

**Université Catholique de Louvain
Faculté des Sciences
Département de Biologie
Unité d'Écologie et de Biogéographie**

Biogéographie et Écologie des Communautés de Carabidae en Wallonie

Volume 1 : Textes

Dissertation présentée pour
l'obtention du grade de
Docteur en Sciences
par
Marc Dufrêne

**Louvain-la-Neuve
1992**

Avertissement

Cette édition électronique a été réalisée 10 ans presque jour pour jour après la version sur support papier. Cette édition n'a pour but que de rendre accessible des résultats qui n'ont pas été publiés depuis et qui, s'il devait l'être, mériteraient une nouvelle analyse.

La pagination mise à part, elle est une copie conforme du texte original, sans ajout ni correction. Le document complet se compose de trois documents pdf : dufrene92textes.pdf ; dufrene92figures.pdf et dufrene92annexes.pdf.

Pour la citation des sources : **Dufrêne, M., 1992.** *Biogéographie et Écologie des Communautés de Carabidae en Wallonie*. Dissertation doctorale, Université Catholique de Louvain, 194 pp.

Bonne lecture !

M. Dufrêne - 20/01/2002

Remerciements.....	1
Résumé.....	3
Summary	7
Introduction générale.....	11
1. Objectifs.....	11
2. Les Carabides	12
2.1. Origine des Carabides.....	12
2.2. Traits d'histoire naturelle.....	13
2.3. Stratégies adaptatives.....	16
2.4. Biogéographie des Carabides	17
2.5. Structure des communautés des Carabides.....	18
3. Les méthodes d'analyses multivariées.....	20
3.1. Les méthodes d'ordination.....	20
3.1.1. L'analyse en composantes principales	21
3.1.2. L'analyse factorielle des correspondances.....	22
3.1.3. L'analyse des coordonnées principales.....	25
3.2. Les méthodes de classification	25
3.2.1. Les méthodes hiérarchiques.....	25
3.2.2. Les méthodes par réallocation	27
3.3. Mesures de la relation entre deux fichiers.....	27
3.3.1. L'analyse canonique des correspondances.....	29
3.3.2. Test de Mantel.....	31
4. Plan de la dissertation.....	32
Partie I.	
Distribution des Carabides à l'échelle régionale.....	33
Introduction.....	34
Chapitre 1. Facteurs écologiques potentiels	36
I.1.1. Introduction.....	36
I.1.2. Gradient écologique.....	37
I.1.3. Régions géographiques.....	39
I.1.4. Frontières géographiques.....	40
I.1.5. Discussion	42
I.1.6. Conclusions	42
Chapitre 2. Biogéographie des Carabides	44
I.2.1. Introduction.....	44
I.2.2. Données analysées	44
I.2.3. Structure spatiale de l'échantillonnage.....	45
I.2.4. Gradients biogéographiques	47
I.2.5. Régions biogéographiques	49
I.2.5.1. Première analyse.....	49
I.2.5.2. Suppression de l'axe corrélé au nombre d'espèces.....	50

I.2.5.3. Comparaisons avec d'autres méthodes	51
I.2.5.4. Analyse retenue	54
I.2.6. Aires biogéographiques	56
I.2.6.1. Analyse brute	56
I.2.6.2. Analyse sans l'axe corrélé à l'étendue des distributions	60
I.2.6.3. Groupement retenu.....	61
I.2.7. Discussion	62
I.2.8. Conclusions	65
Chapitre 3. Facteurs régionaux de répartition	67
I.3.1. Introduction.....	67
I.3.2. Méthodes d'analyse.....	67
I.3.3. Matrices originales des facteurs de répartition	67
I.3.4. Matrices réduites des facteurs de répartition	70
I.3.4. Discussion	74
I.3.5. Conclusions	76
Chapitre 4. Dynamique de la répartition.....	77
I.4.1. Introduction.....	77
I.4.2. Méthodes	80
I.4.3. Résultats.....	81
I.4.4. Discussion	83
I.4.5. Conclusions	86
Conclusions de la première partie	88
Partie 2.	
Structure des Communautés de Carabides.....	90
Chapitre 5 : Écologie des Communautés	91
II.5.1. Définitions	91
II.5.2. Survol historique.....	92
II.5.3. Structure des peuplements	96
II.5.3.1. Richesse en espèces	97
II.5.3.1.a. Caractère exhaustif de l'inventaire	97
II.5.3.1.b. Courbe aire-espèces.....	97
II.5.3.1.c. Comparaison de peuplements.....	98
II.5.3.2. Distribution des abondances.....	98
II.5.3.2.a. Indices synthétiques d'hétérogénéité.....	98
II.5.3.2.b. Modèles de distribution des abondances.....	101
II.5.3.3. Composition spécifique	103
II.5.3.3.b. Ordination et classification.....	104
II.5.3.4. Niche écologique	104
II.5.3.5. Proportion d'espèces congénériques.....	106
II.5.3.6. Écomorphologie et déplacement de caractères	107
II.5.3.7. Relation entre la distribution régionale et les abondances.....	107
II.5.4. Conclusions et enseignements.....	109
Chapitre 6. Description des stations d'échantillonnage	111
II.6.1. Le choix des habitats étudiés	111
II.6.2. Description des sites.....	113
II.6.2.1. Les bords d'étangs.....	113
II.6.2.2. Les tourbières basses et les bas-marais.....	114

II.6.2.3. Les cuvettes de paises	115
II.6.2.4. Les tourbières hautes.....	116
II.6.2.5. Les landes tourbeuses.....	116
II.6.2.6. Les landes minérales	117
II.6.2.7. Les prairies alluviales	119
II.6.2.8. Les pelouses calcicoles.....	119
II.6.2.9. Les pelouses calaminaires.....	120
II.6.3. Caractéristiques botaniques	121
II.6.3.1. Matériel et méthodes	121
II.6.3.2. Résultats.....	122
II.6.3.2.a. Caractéristiques de l'inventaire.....	122
II.6.3.2.b. Ordinations.....	122
II.6.3.2.c. Groupements.....	126
II.6.3.2.d. Conclusions	127
II.6.4. Caractéristiques édaphiques.....	128
II.6.4.1. Matériel et méthodes	128
II.6.4.2. Résultats.....	129
II.6.4.2.a. Caractéristiques de l'inventaire.....	129
II.6.4.2.b. Ordination	131
II.6.4.2.c. Groupements.....	133
II.6.4.2.d. Les données semi-qualitatives et qualitatives.....	133
II.6.4.2.e. Conclusions	134
Chapitre 7. Distribution des Carabides à l'échelle locale	135
II.7.1. La récolte des données	135
II.7.1.1. Méthode de piégeage.....	135
II.7.1.2. Conditions d'utilisation.....	137
II.7.1.3. Protocole d'échantillonnage sélectionné.....	139
II.7.1.4. Détermination.....	141
II.7.2. Aspects fauniques.....	143
II.7.3. Caractère exhaustif de l'échantillonnage.....	147
II.7.3.1. Homogénéité dans l'espace	147
II.7.3.2. Homogénéité dans le temps.....	149
II.7.4. Richesse spécifique et diversité	149
II.7.4.1. Standardisation des abondances	149
II.7.4.2. Relations entre abondance et diversité	150
II.7.4.3. Relations entre les indices de diversité.....	151
II.7.4.4. Comparaison régionale et entre habitats	152
II.7.5. Structure des données	154
II.7.5.1 Diversité β	154
II.7.5.2 Ordination.....	155
II.7.5.3 Groupement.....	160
II.7.5.4. Discussion	161
II.7.6. Conclusions.....	164
Chapitre 8. Facteurs locaux de distribution.....	166
II.8.1. Les facteurs biotiques	166
II.8.1.1. Introduction.....	166
II.8.1.2. Les parasites	166
II.8.1.3. La compétition	169
II.8.2. Les facteurs abiotiques	171
II.8.3. Les modèles de distribution.....	173

Conclusions de la seconde partie	177
Conclusions générales	179
Bibliographie.....	181

Remerciements

Le présent travail est le fruit de six années de formation et de travail, au cours desquelles j'ai pu bénéficier des conseils, des analyses critiques et des encouragements de nombreuses personnes. Qu'elles trouvent ici le témoignage de ma profonde gratitude.

Je tiens à remercier le Professeur Philippe LEBRUN qui a dirigé et soutenu ce travail et m'a permis de bénéficier de tout le support logistique nécessaire à cette étude. Ses critiques et conseils judicieux, sa constante disponibilité, son intérêt pour le sujet, ont été des stimulants très précieux.

Ce travail s'est déroulé en parallèle à celui de Michel BAGUETTE, et il est le fruit d'une intense collaboration tant pour la récolte de l'information que pour son analyse; il n'aurait certes pas été possible de le réaliser sans son concours. Je tiens à lui exprimer ma gratitude pour les questions de fond qu'il a l'habitude de poser et les nombreuses discussions fructueuses qui en ont résulté.

Plusieurs personnes ont suivi à un moment ou un autre les développements de cette étude. Je tiens à remercier particulièrement le Professeur Paul BERTHET, qui a toujours témoigné d'un grand intérêt pour les problèmes que je lui soumettais et a toujours fait preuve d'une analyse critique sans faille. Les visites successives du Professeur Pierre LEGENDRE et le stage que j'ai pu effectuer dans son laboratoire, à Montréal, ont été des périodes très riches en enseignements. Je tiens à le remercier particulièrement pour sa grande disponibilité et le temps qu'il a consacré à résoudre les nombreuses questions méthodologiques que je me posais. J'exprime aussi toute ma gratitude au Professeur Jacques BLONDEL, dont les enseignements et les conseils ont donné un nouvel éclairage au travail. J'ai toujours très apprécié le soutien, la disponibilité et les encouragements du Docteur Konjev DESENDER. Sans sa collaboration, la détermination de nombreuses espèces difficiles n'aurait pu être garantie et je n'aurais pas bénéficié de sa grande expérience. Lors de mes visites à Gand ou à Bruxelles, il m'a toujours témoigné une grande attention et je l'en remercie vivement. Plusieurs centres d'intérêt me lient au Professeur Pierre RASMONT. C'est grâce à lui que j'ai pu m'initier à la biogéographie causale, à la gestion des données biogéographiques, prenant ainsi conscience des nombreux problèmes qui y sont liés et de leur importance en tant qu'outils d'évaluation de l'état de l'environnement.

Robert ISERENTANT et Gabriel NÈVE DE MÉVERGNIES se sont chargés du travail très ingrat de la première lecture de manuscrits encore bien imparfaits. Je leur adresse toute ma reconnaissance pour le travail considérable qu'ils ont effectué.

Plusieurs botanistes ont acceptés de consacrer une ou deux journées à des relevés de terrain. Je remercie Martine FAGNANT, Louis-Marie DELESCAILLE, Maurice DETHIOUX, Jean-Marie DUMONT et Jean-Louis GATHOYE pour leur disponibilité et leur contribution. Les analyses chimiques ont été effectuées grâce à la collaboration du Docteur Alain PEETERS de l'Unité d'Écologie des Prairies. Je le remercie d'avoir accepté de les réaliser.

Je tiens à remercier les membres de l'Unité d'Écologie et de Biogéographie pour les collaborations ponctuelles, le support technique et moral qu'ils m'ont apportés tout au long du travail et en particulier, Solange, Brigitte, Lucien, Luc et Michel; qu'ils trouvent ici l'expression de mes meilleurs remerciements.

Ce travail a d'abord été subsidié par l'INSTITUT POUR L'ENCOURAGEMENT ET LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE DANS L'INDUSTRIE ET L'AGRICULTURE, puis par une bourse de recherche du FONDS DE DÉVELOPPEMENT SCIENTIFIQUE de l'U.C.L. Il a aussi bénéficié de l'appui de deux conventions du FONDS DE LA RECHERCHE FONDAMENTALE ET COLLECTIVE (conventions n°2.9008.89 et n°2.9014.91). Que ceux qui m'ont permis d'en bénéficier en soient remerciés.

Enfin, je remercie les responsables du service de la Conservation de la Nature de l'Administration de la Région wallonne, les Autorités militaires, ainsi que les associations de naturalistes "Réserves Naturelles Ornithologiques de Belgique" et "Ardenne et Gaume", qui m'ont donné l'accès aux sites dont ils assurent la gestion.

Résumé

Deux objectifs ont guidé cette étude. Le premier est la recherche des facteurs écologiques qui expliquent la distribution d'une famille d'Insectes Coléoptères très répandus sous nos latitude : les Carabides. Le second est la démonstration de l'intérêt des analyses multivariées pour la compréhension des phénomènes biologiques et à leur représentation synthétique.

Cette recherche comporte deux parties, l'une consacrée à la distribution spatiale régionale des Carabides en Belgique; l'autre à leur distribution spatio-temporelle locale et à la structure des assemblages d'espèces dans les habitats ouverts en Wallonie.

1. Distribution spatiale régionale des Carabides en Belgique

(1) L'étude de la distribution régionale des Carabides a été précédée d'une analyse détaillée des facteurs écologiques potentiels tels l'altitude, les facteurs climatiques, la géologie, la pédologie et la lithologie, qui conduit à l'établissement d'une cartographie de zones géographiquement homogènes. Les méthodes d'ordination révèlent un intense gradient dans l'ensemble des facteurs écologiques potentiels étudiés. Ce gradient est fortement corrélé à l'altitude. Bien qu'en Belgique, l'altitude ne dépasse pas 700 m, ce facteur explique presque toute la structure géographique car les autres variables y sont associées. Cependant, des conditions édaphiques particulières isolent la Lorraine des autres régions belges. En dépit de l'intensité du gradient altitudinal sous-jacent, plusieurs régions homogènes séparées les unes des autres par des frontières stables ont été mises en évidence. Ces frontières correspondent aux zones de rupture maximale de la distribution locale des variables écologiques potentielles étudiées. Les frontières établies ne sont pas des artefacts produits sur un gradient continu; ce sont de véritables frontières géographiques naturelles.

(2) L'analyse de la distribution des Carabides en Belgique permet de délimiter cinq régions biogéographiques principales : la Côte, la plaine de Flandre, la Campine, les régions calcaires (Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne et Lorraine belge) et l'Ardenne. Bien que la structure biogéographique ne soit pas aussi claire que la structure géographique, des tendances très nettes sont révélées. Une analyse des types de distribution confirme l'existence de ces tendances géographiques dans la distribution des Carabides. Une classification des espèces en huit groupes, correspondant à des types de distribution bien tranchés, est établie. Outre des groupes d'espèces dont les affinités géographiques s'expliquent par leurs exigences écologiques, un groupe d'espèces rares et

un groupe d'espèces largement répandues sont mis en évidence. Le rôle des différents facteurs potentiels de répartition a été évalué. De 15 à 20 % de la variance totale des données de répartition est directement interprétable par les facteurs de répartition. Parmi ceux-ci, le facteur principal est le gradient topographique. Les facteurs climatiques et édaphiques semblent intervenir l'un et l'autre avec la même intensité dans la distribution. Le rôle de ces facteurs est cependant en étroite relation avec la structure spatiale. Plus de la moitié de l'information qu'ils apportent est expliquée par les coordonnées géographiques des carrés U.T.M. Les facteurs écologiques ont donc tendance à révéler des ensembles biogéographiques homogènes.

L'hypothèse de HENGEVELD (1985) concernant le caractère artificiel des régions biogéographiques n'est pas confirmée, au contraire. Cependant, il est clair que parmi l'ensemble des frontières biogéographiques décelées, certaines sont plus nettes que d'autres. Le chevauchement important des types de distribution est à l'origine de la difficulté de délimiter précisément des frontières biogéographiques.

(3) L'étude de la dynamique de la répartition révèle que près d'un tiers des espèces de Carabides sont en régression. Il est toutefois probable que cette proportion est sous-évaluée. De très bonnes relations sont observées entre les traits d'histoire naturelle des espèces, leur type de distribution et la dynamique de leur répartition. Les espèces en régression relative sont surtout xérophiles, des espèces de milieux ouverts, dont la Belgique est en dehors de leur aire de répartition européenne. Ces espèces forment 70.6 et 55.0 % des espèces qui dominent respectivement dans les régions calcaires et en Campine. Les espèces en extension relative sont largement répandues, généralement dipolymorphiques et eurytopes.

Une analyse détaillée de la méthodologie généralement utilisée pour définir les types de dynamique de la distribution révèle plusieurs limitations importantes liées au caractère relatif de la méthode. On propose notamment d'utiliser un autre estimateur de l'intensité de l'échantillonnage que le nombre d'espèces recensées par carré U.T.M.

2. Structure spatio-temporelle des assemblages d'espèces

(1) La structure des communautés des Carabides de milieux ouverts est étudiée par l'échantillonnage de 80 stations largement réparties en Wallonie, dont 65 ont fait l'objet d'inventaire continu durant deux années. Les stations représentent 10 types d'habitats définis *a priori*. Ces habitats sont: des bords d'étangs, des bas-marais, des cuvettes de paises, des tourbières hautes, des landes tourbeuses, des landes sablonneuses, des landes minérales, des prairies alluviales, des pelouses calcicoles et des pelouses calaminaires.

L'analyse des relevés botaniques montre une très bonne concordance avec la classification physiologique établie *a priori*. Un gradient complexe, faisant intervenir à la fois l'humidité et l'acidité, ordonne les différents habitats. Il oppose d'abord les stations sèches alcalines aux sites secs et acides, puis ces derniers aux sites humides et acides. Les données décrivant les caractéristiques édaphiques des stations étudiées montrent que le facteur chimique explicatif principal est la richesse en éléments minéraux. Les stations les plus pauvres sont les landes sablonneuses et certaines landes minérales et tourbeuses, les plus riches sont les pelouses calcicoles, les bas-marais et les tourbières hautes. Ensuite, c'est l'acidité qui intervient. Toutefois, la richesse en éléments minéraux et l'acidité doivent être complétés par la texture et les classes de drainage pour mieux discriminer les différents types d'habitats.

(2) L'inventaire systématique des 80 stations par la méthode du piège à fosse a permis de récolter 43.096 individus et 190 espèces, dont certaines sont très rares. Trois espèces supposées disparues de Wallonie depuis 1950 ont été à nouveau observées. De nouvelles données de répartition sont obtenues pour de nombreuses espèces, notamment celles dont les habitats étaient rarement prospectés par les entomologistes. La diversité β , les ordinations et les méthodes de groupement indiquent que les données sont très structurées. Environ 60 % de la structure des données est conservée si les 145 cycles annuels de piégeage sont rassemblés en 8 classes correspondant à une classification des stations basée sur les Carabides. Cette typologie comprend : les pelouses calcicoles, les landes minérales, les pelouses calaminaires, les landes très sèches, les landes humides, les landes herbeuses, les habitats humides plus eutrophes (les bas-marais et les prairies alluviales) et les habitats humides oligotrophes (les cuvettes de paises et les tourbières hautes).

L'analyse des facteurs de distribution des Carabides indique qu'en général, les facteurs abiotiques expliquent mieux les distributions des espèces que les facteurs biotiques. Parmi les facteurs biotiques, le parasitisme n'est probablement pas un régulateur majeur des densités. Le nombre de Carabides infectés pour les Laboulbéniales et les Acariens est négligeable. Les effets majeurs de la compétition ne sont pas non plus démontrés par des exclusions d'espèces congénériques, taxonomiquement et écologiquement proches. Cependant, des indices sérieux indiquent que certains paires d'espèces, taxonomiquement très proches, se caractérisent par des distributions relativement disjointes et donc, des exigences écologiques différentes.

Les variables écologiques retenues pour expliquer la distribution des Carabides n'expriment qu'une partie de l'information apportée par le groupement des cycles annuels

de piégeage qui expliquait près de 60 % de la structure originale. Le seul gradient majeur est déterminé par l'humidité du substrat. L'autocorrélation spatiale est faible. La structure des données est bien mieux représentée par des partitions que par les ordinations. Cela indique que les assemblages d'espèces sont très compartimentés.

(3) L'analyse préliminaire de l'adéquation des modèles de distribution régionale de HANSKI (1982) et de BROWN (1984) à la répartition des Carabides indique que les assemblages d'espèces de Carabides sont dominés par des espèces rares, d'abondances faibles et n'occupant que certains assemblages. Il y a si peu d'espèces présentes dans la majorité des sites relevant d'un type d'habitat que le modèle de HANSKI et la classification associée en espèces "cores" et espèces "satellites" ne sont pas retenus. Des analyses complémentaires sont nécessaires pour éprouver complètement le modèle de BROWN.

Le grand nombre d'espèces rares dans les assemblages de Carabides a deux origines. Environ la moitié d'entre elles sont effectivement rares à d'autres niveaux d'échelle spatiale; les autres appartiennent à des espèces largement répandues, très eurytopes, et doivent être considérés comme des éléments erratiques.

3. Conclusions

Les assemblages d'espèces se différencient très bien les uns des autres à l'échelle régionale ou pour les différents types d'habitat. Par contre, au niveau local, les assemblages de Carabides sont caractérisés par un grand nombre d'espèces rares et peu d'espèces communes à toutes les unités d'échantillonnage. Une grande hétérogénéité est observée au sein d'un type d'habitat ou même d'une station. Ces observations semblent indiquer que les assemblages d'espèces de Carabides sont des systèmes ouverts, où l'équilibre local est rarement atteint. Des recherches ultérieures, comparant notamment les traits d'histoire naturelle de ces assemblages à ceux des habitats forestiers, devraient confirmer cette observation.

Les analyses multivariées sont des outils puissants pour extraire de manière la plus objective possible la structure d'un jeu de données. Toutefois, le choix des méthodes reste fondamental. Seule une démarche prudente, qui ne se limite pas uniquement aux graphiques et résultats produits par les logiciels d'analyses, et la recherche de formes fortes et récurrentes, sont les moyens de garantir la validité de la structure révélée.

Cette recherche a permis d'établir que les communautés des Carabides correspondent plus au modèle stochastique de communauté qu'au modèle déterministe. Les composantes de l'environnement physique sont plus importantes que les interactions

interspécifiques. Des aires et des types de distributions bien nets sont révélés, pour la première fois en Belgique, grâce aux analyses multivariées. Des améliorations de la performance de ces méthodes sont aussi apportés. On souligne aussi l'importance des relations entre les différentes échelles spatiales de perception des phénomènes biologiques.

Summary

Two objectives guided this work. First, the research of ecological factors explaining the distribution of the Carabid beetles, a Coleoptera family which is very well represented under our latitudes. Second, the demonstration of the interest of using multivariate analysis for a better comprehension of biological phenomena and for their use as a summarized representation.

This study is subdivided in two. The first part is devoted to the regional distribution of Carabid beetles in Belgium, the other part to their local distribution and to the structures of species assemblages in open habitats of Wallonie (Southern Belgium).

1. Regional distribution of Carabid beetles in Belgium

(1) The study of regional distribution of Carabid beetles is preceded by a detailed analysis of potential ecological factors such as, altitude, climate, geology, pedology and lithology. The analysis sets up a mapping of geographically homogeneous areas. Ordination methods reveal a strong gradient in the set of potential ecological factors taken to account. This gradient is strongly correlated with altitude. Although maximum altitude in Belgium is 700 m, this factor explains most of the geographical structure, because all the other variables are correlated with it. Yet, edaphic conditions isolate the Belgian Lorraine from the other Belgian regions. In spite of the existence of the altitudinal gradient, several homogeneous regions separated from one another by stable frontiers are evident. These frontiers correspond to the maximal discontinuity zones of the local distribution of all potential ecological variables examined. The established frontiers are not artefacts produced on a continuous gradient but are real natural geographic boundaries.

(2) Although the biogeographic structure is not as clear as the geographic structure, analysis of the distribution of Carabid beetles in Belgium allows us to define five biogeographic regions: the Coast, the sandy-loamy Flanders, the chalky regions (Condroz-Fagne-FamenneCaestienne and Belgian Lorraine) and the Ardennes plateau. A classification of the species in eight clusters, corresponding to different types of

distribution, is established. Beside species groups with geographical affinities explained by their ecological requirements, a cluster of rare species and one of species found on a large scale were evident. The role of the different potential factors of distribution has been evaluated. 15 to 20% of the total variance of the distribution data is directly explained by the factors of distribution. Among these, the principle factor is the topographic gradient. The climatic and edaphic factors seem to occur with the same intensity in the distribution. The role of these factors is strongly related to the spatial structure. More than half of the information they bring is explained by the geographic coordinates of U.T.M. squares. The ecological factors tend to reveal homogeneous biogeographic sets.

HENGEVELD's hypothesis (1985) concerning the artificial character of the biogeographic regions is not confirmed in this case. Yet, it is clear that some biogeographic frontiers are better defined than others. The important overlapping of the different types of distributions makes it difficult to precisely define the biogeographic boundaries.

(3) Study of the distribution dynamics reveals that about a third of the Carabid beetle species are in regression. This proportion is thought to be under-evaluated. Strong relationships are observed between species natural history traits, their type of distribution and the dynamics of their distribution. Species that regress are mostly xerophilic, and live in open habitats. Belgium is at the margin of their European distributional range. These species make up 70.6 and 50.0% of the total number of species and predominate respectively in chalky regions and Campine. Spreading species are generally diploid and eurytope.

A detailed analysis of the methodology generally used for defining the types of distribution dynamics has some important limitations due to the type of methods used. We suggest the use of another estimator of sampling intensity rather than the number of species recorded by U.T.M. squares.

