999. Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *Journal of Arachnology* **27**, 325-332.

Samu F. & Szinetar C., 2002. On the nature of agrobiont spiders. *Journal of Arachnology* **30**, 389-402.

Saska P. & Honek A., 2004. Development of the beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology* **262**, 29-36.

Schmidt M. H., Rosechewitz I., Thies C. & Tschamtko T., 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of applied Ecology* **42**, 281-287.

Ter Braak C. J. F. & 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.

Weyman G. S., 1993. A review of the possible causative factors and significance of ballooning spiders. *Ethology Ecology & Evolution* **5**, 279-291.

Zusammenfassung

Entwicklung von Laufkäfer- und Spinnenbeständen in fünf Lebensraumtypen von Changins 1994-2001

Die Entwicklung von Laufkäfer- und Spinnenbeständen in fünf Lebensräumen wird für die Jahre 1994 bis 2001 analysiert. Unter den verschiedenen Lebensräumen sind auch drei Typen von ökologischen Ausgleichsflächen (öAF) vorhanden. Die charakteristische Entwicklung gewisser Arten wird beschrieben. Der Anteil an wechselnden Arten sowie eine Faktorenanalyse zeigen signifikante Strukturveränderungen in den Beständen der drei öAF.

Durch die Modifizierung der Pflanzenzusammensetzung werden das Mikroklima und die Struktur verändert, worauf die Laufkäfer und die Spinnen verschiedenartig reagieren. Wichtig ist, auf welche Weise diese neuen Habitate kolonisiert werden. Dank dieser, auf Kosten von Kulturen gewonnenen Flächen wird die Artenzahl auf dem Gesamtareal wesentlich erhöht.

Summary

Changes in carabid beetles and spider communities in five habitat types of Changins 1994-2001

The changes in carabid beetle and spider assemblages from 1994 to 2001 are analysed in five habitats. Three of them are ecological compensation areas (ECA). The characteristic development of some species is described. The turnover of the species and a factorial analysis show significant modifications of the communities in the ECA. The carabid beetles and the spiders react differently to changes of vegetation structure and microclimate generated by the evolution of the botanical composition of the ECA. The way the new areas are colonized play an important part. These surfaces gained at the expense of field crops allow to substantially increase the number of species on the whole site.

Key words: carabid beetles, spiders, ecological compensation area, community changes.