2. Species assemblage structures

(1) The structure of Carabid beetle communities in open environments is studied by the sampling of 80, well distributed plots, in Wallonie. 65 of them have been followed for two years. The plots represent 10 types of habitat defined *a priori*. These habitats are: fringes of ponds, swamps, floating mires, raised mires, peat bogs, sandy heathlands, mineral heathlands, alluvial meadows, xeric chalky grasslands and serpentine soils. The analysis of botanic *relevés* shows a good concordance with the physiognomic classification established *a priori*. A complex gradient, taking to account humidity and acidity, orders the

different habitats. It contrasts first, dry alkaline plots to dry acid plots, then dry acid plots to wet acid plots. Data describing the stations edaphic characteristics show that the major chemical factor is the richness in mineral elements. The poorest plots are sandy heathlands and certain mineral heathlands or bogs. The richest are xeric chalky grasslands, swamps and raised mires. The second chemical factor is the acidity. Richness in mineral elements and acidity need to be compared by texture and classes of draining to better discriminate the different types of habitats.

(2) Pit fall trap samples of the 80 plots studied, collected 43.096 specimens and 190 species, some of them very rare. Three species reported missing in Wallonie since 1950 were found. New distribution data were obtained for many species, especially those for which the habitat was poorly prospected by entomologists. ~ diversity, ordinations and grouping indicate that the data are very well structured. About 60% of the data structure is conserved if the annual cycles of trapping are grouped in 8 classes corresponding to a classification of the plots based on Carabid beetles. This typology includes: xeric chalky grasslands, mineral heathlands, serpentine soils, very dry heathlands, wet heathlands, grassy heathlands, eutrophic wet habitats (swamps and alluvial meadows) and oligotrophic wet habitats (floating mires and raised mires).

Analysis of distribution factors of Carabid beetles show, in general, that abiotic factors better explain the species distributions than biotic factors. Among biotic factors, parasitism isn't a major regulator of population densities. The number of Carabid beetles infected by laboulbeniales and acari is negligible. The main effects of competition are not proved by the exclusion of congeneric species, taxonomically and ecologically related. However, strong indications show that certain pairs of taxonomically related species are characterised by disjoint distributions and therefore, have different ecological requirements.

Ecological variables retained for explaining the Carabid beetle distribution express only a part of the information found by the grouping of annual pit fall trapping cycles. The grouping of annual pit fall trapping cycles explains about 60% of the original structure. The only major gradient is determined by the humidity of the substrata. Spatial autocorrelation is weak. Data structures are better represented by partitions than ordinations which indicates that species assemblages is very compartmentalized.

(3) Preliminary analysis of the fit of HANSKI's (1982) and BROWN's (1984) regional distribution models to Carabid beetle distribution indicates that Carabid beetle species assemblages are dominated by rare species which occupy only certain assemblages. There

are so few species in most of the sites from each habitat types that HANSI's model and the associated classification of core and satellite species are not supported.

The high number of rare species in Carabid beetle assemblages has two origins. About half of them are effectively rare at other spatial levels. The others belong to well represented eurytopic species and must be considered as erratic elements.

3. Conclusions

Species assemblages differentiate from one another at a regional scale or for different types of habitats. At a local scale, Carabid beetle assemblages are characterised by a big number of rare species and few species common to all the sampling units, however. High heterogeneity is observed in a habitat type or even in a station. These observations seem to indicate that Carabid species assemblages are open systems, where local equilibrium is rarely reached. Subsequent researches, comparing natural history traits of these assemblages to those of forest habitats, should confirm this observation.

Multivariate analysis are powerful tools to extract the most objectivity as possible from the structure of a data set. Nevertheless, the choice of the methods remains fundamental. Only a cautious process, not limited to graphs and results obtained by software, but further research of the strong and recurrent forms, is the only way to guarantee the validity of the revealed structure.

This work has allowed to establish that Carabid beetles assemblages are better explained by the stochastic community model rather than the determinist model. Physical components of the environment are more important than interspecific interactions. Distributions areas and species groups are revealed for the first time in Belgium, with multivariate analysis. Some enhancements are brought to these multivariate methods. We emphasize also the importance of the relationships between the different study scales of biological phenomenon.

Introduction générale

1. Objectifs

L'impact des activités humaines sur l'environnement atteint aujourd'hui une importance jamais égalée auparavant. Cet impact se traduit par des modifications du fonctionnement des écosystèmes à tous les niveaux. A l'échelle du globe, l'augmentation des concentrations de gaz, principalement le CO² et le méthane, est supposée être à l'origine de variations générales du climat. A une échelle plus locale, la destruction et la fragmentation d'habitats semi-naturels provoquent une des vagues d'extinctions d'espèces les plus importantes depuis l'existence de la terre; elle dépasserait celles qui ont causé entre autre la disparition des dinosaures au Secondaire. A l'allure où les forêts tropicales sont détruites, environ la moitié des espèces du globe auront disparu d'ici 50 à 100 ans. A l'heure actuelle, la formation de nouvelles espèces se déroule un million de fois moins vite que la disparition des espèces existantes (MAY, 1988); si le taux de spéciation était représenté par un trait de 10 cm, une échelle de 100 km serait nécessaire pour visualiser le taux d'extinction !

"Effet de serre", "global change", "perte de la diversité biologique" sont autant de locutions à la mode véhiculées par les médias, qui traduisent une prise de conscience que l'homme est non seulement responsable d'un patrimoine à léguer aux générations futures mais que son avenir dépend maintenant des mesures qu'il prendra pour gérer correctement son environnement. Le développement d'activités qui assurent la pérennité des ressources tant physiques que biologiques nécessite d'une part un inventaire de la situation actuelle et, d'autre part, la mise en oeuvre de moyens de suivi de la qualité de l'environnement. Les buts et les objectifs de cette dissertation s'inscrivent dans ce cadre.

Le premier but est de contribuer à la connaissance de l'écologie d'une des familles d'insectes les plus répandus dans les écosystèmes terrestres sous nos latitudes : les Carabides. Deux objectifs particuliers ont guidé l'étude : (1) déterminer la structure de la répartition régionale des Carabides; (2) déterminer les facteurs de répartition des Carabides à l'échelle locale. Les Carabides sont l'un des groupes d'Invertébrés les plus sensibles aux modifications des habitats. Le rôle qu'ils peuvent éventuellement jouer en tant qu'indicateurs des modifications dépend de la connaissance des variables qui régissent leur distribution dans l'espace et dans le temps.

Le second but relève de la méthodologie des analyses de données écologiques. Il s'agit de montrer l'apport des méthodes d'analyses multivariées à la compréhension et à

la représentation de la structure des ensembles de données et de montrer l'intérêt à ne pas s'arrêter aux structures évidentes. Même les protocoles expérimentaux les mieux structurés ne maîtrisent pas tous les paramètres écologiques qui interviennent sur le terrain. La constitution d'ensembles plus ou moins hétéroclites de données impose la mise en oeuvre de méthodes descriptives ou statistiques particulières pour déceler des structures relativement indépendantes de l'échantillonnage. On mesurera, à ce point de vue, le rôle non négligeable de l'autocorrélation spatiale.

Cette introduction comporte deux parties : l'une présentant le matériel d'étude, les Carabides, l'autre détaillant les méthodes d'analyse de données qui seront mises en oeuvre dans les deux parties de la thèse.

2. Les Carabides

Les Carabides sont des Coléoptères qui appartiennent à l'une des familles d'Insectes les plus riches en espèces. Avec plus de 40.000 espèces (BASILEWSKY *in* THIELE, 1977), voire 50.000 espèces (STORK *in* DESENDER, 1987) et même 60.000 espèces (STORK, *in* GASTON, 1991), cette famille est caractérisée par un très large succès adaptatif aux multiples conditions écologiques rencontrées à l'échelle du globe. Leur succès phylogénétique en fait un modèle biologique extrêmement intéressant pour l'étude de la manière dont les espèces et les populations d'insectes terrestres s'adaptent à leur environnement. La structure morphologique des Carabides est pourtant simple et relativement homogène au sein de la famille. Toutefois, c'est par la diversité des processus écophysologiques et le polymorphisme de leurs traits d'histoire naturelle que les Carabides sont aptes à coloniser pratiquement tous les écosystèmes terrestres.

2.1. Origine des Carabides

A l'origine, dans la Pangée tropicale, les Carabides étaient probablement des coléoptères adaptés aux habitats rivulaires (ERWIN, 1979). Une succession d'événements aurait permis à la famille de coloniser les forêts et les milieux montagneux. La spéciation des principaux groupes remonte au Trias, durant l'ère secondaire (THIELE, 1977). Elle aurait été fortement favorisée par les isolements géographiques successifs et le développement simultané de prédateurs de plus en plus spécialisés, comme les batraciens, les oiseaux insectivores et d'autres insectes. Les fossiles sont cependant beaucoup plus abondants dans les dépôts du Tertiaire, période au cours de laquelle l'évolution a été très rapide. Si les espèces datant du début du Tertiaire n'existent plus actuellement, il n'en est pas de même pour les espèces de la fin du Pliocène. Bien que vieilles de 3 à 5 millions d'années, elles sont, sur le plan morphologique au moins, en tout point de vues identiques

à celles observées actuellement ! Seuls de rares cas de spéciation sont attribués à des phénomènes géologiques ou climatiques récents, comme les dernières glaciations (ERWIN, 1979).

2.2. Traits d'histoire naturelle

Comme déjà mentionné, le succès de cette famille s'explique par la diversité et le polymorphisme des traits d'histoire naturelle des espèces qui la composent. Par polymorphisme des traits d'histoire naturelle, on désigne les variations de traits morphologiques, physiologiques et comportementaux qui s'expriment en fonction des caractéristiques de l'environnement. Les co-occurrences d'expressions de traits d'histoire naturelle sont autant de stratégies adaptatives qui permettent aux populations de persister. On ne rappellera ici que les grandes lignes des principaux traits d'histoire naturelle des Carabides puisqu'un chapitre de cette thèse est consacrée à l'approfondissement de certains d'entre eux.

L'un des traits d'histoire naturelle le plus extraordinaire est la taille des espèces. En Belgique, les plus gros Carabides (*Carabus*) sont près de 20 fois plus grands que les plus petits (*Anillus*, *Tachys*, *Dyschirius*). En terme de biomasse, cette différence représente un rapport énorme ! Autant dire que les espèces des extrêmes du gradient de taille ne partagent certainement pas les mêmes exigences écologiques et n'utilisent ni l'espace, ni les ressources disponibles de la même manière. Les plus grandes espèces caractérisent généralement les habitats forestiers, alors que dans les milieux ouverts, notamment humides, les espèces de petite taille sont les plus fréquentes.

Bien que les Carabides soient souvent considérés comme des prédateurs, le régime alimentaire de l'ensemble de la famille est très varié. On y rencontre en effet une grande diversité de types, allant des phytophages relativement spécialisés comme certains *Amara*, *Harpalus*, *Bradycellus*, *Badister*, ... à des prédateurs spécialistes, comme les *Leistus*, les *Notiophilus*, les *Cychrus* ou *Loricera pilicornis*, en passant par une majorité d'espèces polyphages (THIELE, 1977). Une espèce particulière, *Zabrus tenebrioides*, était même considérée comme une peste des céréales avant l'intensification de l'agriculture (LINDROTH, 1974). Le spectre alimentaire est parfois totalement différent au cours du développement. Par exemple, les larves de *Synuchus nivalis* sont carnassières, alors que les adultes seraient principalement phytophages (LINDROTH, 1986). Enfin, le régime alimentaire varie au cours du temps, tant dans sa composition que dans son volume, en fonction des ressources disponibles et de l'état reproductif (voir pour la Belgique LOREAU 1983, 1984; POLLET *et al.*, 1985). Étant donné la variation du spectre alimentaire, le terme de polyphages convient beaucoup mieux aux Carabides que celui de carnivores (DEN BOER,

1980). On constate toutefois que les Carabides forestiers sont plutôt prédateurs (LOREAU, 1984), alors que les Carabides de milieux secs, dominés notamment par les graminées ou les ombellifères, sont des phytophages relativement stricts.

Leur pouvoir de dispersion est tout aussi variable et, sur base de l'état de développement des ailes, on distingue 4 groupes : les espèces brachyptères, macroptères, dimorphiques et polymorphiques. Parmi les espèces belges, 12% se caractérisent par une telle réduction de la première paire d'ailes, si bien que le seul moyen de dispersion est la marche. Certaines de ces espèces brachyptères compensent l'absence de potentiel de dispersion aérien par une grande taille. À moins que ce ne soit l'inverse, c'est-à-dire que la grande taille nécessite un tel investissement pour le vol, que la marche est une alternative moins coûteuse en énergie. La majorité des espèces belges (74 %) ont toutefois conservé des ailes développées et sont appelées macroptères. La seule présence de grandes ailes n'indique qu'un pouvoir de dispersion potentiel car le vol nécessite d'une part des muscles alaires développés, et, d'autre part, des stimuli endogènes ou exogènes. L'observation systématique des muscles alaires a montré un polymorphisme important (DEN BOER, 1977, 1979; DEN BOER *et al.*, 1980; DESENDER *et al.*, 1986a; DESENDER, 1989; VAN HUIZEN, 1977) révélant une variation entre les individus de la même espèce et au cours du temps. Les conditions climatiques, comme la vitesse du vent et la température, sont des facteurs écologiques qui conditionnent la dispersion aérienne. Les espèces dimorphiques et polymorphiques (14 % des espèces belges) sont dotées d'une plasticité étonnante. Les individus se répartissent en deux ou plusieurs classes de degré de développement de l'appareil alaire. Au contraire des muscles alaires, la taille des ailes reste constante au cours de la vie, mais peut être différente d'un individu à l'autre.

Les avantages de la dispersion sont évidents. Un appareil de vol opérationnel permet d'échapper rapidement aux perturbations du milieu (inondations, incendies, activités humaines, ...) et de coloniser de nouveaux sites potentiels. Pour les espèces vivant dans les milieux dont les conditions sont relativement stables ou prévisibles, l'investissement en énergie et la place que nécessite l'infrastructure alaire limitent, par exemple, les possibilités de la reproduction. Pour des populations isolées, la dispersion d'une proportion importante d'individus migrants peut entraîner, outre une dérive génétique, une diminution de densité telle que la population est en danger. Ces hypothèses sont confirmées par les observations suivantes : les espèces brachyptères dominent dans les milieux forestiers alors que dans les habitats ouverts plus imprévisibles (les habitats rivulaires, les marais salants, les pelouses calcaires, les cultures, ...), ce sont les macroptères qui forment la fraction principale des espèces. Quant aux espèces di-polymorphiques, elles occupent généralement une très large gamme d'habitats.

Les cycles d'activité saisonnier et circadien sont aussi très variables d'une espèce à l'autre. LARSSON (1939) fut le premier à reconnaître deux catégories de Carabides : les espèces qui se reproduisent en automne et celles qui le font au printemps. Cette observation reposait uniquement sur l'examen de collections des musées. Comme de nombreux reproducteurs d'automne se reproduisent plutôt en été, LINDROTH (1945) proposa une subdivision basée sur le stade de la génération qui passe l'hiver. Les reproducteurs de printemps pondent au début de l'été, émergent en automne et passent l'hiver à l'état adulte. Après la période de reproduction, les larves des reproducteurs d'automne passent l'hiver, se métamorphosent, et émergent en automne. Une large synthèse de la littérature amena THIELE (1977) à proposer au moins trois autres catégories. Les hivernants larvaires sont subdivisés en deux groupes : les espèces qui entrent en dormance durant l'été, après l'émergence, et celles qui n'estivent pas. Le second groupe d'espèces est formé des espèces qui ont un cycle annuel très flexible et se reproduisent aussi bien au printemps qu'en automne. Le dernier groupe est formé d'espèces dont le cycle vital est réparti sur plusieurs années.

De nombreuses observations, synthétisées notamment par THIELE (1977) et DEN BOER & DEN BOER-DAANJE (1990), montrent que les cycles vitaux sont en réalité très hétérogènes d'une espèce à l'autre. SCHJØTZ-CHRISTENSEN (1965) observe que les adultes qui se sont déjà reproduits une année, le font encore les années suivantes. Ces observations ont depuis été confirmées (DEN BOER *et al.*, 1980; LINDROTH 1985; DEN BOER & DEN BOER-DAANJE, 1990). Ces variations sont parfois en relation avec l'habitat. Dans les pays scandinaves ou dans les régions montagneuses, les cycles vitaux s'allongent, devenant biennaux (LINDROTH, 1985; BUTTERFIELD, 1986). Les néonates émergent à une période de l'année et se reproduisent l'année suivante à la même période. En général, les hivernants larvaires dominent dans les milieux stables, prévisibles. Les habitats instables, soumis souvent par exemple à des inondations périodiques, sont dominés par les hivernants adultes. Le stade adulte se caractérise par une meilleure capacité à répondre rapidement aux perturbations de l'environnement, au contraire du stade larvaire.

Un aspect important des stratégies adaptatives est lié à la dynamique des populations et inclus la connaissance des densités, des taux de mortalité et de fécondité et des taux d'immigration et de colonisation. Ce type de données n'est jamais facile à recueillir, *a fortiori* chez des insectes relativement discrets.

Les densités sont souvent étonnamment élevées. DESENDER *et al.* (1985) citent des chiffres moyens de 15 à 20 individus par m² en prairie pour une espèce, voire plus de 40 individus (HEYDEMANN, 1962). Les espèces de grande taille sont souvent moins

fréquentes. Les espèces du genre *Carabus* atteignent rarement des densités d'un individu par m², alors que les plus petites espèces sont plus fréquentes, avec des densités moyennes de l'ordre de 10 individus par m² (THIELE, 1977).

Les taux de fécondité sont difficiles à estimer car, comme la ponte est relativement continue, le nombre d'oeufs portés à un moment donné n'est pas toujours en relation avec le nombre d'oeufs pondus en une saison (VAN DIJK, 1979). En laboratoire, le taux de fécondité est en relation avec la température et la disponibilité de la nourriture. MOLS (1979) cite des valeurs allant de 20 à 340 oeufs pondus par *Pterostichus versicolor* selon que la nourriture était rare ou disponible. Comme il est difficile de mesurer la disponibilité de la nourriture sur le terrain et de la restituer en laboratoire, l'interprétation des mesures de fécondité, souvent obtenues en laboratoire, doit donc être réalisée avec prudence. D'après DESENDER *et al.* (1985), il y a une grande variabilité individuelle dans la production d'oeufs et le nombre d'oeufs ne serait pas en relation avec la taille des espèces.

2.3. Stratégies adaptatives

Les différents traits d'histoire naturelle montrent une certaine constance dans leur répartition parmi les espèces. Une stratégie peut être définie comme un ensemble de traits coadaptés produit par la sélection naturelle en réponse à une situation écologique particulière (GREENSLADE, 1983) ou, selon GRIME (1979), un groupe de caractéristiques génétiques similaires et analogues qui réapparaissent largement dans les communautés écologiques et font que ces communautés montrent des similarités écologiques.

Dès les années 50 (voir GREENSLADE, 1983), deux grands types de stratégies ont été reconnus en fonction de la stabilité de l'habitat. MACARTHUR & WILSON (1967) les appelèrent "*K*-selection" et "*r*-selection", se référant respectivement aux indices de la capacité de charge et du taux d'accroissement des équations de LOTKA-VOLTERRA. Les espèces *K* domineraient dans les habitats stables où les interactions interspécifiques sont fréquentes, alors que les espèces *r* seraient plus caractéristiques des habitats instables. PIANKA (1970, 1972) établit une liste détaillée des traits d'histoire naturelle de chacune des deux catégories. GREENSLADE (1983) propose d'y ajouter au moins une autre catégorie, les espèces *A*, - pour "Adversity" -, considérant que les espèces qui vivent dans les milieux où les conditions sont extrêmes mais prévisibles montrent une combinaison particulière de traits adaptatifs.

DEN BOER (1977, 1979) a été l'un des premiers à se livrer à des comparaisons à grande échelle chez les Carabides. Comme outil de travail, il a choisi d'étudier les distributions de fréquence des captures ("*frequency Distribution of observed Population*

Sizes" - DPS) de différentes espèces et de les comparer avec certains traits d'histoire naturelle, principalement le pouvoir de dispersion. La DPS est selon l'auteur un estimateur adéquat du taux de renouvellement des populations lui-même révélateur des traits d'histoire naturelle qui ont la plus haute valeur adaptative. Selon DEN BOER, les stratégies adaptatives s'expriment surtout en fonction de la stabilité et de l'instabilité des habitats. Les habitats stables sont les habitats naturels (forêts, dunes, landes et tourbières). Sont considérés comme instables, les habitats où la reproduction a été impossible pendant au moins une saison au cours d'une décennie, généralement à cause d'inondations. Les habitats instables sont dominés par les espèces macroptères. Il démontre aussi qu'un pouvoir de dispersion élevé est non seulement la garantie d'échapper à des conditions adverses, mais aussi la possibilité de refonder ailleurs de nouvelles populations.

THIELE (1977) présente une synthèse plus générale. Mais c'est toutefois DESENDER (1986e) qui a abordé de manière plus analytique les différents traits d'histoire naturelle, sur base de données ayant servi à la cartographie des espèces en Belgique. Les comparaisons entre l'état alaire, la taille, le nombre d'individus observés, l'étendue de la distribution, le cycle annuel, la dynamique de la distribution et l'habitat préféré montrent un certain nombre de constantes. Les espèces forestières sont plus grandes, se reproduisent en automne et le pouvoir de dispersion par le vol est plus faible. Les espèces di-polymorphiques occupent une plus large gamme d'habitat. Les espèces d'habitats instables sont généralement plus petites, macroptères et se reproduisent au printemps. DUFRÈNE & BAGUETTE (1989, en préparation) ont précisé ces relations entre les différents traits par, d'une part, une analyse systématique de tests de χ^2 partiels, et d'autre part, une analyse des correspondances multiples (Figure 2).

2.4. Biogéographie des Carabides

Les travaux de LINDROTH (1945, 1949) restent des ouvrages de référence de la biogéographie des Carabides en Europe. Comme le souligne DARLINGTON dans LINDROTH (1953), il est "an example of what can be done when a first-class taxonomist turns his hand to experimental ecology and zoogeography". Cet ouvrage allie l'interprétation de la cartographie des distributions en Fennoscandie à différents traits d'histoire naturelle comme le pouvoir de dispersion, la période de reproduction ou la sélection de conditions écologiques particulières.

Trois autres pays européens ont depuis fait l'objet d'une cartographie élaborée des distributions des Carabides : le Danemark (BANGSHOLT, 1983), les Pays-Bas (TURIN *et al.*, 1977) et la Belgique (DESENDER, 1986 a-d). Le Royaume-Uni a aussi fait l'objet d'investigations préliminaires (LUFF, 1982). Les atlas danois et néerlandais contiennent des

cartes de répartition, avec des renseignements écologiques sommaires. Pour les données belges, DESENDER a réalisé un inventaire exhaustif des données écologiques associées aux données de distribution.

Les données néerlandaises ont fait l'objet d'analyses détaillées visant à rechercher des structures dans les répartitions (HENGEVELD & HOGEWEG, 1979). L'objet de la première partie de notre travail est de réaliser une analyse semblable sur les données belges. L'un des objectifs des atlas est l'étude de la dynamique des répartitions (LINDROTH, 1972; HENGEVELD, 1985; TURIN & DEN BOER, 1988, DESENDER & TURIN, 1989). Cet aspect sera aussi développé dans le cadre de l'analyse biogéographique.

2.5. Structure des communautés des Carabides

Le choix, par de nombreuses espèces de Carabides, d'un habitat très précis fait qu'il est possible d'établir rapidement des ensembles d'espèces caractéristiques d'un habitat particulier.

Les premiers inventaires d'espèces étaient souvent purement descriptifs, visant seulement à associer une liste d'espèces de Carabides à un type d'habitat donné, voire même à un groupement végétal. QUEZEL & VERDIER (1953) et AMIET (1961-1962) sont même allés plus loin, en créant une typologie des habitats basée sur la présence de Carabides à l'image de la classification phytosociologique. THIELE (1977) admet qu'il existe une bonne corrélation entre les alliances végétales et les groupes de Carabides. Mais au-delà de l'alliance, les subdivisions sont moins claires.

Pour DEN BOER (1963), c'est l'humidité du sol qui est le facteur-clé de la distribution des Carabides et non la composition de la végétation. C'est aussi la conclusion à laquelle plusieurs autres auteurs sont arrivés. On citera par exemple KOOIJMAN & HENGEVELD (1979), qui ont étudié la distribution spatiale des Carabides dans une prairie avec un vaste réseau de pièges, ou DESENDER *et al.* (1984) qui ont étudié différentes prairies le long d'un gradient d'humidité. Mis à part le cas des Carabides halobiontes ou halophiles, les facteurs chimiques n'interviendraient pas directement dans les distributions. Aucune préférence pour le calcaire (CaCO_3) ne s'observe chez les espèces typiques des pelouses calcicoles (LINDROTH, 1953). D'autres facteurs édaphiques comme la granulométrie expliquent la distribution de nombreuses espèces, notamment dans les cultures (TISCHLER, 1955; HEYDEMANN, 1955), dans les milieux rivulaires (ANDERSEN, 1983; DESENDER, 1989) ou dans les habitats xériques (LINDROTH, 1949, 1953).

Toutefois, ces facteurs édaphiques sont en relation étroite les uns avec les autres et il est difficile de distinguer les facteurs causals prédominants, d'autant plus qu'ils conditionnent les caractéristiques microclimatiques des habitats lesquelles semblent jouer un rôle fondamental dans les distributions (THIELE, 1977). Elles expliqueraient, par exemple, que si les espèces forestières des *Fagetalia* apparaissent aussi dans des *Quercetalia*, ces forêts sont montagnardes et le climat y est froid et humide. En Europe centrale et occidentale, les espèces forestières des steppes d'Ukraine occupent les milieux ouverts comme les terres cultivées et les pelouses sèches; ces espèces thermophiles retrouveraient dans ces milieux, les conditions climatiques adéquates. Ce sont aussi les facteurs microclimatiques qui expliqueraient l'affinité marquée de plusieurs *Harpalus* pour les pelouses calcicoles et les terrains sablonneux. Dès lors, il est très probable que l'intervention du climat régional, de la structure de la végétation, de l'humidité du sol et de sa texture soient à l'origine de microclimats particuliers qui déterminent les distributions locales. Même au sein d'une station qui semble homogène, ces facteurs sont à l'origine d'une hétérogénéité, qui sera observée dans les résultats des captures.

La disponibilité en nourriture semble aussi être un facteur-clé pour certaines espèces (BAKER & DUNNING, 1977; POLLET & DESENDER, 1987a, 1987b; LOREAU, 1983, 1984). Ce facteur est lié à la productivité du site, mais aussi aux facteurs microclimatiques.

Souvent, seuls des facteurs environnementaux sont évoqués pour décrire la structure des communautés de Carabides. Cette situation s'explique probablement par la dominance d'un courant de pensée parmi les carabidologues qui leur attribue la seule responsabilité de la structure. DEN BOER (1980, 1985, 1986) défend l'idée que les facteurs biotiques comme la compétition ne jouent qu'un rôle mineur et qu'on ferait bien de parler du principe de la coexistence plutôt que de celui de la compétition-exclusion. Cette opinion est contestée par LOREAU (1984, 1987) et MÜLLER (1985, 1987), qui observent un partage dans le temps des ressources d'espèces écologiquement proches. D'après LOREAU (1990), seules les espèces dominantes seraient soumises à des pressions de compétition. Les autres espèces seraient influencées par d'autres facteurs comme la prédation et la variabilité temporelle des facteurs environnementaux.

Contrairement à d'autres domaines, les analyses multivariées n'ont guère connu de succès lors de leur avènement parmi les Carabidologues. DEN BOER (non publié, communication personnelle) montre même une opposition ferme à l'usage de méthodes multivariées pour décrire la structure d'un fichier d'abondances d'espèces dans différentes stations. L'argument avancé est que les abondances d'espèces différentes ne peuvent être comparées les unes aux autres et que les analyses doivent être réalisées par espèce (voir

toutefois DEN BOER, 1977, p. 11). Il est clair qu'il n'y a pas une grande ressemblance entre un *Carabus* (± 35 mm) et un *Dyschirius* (± 3 mm). Toutefois, le Carabidologue qui ne se sert pas d'analyses multivariées intègre lui aussi les abondances d'espèces différentes pour retrouver les espèces ou les stations qui montrent les mêmes profils. Le rôle des analyses multivariées doit être compris comme un révélateur de la structure d'un fichier de données et comme un outil de présentation synthétique de l'information. La simple publication d'un tableau d'abondance et de longs commentaires peuvent être présentés de manière visuelle, synthétique, sans pour cela dénaturer les données originales.

Depuis le début des années 80, on assiste à un essor marqué de l'utilisation des méthodes multivariées, parmi d'autres : BORCARD, 1982; COULSON & BUTTERFIELD, 1985; BAGUETTE, 1987; DUFRÈNE, 1990; DUFRÈNE *et al.*, 1990a; DUFRÈNE *et al.*, 1990b; ÉMILE *et al.*, 1980; EYRE *et al.*, 1986; EYRE & RUSHTON, 1989; HANCE *et al.*, 1989; EYRE & LUFF, 1990; GARDNER, 1991; MAELFAIT & DESENDER, 1990; LUFF *et al.*, 1989; RUSHTON *et al.*, 1990. Ces méthodes sont généralement appliquées pour décrire la structure de fichiers d'abondance, souvent avec des applications en biologie de la conservation.

3. Les méthodes d'analyses multivariées

Les analyses multivariées se partagent en deux grandes classes : les méthodes d'ordination, qui ordonnent les objets selon des gradients, et les méthodes de classification, qui classent les objets dans des groupes. Développées par des écoles de pensée opposées, elles sont maintenant considérées comme deux outils complémentaires pour représenter l'information d'un fichier multivarié. Les méthodes d'ordination et de classification sont très nombreuses. On ne les détaillera pas ici, vu l'abondante littérature qui existe sur le sujet. Étant donné leur qualité et leur clarté, deux ouvrages (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984; JONGMANN *et al.*, 1987) ont servi de référence pour notre choix des analyses multivariées. En outre, deux logiciels performants sont associés aux deux ouvrages, respectivement le *Progiel R : analyse multidimensionnelle, analyse spatiale* (LEGENDRE & VAUDOR, 1991) et le logiciel *CANOCO* (TER BRAAK, 1988).

3.1. Les méthodes d'ordination

Un fichier de données, que ce soit des abondances d'espèces, des mesures chimiques ou des mesures biométriques, est constitué par la description d'objets (les lignes) par des variables (les colonnes). Chacune de ces variables est une dimension de l'espace multivarié original dans lequel sont positionnés les objets. Comme généralement ces variables originales ne sont pas indépendantes les unes des autres, le but des méthodes d'ordination est de représenter les objets étudiés dans un nouvel espace caractérisé par un nombre

moindre de dimensions orthogonales, et donc indépendantes les unes des autres. Ces nouvelles dimensions sont appelées axes principaux, dont l'ordre est déterminé par l'importance de l'information originale qu'ils expliquent.

Au cours de cette étude, trois méthodes d'ordination sont utilisées : l'analyse en composantes principales, l'analyse factorielle des correspondances et l'analyse en coordonnées principales.

3.1.1. L'analyse en composantes principales

Cette analyse est particulièrement destinée à la représentation de fichiers de variables quantitatives. L'extraction des axes principaux est basée sur une matrice de variance-covariance ou sur une matrice de corrélation. Les résultats produits à partir d'une matrice de corrélation sur les données originales sont identiques à ceux produits par une analyse basée sur la matrice de variance-covariance réalisée sur les données originales centrées et réduites. Si les données sont centrées et réduites, la variance totale est égale au nombre de variables et ces variables sont toutes caractérisées par la même variance unitaire. Cette analyse tient compte des doubles absences, c'est-à-dire que l'absence d'une espèce dans deux relevés contribue à leur similitude. Comme souvent la proportion de zéros est importante dans un tableau de fréquence d'espèces, l'analyse en composantes principales doit plutôt être réservée à des fichiers de variables descriptives représentant des mesures.

L'analyse en composantes principales produit des cercles de corrélation et les coordonnées des objets dans le nouvel espace réduit. Les cercles de corrélation représentent la manière dont les variables originales sont expliquées par les nouveaux axes. Ces variables sont représentées par des vecteurs (voir LEGENDRE & LEGENDRE, 1984). Plus une variable est corrélée à un axe, plus l'information qu'elle apportait en particulier est maintenant exprimée par cet axe. La proportion de variance d'une variable originale expliquée par un axe principal est mesurée par le carré de sa corrélation avec l'axe (contribution absolue ou Cos^2 (VOLLE, 1985)). Plus une variable est proche d'un axe, plus elle contribue à l'axe. On mesure aussi la contribution relative des variables à un axe, c'est-à-dire la part de variance d'un axe principal expliqué par une variable (contribution relative ou CTR (VOLLE, 1985)). Plus une variable est située près de la circonférence du cercle de corrélation, mieux elle est expliquée par les deux axes principaux. Les cercles de corrélations comme les tableaux des contributions sont très utiles pour décrire de manière détaillée la signification des axes. LEGENDRE & LEGENDRE (1984) présentent des outils complémentaires pour faciliter et guider l'interprétation.

De la même manière que pour les variables, les contributions absolues et relatives sont calculables pour les objets (VOLLE, 1985). Ce type de tableau est rarement produit par les logiciels standards d'analyse en composantes principales. Il est pourtant d'un intérêt majeur pour vérifier si un axe principal est déterminé par la majorité des objets ou par un très petit nombre d'objets originaux. En général, il facilite aussi l'interprétation même si dans le cas de l'analyse en composantes principales les contributions sont directement proportionnelles aux coordonnées.

Le seul logiciel utilisé est une macro SAS que nous avons conçue sur base de la procédure PROC PRINCOMP. Ce programme fournit les cercles de corrélations, les contributions relatives et absolues des variables et des objets ainsi que la position des objets dans le nouvel espace réduit. La possibilité immédiate de faire appel à une autre macro comme celle qui réalise des ellipses de dispersion facilite l'interprétation des axes principaux.

3.1.2. L'analyse factorielle des correspondances

Cette analyse est spécifique à l'étude de la structure de tableaux de contingence ou tableaux de fréquence. Toutes les lignes ou les colonnes ont donc les mêmes unités et la matrice peut être transposée sans nuire aux résultats. Comme son nom l'indique, elle cherche à mettre en relation les descripteurs des lignes et des colonnes d'un tableau, à l'image d'un test de Khi^2 .

Dans l'analyse factorielle des correspondances, les graphiques forment souvent l'essentiel des résultats. Ils représentent de manière conjointe les coordonnées des lignes (espèces) et des colonnes (stations) du fichier de données. Cette représentation simultanée est obtenue par la superposition des coordonnées des lignes dans l'espace de colonnes et des coordonnées des colonnes dans l'espace des lignes, après standardisation des axes des deux espaces. TER BRAAK (1988) conseille la standardisation des coordonnées des stations par les moyennes pondérées des espèces. Cette standardisation suppose que seule une partie du gradient est échantillonnée et que des optima de certaines espèces sont en dehors de la partie étudiée du gradient. Bien qu'elle doive être réalisée avec prudence, l'interprétation des proximités entre lignes et colonnes est très révélatrice des structures d'un fichier de données. Ces proximités sont en fait proportionnelles à la valeur de Khi^2 partiels, c'est-à-dire de la relation qui existe entre certaines lignes et certaines colonnes. La prudence est nécessaire car cette proximité dépend du choix de la méthode de standardisation des deux espaces.

Dans le cas de l'analyse factorielle des correspondances, les tableaux des contributions relatives et absolues des lignes et des colonnes sont souvent nécessaires pour une interprétation correcte de la signification des axes. La représentation graphique de la variance expliquée par les objets par rapport à leurs coordonnées sur un axe est riche en renseignements. Dans le cas de gradients réguliers, les points sont disposés en parabole. Cependant, la forme de la distribution est souvent celle d'un "A" et rappelle le "Golden Gate" de la Baie de San Francisco. Cette forme particulière signifie que les points les plus extrêmes sur un axe ne sont pas ceux qui contribuent le plus à sa réalisation. Les coordonnées des lignes ou des colonnes dépendent entre autres choses, du produit de deux paramètres : la masse et l'inertie. La masse d'une ligne correspond au rapport de la somme des fréquences de la ligne et de la somme totale des fréquences. L'inertie représente l'originalité de l'objet par rapport à l'ensemble des objets et se mesure d'une manière analogue au Khi^2 partiel. Si une ligne n'est représentée que par quelques présences qui forment l'essentiel des fréquences dans les colonnes, elle aura une forte originalité. L'intérêt de l'analyse du tableau des contributions relatives est d'éviter de baser l'interprétation visuelle d'un axe sur les seuls points extrêmes qui, bien qu'ils soient bien expliqués par l'axe, n'y ont que faiblement contribué.

Seule la nouvelle procédure PROC CORRESP (SAS version 6) produit l'ensemble des contributions désirées. Nous avons réalisé une macro de manière à produire automatiquement un tableau synthétique des résultats et schémas essentiels. Une extraction de ce tableau figure dans le tableau II.1. Le logiciel CANOCO a aussi souvent été utilisé. Ce logiciel ne produit pas les contributions relatives mais bien les contributions absolues de manière cumulée. Il est toutefois possible de calculer les contributions relatives à partir des contributions absolues et des variances des axes en fonction du choix de standardisation des espaces des lignes et des colonnes.

L'analyse factorielle des correspondances représente les gradients dans le plan des deux premiers axes sous la forme d'une arche ou d'un fer à cheval. C'est un des traits caractéristiques des méthodes d'ordination. En effet, plus la représentation d'un objet dans un plan est près du centroïde, moins il contribue aux axes. Or, la caractéristique propre d'un gradient est que tous les objets contribuent de la même manière à la structure générale. Le seul moyen de représenter un gradient dans un plan est de faire courir les objets autour du centroïde, de manière à ce que la somme des contributions sur les deux axes soient similaires. Des méthodes ont été développées par plusieurs auteurs pour redresser l'arche, donner l'apparence graphique d'un gradient ou éviter que les axes soient corrélés non-linéairement entre eux (SWAN, 1970; WILLIAMSON, 1978; HILL, 1979). La méthode la plus largement utilisée est celle qui redresse l'arche par segments

(programme *DECORANA*, HILL & GAUCH, 1980). WARTENBERG *et al.* (1987) et JACKSON & SOMERS (1991) ont émis de sérieuses critiques sur la procédure alors que PEET *et al.* (1988) la défendent comme l'une des plus efficaces. TER BRAAK (1988) propose que l'arche soit redressée par régression polynômiale, ce qui permet au moins un meilleur contrôle de la manipulation des données.

La représentation des gradients par une arche a un avantage majeur. Les objets dont la distribution de fréquence sur le gradient est bimodale sont placés entre les bras de la parabole formée par les autres objets. Si le gradient est représenté de manière linéaire, il n'est pas possible de séparer ces objets de ceux dont le mode de la distribution est situé près du centre du gradient (LEBRETON & YOCCOZ, 1987). Les positions relatives des objets sur le gradient ne sont pas uniquement déterminées par les coordonnées sur le premier axe; les objets des extrêmes de l'arche seraient beaucoup plus proches les uns des autres qu'ils ne le sont en réalité. Les deux premiers axes au moins doivent être pris en compte, éventuellement par une procédure analogue à celle de DEPIEREUX *et al.* (1983) pour l'analyse en composantes principales.

L'interprétation des graphiques d'une analyse factorielle des correspondances est donc beaucoup moins simple que celle des résultats de l'analyse en composantes principales. D'autant plus que les axes déterminés par un gradient peuvent être masqués par d'autres structures du jeu de données. Dans ce cas, seuls les graphiques de l'axe 1 et 3 ou même 2 et 3 révéleront l'effet d'arche. Une grande prudence est donc de rigueur lors de l'interprétation des graphiques de l'analyse factorielle des correspondances.

Une certaine polémique existe aussi autour des niveaux de signification à accorder aux parts de la variance totale expliquée par les axes. L'analyse factorielle produit généralement plusieurs axes et la question que se pose le praticien est : à partir de quel axe peut-on arrêter l'interprétation ? Plusieurs règles simples sont proposées, comme :

- n'interpréter que les axes dont la proportion est supérieure à celle de la distribution du "bâton brisé" (voir LEGENDRE & LEGENDRE, 1984);
- comparer les parts de variance à celles de tables établies sur des matrices aléatoires de taille définie (LEBART, 1975);
- ne considérer que les axes qui sont interprétables, car bien souvent ils cessent d'être interprétables avant de cesser d'être "significatifs" (VOLLE, 1985).

Le problème des niveaux de signification des axes se corse d'autant plus lorsqu'un gradient est pressenti. Les axes qui y contribuent apportent chacun une parcelle de la même information. La solution idéale est de construire des matrices aléatoires sur base

des données et de générer ainsi une distribution de valeurs propres observée lorsque aucune structure n'est supposée exister. Cette démarche demande toutefois un très important temps de calcul.

3.1.3. L'analyse des coordonnées principales

Avec l'analyse en coordonnées principales, on revient aux fondements des méthodes d'ordination. Elle consiste simplement à rechercher les axes principaux sur la base d'une matrice de similarités ou de distances. A partir d'une telle matrice, l'analyse en coordonnées principales produit les coordonnées des objets sur les axes qui expliquent le mieux la structure du jeu de données, en respectant les distances ou les similarités originales entre les objets. Si on soumet, par exemple, une matrice de distance euclidienne à une analyse en coordonnées principales, les axes produits seront identiques à ceux établis par une analyse en composantes principales.

Cette méthode est très pratique pour réduire le nombre de variables d'un fichier de grande taille pour lequel l'une des deux ordinations courantes, l'analyse en composantes principales et l'analyse factorielle des correspondances, n'est pas adaptée. C'est par exemple le cas de matrices de présence\absence sur lesquelles on préfère appliquer des indices de similarité particuliers.

3.2. Les méthodes de classification

Les méthodes d'ordination visent à décrire la structure générale d'un fichier de données. Avec les méthodes de groupements, on investigate les structures locales (LEGENDRE, 1990). Les méthodes de classification sont très nombreuses. On distingue entre autres, parmi les méthodes de classification, les méthodes hiérarchiques et les méthodes non-hiérarchiques. Parmi ces dernières, on n'envisagera que les méthodes qui procèdent par réallocation. Les groupements flous ("fuzzy clustering"), très à la mode actuellement, n'ont pas été mis en oeuvre dans le cadre de ce travail. La philosophie de ces derniers est très attirante car la probabilité d'appartenance à un groupe n'est pas définie par 0 ou 1, comme pour les autres méthodes; dans les groupements flous, les probabilités d'appartenance d'un objet aux différents groupes se distribuent sur une échelle entre 0 et 1.

3.2.1. Les méthodes hiérarchiques

La première étape des méthodes de groupement est la constitution d'une matrice de similarité ou de distance. La variété des indices de similarité ou de distance ne facilite pas le choix. LEGENDRE & LEGENDRE (1984) ont très clairement présenté une série de critères

pour choisir l'indice adéquat au problème étudié. Ce sont ces critères qui ont guidé notre sélection des indices.

Dans le cadre de ce travail, on se limitera à la mise en oeuvre des indices de JACCARD et de SØRENSEN pour les données de présence\absence. Tous deux évitent de tenir compte des doubles zéros pour établir la similarité. Malgré sa simplicité, l'indice de JACCARD est un de ceux qui se comportent le mieux (HUBALEK, 1982). Pour les données quantitatives, la distance euclidienne et les indices de GOWER, de STEINHAUS et de KULCZINSKI seront calculés. Les deux premiers conviennent bien aux variables quantitatives représentant des descripteurs physiques de l'environnement. Les deux derniers sont plus adaptés aux tableaux d'abondance d'espèces (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984). La comparaison des indices de STEINHAUS et de KULCZINSKI est intéressante. Plus les différences de taille entre échantillons s'accroissent, plus l'indice de similarité de STEINHAUS tend vers 0 alors que celui de KULCZINSKI tend vers 0.5. Lorsque les distributions de fréquences relatives sont identiques, mais que les tailles des échantillons sont fort différentes, ils seront tout à fait différents (STEINHAUS) ou au moins similaires à 50 % (KULCZINSKI).

Seules les méthodes hiérarchiques agglomératives sont mises en oeuvre ici, essentiellement pour des raisons de l'indisponibilité d'un logiciel effectuant les groupements divisifs. Les méthodes de groupement agglomératives sont très nombreuses. LEGENDRE & LEGENDRE (1984) en présentent un éventail très complet; c'est cet ouvrage de référence qui a guidé nos choix en la matière.

Comme souvent aucune méthode ne produit des résultats identiques à ceux des autres, il est toujours utile de réaliser plusieurs méthodes de groupement sur la même matrice de similarité. Des résultats très différents sont parfois obtenus (voir par exemple DUFRENE *et al.*, 1990c), notamment à la fin de la procédure de groupement, lorsque les différents groupes établis se rejoignent les uns aux autres. Cette situation peut entraîner des différences notables dans la compréhension de la structure générale du fichier de données. Par définition, la structure hiérarchique impose qu'une fois qu'un objet est attribué à un groupe, il y reste jusqu'à la fin. Par contagion, certains objets entraînent d'autres qui empêchent par la suite que le groupe rejoigne un autre groupe avec lequel il aurait eu de plus grandes affinités. C'est ce qui arrive généralement lorsque des données structurées en gradient sont analysées.

Deux programmes du logiciel "R" (LEGENDRE & VAUDOR, 1991) ont été extensivement employés. Il s'agit de SIMIL pour le calcul des indices de similarité et de GROUPEMENTS (sur Macintosh) ou de INTERLNK et LANCE (sur VMS\CMS). Pour

l'analyse biogéographique, une variante de la méthode par liens intermédiaires avec contrainte spatiale (BIOGEO) a aussi été mise en oeuvre.

3.2.2. Les méthodes par réallocation

Les méthodes de groupements hiérarchiques produiront toujours des résultats hiérarchisés quelle que soit la structure de l'ensemble de données. La vérification de la pertinence des frontières entre les groupes est une étape indispensable avant leur interprétation. La méthode *k*-means (MACQUEEN, 1967; SPÄTH, 1980) est employée afin de corriger les distorsions entraînées par la structure hiérarchique du groupement. Cette méthode permet la réallocation des objets entre les groupes, à chaque niveau. Pour chacune des valeurs de *k* demandée par l'utilisateur, la méthode *k*-means produit *k* groupes après une procédure itérative de réallocation des objets. La procédure s'arrête quand la somme totale des carrés, égale à la somme des carrés intragroupes, atteint un minimum. De manière à éviter que le minimum obtenu ne soit un minimum local, une centaine d'essais sont effectués et seul le groupement correspondant à la valeur minimum est conservé.

La méthode par réallocation à plusieurs avantages majeurs qui améliore la valeur de l'interprétation. Si une structure hiérarchique existe dans le fichier de données, la comparaison des groupes pour les différentes étapes de groupement la montrera rapidement. D'autre part, l'examen des réallocations d'objets au cours des étapes du groupement met souvent en évidence certains objets qui voyagent d'un groupe à l'autre en fonction des déplacements relatifs des centroïdes des groupes. On a parfois intérêt à éliminer ces objets singuliers de l'analyse pour en améliorer la qualité. Cette méthode a toutefois un inconvénient : elle a tendance à produire des groupes caractérisés par des variances similaires.

3.3. Mesures de la relation entre deux fichiers

La structure d'un fichier de données s'interprète souvent à la lumière d'autres données. La recherche des facteurs de répartition d'un groupe d'espèces en est un exemple. Cette recherche implique l'établissement d'un modèle de relation entre les facteurs de répartition et les abondances des espèces. Une excellente synthèse de la problématique relative à la construction de modèles de ce type a récemment été effectuée par CAJO J. F. TER BRAAK (JONGMAN *et al.*, 1987; TER BRAAK & PRENTICE, 1988); seuls les principes de la démarche seront exposés ici.

L'étude effectuée relève du champ de "l'analyse de gradient indirecte" (WHITTAKER, 1967; HILL, 1973), c'est-à-dire de la recherche de gradient sous-jacent dans la distribution des espèces, gradient non déterminé *a priori*. Cette analyse s'oppose à "l'analyse de gradient directe" (WHITTAKER, 1967), où l'échantillonnage est structuré de manière à couvrir un gradient défini *a priori*. La distinction entre les deux approches n'est pas académique; l'échantillonnage et les méthodes d'analyse qui leur sont associées sont fondamentalement différentes.

En analyse de gradient directe, le modèle le plus simple est la régression linéaire, où les relations entre les abondances et les valeurs d'une variable écologique sont supposées linéaires. Ce modèle entraîne que plus la valeur de la variable est élevée, plus les abondances augmentent. Cependant, la distribution d'une espèce le long d'un gradient se traduit plus souvent par une courbe en cloche ou de GAUSS, les abondances augmentant jusqu'à un maximum, l'optimum, puis diminuant ensuite (WHITTAKER, 1967). La régression s'effectue alors sur base d'un modèle polynomial (un terme quadratique est ajouté au modèle linéaire) sur le logarithme des abondances (TER BRAAK, 1985; JONGMAN *et al.*, 1987). Pour des données en présence\absence, le modèle adéquat est la régression logistique. En analyse de gradient directe, il est aussi possible d'effectuer de la calibration, c'est-à-dire de prédire les valeurs d'une variable écologique à partir des abondances d'espèces ayant une valeur indicatrice (ELLENBERG, 1948).

L'analyse de gradient indirecte est le domaine d'expression des méthodes d'analyse exploratoire comme les ordinations. On cherche d'abord à découvrir un gradient éventuel, puis on l'interprète. Ces méthodes permettent de découvrir les facteurs explicatifs latents d'une distribution par la succession des sites étudiés le long des axes de variance principale. Ces ordinations peuvent aussi être comparées à des variables environnementales de manière à en faciliter l'interprétation. Par exemple, les corrélations entre les variables environnementales et les coordonnées des sites sur les axes dégageront les variables écologiques les plus significatives (LEBRETON & YOCCOZ, 1987).

Toutefois, le rôle des méthodes standards d'ordination comme l'analyse en composantes principales ou l'analyse factorielle des correspondances n'est pas de détecter l'importance de variables explicatives. Si les approches relevant de l'analyse de gradient directe sont bien adaptées, elles nécessitent un travail considérable pour construire des modèles de régression non-linéaire d'un ensemble de variables environnementales sur de nombreuses espèces. L'analyse canonique des correspondances (TER BRAAK, 1986) ou l'analyse des correspondances avec contraintes linéaires (LEBRETON *et al.*, 1988) simplifie considérablement l'étude des relations espèces-milieu en considérant que les espèces

réagissent à la même combinaison linéaire de variables écologiques, combinaison qui est représentée par les axes canoniques principaux. L'analyse canonique des correspondances n'exploite que l'information commune aux matrices espèces-sites et variables écologiques-sites. Cette méthode relève à la fois du champs de l'analyse de gradient indirecte et de l'analyse de gradient directe.

3.3.1. L'analyse canonique des correspondances

Le logiciel élaboré par CAJO J. F. TER BRAAK (*CANOCO*, version 3.1, TER BRAAK, 1988) réalise les analyses de gradients indirectes habituelles comme l'analyse en composantes principales et l'analyse factorielle des correspondances ainsi que l'analyse canonique des correspondances. L'exécution nécessite deux fichiers de données, la matrice espèces-sites et la matrice variables écologiques-sites. Outre les coordonnées, les corrélations des variables avec les axes factoriels ou canoniques, on obtient la proportion de la variance du fichier des espèces qui est expliquée par le fichier des variables écologiques. Cet indice, équivalent à un coefficient de détermination (R^2), peut servir à comparer différents ensembles de variables écologiques et mesurer leur importance relative.

De plus, le logiciel *CANOCO* permet d'éliminer - avant le lancement de l'analyse - le rôle de certaines variables dont la relation avec le fichier espèces est jugée indésirable. Il peut s'agir de la structure d'échantillonnage, d'un effet spatial, temporel, ... Cette option est très intéressante car elle permet de mesurer des relations partielles entre différents fichiers de variables explicatives, et de mesurer, par exemple, le rôle des facteurs climatiques dans la distribution des Carabides, après avoir éliminé le rôle de l'altitude (TER BRAAK, 1988).

Une véritable décomposition de la variance d'un fichier espèces-sites est donc possible (BORCARD *et al.*, sous presse). On pourra par exemple ainsi mesurer des relations entre un fichier écologique et un fichier de distribution d'espèces en éliminant l'autocorrélation spatiale (voir LEGENDRE, 1990; BORCARD *et al.*, sous presse; LEGENDRE, sous presse). On mesure ainsi la véritable relation qui existe entre les deux fichiers en se débarrassant de leur corrélation commune avec d'autres variables environnementales. La Figure 2 présente les partitions de la variance qui sont obtenues lorsque qu'on désire éliminer l'effet de variables écologiques (fichier B) et mesurer le rôle d'autres variables écologiques (fichier C). Si B est un fichier de coordonnées géographiques, on obtient :

- (1) $A \leftrightarrow B \setminus C$ qui mesure la variance des espèces qui est expliquée uniquement par le fichier de variables écologiques;

- (2) $A \leftrightarrow B \leftrightarrow C$ qui mesure la variance commune aux fichiers des espèces et des variables écologiques qui est expliquée par les coordonnées géographiques; c'est en fait l'expression de l'autocorrélation spatiale qui existe dans les données. Le simple fait que les stations soient plus éloignées conduit à de plus grandes différences;
- (3) $A \leftrightarrow C \setminus B$ qui mesure la variance des espèces expliquée par l'espace, mais qui n'est pas observée dans le fichier de variables écologiques;
- (4) $A \setminus B \approx C$ qui est la variance des espèces qui n'est expliquée ni par le fichier des variables écologiques, ni par les coordonnées géographiques.

Si la part $A \leftrightarrow B \leftrightarrow C$ est dominante, cela signifie que la bonne relation observée entre les variables écologiques et la distribution des espèces est prédite à partir des simples coordonnées des stations d'échantillonnage. On est dans la situation où l'autocorrélation spatiale est importante, c'est-à-dire que chaque station n'est pas indépendante des autres. En termes statistiques, cela conduit à considérer que chaque station n'apporte pas un degré de liberté entier, mais seulement une partie (LEGENDRE, sous presse). La mesure de la relation pure entre les variables écologiques et la distribution des espèces est la fraction $A \leftrightarrow B \setminus C$.

La proportion de variance expliquée par une matrice dépend du nombre de variables explicatives. Si on choisit autant de variables explicatives indépendantes qu'il y a d'objets, le R^2 (proportion de la variance expliquée, équivalent à un coefficient de détermination) obtenu sera proche de 1. Le R^2 n'est pas ajusté au nombre de variables qui sont intervenues dans le modèle. Une valeur de R^2 ajustée peut cependant être calculée par la formule $R^2_{\text{ajusté}} = 1 - ((1-R^2) * (n-1) / (n-q))$, avec n égal au nombre d'objets et q le nombre de variables (DRAPER & SMITH, 1981; JONGMANN *et al*, 1987). Cette transformation n'est cependant applicable que quand R^2 est supérieur ou égal au R^2_{attendu} , défini par $R^2_{\text{attendu}} = 1 - ((n-q)/(n-1))$. Dans le cas simple où on mesure la relation entre la matrice A et la matrice B, q sera le nombre de variables de la matrice B. Lorsqu'un fichier de covariables intervient, le $R^2_{\text{ajusté}}$ ne pourra être calculé que pour l'effet global des deux matrices B et C, c'est-à-dire que le R^2 sera basé sur la somme des variances de $A \leftrightarrow B \setminus C$, $A \leftrightarrow C \setminus B$ et de $A \leftrightarrow B \leftrightarrow C$. La valeur de q sera égale à la somme des nombres de variables des deux matrices B et C.

L'intérêt du $R^2_{\text{ajusté}}$ est cependant limité. Selon DRAPER & SMITH, (1981, p. 91-92), son usage pour la comparaison de jeux de données différents ne donne qu'une indication générale, brute. C'est dans ce sens qu'il sera utilisé.

Une autre solution est de générer une distribution de valeurs de R^2 à partir de matrices aléatoires (TER BRAAK, communication personnelle). Cette solution a été mise en oeuvre pour la mesure de relations entre une matrice A (espèces-sites) et une matrice B (variables écologiques-sites). A chaque itération, on mesure la relation commune entre A et B par une simple analyse factorielle des correspondances, en ayant pris soin de mélanger aléatoirement les lignes de la matrice B. Cette opération, réalisée 500 fois voire 1000 fois, génère une distribution de valeurs de R^2 . Ces valeurs sont ensuite ordonnées dans un ordre croissant. La valeur obtenue avec la matrice B originale est alors placée dans la succession des valeurs générées. L'inverse de son numéro d'ordre détermine le niveau de signification atteint (EDGINGTON, 1987). Par convention, tant que cette probabilité est inférieure à 1 %, on considère que la relation entre les matrices A et B existe réellement. Les développements futurs envisageront entre autres la possibilité de ne réaliser que certaines permutations, dans des blocs définis *a priori*. Ce type de permutations par blocs permettra de mesurer la relation entre deux matrices en contrôlant le rôle d'une variable qualitative. L'utilisation d'un fichier de covariables pour éliminer leur rôle est aussi une solution adéquate.

Une fois que la relation entre deux fichiers multivariés est établie, il est encore possible de déterminer les contributions spécifiques des variables comme dans une régression multiple. Cette procédure est une des options du logiciel CANOCO. Elle permet d'éliminer du fichier de variables explicatives celles qui n'apportent qu'une information mineure.

3.3.2. Test de Mantel

Une autre approche de l'étude des inter-relations entre variables écologiques et un fichier d'abondances est celle des tests de MANTEL (MANTEL, 1967; LEGENDRE, 1990; LEGENDRE, sous presse). Ils consistent à comparer deux matrices de distance (ou de similarité) en calculant la statistique normalisée de MANTEL, qui est l'équivalent d'un coefficient de corrélation de PEARSON. La valeur obtenue est comparée à une distribution de valeurs obtenue en permutant aléatoirement une des deux matrices.

L'analyse canonique des correspondances donne l'importance relative de différents facteurs, mais ne permet pas l'établissement de relations de type causal. LEGENDRE & TROUSSELIER (1988) ont démontré la puissance des tests de MANTEL pour valider des modèles de relations causales entre des matrices spatiale, écologiques et biologiques. Une variante des tests de MANTEL entre deux matrices permet de comparer deux matrices de similarité, après avoir éliminé l'effet d'une troisième (SMOUSE *et al.*, 1986), à l'image de l'utilisation d'un fichier de covariables en analyse canonique des correspondances. Le rôle

des tests de MANTEL sera surtout de corroborer les résultats obtenus avec *CANOCO*, notamment en ce qui concerne les valeurs de corrélations partielles.

4. Plan de la dissertation

La dissertation se subdivise en deux parties. La première comporte quatre chapitres et envisage la distribution des Carabides à l'échelle régionale. Un premier chapitre définit la structure géographique de la Belgique à partir des cartes climatiques, géologique, pédologique, lithologique et topographiques. Le deuxième chapitre analyse la structure de la distribution des Carabides et cherche à définir les aires et les types de distribution. Dans le troisième, on mesurera la relation entre l'approche géographique et biogéographique de la Belgique. Le dernier chapitre de cette première partie est consacré à l'étude de la dynamique des répartitions à l'échelle régionale.

La seconde partie traite en quatre chapitres de la structure des assemblages d'espèces, abordée par le biais de la distribution à l'échelle locale. La seconde partie débute par une présentation des méthodes mises en oeuvre dans le cadre de l'étude de la structure des communautés. Dans le chapitre suivant, on présente la description des caractéristiques des sites étudiés en Wallonie. Ensuite, un chapitre est consacré à l'étude de la répartition locale des Carabides. Enfin, le dernier chapitre est consacré à l'étude des facteurs de répartition des Carabides à l'échelle locale et à la vérification des modèles de distribution.

Partie I.
Distribution des Carabides
à l'échelle régionale

Introduction

La délimitation d'unités biogéographiques a toujours été une activité privilégiée des biogéographes. De la détermination des grands biomes terrestres à la définition de types d'habitat dans une région, la démarche est identique. A l'examen de la distribution d'espèces végétales et/ou animales, le biogéographe délimite des zones les plus homogènes. Lorsque le nombre de taxons est trop élevé, seul un certain nombre d'espèces, considérées comme "caractéristiques", sont sélectionnées. C'est leur présence qui détermine la délimitation d'une région ou son appartenance à une unité biogéographique.

L'origine historique de la reconnaissance de régions biogéographiques date du début du 19^{ème} siècle. VON HUMBOLDT, DE CANDOLLE, WALLACE, DARWIN, HOOKER, sont autant de noms de biogéographes prestigieux qui ont tenté de comprendre l'organisation des biomes terrestres. Toutefois, devant le développement de l'écologie des communautés et de la biologie des populations, dans les années 1970, l'étude de la répartition de la faune et de la flore est devenue un domaine de recherche moins apprécié.

Plusieurs auteurs ont depuis lors réactualisé l'importance de la recherche de structures biogéographiques tant pour l'étude de l'évolution, qu'en écologie des communautés, en biologie des populations et pour leurs applications en biologie de la conservation. SHAFFER (1981) déclare notamment, en évoquant ce dernier domaine, que "the most promising approaches are the extension and refinement of analyses of biogeographic distribution patterns". A propos des relations entre abondance et distribution, BROWN (1984) "... encourage further investigation of macroscopic, statistical patterns in the spatial and temporal distributions of individuals within species and among closely related species" et SCHOENER (1987) insiste sur la nécessité de disposer d'études sur d'autres groupes que les oiseaux. Enfin, dans leur récent rapport sur les recherches prioritaires en écologie, LUBCHENKO *et al.* (1991) encouragent les études de la diversité biologique réalisées à différentes échelles spatiales et temporelles, de manière à mieux comprendre le réseau d'actions et de co-actions qui régissent les systèmes biologiques. La révélation de facteurs de distribution communs à plusieurs espèces, la délimitation de régions biogéographiquement diversifiées, la recherche de frontières biogéographiques, l'étude des relations abondance-répartition ont permis l'émergence de théories et de nombreux modèles tant en biogéographie (voir par exemple MAC ARTHUR ET WILSON, 1967; LEVINS, 1969; HANSKI, 1982; BROWN, 1984) qu'en paléogéographie, systématique et étude de l'évolution (CROIZAT, 1981; WILEY, 1988; SZALAY & BOCK, 1991; WILSON, 1991).

Bien que certains types de distribution soient évidents, les biogéographes rencontrent des difficultés pour délimiter des zones biogéographiquement homogènes. C'est le cas lorsque les distributions ne sont pas continues, lorsque le jeu de données est spatialement incomplet, ou quand le nombre de taxons est très élevé (BIRKS, 1987). D'autre part, il peut être difficile de dégager une structure qui soit indépendante, lors de son élaboration, de la connaissance d'autres structures existantes telles que celles dépendant de la géologie et de la climatologie. La recherche des facteurs écologiques qui limitent les distributions nécessite impérativement que les structures biogéographiques et géographiques soient élaborées indépendamment l'une de l'autre.

Le développement récent de méthodes quantitatives en analyse de données écologiques et la généralisation de l'usage de l'informatique permettent de dépasser ces problèmes et offrent maintenant aux biogéographes de nouveaux moyens d'investigation (voir BIRKS, 1987; LEGENDRE, 1990). Ce chapitre illustrera notamment l'utilisation de ces méthodes en biogéographie.

L'objectif de cette première partie est d'étudier la distribution des Carabides à une échelle régionale. Le territoire retenu est la Belgique. Le nombre de données disponibles, l'abondance des publications et l'actualité des cartes de répartition font de ce territoire une zone de choix pour l'étude de la répartition des Carabides. D'autre part, la grande diversité des habitats (des plages et des marais salants aux tourbières hautes !) qui caractérise le pays est une source privilégiée d'informations biologiques.

La première étape consiste en la description de la structure géographique de la Belgique par la recherche de gradients écologiques et la délimitation de zones écologiquement homogènes. La seconde est la recherche d'aires caractérisées par les mêmes espèces de Carabides et la délimitation des types de distribution. La recherche des facteurs de répartition principaux, donc l'évaluation des relations entre les facteurs écologiques et la distribution des Carabides, forme le troisième chapitre. Le dernier chapitre de cette partie est une analyse de la dynamique de la répartition des Carabides.

Chapitre 1. Facteurs écologiques potentiels¹

I.1.1. Introduction

La structure géographique de la Belgique est appréhendée par l'étude de la variation conjointe des variables écologiques. On déterminera ainsi les gradients écologiques potentiels et on localisera des régions caractérisées par des variables écologiques similaires. Les gradients écologiques révélés sont potentiels car il reste encore à mesurer le rôle qu'ils jouent dans la distribution d'organismes vivants. La pertinence des frontières qui délimitent ces zones sera aussi évaluée.

La Belgique est couverte par 380 carrés U.T.M. (projection Universelle Transverse de Mercator) de 100 km². Ce système de projection a été choisi car il est généralement utilisé en Europe pour la saisie des données et pour représenter les distributions d'espèces. La majeure partie des données de distribution de Carabides n'était d'ailleurs disponible que sous cette forme. Ces carrés U.T.M. représentent les "*Operational Geographical Units*" (*sensu* CROVELLO, 1981) de l'étude, appelés conventionnellement les OGU. Pour chaque OGU, les onze variables écologiques potentielles disponibles dans l'Atlas de Belgique (ANONYME, 1950-1972) ont été encodées sous forme de présence/absence des différentes classes énumérées dans l'Annexe I.1.

Les onze variables écologiques sont :

- les nombres de jours avec et sans gelée, les dates moyennes du premier et du dernier jour de gel,
- la température et la pluviosité annuelle moyenne,
- la lithologie, la géologie, la pédologie,
- l'altitude.

Leurs différentes combinaisons fournissent un total de 109 classes de facteurs écologiques potentiels. Un exemple de données encodées est représenté à la Figure I.1. Lorsque un OGU est caractérisé par plus d'une classe pour un facteur écologique, chacune des classes est codée comme présente.

¹ publié dans *Journal of Biogeography* (DUFRENE & LEGENDRE, 1991).

² publié dans *Journal of Biogeography* (DUFRENE & LEGENDRE, 1991).

I.1.2. Gradient écologique

L'analyse factorielle des correspondances est utilisée pour décrire les interactions entre les classes écologiques et déterminer les principaux axes de covariation. Cette méthode d'ordination est particulièrement adaptée à l'analyse de tableaux de contingence tel que celui constitué par le croisement de la présence des facteurs écologiques dans les 380 OGU.

Le premier axe représente 17.6 % de la variance totale, ce qui est très élevé pour un tableau de présence/absence de cette taille. De plus, les axes suivants révèlent un effet d'arche (KENDALL, 1971) très marqué (Figure I.2). Cet effet s'explique par une corrélation non-linéaire de ces axes avec le premier, traduisant l'existence d'un gradient sous-jacent dans le jeu de données (HILL & GAUCH, 1980; WARTENBERG *et al.*, 1987). Dans le cas présent, le gradient est certainement intense car les axes 2 à 6 sont corrélés non-linéairement au premier axe; ils apportent donc la même information et aucune autre structure n'est mise en évidence.

Comme le montre la succession des classes d'altitude le long du premier axe (Figure I.3), le gradient révélé par l'analyse factorielle des correspondances suit l'altitude. Les classes d'altitude faible sont à gauche, avec les variables spécifiques du bord de mer. A droite, les classes d'altitude élevée sont associées aux autres classes décrivant la Haute-Ardenne.

L'analyse a été répétée sans les classes d'altitude de manière à éviter une influence prépondérante de ces variables. Les positions relatives des OGU comme celles des variables restent identiques, et cela pour chaque axe. Les coefficients de corrélation r de PEARSON comparant les coordonnées des OGU et des variables sont toujours supérieurs à 0.99, et cela sur les quatre premiers axes de chaque analyse.

Une autre analyse des correspondances, réalisée sur les seuls facteurs édaphiques (en excluant les facteurs climatiques et topographiques), montre un premier axe identique (le coefficient r de PEARSON est égal à 0.99), mais un second axe différent (voir ci-dessous). Le troisième axe est quant à lui très largement corrélé au second axe de l'analyse globale.

Comme on pouvait s'y attendre, les classes de facteurs écologiques potentiels sont largement corrélées les unes aux autres. Les régions de basse altitude, près de la côte, sont caractérisées par des températures plus élevées (température moyenne annuelle = 9.5°C), moins de jours pluvieux (moins de 160 jours ou moins de 800 mm) et des dépôts géologiques récents (quaternaire). A l'opposé, en Ardenne, les températures sont plus

basses (température moyenne annuelle = 7.5 °C), les précipitations sont plus importantes (plus de 180 jours ou plus de 1100 mm) et le substrat géologique est le bouclier cambrien (primaire). Dès lors, presque toute la variation conjointe des classes des facteurs écologiques est corrélée avec l'altitude.

Une autre manière de représenter le gradient d'altitude est de calculer un autocorrélogramme spatial (programme *AUTOCOR* du "Logiciel R pour analyse multivariée", LEGENDRE & VAUDOR, 1991) sur l'altitude moyenne des OGU. Pour chacun des OGU de 100 km², on a compté les classes d'altitude dominantes dans chacune des sous-unités d'un km². La distribution obtenue des classes d'altitude dominantes dans chacun des carrés de 1 km² permet de calculer l'altitude moyenne de chaque OGU de 100 km². La méthode de calcul des indices d'autocorrélation est détaillée dans LEGENDRE & FORTIN (1989). La figure I.4 présente l'évolution de l'indice *I* d'autocorrélation spatiale de MORAN pour les différentes classes de distance entre les OGU. La forme du corrélogramme est typique pour un gradient, qu'il soit du type linéaire ou du type fonction en escalier (LEGENDRE & FORTIN, 1989).

Une forme particulière de l'analyse factorielle des correspondances ("detrended correspondence analysis" - programme *CANOCO* de TER BRAAK, 1988³) est employée pour rechercher les facteurs écologiques qui auraient pu être masqués par le gradient altitudinal. La méthode de redressement par régression polynômiale n'a cependant pas réussi à supprimer l'effet d'arche. Après un redressement par polynôme du second degré, le deuxième axe montre encore un effet d'arche de troisième ordre, le troisième axe un effet de quatrième ordre, etc. La méthode de redressement par segment produit un premier axe identique à celui de la première analyse factorielle des correspondances. Par contre, les axes suivants isolent des groupes de classes des descripteurs et d'OGU. Le premier groupe de classes est composé de neuf classes édaphiques caractérisant la Lorraine belge. Les OGU correspondants sont cartographiés à la Figure I.5 (cercles noirs). Ces OGU et les classes qui y sont associées avaient déjà été isolés par plusieurs analyses (par l'étude des résidus d'une régression non-linéaire du troisième axe de la première analyse factorielle des correspondances, par une méthode de redressement par polynômes, ainsi que par l'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les seuls facteurs édaphiques). On peut donc conclure que cette région diffère des autres régions belges par une distribution des facteurs édaphiques qui ne suit pas l'altitude. Il s'agit en fait

³ Ce programme, réalisé sur un VAX, a dû être modifié pour être adapté à l'IBM 3090 de l'U.C.L.

de l'occurrence de variables écologiques typiques à la présence d'expansions du Bassin sédimentaire parisien.

Les axes trois et quatre isolent des OGU et des classes de descripteurs qui sont associés respectivement à la Campine (Figure I.5 : cercles gris) et à la Côte (cercles vides). Ces régions n'ont été isolées par aucune des autres analyses, bien qu'elles soient caractérisées par des éléments géographiques et biologiques singuliers, comparés aux autres régions belges.

I.1.3. Régions géographiques

La délimitation de régions homogènes, établies sur la faune et la flore actuelle, est l'un des objectifs de la biogéographie. Les méthodes de groupement sont une des approches appropriées (BIRKS, 1987; LEGENDRE, 1990). Ces méthodes peuvent aussi être appliquées à notre ensemble de données écologiques pour rechercher des aires géographiquement homogènes.

La première étape des méthodes de groupement basées sur la ressemblance est le choix d'une mesure de la similarité des OGU qui soit adaptée au problème étudié. Le coefficient de JACCARD a été choisi car il ne tient pas compte des doubles absences. Ce coefficient est simplement le rapport du nombre de descripteurs en commun sur la somme du nombre de descripteurs caractérisant par leur présence deux OGU.

L'étape suivante est le choix d'une méthode de groupement. La première méthode choisie est le groupement à liens intermédiaires (SNEATH, 1966) avec contraintes de contiguïté spatiale (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984; LEGENDRE, 1987). Le programme utilisé (*BIOGEO* - Logiciel R) produit une série de cartes correspondant à chaque niveau de groupement. Ensuite, une méthode par réallocation - la méthode *k*-means (MACQUEEN, 1967; SPÄTH, 1980) - est employée afin de corriger les distorsions entraînées par la structure hiérarchique du groupement. Le choix de la méthode agglomérative n'a donc pas de conséquence importante. Elle permet de donner à la méthode par réallocation des configurations initiales déjà structurées, plutôt que de simples configurations aléatoires. La méthode *k*-means n'opère pas directement à partir de la matrice de ressemblance. Celle-ci doit d'abord être soumise à une analyse en coordonnées principales, dont on retient les coordonnées des objets sur les 20 premiers axes principaux. On évite ainsi, d'une part, un trop grand nombre de variables et, d'autre part, de calculer des variances sur des variables binaires.

Les Figures I.6.a et I.6.b présentent les résultats obtenus avec la méthode *k*-means pour un nombre de groupes $k = 2$ à 13. Il est surprenant de constater que les OGU de chaque groupe sont contigus, bien qu'aucune contrainte de contiguïté ne soit appliquée. Cela indique une très forte structure régionale dans l'ensemble des données écologiques soumis à l'analyse. La structure générale consiste en une série de bandes obliques, orientée du sud-ouest au nord-est. Pour des valeurs de k plus élevée que 13, les sommes des variances intragroupes se caractérisent par de nombreuses valeurs minimales très similaires; comme il n'apparaît plus de structures particulières, les résultats ne sont pas présentés.

La première division de la Belgique est centrée sur le sillon sambro-mosan. Elle marque la séparation entre le nord et le sud du pays. A l'étape suivante, la région située au nord du sillon sambro-mosan se subdivise en deux sous-régions, la première frontière reculant légèrement vers le sud : huit carrés U.T.M., qui appartenaient à la région méridionale, ont changé de groupe. Pour $k = 4$ groupes, la région au sud du sillon sambro-mosan est subdivisée en 3 éléments : la région du Condroz-Fagne-Famenne et la Lorraine belge sont distinctes de l'Ardenne. Bien qu'elles ne soient pas contiguës, les deux premières régions sont écologiquement fort semblables. Le cinquième groupe est créé par la subdivision de la région la plus au nord en deux éléments correspondant *grosso modo* à la Flandre sablonneuse (côtère) et à la Flandre sablo-limoneuse. Au niveau suivant, c'est une région centrée sur le sillon sambro-mosan qui apparaît. La septième région correspond à la partie de la Campine restreinte à l'ancien cône alluvial de la Meuse. A la huitième étape, la région Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne se sépare de la Lorraine belge. Les partitions suivantes sont représentées sur les cartes des Figures I.6.b.

La succession des cartes montre aussi qu'il existe une hiérarchie naturelle entre les différentes régions et sous-régions, alors que la méthode de groupement *k*-means n'impose pas de structure hiérarchique aux résultats. Cela indique que les limites entre les régions restent assez stables au fur et à mesure des subdivisions.

I.1.4. Frontières géographiques

Les résultats des ordinations et du groupement des OGU semblent contradictoires. D'un côté, les ordinations révèlent l'existence d'un intense gradient plus ou moins continu qui suit l'altitude. D'autre part, la méthode de groupement *k*-means met en évidence des régions homogènes, relativement stables et hiérarchisées. Ceci n'est pas surprenant en soi, puisque les méthodes d'ordination sont destinées à dégager les principaux axes de variation de la structure d'un ensemble de données, alors que les méthodes de groupement recherchent des structures plus fines, de manière à reconnaître des groupes

dans tous les cas, même s'ils ne correspondent à aucune réalité naturelle (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984). Dans les analyses multivariées descriptives, on est toujours confronté au problème de la réalité des groupes identifiés; en d'autres mots, puisque des régions homogènes sont séparées entre elles par des frontières, s'agit-il de véritables frontières géographiques, ou de simples artefacts, créés par les algorithmes de groupement sur un gradient continu ?

Les frontières ne peuvent pas être statistiquement testées par une analyse de la variance. Il n'y a pas, *a priori*, indépendance entre l'ensemble de données original et le jeu de frontières puisque l'un a donné naissance à l'autre (voir PERRUCHET (1983) pour une revue de la question). L'approche développée consiste en la recherche des zones de changements abrupts dans la distribution des classes des facteurs écologiques, sans considérer les résultats du groupement. Si ces frontières correspondent à celles identifiées par la méthode *k*-means, on pourra supposer que celles-ci sont réellement des frontières géographiques significatives.

On calcule pour ce faire les distances écologiques entre OGU contigus et ces distances sont représentées sur carte. La distance euclidienne est calculée pour les 109 descripteurs du Tableau I.1, entre les OGU contigus par leurs côtés et leurs coins (mouvement du roi au jeu d'échecs). Les valeurs de la matrice de distance sont standardisées (c'est-à-dire centrées sur la moyenne et divisées par l'écart-type) et les valeurs positives plus grandes d'un écart-type sont représentées sur carte, avec les frontières produites par *k*-means pour huit groupes (Figure I.7). Cette méthode, plus simple que la méthode de "Wombling" récemment proposée par BARBUJANI *et al.* (1989), devrait cependant produire des résultats très similaires.

Les frontières obtenues par la méthodes *k*-means ont une forte tendance à suivre préférentiellement les axes de ruptures entre les OGU voisins. Bien que les distances et les frontières *k*-means résultent du même fichier de données, un test de Khi^2 peut être calculé de manière indicative; l'hypothèse nulle étant que la méthode *k*-means peut avoir créé des groupes avec des frontières imprécises, qui ne correspondent pas nécessairement à celles trouvées avec la méthode locale appliquée pour détecter les points de changement maximum dans la structure de l'ensemble de données. Le test de Khi^2 calculé entre la présence/absence d'une frontière *k*-means et la présence/absence de distances plus grandes que deux écarts-types est largement significative ($P < 0.0001$). Il ressort que 77.1 % de ces distances sont traversées par une frontières *k*-means. Pour des distances comprises entre un et deux écarts-types, la proportion diminue à 42.6 %. Elle n'est que de 11.5% pour les distances qui sont sous la moyenne. Donc, en général, les frontières *k*-means

correspondent aux principales zones de ruptures entre OGU. Dans la région côtière et en Lorraine belge, deux lignes de rupture presque continues ne correspondent pas à des frontières obtenues par la méthode k -means au niveau de huit groupes. Elles n'apparaissent que pour $k=11$ (région côtière à la Figure I.6.b) et $k=15$ (Lorraine belge). Dans ce dernier cas, cet axe de rupture était déjà celui d'une frontière k -means aux niveaux 4, 5, 6 et 7, avant la séparation de la région Condroz-Fagne-Famenne de la Lorraine belge.

I.1.5. Discussion

L'apparente contradiction observée entre résultats des méthodes d'ordination (continuité) et de groupement (groupes stables et hiérarchisés) s'explique par la distribution très régulière des groupes le long du gradient (Figure I.8). Mises à part la Lorraine belge et la Campine, toutes les autres régions ne se chevauchent que très faiblement; c'est à ces zones de recouvrement que se situent les frontières biogéographiques principales.

La comparaison de nos résultats avec les principales analyses biogéographiques en Belgique (MASSART, 1910; TOURNAY, 1968; DE LANGHE *et al.*, 1978, toutes sur la végétation) indique une grande similarité entre les deux approches. Au niveau 7 ou 8 groupes, les régions identifiées sont semblables, excepté la région centrée sur le sillon sambro-mosan, absente des cartes phytosociologiques. Cette région est cependant une zone de transition importante, puisque la première frontière se produit précisément à cet endroit. C'est d'ailleurs le sillon sambro-mosan qui sépare le domaine phytogéographique atlantico-européen du domaine médio-européen. Nos résultats montrent de plus un arrangement hiérarchique entre les régions, certaines divisions étant plus importantes que d'autres. Cette hiérarchie pourrait plus ou moins correspondre à la hiérarchie des phytogéographes (domaines, secteurs, districts, sous-district, ...).

I.1.6. Conclusions

L'objectif de cette partie était la description de la structure géographique de la Belgique par la recherche de gradients écologiques et la délimitation de zones écologiquement homogènes.

Les méthodes d'ordination ont révélé un intense gradient dans l'ensemble des facteurs écologiques potentiels étudiés. Ce gradient est fort corrélé à l'altitude. Bien qu'en Belgique, l'altitude ne dépasse pas 700 m, ce facteur explique presque toute la structure géographique car les autres variables y sont associées. Cependant, des conditions édaphiques particulières isolent la Lorraine belge des autres régions.

En dépit de l'intensité du gradient altitudinal sous-jacent, la méthode de groupement *k*-means génère plusieurs régions homogènes séparées les unes des autres par des frontières nettes. Ces frontières correspondent aux zones de rupture maximale de la distribution locale des variables écologiques potentielles étudiées. Les frontières établies par la méthode *k*-means ne sont pas des artefacts générés par un gradient continu; ce sont de véritables frontières géographiques naturelles.

L'application de la procédure d'analyse à un ensemble de données biologiques, comme les données de distribution des Carabides, permettra de vérifier si la structure biogéographique obtenue est aussi claire que la structure géographique. On pourra aussi mesurer l'importance des différents facteurs écologiques potentiels dans la distribution. Cependant, on sait déjà que les facteurs écologiques potentiels sont fortement corrélés entre eux et qu'il sera difficile de mettre en évidence des effets indépendants, notamment entre les facteurs climatiques et édaphiques.

Chapitre 2. Biogéographie des Carabides

I.2.1. Introduction

Les Carabides appartiennent à une famille d'Insectes Coléoptères qui a fait l'objet de nombreuses publications en Belgique. Les premiers catalogues des espèces belges datent de la fin du siècle passé (MATHIEU, 1857; PREUDHOMME DE BORRE, 1886). Ils étaient déjà très complets puisque près de 80 % des espèces actuelles y étaient alors mentionnées. Depuis cette période, de nombreuses publications ponctuelles ont contribué à la connaissance de la chorologie de ces espèces. En 1957, DERENNE a synthétisé dans un catalogue l'ensemble des connaissances disponibles. Les premières cartes de répartition, concernant principalement des *Carabus*, ont été publiées par la Chaire de Zoologie générale de Gembloux (*Atlas provisoire des Insectes de Belgique* édité par le Prof. J. LECLERCQ).

C'est en 1986 que DESENDER (DESENDER, 1986a-d) a publié les cartes de répartition de 379 espèces de Carabides en Belgique et au Grand-duché de Luxembourg, complétées par des données écologiques détaillées. L'ensemble de données disponibles (24 278 espèces * carrés U.T.M.) est tel qu'il s'agit d'un des groupes d'invertébrés dont la distribution est la mieux connue en Belgique. La moyenne du nombre d'espèces par carré U.T.M. dépasse 67, soit plus d'un sixième de la faune de Belgique.

Actuellement, un programme de recherche interuniversitaire⁴ d'inventaire systématique des régions moins bien échantillonnées est en cours. Ce projet contribuera certainement à améliorer encore la connaissance de la distribution régionale des Carabides en Belgique.

L'objectif de cette partie est de dégager les grandes tendances de la distribution des Carabides en Belgique. On procédera de la même manière qu'avec les facteurs écologiques potentiels, en recherchant d'abord les grands axes de variation conjointe de la distribution, puis on tentera de définir des régions biogéographiques et les aires de répartition.

I.2.2. Données analysées

⁴ Projet "CARABUS", subsidié par le F.R.F.C.

L'ensemble des données publiées par DESENDER (1986a-d) a été saisi sur ordinateur à partir des documents cartographiques. L'encodage s'est réalisé sur une grille de 10 * 10 points⁵, chaque point correspondant à un carré U.T.M. de 10 * 10 km, où il suffisait de placer un chiffre (1, 2 ou 3) selon la période (avant 1950, après 1950, les deux périodes) pendant laquelle l'espèce a été observée. Le fichier produit représente la distribution de 379 espèces dans 402 carrés U.T.M. (24.278 données) couvrant la Belgique et le Grand-Duché de Luxembourg. Ces données ont par la suite été comparées aux listes originales par le Dr. K. DESENDER et corrigées.

Les données récoltées dans le cadre de ce travail (voir la Partie 2) y ont été ajoutées. Elles concernent la distribution de 210 espèces dans 36 carrés U.T.M. et représentent 1459 données de distribution, c'est-à-dire de présence d'espèces dans des carrés U.T.M. de 10 km de côté.

Enfin, les informations disponibles dans la base de données du projet "CARABUS" à la date du 1 juillet 1991 ont été ajoutées. Celles-ci concernent aussi bien des données de piégeage visant à compléter des carrés U.T.M. (projet "CARABUS") que des données de la littérature ou des spécimens provenant des collections des étudiants de la Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux.

Trois espèces ont subi des modifications de rang taxonomique : *Pterostichus nigrita* est en fait composé de deux espèces jumelles, *P. nigrita* et *P. rhaeticus* (KOCH & THIELE, 1980 KOCH, 1984); de même pour *Asaphidion flavipes* et *A. pallipes* qui en Belgique sont actuellement répartis dans 4 espèces : *A. flavipes*, *A. pallipes*, *A. curtum* et *A. stierlini* (DESENDER, 1990a). Les données de distribution de ces espèces doivent donc être revues.

Après réduction du nombre de carrés U.T.M. étudiés à ceux inventoriés dans le cadre de la section précédente et l'élimination des espèces dont le statut taxonomique a récemment été modifié, la version actualisée de l'ensemble de données comprend 24.711 données de répartition, détaillant en absence/présence la répartition de 376 espèces dans 368 carrés U.T.M. ou OGU.

I.2.3. Structure spatiale de l'échantillonnage

La Figure I.9 représente la distribution de fréquence des nombres d'espèces par OGU. Le mode de la distribution se situe dans la classe comprise entre 10 et 20 espèces; 64

⁵ Programme *STORUTM*, écrit en REXX sur l'IBM 3090.

OGU sont caractérisés par moins de 30 espèces. La moyenne dépasse 67 espèces, avec un écart-type de 47 espèces. Bien que la récolte des données n'ait pas fait l'objet d'un plan d'échantillonnage régulier, l'amplitude du coefficient de variation est très raisonnable quand on le compare à d'autres jeux de données biogéographiques

La distribution spatiale du nombre d'espèces par OGU révèle que ce sont principalement les zones urbaines et périurbaines qui sont les plus riches (Figure I.10). Au seuil de 150 espèces, ces zones comprennent les agglomérations bruxelloise, anversoise, gantoise et liégeoise. Les régions de Kalmthout et de Torgny dépassent aussi ce seuil avec respectivement 176 et 163 espèces. Le patron de distribution des zones les plus riches en espèces semble corrélé à la densité des visites d'entomologistes. Cette hypothèse ne pourra être indirectement vérifiée que lorsqu'on disposera des données de distribution détaillées, de manière à établir une cartographie du nombre de localités visitées chaque année. Il s'agit là d'un biais non négligeable, déjà mis en évidence pour différents groupes d'insectes en Belgique. Les OGU sous-échantillonnés sont localisés sur les frontières, en Hesbaye et sur le Plateau de Bastogne. Pour ces deux régions, il est probable que, vu leur faible diversité paysagère, elles n'attirent pas les entomologistes. C'est cette hétérogénéité de l'échantillonnage que nous tenterons de minimiser grâce à la méthodologie des sections 1.2.5.2 et 1.2.5.3.

La mesure de l'autocorrélation spatiale permet d'évaluer la structure spatiale de la distribution d'une variable. Vu le nombre d'OGU, la méthode du graphique de GABRIEL (voir LEGENDRE & VAUDOR, 1991) est choisie pour construire un fichier de classes de distance acceptable, par le programme *AUTOCOR* du *LOGICIEL R*. Le corrélogramme de la distribution du nombre d'espèces par OGU (Figure I.11) révèle que la distribution de ces valeurs n'est pas aléatoire. Une certaine similarité s'observe entre les OGU proches. Plus les OGU sont distants, plus ils deviennent différents. Cependant, à partir de la quinzième classe de distance, le processus s'inverse : la similarité augmente. Cette figure est révélatrice d'une structure insulaire, des régions mieux échantillonnées étant séparées par des zones peu prospectées. Bien que des phénomènes biologiques puissent être à l'origine de cette structure particulière, il est plus probable que son origine soit à rechercher dans l'intensité de l'échantillonnage, différent d'une région à l'autre. Elle pourrait néanmoins résulter d'un mélange de structures (LEGENDRE, communication personnelle). Le programme actuel d'inventaire des régions peu échantillonnées devrait permettre de corriger ce biais dans un avenir proche.

La Figure I.12 présente la distribution de la taille des aires de distribution des Carabides en Belgique, évaluée par le nombre de carrés U.T.M. où l'espèce a été observée.

La forme de la distribution, semblable à celle obtenue par de nombreux auteurs, dont ANDERSON (1985) et SCHOENER (1987), montre que de nombreuses espèces sont observées dans moins de 10 carrés U.T.M. Cette distribution rappelle les courbes concaves ("hollow curves") observées par WILLIS (1922) pour les espèces endémiques. D'après SCHOENER (1987), la forme de cette distribution pourrait correspondre à une loi générale, dont l'origine est cependant encore inconnue. Il faut souligner que cette distribution dépend aussi de la fréquence des types d'habitats et de la taille des sous-régions biogéographiques dans la région étudiée. Ces variables sont probablement à l'origine de la plus grande fréquence des classes centrées sur 65 et 175 OGU. Ces modes secondaires correspondent en effet à la moyenne de trois types de distribution qui seront reconnus à la section 1.2.3.1.

I.2.4. Gradients biogéographiques

Comme la structure géographique de la Belgique est liée à un important gradient topographique, on s'attend à ce que ce facteur soit l'un de ceux qui détermine la distribution des Carabides. De manière à mieux percevoir la structure de l'ensemble des données biologiques, nous avons retenu la classification géographique des OGU en 8 groupes, obtenue dans le Chapitre 1.

Le plus grand axe de variation, obtenu après une analyse factorielle des correspondances, oppose les OGU de la région côtière aux OGU ardennais (Figure I.13). Cet axe n'explique que 5.4 % de la variance totale (somme des valeurs propres = 3.802), valeur assez normale avec des matrices de données de présence/absence. L'analyse des contributions des OGU (Tableau I.1) à la construction des axes montre que l'ensemble des OGU côtiers contribue presque à la moitié de la variance du premier axe. Avec la Flandre sablo-limoneuse, la région côtière s'oppose à l'Ardenne, au Condroz-Fagne-Famenne, au Sillon sambro-mosan et à la Gaume. Pour les espèces⁶, *Bembidion assimile*, *B. iricolor*, *B. minimum*, *B. normannum*, *Calathus mollis*, *Cicindela maritima*, *Dyschirius gustavii*, *D. obsoletus*, *D. salinus*, *D. thoracicus*, *Pogonus chalceus*, *Harpalus servus* s'opposent à *Abax ater*, *A. ovalis*, *A. parallelus*, *Bembidion tibiale*, *B. nitidulum*, *Carabus problematicus*, *C. auronitens*, *Pterostichus cristatus*, *P. madidus* et *Trichotichnus nitens*. Cette opposition traduit une scission nette entre d'une part, les espèces côtières et/ou halophiles, et, d'autre part, les espèces forestières et/ou ardennaises. L'axe principal de variation est donc semblable à celui

⁶ Sont uniquement reprises ici celles dont les contributions relatives sont supérieures à 1 %. Comme les contributions sont comprises entre 1 et 4 %, les espèces sont simplement ordonnées alphabétiquement.

révélé par l'analyse de la distribution des facteurs écologiques potentiels, soit un gradient topographique allant du nord-ouest au sud-est.

Régions	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	CTR	Cos ²	CTR	Cos ²	CTR	Cos ²
Côte et Flandre sablonneuse	47.8 % (-)	13.8 %	5.4 % (-)	4.0 %	25.9 % (-)	4.0 %
	-	-	10.7 % (+)	3.4 %	-	-
Ardenne	20.2 % (+)	6.6 %	-	-	3.6 % (+)	0.9 %
	-	-	4.1 % (-)	0.8 %	2.4 % (-)	0.9 %
Plateau hennuyo-brabançon	-	-	14.0 % (+)	4.4 %	-	-
	-	-	2.9 % (-)	1.4 %	-	-
Condroz-Fagne-Famenne	11.0 % (+)	4.8 %	-	-	14.8 % (-)	3.9 %
	-	-	-	-	-	-
Flandre sablo-limoneuse	8.6 % (-)	3.3 %	22.1 % (+)	7.6 %	13.6 % (+)	2.6 %
	-	-	5.0 % (-)	2.7 %	-	-
Sillon sambro-mosan	5.4 % (+)	3.5 %	-	-	5.5 % (-)	2.1 %
	-	-	-	-	-	-
Campine	-	-	20.5 % (-)	5.2 %	22.4 % (+)	6.9 %
	-	-	0.6 % (+)	2.8 %	-	-
Gaume	3.3 % (+)	4.0 %	3.7 % (-)	2.7 %	2.7 % (-)	1.6 %
	-	-	-	-	-	-
Belgique	100 %	5.4 %	100 %	3.0 %	100 %	2.6 %

Tableau I.1. Aides à l'interprétation des axes de l'analyse factorielle des correspondances. CTR désigne les contributions à la construction des axes, c'est-à-dire la part de variance de l'axe expliquée par un objet (ou une variable). Cos² désigne le carré du cosinus de la coordonnée d'un objet (ou d'une variable) avec l'axe, mesurant la manière dont cet objet ou cette variable est expliquée par l'axe. Dans le cas présent, les CTR et Cos² correspondent respectivement à la somme des CTR et à la moyenne des Cos² des OGU appartenant à une région.

Le second axe tend à isoler les OGU campinois, les opposant ainsi à ceux de la Flandre sablo-limoneuse (Figures I.13 & I.14). Cette tendance est confirmée dans le Tableau I.1. La Flandre sablo-limoneuse, le Plateau hennuyo-brabançon, et une partie des OGU côtiers s'opposent principalement à la Campine. *Amara infima*, *A. tibialis*, *Bembidion nigricorne*, *Calathus micropterus*, *Carabus clathratus*, *C. nitens*, *Cicindela maritima*, *C. sylvatica*, *Cymindis humeralis*, *C. macularis*, *Harpalus anxius*, *Pterostichus angustatus*, *Trichocellus cognatus* (espèces typiques de la Campine et des habitats sablonneux) s'opposent à *Badister lacertosus*, *Bembidion biguttatum*, *B. clarckii*, *B. genei*, *B. lunulatum* et *Pterostichus strenuus* (espèces de milieux humides, eutrophes et souvent ombragés). Si les différences entre les préférences d'habitat des espèces sont très nettes, cet axe s'explique aussi géographiquement. Il est perpendiculaire au premier axe, allant du sud-ouest au nord-est, traduisant, sur le plan climatique, un passage d'influences atlantiques à des conditions plus continentales.

Le troisième axe est difficilement interprétable graphiquement (Figure I.14). Le Tableau I.1. montre cependant qu'il oppose la région côtière, le Condroz-Fagne-Famenne à la Campine et à une partie de la Flandre sablo-limoneuse. On observe d'un côté de l'axe, *Amara famelica*, *A. infima*, *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus ruficorne*, *Carabus clathratus*, *C. nitens*, *Cicindela sylvatica*, *Cymindis macularis*, *Pterostichus lepidus* et *Trichocellus cognatus* (espèces typiques de la Campine et des habitats sablonneux) et de l'autre côté : *Amara curta*^{*&**}, *Bembidion normannum*^{**}, *Brachinus crepitans*^{*}, *B. explodens*^{*}, *Bradycellus distinctus*^{**}, *Dicheirotichus gustavii*^{**}, *Dyschirius obscurus*^{**}, *Harpalus ardiolatus*^{*&**}, *H. atratus*^{*}, *H. puncticollis*^{*}, *Microlestes maurus*^{*&**}, *Panagaeus bipustulatus*^{*&**}, *Pogonus chalceus*^{**}, *P. litoralis*^{**}, *P. luridipennis*^{**} et *Pterostichus ovoideus*^{*&**} (espèces typiques des habitats calcaires (*) ou des habitats côtiers (**)). Cet axe souligne la singularité de la Campine par rapport à deux régions avec lesquelles, elle a d'autre part des affinités, comme la présence d'habitats xériques.

Enfin, le quatrième axe (Figure I.15) rassemble les OGU et les espèces qui étaient les plus excentriques sur le premier axe (OGU et espèces côtiers et ardennais) et les oppose à ceux situés près du centroïde. Cet axe correspond à la manifestation de l'effet d'arche, produit par le gradient du premier axe.

D'autres analyses ont été effectuées pour vérifier la pertinence de la structure révélée par la simple analyse factorielle des correspondances sur les données brutes. Que ce soit l'analyse factorielle des correspondances avec redressement de l'effet d'arche, l'analyse factorielle des correspondances avec pondération des espèces rares ou une combinaison de ces analyses et d'une matrice de données avec uniquement les OGU caractérisés par plus de 30 espèces, la structure révélée reste identique.

I.2.5. Régions biogéographiques

Comme rappelé dans l'introduction de ce chapitre, la délimitation de domaines ou de régions biogéographiques est une activité préliminaire essentielle en biogéographie causale. Dans le cas présent, c'est la mise en oeuvre de méthodes d'analyses multivariées descriptives qui permettra de définir les unités biogéographiques sur une base quantitative.

I.2.5.1. Première analyse

La séquence d'analyses à réaliser est la même que celle mise en oeuvre pour la recherche des régions géographiques en Belgique (I.1.3). On calcule d'abord une matrice de similarité (indice de JACCARD) entre les OGU, on effectue une analyse en coordonnées

principales de manière à produire 20 axes de coordonnées des OGU. Cette analyse est suivie de la procédure de groupement utilisant la méthode par réallocation *k*-means, sur une centaine de configurations initiales aléatoires.

Comme le montre la Figure I.16 pour *k* égal à deux groupes, aucune structure régionale n'est révélée. Cependant, une comparaison de celle-ci avec la Figure I.10 montre que les OGU sont rassemblés sur base du nombre d'espèces qui les caractérise, et donc probablement de l'hétérogénéité de l'échantillonnage. Les moyennes du nombre d'espèces par carré sont de 94.0 pour le premier groupe (trame plus claire) et de 22.9 pour le second groupe (trame plus foncée). Ces deux moyennes sont significativement différentes. Cette structure ne correspond donc pas à une réelle structure biogéographique.

Comment diminuer alors le rôle de l'hétérogénéité de l'échantillonnage ? Une première solution est de supprimer de l'analyse tous les carrés U.T.M. dont le nombre d'espèces est inférieur à 30. La matrice de données étudiée est réduite à 274 OGU * 376 espèces (soit 23 369 présences); l'élimination des OGU sous-échantillonnés n'entraîne pas la suppression d'espèces rares. Une nouvelle matrice de similarité est calculée, soumise à l'analyse en coordonnées principales et à la procédure de groupement. Cette opération n'a cependant pas réussi à éliminer l'effet de l'hétérogénéité du piégeage, le résultat produit étant très semblable à celui présenté à la Figure I.16. Une autre modification est donc nécessaire.

I.2.5.2. Suppression de l'axe corrélé au nombre d'espèces

Les différences de richesse en espèces entre OGU, mises en évidence par le groupement, sont nécessairement encore sous-jacentes dans les premiers axes de l'ordination. La corrélation entre le nombre d'espèces par carré et leurs coordonnées sur les deux premiers axes est largement significative (axe 1 : $r_{\text{PEARSON}} = 0.66$; $r_{\text{SPEARMAN}} = 0.70$; axe 2 : $r_{\text{PEARSON}} = -0.69$; $r_{\text{SPEARMAN}} = -0.66$; $n = 274$). Afin de diminuer le rôle joué par le nombre d'espèces, on a d'abord choisi de supprimer le premier axe de l'ordination pour effectuer le groupement sur les 19 axes suivants.

L'application de la méthode *k*-means produit une série de groupes cartographiés à la Figure 1.17. Les groupes obtenus montrent cette fois une structure régionale homogène. La première partition oppose les OGU de la Flandre aux OGU wallons, ceux-ci incluant la région bruxelloise. C'est ensuite la Campine ($k = 3$ groupes) et la région côtière ($k = 4$) qui sont révélées. Pour $k = 5$, une large bande comprenant la vallée de la Meuse, le Condroz, la Famenne, la Calestienne et une partie de l'Ardenne est isolée. A l'étape suivante ($k = 6$

groupes), la structure régionale devient plus floue, suite à la création d'une zone couvrant principalement la Picardie, le Brabant wallon et la Hesbaye mais débordant largement dans les régions voisines.

La structure révélée soulève plusieurs interrogations. Elle est en effet partiellement différente de celle que DUFRÈNE & RASMONT (1989) ont obtenue en n'utilisant que les données de distribution de Carabides de DESENDER (1986a-d). Bien que les régions obtenues avec le jeu de données actuel soient beaucoup mieux délimitées, des différences dans la structure générale se manifestent. Par exemple, les OGU urbains ne sont plus liés à la zone calcaire mais à l'Ardenne. La Flandre se subdivisait en deux éléments, l'un atlantique, l'autre central, qui ne sont plus observés.

La suppression du premier axe pourrait soit ne pas avoir complètement écarté la relation avec le nombre d'espèces, car le second y est aussi bien corrélé. De plus, sa suppression pourrait avoir éliminé une part d'information intéressante car il est, comme le second axe, bien corrélé au premier axe de l'analyse factorielle des correspondances (voir le Tableau I.2). Comme on ne maîtrise pas bien l'information éliminée, d'autres analyses sont nécessaires.

I.2.5.3. Comparaisons avec d'autres méthodes

De manière à vérifier la pertinence de la structure, on a effectué une analyse en composantes principales et recommencé la procédure d'analyse avec un autre indice de similarité.

Bien que l'application de l'analyse en composantes principales à une matrice binaire soit déconseillée pour diverses raisons (voir LEGENDRE & LEGENDRE (1984), pages 126 et suivantes), les ordinations des OGU produites sont largement corrélées à celles obtenues avec l'indice de JACCARD (Tableau I.2). L'avantage de l'analyse en composantes principales est de produire, outre les coordonnées des OGU dans le nouvel espace réduit, des vecteurs propres qui permettront d'élucider le rôle que les espèces jouent dans la construction du premier axe des ordinations, si délicat à interpréter.

Le second indice de similarité retenu est une variante de l'indice de SØRENSEN qui donne un poids triple à la double présence (**S₉** de LEGENDRE & LEGENDRE (1984), p. 9). Cet indice est monotone par rapport à celui de JACCARD (**S₇**); on peut déduire la valeur de **S₉** à partir de celle produite par l'indice **S₇** par la formule suivante : $S_9 = (3 * S_7) / (2 * S_7 + 1)$. Les différences entre les deux indices sont plus marquées pour des valeurs de similarité intermédiaire (0.5) que pour les extrêmes (Figure I.18). **S₉** aura donc tendance à déplacer

vers la droite la distribution des valeurs de similarité. Le choix de cet indice se justifie par le poids plus élevé qu'on désire attribuer aux présences d'espèces, l'origine des absences étant, dans notre cas, probablement autant due à des problèmes d'échantillonnage qu'à de réelles absences. Bien que relativement simples, les indices de JACCARD et de SØRENSEN sont, selon HUBALEK (1982), parmi ceux qui se comportent le mieux .

Une manière de comparer les résultats des ordinations est de calculer les corrélations entre les coordonnées des OGU sur les différents axes (Tableau I.2). Le premier axe de l'analyse en composantes principales est bien corrélé à celui obtenu avec l'indice de JACCARD (S_7). On pourra donc utiliser les vecteurs propres de l'ACP et mesurer le rôle de chaque espèce dans l'établissement de l'axe, pour mieux comprendre l'ordination du premier axe produite avec l'indice de JACCARD. On notera cependant la forme en croissant de cette relation, représentée à la Figure I.19.

La distribution des valeurs du premier vecteur propre est très particulière : 97 % des valeurs sont positives. Cette distribution est similaire à celle observée avec des données biométriques où le premier axe montre généralement un effet "taille" très prononcé, traduisant une corrélation commune à toutes les variables mesurées. Cependant, les données traitées dans le cas présent sont binaires. Le seul facteur commun partagé par tous les OGU pourrait être les espèces plus communes, qui par définition, sont largement réparties. La corrélation entre les valeurs des vecteurs propres-espèces et le nombre de carrés occupés est significatif ($r_{\text{PEARSON}} = 0.41$; $r_{\text{SPEARMAN}} = 0.58$; $n = 376$), mais la représentation de la relation montre que les espèces qui contribuent le plus à l'établissement du premier axe de l'ACP sont celles qui occupent de 75 à 150 carrés U.T.M. Dans le cas de données binaires, ce sont effectivement les variables dont la moyenne des présences est proche de 0.5 qui ont la variance la plus élevée⁷ et qui, par conséquent, déterminent prioritairement le premier axe. Le premier axe produit par l'ACP peut donc être considéré comme un artefact, sans information biologique majeure, bien qu'il soit corrélé avec le deuxième axe de l'AFC ($r_{\text{PEARSON}} = 0.387$), axe qui oppose la Campine à la Flandre occidentale.

⁷ La variance d'un vecteur de données binaire aléatoire de longueur donnée N et de moyenne x est égale à $x * N * (1 - x)$, dont le maximum est atteint pour $x = 0.5$

	S ₇				S ₉				Nesp
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	
ACP axe 1	0.737	0.597	0.104	0.042	0.428	0.771	0.301	0.019	0.987
ACP axe 2	0.521	0.650	0.260	0.022	0.701	0.297	0.294	0.033	0.129
ACP axe 3	0.045	0.045	0.085	0.538	0.230	0.046	0.189	0.587	0.006
ACP axe 4	0.245	0.268	0.539	0.230	0.251	0.304	0.345	0.194	0.030
AFC axe 1	0.771	0.502	0.162	0.084	0.924	0.099	0.157	0.046	0.391
AFC axe 2	0.060	0.631	0.629	0.189	0.153	0.763	0.380	0.160	0.181
AFC axe 3	0.035	0.138	0.580	0.516	0.018	0.007	0.700	0.395	0.472
Nesp	0.658	0.688	0.166	0.010	0.324	0.805	0.362	0.065	1.000

Tableau I.2. Corrélations de PEARSON (274 observations) entre les coordonnées des OGU de quatre ordinations : analyse en composantes principales (ACP), analyse factorielle des correspondances (AFC), coordonnées principales avec l'indice de JACCARD (S₇) et la variante de l'indice de SØRENSEN (S₉). Nesp : nombre d'espèces par carré U.T.M. Toutes les corrélations ont été rendues positives car le sens des axes produits par les ordinations est purement arbitraire. Les corrélations supérieures à 0.5 sont imprimées en chiffres gras.

Le tableau révèle que l'indice de JACCARD est presque systématiquement corrélé à deux axes de l'ACP ou de l'AFC, au contraire de la variante de l'indice de SØRENSEN, toujours corrélé à un seul axe. La signification d'une telle distribution de l'information n'a pu être élucidée. L'intérêt de l'indice de SØRENSEN est double. Au niveau conceptuel, il est logique, vu les problèmes liés à l'hétérogénéité de l'échantillonnage, de donner un poids plus important à la double présence. La simple absence est aussi peu informative que la double absence. Ensuite, les résultats produits montrent qu'un seul axe - le deuxième - est corrélé au nombre d'espèces et que les autres apportent une information similaire à ceux de l'AFC. Dès lors, ce sont les coordonnées produites avec la variante de l'indice de SØRENSEN qui ont été choisies pour effectuer la procédure de groupement. Les coordonnées sur le deuxième axe ont cependant été supprimées afin d'éliminer l'artefact produit par l'hétérogénéité de l'échantillonnage.

L'opération consistant à supprimer l'axe le plus corrélé au nombre d'espèces est certainement celle qui a le moins de conséquences. On élimine ainsi une partie de l'information corrélée au nombre d'espèces par carré, pas la totalité. Si on avait choisi d'effectuer la régression du jeu de données par rapport au nombre d'espèces et de travailler à partir des résidus, c'est la totalité de cette information qui aurait disparu. Il est probable qu'une part d'information biologique aurait ainsi été éliminée. On s'attend en effet à ce que certaines régions, plus diversifiées en habitats, soient plus riches que d'autres, écologiquement plus homogènes et moins originales.

Pourquoi ne pas avoir sélectionné les coordonnées des OGU sur les axes de l'analyse factorielle des correspondances ? Deux raisons sont à l'origine de leur rejet. D'une part, le premier axe révèle un gradient très net, qui se traduit nécessairement par un effet d'arche sur des axes d'ordre supérieur, artefact tout aussi gênant que celui produit par le premier axe de l'ACP. D'autre part, les objets de faible masse, mais caractérisés par une forte originalité, sont placés de manière très excentrique sur les axes. C'est le cas par exemple d'OGU caractérisés par quelques espèces dont certaines sont rares, qui, bien qu'ils ne contribuent pas de manière significative aux axes, sont situés aux extrémités de ceux-ci.

I.2.5.4. Analyse retenue

Les coordonnées des OGU sur les vingt premiers axes (sauf le deuxième) de l'analyse en coordonnées principales sont donc soumises à la procédure de groupement k -means. Une première série de groupements sans contraintes spatiales est effectuée à partir de 250 configurations initiales aléatoires. De manière à révéler les formes fortes de la structure géographique, une seconde série de groupements est ensuite réalisée avec contraintes de contiguïté spatiale, à partir de 500 configurations initiales aléatoires. Ne sont admis dans le même groupe que les OGU contigus par les côtés ou par les angles. Toutefois, étant donné la forme de la Belgique et les résultats des groupements géographiques, deux exceptions sont prévues. On a permis aux OGU gaumais de se joindre éventuellement à des OGU de la région Condroz-Fagne-Famenne et trois OGU de la région d'Anvers ont aussi pu se joindre aux OGU du littoral. La contrainte de contiguïté imposée au groupement est une variante des méthodes "Ordination Space Partitioning" où l'utilisateur regroupe les OGU contigus sur base des tendances d'une ordination (voir par exemple ANDERSSON, 1987). Elle évite la part de subjectivité non négligeable qui est nécessaire pour aboutir à des groupes régionalement homogènes avec la méthode O.S.P. D'autres configurations initiales basées sur la structure géographique et des hypothèses de type de répartition ont été testées. Les meilleures solutions, c'est-à-dire celles qui minimisent la variance intragroupe pour une valeur de k , sont présentées aux Figures I.20.a et I.20.b.

Pour $k = 2$ groupes, la Belgique est divisée en deux éléments correspondant à la région flamande et à la région wallonne, la partie méridionale débordant ainsi du sillon sambo-mosan pour occuper la région hennuyère. C'est ensuite pour $k = 3$ que la région campinoise se manifeste, à laquelle il faut ajouter une douzaine d'OGU plus ou moins isolés en Flandre, dans le Hainaut et le Brabant wallon. Un OGU hennuyer, persistera dans tous les groupements sans contraintes de contiguïté spatiale. Il s'agit d'un carré U.T.M. caractérisé par de nombreux affleurements sablonneux et où les espèces montrent de très fortes ressemblances avec celles de la Campine. Ce carré U.T.M. est d'ailleurs au coeur

d'une région parfois désignée comme la "Campine hennuyère" pour ses affinités botaniques remarquables avec la Campine. Pour $k = 4$ groupes, la région wallonne se subdivise en un élément couvrant partiellement la région Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne, une partie de la Lorraine belge et certains OGU hennuyers. Le nouveau groupe obtenu avec contraintes spatiales est beaucoup plus grand, puisqu'il englobe tous les OGU wallons de l'Entre-Sambre-et-Meuse et des OGU flamands. L'étape suivante, $k = 5$, montre des différences majeures entre les groupements avec et sans contraintes spatiales. D'un côté, la région construite au niveau précédent se subdivise en deux éléments, et de l'autre, c'est la région côtière qui se manifeste. Toutefois, plusieurs essais de configurations initiales pour le groupement sans contraintes spatiales ont montré que les différences des sommes de carrés intragroupes entre les deux solutions étaient très ténues. Le groupe présenté à la Figure I.20.b est caractérisé par une somme des carrés intragroupes égale à 17.43, alors que la création d'une zone côtière donne un minimum de 17.44. Pour $k = 6$ et 7, les structures présentées par les deux méthodes de groupement sont semblables. Cependant, les groupes formés sans contraintes commencent à perdre leur structure régionale et s'interpénètrent. Le groupement avec contraintes spatiales est beaucoup plus riche en informations, révélant la grande hétérogénéité de la région hennuyère et de l'est du Brabant wallon.

La distribution des Carabides en Belgique n'est pas aléatoire. Elle est indéniablement corrélée à la structure géographique. Des ensembles d'OGU connexes sont révélés, traduisant l'existence d'une structure régionale. Cette structure biogéographique est évidemment moins structurée que la structure géographique révélée au Chapitre 1, mais néanmoins assez claire. La structure hiérarchique observée géographiquement est partiellement respectée, mais moins évidente suite aux nombreuses réallocations d'OGU.

L'analyse révèle cependant rapidement que mise à part l'existence de régions majeures (la Côte, la plaine de Flandre, la Campine, les régions calcaires (Condroz-Fagne-Famenne et Lorraine belge) et l'Ardenne), la structure zoogéographique reste floue. Il faut se rappeler que la proportion cumulée de variance expliquée par les trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances dépasse à peine les 11 % et que le bruit de fond est donc considérable.

Le groupement avec contraintes de contiguïté spatiale est intéressant pour déceler les noyaux régionaux. La Figure I.21 représente l'évolution des variances intragroupes obtenues avec les deux groupements. Ce n'est qu'à partir de 6 groupes que les différences s'intensifient, tant au niveau de la partition géographique que de l'évolution de la variance intragroupe; les régions obtenues sont d'ailleurs plus difficiles à interpréter.

I.2.6. Aires biogéographiques

La deuxième approche du fichier de répartition est la définition des aires de distribution partagées par les différentes espèces. La procédure est la même que celle qui a permis la détermination des régions biogéographiques. On calcule des similarités entre les espèces, on soumet cette matrice de similarité à une analyse en coordonnées principales et on réalise un groupement sur les coordonnées des espèces dans le nouvel espace réduit. Le coefficient de similarité retenu est celui de JACCARD, comme dans l'analyse précédente, tel que conseillé par LEGENDRE & LEGENDRE (1984). Il semble en effet donner satisfaction dans cette analyse.

I.2.6.1. Analyse brute

La méthode *k*-means est appliquée sur les 20 premiers axes de l'analyse en coordonnées principales (250 configurations initiales au hasard). De manière à visualiser les aires de distribution, on a choisi de calculer pour chaque OGU les fréquences relatives des différents groupes d'espèces obtenus, comme HENGVELD & HOGEWEG (1979). Pour chaque groupe, une carte est réalisée où les fréquences sont représentées par un symbole dont la taille est proportionnelle à celles-ci.

Les coordonnées des espèces sur le premier axe sont largement corrélées au nombre de carrés où elles sont présentes en Belgique ($r_{\text{PEARSON}} = 0.947$; $n = 376$). Pour $k = 2$ groupes, les espèces sont subdivisées en deux lots comprenant, d'une part, les espèces largement réparties (moyenne du nombre de carrés occupés = 129.9) et d'autre part les espèces beaucoup plus rares (moyenne = 19.7). Ensuite, les nouvelles partitions s'établiront à partir de ces deux groupes. On observe, dans l'ordre, les groupes d'espèces suivants (Figure I.22) : les espèces côtières *sensu lato*, les espèces dominant dans la plaine de Flandre, les espèces ardennaises, les espèces de Campine, les espèces des régions calcaires et les espèces côtières *sensu stricto*. Au delà de 8 groupes, les partitions ultérieures ne montrent plus d'effet régional marqué et pourraient être entraînées par la taille de la distribution. La méthode *k*-means semble en effet assez sensible à ce facteur.

Les espèces largement réparties en Belgique sont évidemment présentes partout, mais dominant préférentiellement le long de la frontière française, dans la zone hennuyère, en Hesbaye, en Haute-Ardenne et dans une partie de l'Entre Sambre-et-Meuse. Ces régions sont généralement caractérisées par un faible nombre d'espèces, souvent inférieur à 30, voire à 50. Comme les espèces très largement réparties ont le plus de chances d'être observées lors de récoltes ponctuelles, cette observation est un argument supplémentaire à l'élimination des OGU sous-échantillonnés lors de l'analyse

précédente. Par contre, en Flandre occidentale, les nombres d'espèces observées sont assez élevés, mais principalement dûs à des observations récentes. Comme l'emprise des activités humaines, principalement l'agriculture industrielle, est devenue intense dans cette région, il est probable que les fréquences relatives élevées d'espèces banales soient révélatrices de la disparition généralisée d'habitats naturels et semi-naturels originaux. Le nombre moyen de carrés U.T.M. occupés atteint 177 pour ce groupe formé de 77 espèces, soit près d'un cinquième des espèces belges. Ce groupe comprend : *Abax ater*, *Acupalpus meridianus*, *Agonum assimile*, *A. dorsale*, *A. fuliginosum*, *A. moestum*, *A. muelleri*, *A. obscurum*, *A. ruficorne*, *A. sexpunctatum*, *A. viduum*, *Amara aenea*, *A. communis*, *A. familiaris*, *A. lunicollis*, *A. plebeja*, *A. similata*, *Anisodactylus binotatus*, *Badister bipustulatus*, *Bembidion articulatum*, *B. biguttatum*, *B. bruxellense*, *B. dentellum*, *B. genei*, *B. guttula*, *B. lampros*, *B. lunulatum*, *B. obtusum*, *B. properans*, *B. quadrimaculatum*, *B. tetracolum*, *Bradycellus harpalinus*, *Calathus fuscipes*, *C. melanocephalus*, *Carabus auratus*, *C. cancellatus*, *C. granulatus*, *C. monilis*, *C. nemoralis*, *C. problematicus*, *C. violaceus*, *Cicindela campestris*, *Clivina collaris*, *C. fossor*, *Demetrius atricapillus*, *Dromius linearis*, *Dyschirius globosus*, *Elaphrus cupreus*, *E. riparius*, *Harpalus aeneus*, *H. latus*, *H. rubripes*, *H. rufipes*, *H. tardus*, *Lebia chlorocephala*, *Leistus ferrugineus*, *L. rufescens*, *Loricera pilicornis*, *Nebria brevicollis*, *N. salina*, *Notiophilus biguttatus*, *N. palustris*, *Panagaeus cruxmajor*, *Pterostichus cupreus*, *P. diligens*, *P. madidus*, *P. melanarius*, *P. minor*, *P. niger*, *P. oblongopunctatus*, *P. strenuus*, *P. vernalis*, *P. versicolor*, *Stenolophus teutonius*, *Stomis pumicatus*, *Trechus obtusus* et *Trechus quadristriatus*. Ce sont des espèces généralement qualifiées d'eurytopes, observées dans une large gamme d'habitats (habitats secs, milieux humides, les forêts) ou, dans des habitats largement répartis en Belgique (habitats rudéraux, cultures)⁸.

Les espèces qualifiées de rares (= celles qui occupent en moyenne 8.4 OGU) sont au nombre de 64. La carte ne représente donc pas un type de distribution au sens propre car les similarités entre OGU sont pratiquement nulles. Les espèces rares sont présentes un peu partout en Belgique. Elles dominent cependant dans les périphéries urbaines, dans le Borinage, dans le sud de la Campine, en Haute-Ardenne, dans la région de Rochefort et de Saint-Hubert et en Lorraine belge. L'intensité de l'échantillonnage explique certainement la fréquence d'espèces rares dans les zones urbaines. En Haute-Ardenne, c'est la faible surface des milieux tourbeux oligotrophes et le petit nombre d'espèces typiques qui expliquent que celles-ci (*Agonum ericeti*, *Trechus rivularis* et *T. rubens*) sont observées dans

⁸ Ces commentaires sont établis à partir des valeurs de Khi^2 partiels de la table de contingence croisant les types d'habitat principaux (DESENDER, 1986a-d) et les groupes d'espèces.

cette liste, qui comprend : *Abax carinatus*, *Acupalpus exiguus*, *A. transversalis*, *Agonum dolens*, *A. ericeti*, *A. gracilipes*, *A. lugens*, *A. piceum*, *Amara concinna*, *A. crenata*, *A. fulvipes*, *A. municipalis*, *A. strenua*, *A. tricuspadata*, *Anillus caecus*, *Anisodactylus signatus*, *Badister anomalus*, *B. peltatus*, *Bembidion ascendens*, *B. clarki*, *B. inustum*, *B. litorale*, *B. lunatum*, *B. millerianum*, *B. modestum*, *B. stomoides*, *B. velox*, *Bradycellus collaris*, *Calosoma auropunctatum*, *C. reticulatum*, *Carabus glabratus*, *C. irregularis*, *Chlaenius sulcicollis*, *C. tristis*, *Cicindela silvicola*, *Dromius fenestratus*, *D. longiceps*, *D. meridionalis*, *D. sigma*, *Dyschirius intermedius*, *D. laeviusculus*, *D. nitidus*, *D. semistriatus*, *Elaphrus aureus*, *Harpalus calceatus*, *H. luteicornis*, *H. melleti*, *H. obscurus*, *H. schaubergerianus*, *H. signaticornis*, *Lebia marginata*, *Licinus depressus*, *L. hoffmannseggi*, *L. punctatulus*, *L. silphoides*, *Notiophilus aestuans*, *N. quadripunctatus*, *Perigona nigriceps*, *Pterostichus aethiops*, *P. punctulatus*, *Somotrichus elevatus*, *Tachyta nana*, *Trechus rivularis* et *T. rubens*.

Le groupe d'espèces suivant est composé d'espèces à dominance côtière, mais aussi présentes dans les habitats xériques d'autres régions belges comme la Campine, le Brabant et la Lorraine belge. Ce groupe d'espèces est composé d'*Amara convexiuscula*, *A. lucida*, *Bembidion aeneum*, *B. argenteolum*, *B. bipunctatum*, *B. fumigatum*, *B. iricolor*, *B. laterale*, *B. maritimum*, *B. minimum*, *B. normannum*, *B. tenellum*, *Bradycellus csikii*, *Calathus mollis*, *Cicindela maritima*, *Dromius monostigma*, *Dicheirotichus gustavii*, *D. obsoletus*, *Dromius notatus*, *D. salinus*, *Harpalus attenuatus*, *H. serripes*, *H. servus*, *Masoreus wetterhalli*, *Pogonus chalceus*, *Pterostichus macer* et *Tachys scutellaris*. Ce sont principalement des espèces typiques des dunes et des marais salants.

Le quatrième ensemble d'espèces prédomine dans la plaine de Flandre et la partie occidentale de la Campine. Ce groupe comprend : *Amara brunnipes*, *Acupalpus consputus*, *A. dorsalis*, *A. dubius*, *A. flavicollis*, *Agonum gracile*, *A. marginatum*, *A. nigrum*, *A. thoreyi*, *Amara anthobia*, *A. apricaria*, *A. bifrons*, *A. consularis*, *A. fulva*, *A. spreata*, *Badister dilatatus*, *B. lacertosus*, *B. sodalis*, *B. unipustulatus*, *Bembidion assimile*, *B. doris*, *B. femoratum*, *B. gilvipes*, *B. harpaloides*, *B. octomaculatum*, *B. quinquestriatum*, *B. semipunctatum*, *B. varium*, *B. sharpi*, *Bradycellus verbasci*, *Broscus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *C. erratus*, *C. erythroderus*, *C. piceus*, *Chlaenius vestitus*, *Cicindela hybrida*, *Dromius imperialis*, *D. agilis*, *D. melanocephalus*, *D. quadrimaculatus*, *D. quadrinotatus*, *Dyschirius aeneus*, *D. luedersi*, *D. politus*, *D. thoracicus*, *Elaphrus uliginosus*, *Harpalus anxius*, *H. distinguendus*, *H. griseus*, *H. rufibarbis*, *Leistus fulvibarbis*, *L. rufomarginatus*, *Metabletus foveatus*, *M. truncatellus*, *Notiophilus aquaticus*, *N. rufipes*, *N. substriatus*, *Odacantha melanura*, *Omophron limbatum*, *Oodes helopioides*, *Pristonychus terricola*, *Pterostichus anthracinus*, *P. gracilis*, *P. lepidus*, *Stenolophus mixtus*, *S. skrimshiranus*, *Synuchus nivalis*, *Trechus discus*, *T. micros* et *Trichocellus placidus*. Il inclut des

espèces de marais et des espèces rivulaires, mais aussi des espèces de milieux secs et sablonneux.

Ce groupe d'espèces de plaine s'oppose certainement aux espèces de la région méridionale, d'altitude plus élevée. *Abax ovalis*, *A. parallelus*, *Agonum livens*, *A. micans*, *A. scitulum*, *A. viridicupreum*, *Amara aulica*, *A. convexior*, *A. curta*, *A. equestris*, *A. eurynota*, *A. montivaga*, *A. ovata*, *Bembidion decorum*, *B. nitidulum*, *B. obliquum*, *B. quadripustulatum*, *B. stephensi*, *B. tibiale*, *B. unicolor*, *Brachinus crepitans*, *Calosoma inquisitor*, *Carabus arvensis*, *C. auronitens*, *C. convexus*, *C. coriaceus*, *C. intricatus*, *Chlaenius nigricornis*, *C. nitidulus*, *Cychnus attenuatus*, *C. caraboides*, *Diachromus germanus*, *Harpalus puncticeps*, *H. quadripunctatus*, *H. rufitarsis*, *Leistus piceus*, *L. spinibarbis*, *Molops piceus*, *Olistophus rotundatus*, *Panagaeus bipustulatus*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus cristatus*, *Trechus secalis*, *Trichotichnus laevicollis*, *T. nitens* et *Zabrus tenebrioides* forment ce groupe d'espèces ardennaises, où les espèces forestières dominent (17 espèces).

Les espèces dominantes en Campine ne sont pas exclusives; elles occupent aussi les autres régions caractérisées par des affleurements sablonneux (région côtière, le Brabant wallon, la Lorraine belge) ou la présence de landes (Ardenne). Ce groupe est composé de 35 espèces : *Agonum versutum*, *Amara famelica*, *A. infima*, *A. kulti*, *A. praetermissa*, *A. quenseli*, *A. tibialis*, *Anisodactylus nemorivagus*, *Bembidion humerale*, *B. nigricorne*, *Blethisa multipunctata*, *Bradycellus ruficollis*, *Calathus micropterus*, *Calosoma sycophanta*, *Carabus clathratus*, *C. nitens*, *C. sylvatica*, *Cymindis humeralis*, *C. macularis*, *C. vaporariorum*, *Dromius angustatus*, *H. autumnalis*, *H. flavescens*, *H. froelichi*, *H. fuliginosus*, *H. modestus*, *H. neglectus*, *H. smaragdinus*, *H. vernalis*, *Microlestes minutulus*, *Notiophilus germinyi*, *Pterostichus angustatus*, *P. aterrimus*, *P. kugelanni* et *Trichocellus cognatus*.

Le septième groupe à se manifester rassemble des espèces qui dominent dans les régions calcaires mais sont aussi largement présentes ailleurs, dans les régions caractérisées notamment par des habitats xériques. La liste d'espèces, composées d' *Amara cursitans*, *A. nitida*, *Bembidion atrocoeruleum*, *B. elongatum*, *B. fluviatile*, *B. milleri*, *B. monticola*, *B. prasinum*, *B. punctulatum*, *B. testaceum*, *Brachinus explodens*, *B. sclopeta*, *Callistus lunatus*, *Chlaenius variegatus*, *Cicindela germanica*, *Cymindis axillaris*, *Dromius angustus*, *Harpalus ardiosacus*, *H. atratus*, *H. azureus*, *H. cordatus*, *H. dimidiatus*, *H. honestus*, *H. parallelus*, *H. punctatulus*, *H. puncticollis*, *H. rupicola*, *H. sabulicola*, *H. tenebrosus*, *Lebia cruxminor*, *L. cyanocephala*, *Lionychus quadrillum*, *Microlestes maurus*, *Parophonus maculicornis*, *Perileptus areolatus*, *Pterostichus ovoideus*, *Sphodrus leucophthalmus*, *Tachys bistratus*, *T. bisulcatus*, *T. micros*, *T. parvulus*, *T. quadrisignatus* et *Thalassophilus longicornis*, montre toutefois qu'outre

18 espèces typiques de pelouses calcaires, 12 sont des espèces des bords des eaux courantes.

Enfin, le dernier groupe révélé au niveau $k = 8$ est formé par 13 espèces presque exclusives de la région côtière : *Anisodactylus poeciloides*, *Bembidion ephippium*, *B. pallidipenne*, *Bradycellus distinctus*, *Dyschirius chalceus*, *D. extensus*, *D. impunctipennis*, *D. obscurus*, *Harpalus melancholicus*, *Nebria livida*, *Pogonus litoralis*, *P. luridipennis* et *Pterostichus longicollis*. Ces espèces, typiques des marais salants, des plages et des slikkes, occupent un nombre moyen de carrés inférieur à celui des espèces rares, mais la régularité de leur distribution leur permet d'être isolées.

Les aires de distribution sont assez claires. Elles montrent des types bien tranchés, mais qui se superposent largement. Ces résultats ressemblent à ce qu'on obtenu HENGEVELD & HOGEWEG (1979) pour les Carabides des Pays-Bas. Ces types de distribution révèlent des influences régionales similaires à celles indiquées par la recherche de zones zoogéographiques. Toutefois, l'intensité de la superposition des types de distribution est à l'origine de la difficulté d'obtenir des régions zoogéographiques caractérisées par des frontières assez nettes.

I.2.6.2. Analyse sans l'axe corrélé à l'étendue des distributions

L'étendue des distributions est moins dépendante de l'intensité de l'échantillonnage que le nombre d'espèces par carré U.T.M. Toutefois, les espèces largement répandues ont plus de chances d'être observées que les espèces rares ou très sténotopes. Comme seul le premier axe est corrélé à la taille des distributions, on peut l'éliminer et éviter d'avoir recours à d'autres méthodes comme dans la section I.2.5.2.

Si on élimine le premier axe, fortement corrélé à la taille de la distribution, on observe *grosso modo* les mêmes types de distribution. La première subdivision oppose les espèces de plaine aux espèces ardennaises. Ensuite, un groupe hétéroclite d'espèces rares et répandues apparaît. Celles-ci ne sont décrites que par le premier axe et leur similarité ne s'explique que par la grande proximité de leurs coordonnées sur les 19 autres axes, très proches du centroïde, traduisant l'absence d'une affinité régionale.

La suppression du premier axe est toutefois à l'origine de la révélation d'affinités régionales pour des espèces classées dans les groupes des espèces répandues lors de l'analyse de la section précédente. *Abax ater*, *Bembidion bruxellense*, *Carabus cancellatus*, *C. nemoralis*, *C. problematicus*, *C. violaceus*, *Cicindela campestris*, *Harpalus latus*, *Lebia chlorocephala*, *Pterostichus madidus*, *P. oblongopunctatus* et *P. versicolor* sont associés aux

espèces ardennaises; *Acupalpus meridianus*, *Bembidion genei*, *B. guttula*, *B. lunulatum*, *B. obtusum*, *Clivina collaris*, *Demetrias atricapillus*, *Dromius linearis*, *Elaphrus riparius* et *Stomis pumicatus* le sont aux espèces de plaine; *Agonum sexpunctatum*, *Harpalus tardus* et *Nebria salina* aux espèces de Campine et *Harpalus rubripes* et *Panagaeus cruxmajor* aux espèces des régions calcaires. C'est aussi le cas pour des espèces appartenant aux groupes des espèces rares qui sont maintenant associées aux espèces ardennaises (*Agonum ericeti*, *Bradycellus collaris*, *Dromius fenestratus*, *Perigona nigriceps*, *Pterostichus aethiops* et *Trechus rubens*) ou aux espèces de plaine (*Agonum piceum*, *Badister anomalus*, *Dromius meridionalis* et *Notiophilus quadripunctatus*). Le nouveau groupe ardennais obtenu est épuré d'une série d'espèces associées aux régions calcaires (*Agonum viridicupreum*, *Amara convexior*, *A. curta*, *A. equestris*, *A. eurynota*, *A. ovata*, *Bembidion decorum*, *B. quadripustulatum*, *Brachinus crepitans*, *Calosoma inquisitor*, *Chlaenius nitidulus*, *Harpalus puncticeps*, *Panagaeus bipustulatus* et *Zabrus tenebrioides*). Enfin, une série d'espèces placées dans le groupe des espèces de plaine est maintenant associée aux espèces de Campine. Il s'agit d'*Agonum gracile*, *Amara consularis*, *A. fulva*, *Broscus cephalotes*, *Calathus ambiguus*, *C. erratus*, *C. erythroderus*, *Cicindela hybrida*, *Dromius agilis*, *Harpalus anxius*, *H. distinguendus*, *H. griseus*, *Metabletus foveatus*, *Notiophilus aquaticus*, *N. rufipes*, *Omophron limbatum*, *Pristonychus terricola* et *Pterostichus lepidus*. Les deux groupes d'espèces côtières ne montrent que des changements mineurs.

La lecture de cet inventaire exhaustif des permutations révèle que la partition produite par l'analyse réalisée en supprimant le premier axe renforce les caractéristiques écologiques ou les préférences d'habitats des groupes formés, au détriment de l'homogénéité de la taille des aires de distribution. Cet inventaire est aussi révélateur du chevauchement partiel de certaines espèces entre notamment les groupes "ardennais-calcaire" et "plaine de Flandre-Campine".

I.2.6.3. Groupement retenu

Les deux groupements apportent une information complémentaire : le second renforce les caractéristiques écologiques alors que l'intérêt du premier est de répartir les espèces sans affinités écologiques ou régionales marquées dans deux groupes, celui des espèces rares et celui des espèces largement répandues. On a choisi de combiner les résultats produits par les deux groupements. D'une part, les groupes d'espèces montrant des affinités régionales manifestes sont basées sur le second groupement, excluant l'information associée au premier axe. D'autre part, les espèces non classées sont réparties en deux groupes, l'un caractérisé par les espèces largement répandues (nombre de carrés occupés > 123), l'autre par les espèces rares (nombre de carrés occupés < 25). La liste complète figure à l'Annexe I.2. Cette opération se justifie d'autant plus qu'un groupement

par la méthode *k*-means des espèces appartenant uniquement aux six groupes à affinités régionales produit exactement la même partition, sans aucune réallocation.

La Figure I.23 présente la distribution des nouveaux groupes d'espèces en Belgique. Par rapport à la figure précédente, les différences sont minimes. On notera toutefois que la Campine a gagné un nombre élevé d'espèces, à l'origine de sa meilleure représentation régionale. C'est aussi le cas des régions calcaires. Les gains en espèces se sont essentiellement réalisés au détriment du groupe d'espèces largement répandues, qui est passé de 77 à 49 espèces. De plus, bien que le nombre d'espèces ardennaises soit resté pratiquement identique, la carte montre des différences qui vont dans le sens d'un recentrage de la distribution sur l'Ardenne et la Haute-Ardenne. Ces résultats confirment l'impression laissée par les réallocations d'espèces. Ce groupement renforce l'homogénéité écologique des groupes formés, au détriment des similarités de la taille des distributions.

Les nouveaux groupes formés semblent fort homogènes. Toutefois, comme il a déjà été mentionné, certaines espèces se caractérisent par des affinités avec plusieurs groupes. Afin d'évaluer ces relations, on a calculé les distances euclidiennes entre chaque espèce et les différents centroïdes des groupes, en se basant sur les axes produits par l'analyse en coordonnées principales. Au vu de l'information apportée par le premier axe, celui-ci a été exclu, ainsi que les groupes d'espèces basés uniquement sur la taille de la distribution. On détecte ainsi, parmi la liste des espèces d'un groupe, celles qui forment la base de la structure, et qui seront plus souvent associées dans les solutions *k*-means, car quelle que soit la méthode utilisée, c'est toujours la même information régionale qui est révélée. De plus, on remarque que certains groupes sont plus rapidement contaminés par des espèces appartenant à d'autres groupes. Par exemple, deux espèces des régions calcaires (*Amara convexior* et *Harpalus rubripes*) viennent s'immiscer rapidement parmi les espèces ardennaises. Le groupe des espèces côtières *sensu stricto* est inclus dans une sphère multidimensionnelle parfaite, puisque toutes les espèces qui le composent sont les plus proches du centroïde. L'ensemble des résultats des trois classifications est synthétisé dans l'Annexe 2.

I.2.7. Discussion

L'analyse en mode *Q* (entre OGU = recherche de régions biogéographiques) et en mode *R* (entre espèces = recherche de types de distribution) de la matrice de distribution des Carabides en Belgique est riche en information. Bien que la structure biogéographique ne soit pas aussi claire que la structure géographique, des tendances très nettes sont révélées. Cinq régions biogéographiques sont clairement délimitées : la Côte, la plaine de

Flandre, la Campine, les régions calcaires (Condroz-Fagne-Famenne et Gaume) et l'Ardenne.

Chacune des régions révélées par les analyses est caractérisée par un ensemble d'espèces qui y dominent parfois largement. Cependant, ces espèces ne sont pas exclusives d'une région et leur distribution déborde largement sur les régions voisines. Les distributions semblent étroitement en relation avec la répartition des habitats. A chaque élément régional révélé correspond localement un ou plusieurs types d'habitat particuliers. La Côte est évidemment caractérisée par des espèces dunaires et de marais salants. En Campine, se sont les habitats sablonneux, particulièrement les landes, qui sont à l'origine de sa singularité. Les habitats forestiers dominent en Ardenne. Les régions calcaires sont caractérisées par les pelouses calcaires et des milieux analogues, mais aussi par des habitats rivulaires particuliers, mis en évidence par la liste des espèces prédominant dans cette région. Dans la plaine de Flandre, ce sont surtout des habitats humides (marais, roselières, bords de rivières, ...) qui sont révélés.

Il est remarquable que tous ces habitats soient des milieux naturels ou semi-naturels. Les espèces de milieux où les activités humaines sont intenses, comme les prairies ou les cultures, sont pourtant nombreuses. Cependant, ces espèces sont caractérisées par une très large répartition en Belgique, pratiquement uniforme, et sont rassemblées dans le groupe des espèces largement répandues. Ce qui semble s'observer à l'échelle régionale se confirme localement. DUFRÈNE & MERCATORIS (en préparation) montrent par exemple que les différences spécifiques entre des prairies de Flandre, du Brabant wallon et de Haute-Ardenne ne sont pas plus grandes que les différences entre les prairies d'une même région. Ces espèces sont aussi les plus fréquentes. Le groupe des 49 espèces largement répandues forme en moyenne plus de 40 % des effectifs des carrés U.T.M., avec, dans certaines régions, une dominance assez marquée (voir les Figures I.22 et I.23).

La concordance avec la subdivision phytogéographique de la Belgique proposée par les botanistes (DE LANGHE *et al.*, 1978) est assez bonne. Le découpage phytogéographique apparaît cependant beaucoup plus précis que ce qu'on obtient sur base de la distribution des Carabides, ce qui soulève le problème de la pertinence des frontières biogéographiques ainsi définies. Sont-elles des zones de rupture nettes ou sont-elles plutôt graduelles ? HENGEVELD & HOGEWEG (1979) optent résolument pour la seconde hypothèse, mais il s'agit probablement d'un cas particulier lié à la physionomie des Pays-Bas. Il est aussi tout à fait plausible qu'une frontière puisse être très nette à un endroit et plus diffuse à un autre, compte tenu de caractéristiques topographiques locales.

Une région biogéographique, à laquelle botanistes (GALOUX, 1967; VAN COTTHEM, 1971) et entomologistes (JEUNIAUX, 1989) font souvent référence, n'apparaît cependant dans aucune des analyses biogéographiques réalisées dans ce travail. Il s'agit du district de la Haute-Ardenne⁹, localisé sur les hauts-plateaux ardennais d'altitude supérieure à 550 m. L'origine de cette absence réside simplement dans le très faible nombre d'espèces de Carabides limitées à cette région. Seules *Agonum ericeti* et *Trechus rivularis* montrent une distribution révélant des affinités nettes avec cette région, ce qui n'est pas le cas des Élatérides, où sur les 94 espèces répertoriées en 1989, six ont une distribution au moins partiellement limitée à la Haute-Ardenne (JEUNIAUX, 1989). On notera que, comme pour les Élatérides et de nombreux autres groupes (Odonates, Syrphes, ...), plusieurs espèces présentes sur les hauts-plateaux sont aussi présentes dans certains sites de Campine.

Les différentes régions isolées par l'analyse biogéographique semblent d'abord définies par des facteurs édaphiques. C'est aussi ce que constatent HENGVELD & HOGEWEG (1979) pour les Carabides des Pays-Bas, mais que conteste, par contre, HENGVELD (1985). Ce point sera développé dans la partie consacrée aux facteurs de répartition régionaux.

La typologie obtenue en Belgique est beaucoup plus claire que celle que HENGVELD & HOGEWEG (1979) ont obtenue pour les Pays-Bas. Plusieurs raisons sont à l'origine de ces différences. Il y a d'abord la physionomie du paysage, qui en Belgique, est beaucoup plus diversifié qu'aux Pays-Bas. Dans ce dernier pays, plus de 95 % du territoire sont situés à une altitude inférieure à 100 m, les terrains les plus anciens datent du Crétacé et sont localisés à l'extrême sud du pays. En outre, la diversité paysagère s'organise en Belgique le long d'un gradient topographique bien structuré, avec des frontières biogéographiques potentielles marquées, ce qui ne semble pas être le cas aux Pays-Bas, où une structure en mosaïque semble dominer.

Une seconde raison est liée au choix des méthodes d'analyses descriptives. HENGVELD & HOGEWEG (1979) ont utilisé une méthode agglomérative basée sur le critère de WARD. Bien que ces auteurs soient discrets sur la manière dont ils ont procédé, ils ont apparemment tenu compte des doubles-absences; les différences d'échantillonnage entre les OGU ont certainement eu beaucoup de poids. L'un des groupes rassemble d'ailleurs l'ensemble des carrés sous-échantillonnés; il est très probable que parmi les autres groupes, il y en ait au moins un qui rassemble les carrés très riches en espèces. On a

⁹ La Haute-Ardenne n'est pas considérée comme un district, ni même un sous-district par TOURNAY (1968).

montré, dans le cas présent, le rôle que jouait les différences de nombre de présences, que se soit en mode *Q* ou en mode *R*. C'est volontairement que les différentes solutions obtenues ont été présentées en détail.

Comme le soulignent HENGEVELD & HOGEWEG (1979), le choix d'un groupement ou d'un niveau de groupement n'est pas statistique, mais sémantique. Chaque méthode privilégie un aspect de la structure de l'ensemble de données; il est indispensable d'en essayer plusieurs si on veut cerner au mieux la structure biologique principale (GAUCH, 1982; BIRKS, 1987; LEGENDRE & LEGENDRE, 1984). Il n'existe pas de critères de choix non-ambigus (voir la revue de DALE, 1988), mais un des critères généralement accepté est la répétitivité et la robustesse d'une structure biologiquement interprétable, quelle que soit la méthode utilisée. Les différences observées dans le comportement de l'indice de JACCARD selon le mode *Q* ou le mode *R* sont un exemple des variations auxquelles l'analyste doit s'attendre. Il est très probable que l'origine de ces différences soit en relation avec la distribution des données, très différente selon le mode *Q* (Figure I.9) ou le mode *R* (Figure I.12).

Dans la séquence élaborée pour l'analyse biogéographique de la Belgique, la réduction du nombre de descripteurs par la mise en oeuvre d'une ordination est certainement une étape essentielle, qui privilégie les grandes tendances biogéographiques au détriment de structures plus locales. Il est probable qu'HENGEVELD & HOGEWEG (1979) auraient obtenu des résultats plus convaincants si une méthode similaire avait été mise en oeuvre.

I.2.8. Conclusions

L'analyse de la distribution des Carabides en Belgique a permis de reconnaître une structure similaire à celle révélée lors de l'analyse des facteurs écologiques potentiels. On observe aussi une hiérarchie parmi les frontières mises en évidence, mais celles-ci sont beaucoup moins nettes; les groupes régionaux ne sont plus complètement connexes. Cette analyse confirme le rôle du sillon sambro-mosan comme première frontière biogéographique, bien que celle-ci s'écarte de la Sambre dans sa partie amont. Cinq régions biogéographiques principales sont révélées : la Côte, la plaine de Flandre, la Campine, les régions calcaires (Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne et Gaume) et l'Ardenne.

Les types de distribution confirment l'existence de ces cinq pôles. Il faut y ajouter deux groupes d'espèces sans affinités régionales marquées, soit parce qu'elles sont très répandues, soit parce qu'elles sont très rares. Parmi les espèces côtières, l'analyse discerne

rapidement les espèces strictement côtières de celles qui occupent aussi d'autres régions sablonneuses en Belgique.

L'un des objectifs de ce chapitre était de montrer le rôle que des analyses descriptives multivariées pouvait jouer en biogéographie. Les résultats sont très révélateurs, même avec un ensemble de données *a priori* assez hétérogènes. Toutefois, on peut s'étonner de la relative rareté d'analyses de ce type dans la littérature, alors que les méthodes d'analyses, les logiciels et les supports informatiques se sont largement démocratisés. Cette rareté est probablement liée à la difficulté de construire un jeu de données le plus exhaustif possible et au travail que cela nécessite.

Comme le soulignent BIRKS (1987), KREBS (1989), WIENS (1989) et bien d'autres, aucune analyse ne peut révéler plus d'informations biologiques que celles qui sont réellement présentes dans l'ensemble de données utilisées. Le facteur limitant actuellement les analyses biogéographiques à large échelle n'est pas l'absence de méthodes numériques sophistiquées, mais plutôt la rareté d'ensembles de données suffisamment complets. C'est donc plutôt la rareté et le manque de naturalistes ou d'enquêtes suffisamment larges et coordonnées qui sont le facteur limitant actuel de la biogéographie.

Chapitre 3. Facteurs régionaux de répartition

I.3.1. Introduction

Si les analyses purement descriptives de la structure zoogéographique de la distribution des Carabides en Belgique ont déjà permis d'indiquer les facteurs qui pourraient en être responsables, d'autres analyses multivariées quantitatives permettent d'évaluer cette relation et de quantifier le rôle joué par les différents facteurs potentiels.

Souvent, les facteurs de répartition sont recherchés en superposant aux cartes de distribution d'espèces des transparents figurant les facteurs de distribution potentiels (voir par exemple KELLER, 1979; ROOT, 1988). On dispose actuellement de modèles mathématiques et de logiciels qui évaluent quantitativement les relations entre un type de distribution et des facteurs écologiques. Leur application à la biogéographie régionale n'est pas encore répandue (BIRKS, 1987) mais devrait s'étendre rapidement, notamment grâce aux développements et à la vulgarisation de systèmes d'informations géographiques analytiques (S.I.G.). Deux exemples récents (WALKER, 1990; HILL, 1991) ont montré les possibilités d'une démarche analytique la plus objective possible.

I.3.2. Méthodes d'analyse

La méthode a été présentée dans l'introduction générale. On comparera la matrice de distribution des Carabides à celles des facteurs écologiques et des coordonnées géographiques grâce à deux méthodes : l'analyse canonique des correspondances (TER BRAAK, 1986) et les tests de MANTEL (MANTEL, 1967). L'analyse sera d'abord effectuée avec des matrices explicatives complètes, comprenant toutes les variables écologiques originales, puis avec des matrices explicatives réduites aux coordonnées des carrés U.T.M. sur les axes principaux d'ordination.

I.3.3. Matrices originales des facteurs de répartition

Le rôle de cinq matrices explicatives a été évalué. La première ($XY = 9$ variables) est formée des coordonnées géographiques des stations, auxquelles on a ajouté les produits réciproques jusqu'à la puissance cubique (X^2 , XY , Y^2 , X^2Y , XY^2 , X^3 et Y^3) de manière à tenir compte des différentes expressions possibles de l'autocorrélation spatiale (LEGENDRE, 1990; LEGENDRE, sous presse). On pourrait encore ajouter d'autres produits croisés, mais, généralement, le gain d'information obtenu est négligeable. Trois autres matrices correspondent aux facteurs écologiques étudiés dans le premier chapitre, à savoir les classes d'altitude (altitude = 14 variables), les classes de facteurs climatiques (Climat = 47

variables) et celles des facteurs édaphiques (Sol = 48 variables). La dernière matrice (ECO = 109 variables) est simplement formée de la juxtaposition des trois précédentes.

Les résultats sont présentés en deux tableaux. Le Tableau I.3 concerne la mesure de la relation entre deux matrices. Il s'agit simplement d'évaluer la proportion de variance du fichier de distribution des Carabides qui est expliquée par les facteurs écologiques et les coordonnées géographiques. Ensuite, on mesurera cette relation sous contraintes, c'est-à-dire en éliminant de cette relation l'information qui est partagée avec une troisième matrice appelée le fichier de covariables (Tableau I.4.).

Matrice A	Matrice B	R^2	$R^2_{\text{ajusté}}$	r_{Mantel}	R^2 permutations
Altitude	XY	54.13 %	?	0.476	-
Sol	XY	40.15 %	27.87 %	0.564	-
Climat	Altitude	34.04 %	8.82 %	0.622	-
	XY	41.29 %	28.93 %	0.503	-
ECO	Altitude	48.90 %	28.77 %	0.696	-
	XY	41.52 %	36.84 %	0.592	-
Carabides	Altitude	15.02 %	10.77 %	0.282	5.41% ± 0.57%
	XY	14.71 %	12.14 %	0.338	3.44% ± 0.33%
	Climat	28.40 %	13.88 %	0.268	18.02% ± 0.90%
	Sol	30.36 %	15.88 %	0.322	18.33% ± 1.14%
	Climat+Sol	47.08 %	19.29 %	-	-
	ECO	51.79 %	20.23 %	0.332	41.07% ± 1.33%

Tableau I.3. Synthèse des proportions de variance expliquée entre deux matrices de données. XY désigne la matrice de coordonnées spatiales, ECO est la matrice comprenant les facteurs climatiques (Climat), les facteurs édaphiques (Sol) et les 14 classes d'altitude. Les R^2 et $R^2_{\text{ajusté}}$ sont obtenus à partir des résultats produits par *CANOCO*, le r_{Mantel} est la forme normalisée de la statistique Z de Mantel, qui est équivalente au calcul d'un coefficient de corrélation. " R^2 permutations" représente la moyenne et l'intervalle de confiance (5 %) des R^2 obtenus en permutant aléatoirement 500 fois les stations de la matrices de variables écologiques. Aucune des valeurs de R^2 établies sur ces matrices n'a produit une valeur plus grande que le R^2 original.

On cherchera, par exemple, à évaluer la proportion de variance du fichier de distribution des Carabides qui est expliquée par les facteurs écologiques, en éliminant soit le rôle de l'autocorrélation spatiale, soit l'information commune avec l'altitude. On révèle ainsi la part de variance expliquée qui est uniquement due aux facteurs écologiques et non pas à un autre facteur auquel Carabides et variables écologiques sont corrélés. Le rôle de ces covariables géographiques est d'évaluer la part de la structure commune à tous les fichiers dont l'origine est uniquement spatiale. Deux variables biogéographiques peuvent apparaître fortement corrélées et être en réalité indépendantes, l'origine de la corrélation étant simplement due à une relation de proximité (voir LEGENDRE, sous presse).

Avant de mesurer l'importance des facteurs écologiques retenus dans la répartition des Carabides, il est intéressant de mesurer les relations entre les différents facteurs de répartition (Tableau I.3). Les facteurs climatiques sont aussi fortement corrélés à l'espace ($R^2_{\text{ajusté}} = 28.93 \%$) qu'à l'altitude ($R^2_{\text{ajusté}} = 28.77 \%$). L'interaction espace - altitude - facteurs climatiques représente près d'un tiers de la variance des facteurs climatiques, ce qui est assez important (Tableau I.4 : $A*B*C = 32.66\%$). Par contre, les facteurs édaphiques sont mieux expliqués par la structure spatiale (Tableau I.3 : $R^2_{\text{ajusté}} = 27.87 \%$) que par l'altitude ($R^2_{\text{ajusté}} = 8.82 \%$). Les facteurs édaphiques sont aussi globalement plus indépendants de l'altitude et de l'espace (Tableau I.4 : $R^2_{\text{ajusté}} = 9.76 \%$) que les facteurs climatiques ($R^2_{\text{ajusté}} = 18.50 \%$).

Matrice A	Matrice B	Matrice C	A*B/C	A*C/B	A*B*C	R^2	$R^2_{\text{ajusté}}$	r_{Mantel}	Prob(t)
Sol	Altitude	XY	11.87 %	17.69 %	22.16 %	52.00 %	9.76%	0.487	= 0.001
Climat	Altitude	XY	16.25 %	8.58 %	32.66%	57.48 %	18.50%	0.601	= 0.001
Carabides	Altitude	XY	7.04 %	6.77 %	7.97 %	21.78 %	14.93 %	0.146	= 0.001
		Sol	XY	20.19 %	4.50 %	10.18 %	34.87 %	18.06 %	0.169
	Climat	Altitude	20.65 %	5.27 %	9.71 %	35.63 %	17.12 %	0.195	= 0.001
		XY	19.29 %	5.51 %	9.11 %	33.91 %	17.22 %	0.120	= 0.001
		Altitude	19.35 %	5.94 %	9.04 %	34.33 %	15.84 %	0.104	= 0.001
	Climat+Sol	Sol	17.35 %	18.72 %	11.04 %	47.11 %	19.34 %	0.085	= 0.001
		XY	36.07 %	3.70 %	11.01 %	50.78 %	20.97 %	-	-
		Altitude	36.80 %	4.74 %	10.28 %	51.82 %	20.28 %	-	-
		ECO	XY	40.51 %	3.40 %	11.28 %	55.19 %	21.58 %	0.174

Tableau I.4. Synthèse des proportions de variance expliquée entre trois matrices de données. Seuls les modèles les plus probables sont présentés. XY désigne la matrice de coordonnées spatiales, ECO est la matrice comprenant les facteurs climatiques (Climat), les facteurs édaphiques (Sol) et les 14 classes d'altitude. Dans ce cas, le R^2 est la somme des trois colonnes précédentes. Il correspond à la variance de A expliquée par les matrices B et C. Voir la légende du tableau précédent pour des détails complémentaires.

Pour les Carabides, les proportions de variance expliquée, exprimées par les $R^2_{\text{ajustés}}$ sont relativement faibles. Au mieux, obtient-on 20.23 % pour l'ensemble des facteurs écologiques (climat, sol, altitude dans le Tableau I.3). Cependant, cette valeur doit être comparée aux résultats basés sur des matrices aléatoires. Le rôle de l'altitude dépasse à peine 10 % de variance, comme celui de la structure spatiale. Leur interaction est cependant aussi importante que l'information apportée par chacun d'eux (altitude = 7.04 %, espace = 6.77 %, interaction = 7.97 %). En général, ces deux facteurs interagissent avec les facteurs climatiques et édaphiques pour environ 10 % ($A*B*C$). Quand ils sont en covariables, ils provoquent une diminution de variance d'environ 15 % ($R^2 - A*B/C$ du Tableau I.4.). Les facteurs édaphiques expliquent aussi bien la répartition des Carabides ($R^2_{\text{ajusté}} = 15.88 \%$) que les facteurs climatiques ($R^2_{\text{ajusté}} = 13.88 \%$). L'information commune est importante car la valeur de leur interaction ($A*B*C = 11.04 \%$) est à peine

inférieure à l'information spécifique et les gains en variance expliquée sont faibles quand ils agissent ensembles ($R^2_{\text{ajusté}} = 19.29\%$).

C'est la méthode de SMOUSE *et al.* (1986) qui a été utilisée pour calculer les R^2 partiels. Les résultats des tests de MANTEL sont grossièrement similaires. Des différences majeures existent, comme celle de la mesure de la relation entre le sol et l'altitude. Pour CANOCO, il s'agit de la plus mauvaise relation entre deux fichiers écologiques, alors que les tests de MANTEL la désigne comme une des meilleures (Tableau I.3). Ces différences sont présentées à la Figure I.24, où les deux R^2 sont comparés. Dans le cas où trois matrices sont comparées, le R^2 de CANOCO est celui de la variance $A*B/C$, correspondant ainsi au R^2 partiel obtenu par les tests de Mantel (méthode de SMOUSE *et al.*, 1986). Les pertes d'information consécutives à l'élimination de l'altitude ou de l'autocorrélation spatiale sont très visibles. Les deux indices ont à ce niveau un comportement similaire. L'effet de l'élimination de l'autocorrélation spatiale est relativement beaucoup plus important pour les facteurs écologiques que pour les données de répartition de Carabides.

I.3.4. Matrices réduites des facteurs de répartition

Le nombre de variables explicatives de la distribution dépasse la centaine. Or, l'analyse géographique a montré que l'information se résumait à quelques axes principaux. Les trois matrices écologiques (climat, sol, altitude) ont été réduites et seuls les axes ayant une réelle signification écologique ont été conservés. Vu leur faible nombre, les variables spatiales n'ont pas subi d'ordination en espace réduit. Afin d'éviter l'effet d'arche et de préserver les distances entre les OGU, une analyse factorielle avec redressement par polynôme du 4^{ème} degré a été réalisée sur chacune des matrices. On a choisi ce type de redressement plutôt que la méthode par segment (HILL & GAUCH, 1980) car l'information éliminée est plus clairement définie. Le programme CANOCO a été utilisé avec comme option d'échelle des axes, celle qui maximise la distance du Khi^2 entre les OGU ("scaling" = 1). Ces ordinations ont été appliquées sur les matrices comptant les 380 carrés U.T.M. Seules les coordonnées des 274 OGU communs avec les données de répartition ont ensuite été conservées.

Pour l'altitude, seules les coordonnées des OGU sur le premier axe ont été gardées. Les autres axes n'ont montré que des relations non-linéaires (de cinquième, sixième, ... ordre) avec le premier.

Le premier axe de l'ordination des facteurs climatiques révèle le même gradient que celui produit par les classes d'altitude. Le second oppose des OGU côtiers à des carrés U.T.M. de la Flandre sablo-limoneuse, deux régions contiguës, sur base de la durée des

périodes de gelées. Le troisième axe révèle une hétérogénéité en Ardenne, où la Haute-Ardenne se singularise des autres OGU ardennais. Enfin, le quatrième axe rassemble trois classes de facteurs climatiques apparemment en étroite relation : moins de 800 mm de pluie, moins de 160 jours de pluie et de 180 à 190 jours de gel. Ces variables caractérisent des OGU appartenant à plusieurs régions en Flandre (la Côte, la Flandre sablo-limoneuse et la Campine).

Effets	R^2	$R^2_{\text{ajusté}}$	$R^2_{\text{permutations}}$
Carabides / ECO-AFC + Espace	79.88 %	-	-
Carabides * ECO-AFC / Espace	5.47 %	-	-
Carabides * Espace / ECO-AFC	6.61 %	-	-
Carabides * Espace * ECO-AFC	8.04 %	-	-
Carabides * Espace + ECO-AFC	20.12 %	14.82 %	-
Carabides * Espace	14.71 %	12.14 %	3.44% ± 0.33%
Carabides * ECO-AFC	13.51 %	10.90 %	3.49% ± 0.38%

Tableau I.5. Partition de la variance de la distribution des Carabides en fonction des facteurs écologiques, représentés par les coordonnées sur les axes d'une analyse factorielle des correspondances (ECO-AFC) et par des coordonnées spatiales (Espace). Le signe "/" désigne l'élimination d'un effet, le signe "*" indique la mesure de l'interaction et un "+" signifie que les deux matrices sont rassemblées en une seule. " $R^2_{\text{permutations}}$ " représente la moyenne et l'intervalle de confiance (5 %) des R^2 obtenus en permutant aléatoirement 500 fois les stations de la matrice de variables écologiques. Aucune des valeurs de R^2 établies sur ces matrices n'a produit une valeur plus grande que le R^2 original.

Les quatre premiers axes fournis par l'ordination en espace réduit des facteurs édaphiques sont aussi écologiquement interprétables. Le premier est identique à celui des analyses sur l'altitude et les facteurs climatiques. Le second isole la Lorraine belge des autres régions, le troisième montre une opposition nette entre OGU ardennais, dont l'origine est la présence de roches datant du permien. Le quatrième axe oppose la Campine et l'embouchure de l'Escaut aux régions côtières plus occidentales.

Les proportions de variance conservées sont 25.4 % pour l'altitude, 38.3 % pour les facteurs climatiques et 33.6 % pour les facteurs édaphiques. Les axes les plus fortement corrélés entre eux sont les premiers axes de chaque ensemble de données.

Variables	AFC1	ACC1	AFC2	ACC2	AFC3	ACC3	AFC4	ACC4
Alt 1	0.865	0.897	0.169	0.208	0.155	0.041	0.265	0.085
Cli 1	0.755	0.796	0.196	0.297	0.159	0.028	0.390	0.243
Cli 2	0.257	0.220	0.371	0.525	0.360	0.438	0.240	0.086
Cli 3	0.238	0.256	0.034	0.053	0.254	0.260	0.048	0.072
Cli 4	0.085	0.076	0.203	0.130	0.097	0.148	0.129	0.227
Sol 1	0.882	0.912	0.063	0.083	0.199	0.099	0.204	0.066
Sol 2	0.029	0.034	0.163	0.191	0.010	0.043	0.022	0.068
Sol 3	0.019	0.019	0.026	0.065	0.172	0.270	0.214	0.258
Sol 4	0.006	0.008	0.541	0.538	0.103	0.249	0.004	0.417
Variance								
Espèces	6.6 %	5.8 %	10.4 %	8.1 %	13.9 %	9.7 %	16.6 %	10.9 %
ECO-Esp.	41.7 %	42.7 %	55.2 %	59.7 %	63.8 %	71.3 %	71.8 %	80.6 %

Tableau I.6. Corrélations des variables écologiques (axes produits par des ordinations) avec les axes d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) et d'une analyse canonique des correspondances (ACC) réalisées sur la distribution des Carabides. Les deux dernières lignes détaillent l'évolution des proportions cumulées de variance expliquée par les axes, pour les données de distribution des Carabides (Espèces) et pour la partie commune facteurs écologiques - Carabides. Alt1 correspond au premier axe de l'ordination réalisée sur les classes d'altitude, Cli et Sol correspondent respectivement aux coordonnées des ordinations réalisées sur les facteurs climatiques et les facteurs édaphiques.

Les coordonnées des carrés U.T.M. sur 9 axes (1 axe basé sur l'altitude et 2 * 4 axes établis sur les facteurs climatiques et édaphiques) sont conservées et placées dans un fichier de variables écologiques explicatives. L'analyse de la partition de la variance de la distribution des Carabides montre des résultats très moyens (Tableau I.5). Les 18 variables écologiques et spatiales retenues n'expliquent que 15 % à peine de la variance de la distribution des Carabides ($R^2_{\text{ajusté}} = 14.82 \%$). Toutefois, ce résultat doit être comparé aux 21.58 % obtenus avec les données écologiques originales qui incluent 118 variables et au 3.49 % produits par les matrices permutées aléatoirement ! On remarque aussi que, cette fois, le rôle des coordonnées spatiales des OGU dans la relation facteurs écologiques-Carabides est beaucoup plus intense. L'interaction "Carabides * Espace * ECO-AFC" représente près de la moitié de cette relation et la position géographique en explique à elle seule 6.61 % supplémentaires. Le passage des facteurs écologiques originaux en extrait les principales sources de variation et met en évidence des régions bien marquées, qui sont à l'origine de cette fraction importante de variance expliquée par l'espace.

Les corrélations des variables écologiques avec les axes issus de l'ordination des données de distribution de Carabides (Tableau I.6) confirment l'interprétation développée dans la section consacrée aux gradients biogéographiques du deuxième Chapitre. Le premier axe produit est identique à celui obtenu avec les facteurs écologiques potentiels, le second et le troisième révèlent une opposition entre la Campine et, respectivement, les régions de Flandre occidentale et la région côtière. L'interprétation du quatrième axe, qui

révélaient un effet d'arche, est confirmée par la différence observée entre l'analyse factorielle des correspondances et l'analyse canonique des correspondances.

Variabes	AFC1	ACC1	AFC2	ACC2	AFC3	ACC3	AFC4	ACC4
Alt 1	0.431	0.459	0.166	0.334	0.037	0.424	0.031	0.035
Cli 1	0.442	0.480	0.128	0.435	0.042	0.327	0.247	0.068
Cli 2	0.412	0.625	0.238	0.261	0.326	0.239	0.047	0.031
Cli 3	0.031	0.031	0.093	0.104	0.116	0.170	0.075	0.115
Cli 4	0.078	0.069	0.047	0.057	0.087	0.149	0.088	0.669
Sol 1	0.435	0.603	0.131	0.124	0.201	0.233	0.116	0.005
Sol 2	0.377	0.462	0.092	0.134	0.033	0.252	0.155	0.095
Sol 3	0.110	0.071	0.151	0.315	0.118	0.051	0.060	0.075
Sol 4	0.310	0.447	0.088	0.105	0.250	0.094	0.029	0.294
Variance								
Espèces	3.2 %	1.7 %	6.1 %	3.0 %	8.3 %	3.6 %	10.2 %	4.3 %
ECO-Esp.	20.0 %	26.9 %	28.7 %	46.5 %	36.6 %	56.9 %	39.9 %	66.8 %

Tableau I.7. Corrélacion des variables écologiques (axes produits par des ordinations) avec les axes d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) et d'une analyse canonique des correspondances (ACC) réalisées sur la distribution des Carabides, mais en excluant l'autocorrélation spatiale. Les deux dernières lignes détaillent l'évolution des proportions cumulées de variance expliquée par les axes, pour les données de distribution des Carabides (espèces) et pour la partie commune facteurs écologiques - Carabides.

La dernière ligne du tableau I.6 révèle, qu'avec quatre axes, plus de 80 % de la variance commune aux Carabides et aux facteurs écologiques est expliquée. Le peu de différence entre ces proportions pour les deux ordinations (AFC et ACC) montre que les contraintes imposées par l'analyse canonique des correspondances n'ont pas provoqué une amélioration significative de la relation commune. Le programme *CANOCO* permet la mise en oeuvre d'une sélection progressive des variables dans le modèle linéaire. De manière à n'entrer dans le modèle que les variables qui apportent une information significative, un test par permutation est réalisé. Toutes les variables expliquent une part significative de l'information. La séquence d'entrée est la suivante : Sol1 (39 %), Cli2 (12 %), Sol4 (12 %), Cli1 (10 %), Sol2 (7 %), Alt1 (7 %), Sol3 (5 %), Cli3 (4 %) et Cli4 (4 %), avec entre parenthèses le pourcentage de la relation facteurs écologiques-Carabides qui est expliquée.

L'élimination de l'autocorrélation spatiale provoque des changements majeurs dans les ordinations (Tableau I.7). Les graphiques des coordonnées des OGU comme ceux des espèces sont difficilement interprétables, tant dans l'analyse factorielle des correspondances que dans l'analyse canonique des correspondances. La difficulté d'interprétation réside principalement dans la perte de la structure spatiale, qui était une

des clés de l'interprétation des analyses précédentes¹⁰. Les ellipses de dispersion de chacune des régions se chevauchent intensément, allant d'une extrémité des axes à l'autre. Les structures qui se manifestent ne concernent souvent que quelques OGU, associés à un faible nombre d'espèces qui s'opposent à d'autres OGU de la même région. Sur le premier axe, on observera encore une opposition entre les espèces côtières et les espèces ardennaises. C'est la seule structure générale qui semble persister. Les proportions de variance expliquée sont d'ailleurs fort basses, témoignant du peu d'intérêt de l'ordination en espace réduit. Avec quatre axes, on dépasse à peine 10 % de variance expliquée.

Les différences entre les deux types d'analyse (AFC et ACC) sont, cette fois, importantes, du moins pour les axes deux à quatre. On remarquera que ces différences se font au détriment de l'explication de la distribution des Carabides. Moins de la moitié de la variance expliquée dans l'analyse factorielle des correspondances est conservée dans l'analyse canonique des correspondances. En contrepartie, la relation espèces-facteurs écologiques s'améliore considérablement, surtout à partir du deuxième axe.

I.3.4. Discussion

La recherche des facteurs qui gouvernent la distribution des organismes vivant est l'objectif de la délimitation de régions biogéographiques. D'après HENGEVELD & HOGEWEG (1979), ce sont les facteurs édaphiques qui semblent déterminer le plus les types de distributions des Carabides aux Pays-Bas. Cette affirmation a été infirmée plus tard par l'un des deux auteurs (HENGEVELD, 1985). Cette dernière publication étudie la dynamique de la répartition des Carabides aux Pays-Bas durant le vingtième siècle¹¹; ses conclusions révèlent un rôle majeur des facteurs climatiques dans la dynamique de la répartition et une distribution normale des espèces en fonction des variables climatiques. Ce dernier point suggérerait que le groupe des Carabides est distribué de manière aléatoire en fonction des variables climatiques et que, si ces variables varient de manière régulière dans l'espace, les aires de distribution sont en fait aléatoires; ceci entraînerait que les provinces biogéographiques soient purement artificielles, générées par les méthodes d'analyses ou délimitées par les seules variables climatiques.

¹⁰ BORCARD & LEGENDRE (en préparation) proposent de cartographier séparément les différents axes canoniques afin d'en élucider la structure.

¹¹ On reviendra sur cette affirmation dans le quatrième chapitre.

La Belgique n'est pas le territoire idéal pour vérifier l'importance relative de l'un ou l'autre type de facteurs écologiques potentiels. Tous les facteurs sont largement corrélés à l'altitude. La variation de ces facteurs est cependant beaucoup plus intense en Belgique qu'aux Pays-Bas, où, par exemple, seule la moitié des classes des variables édaphiques belges sont représentées. Il n'est donc pas étonnant que les facteurs climatiques puissent sembler prépondérants. D'autre part, HENGEVELD tire sa conclusion d'une étude de la dynamique temporelle de la distribution et non pas d'une comparaison des facteurs et de leurs rôles respectifs dans la distribution spatiale.

Qu'en est-il en Belgique ? Les aires et les types de distribution semblent principalement déterminés par les facteurs édaphiques. L'étude des facteurs de répartition montre toutefois que les facteurs climatiques interviennent au moins de manière équivalente aux facteurs édaphiques et que l'information qu'ils partagent en commun est importante. La structure principale de la répartition des Carabides est commune à celle des facteurs écologiques : c'est le gradient topographique complexe, qui part de la région côtière vers les sommets de l'Ardenne. Il explique à lui seul près de 40 % de la variance commune. Ensuite, un facteur climatique (Cli2) et un facteur édaphique (Eda4) sont prépondérants. Le premier oppose la région côtière à la Flandre sablo-limoneuse, essentiellement sur base de la durée des périodes de gelée, moins longues au bord de la mer. Le second facteur oppose la Campine à la région côtière et à l'embouchure de l'Escaut. Ces deux facteurs révèlent en fait deux régions biogéographiques singulières dans la distribution des Carabides, la Côte et la Campine. Les autres facteurs écologiques sont de moindre importance.

L'élimination de la structure spatiale produit des résultats difficilement interprétables. Ce qui signifie donc que celle-ci joue un rôle non négligeable dans la distribution des Carabides en Belgique et justifie la délimitation de régions biogéographiques.

L'hypothèse de HENGEVELD (1985) n'est pas vérifiée. Au contraire, plusieurs arguments indiquent qu'une structure zoogéographique existe. La structure spatiale des Carabides en Belgique n'est pas artificielle, mais est produite par des co-occurrences de facteurs écologiques topographiques, édaphiques et climatiques. Des frontières biogéographiques majeures existent en Belgique, comme celle du sillon sambro-mosan ou celle qui isole la région côtière de la Flandre sablo-limoneuse. Ces résultats caractérisent aussi d'autres groupes d'Invertébrés comme les Apoïdes (DUFRENE & RASMONT, 1989), ce qui suppose l'existence d'une véritable zonation zoogéographique de la Belgique.

Une manière d'améliorer les résultats obtenus avec la distribution des Carabides serait l'utilisation d'une échelle de fréquences des espèces dans les carrés U.T.M. en lieu et

place des simples données de présence/absence. L'utilisation de cette échelle permettrait de diminuer considérablement le bruit de fond dû, par exemple, aux présences accidentelles et augmenterait la structure du jeu de données. Parmi les diverses variables disponibles (nombre de spécimens, nombre de données, nombre de localités ... par carré U.T.M.), un indice adéquat est celui qui estime au mieux le nombre de populations de l'espèce dans un carré U.T.M. Le type de piégeage réalisé et la manière dont les données sont encodées influencent considérablement le nombre de spécimens et le nombre de données. Tandis que le nombre de localisations différentes (localités, lieux-dits, coordonnées ...) recensées pour une espèce dans un carré U.T.M. est l'estimateur *a priori* le plus adéquat du nombre de populations. Ce type de données ne sera disponible que quand l'ensemble des données belges de distribution de Carabides seront encodées de manière détaillée.

I.3.5. Conclusions

Il existe une relation nette entre la distribution des Carabides et celles des facteurs écologiques potentiels. De 15 à 20 % de la variance totale des données de répartition est directement interprétée par trois facteurs écologiques majeurs. Le gradient topographique complexe, bien représenté par l'altitude, explique à lui seul plus de 40 % de la relation commune. Le deuxième facteur oppose la région côtière à la Flandre sablo-limoneuse, essentiellement sur base de la durée des périodes de gelée, moins longues au bord de la mer. Le troisième facteur oppose la Campine à la région côtière et à l'embouchure de l'Escaut. Ces deux dernières variables révèlent deux régions biogéographiques singulières dans la distribution des Carabides, la Côte et la Campine.

L'autocorrélation spatiale joue un rôle non négligeable dans la relation commune aux facteurs écologiques et à la distribution des Carabides. Sa suppression provoque une diminution d'environ 15 % de la variance des Carabides, ce qui correspond à près de la moitié de l'information que les facteurs écologiques apportent à l'interprétation de la structure de la répartition des Carabides.

L'analyse quantitative du rôle des facteurs de distribution révèle ainsi l'intervention fondamentale de l'autocorrélation spatiale dans les processus écologiques, a fortiori s'ils sont biogéographiques. L'évaluation de cette variable est indispensable pour mettre en évidence l'information réellement apportée par les facteurs écologiques mesurés. On évite ainsi d'interpréter une relation qui illustre en réalité une corrélation commune à d'autres facteurs non mesurés.

Chapitre 4. Dynamique de la répartition

I.4.1. Introduction

Les aires de répartition ne sont pas figées dans l'espace; leur surface varie en fonction de diverses variables de l'environnement. RASMONT (1988) et RASMONT & MERSCH (1988) ont introduit la locution "dérive faunique" pour désigner ces variations des aires de distribution dans le temps et de ses fréquences relatives à l'échelle locale.

L'une des applications majeures des banques de données biogéographiques est la détection de structures récurrentes dans la dynamique de la répartition des espèces d'un ensemble taxonomique, structures qui suggèrent l'existence de perturbations à grande échelle. Il s'agirait, en quelque sorte, de signaux d'alarme, révélateurs de modifications environnementales telles qu'elles provoquent la régression, voire la disparition ou l'extension de certaines espèces.

L'un des premiers à se baser sur l'analyse de cartes de distribution est LINDROTH qui, en 1972, a publié une synthèse des variations observées dans la répartition des Carabides en Fennoscandie. A cette époque, seules deux espèces des régions boréales avaient disparu et deux autres, liées aux celliers et aux étables, montraient des régressions nettes. Par contre, et comme le confirme ANDERSEN (1987) pour la Norvège, la proportion d'espèces en extension était beaucoup plus élevée. Venant soit de régions limitrophes, soit de populations stables mais isolées, une vingtaine d'espèces ont ainsi colonisé le nord-est de la péninsule scandinave. Pour LINDROTH (1972), plusieurs raisons peuvent expliquer cette extension. Il y a d'abord des changements chez l'insecte lui-même, d'ordre quantitatif, quand les densités atteintes sont telles qu'elles déclenchent la dispersion ou d'ordre qualitatif, par une amélioration notable du pouvoir d'adaptation ou par l'apparition d'écotypes totalement différents. Ensuite, cet auteur évoque les modifications des habitats, comme l'extension des pratiques agricoles, le drainage des zones humides, la régulation des cours d'eau, les pollutions et les modifications climatiques. Toutefois, d'après lui, c'est dans les changements climatiques qu'il faut chercher l'origine de la majorité des cas d'extension. Depuis 1850, on observe en Suède et en Finlande une augmentation des températures moyennes minimales qui provoque un allongement de trois semaines de la période d'activité. Par contre, ANDERSEN (1987) constate, en Norvège, qu'aucune océanisation du climat ne s'est produite, et que l'extension des Carabides est plutôt à mettre en relation avec l'intensification et l'extension des activités humaines dans l'agriculture. A noter qu'une seule espèce (*Stenolophus mixtus*) est commune aux deux

publications; elle devrait donc être considérée comme étant influencée par les conditions climatiques ou les modifications d'origine anthropique.

Pour HENGEVELD (1985), l'origine des modifications des aires de répartition aux Pays-Bas est principalement climatique. Des régressions spectaculaires d'espèces, telle celle de *Cicindela sylvatica*, sont certainement à mettre en relation avec les modifications apportées par l'homme à l'environnement, mais cet effet serait marginal. Cet auteur observe que, depuis le début du siècle, les espèces hygrophiles (des habitats ouverts mouilleux, à distribution septentrionale) ont globalement régressé jusqu'en 1950, puis se sont largement répandues, à l'inverse des espèces xérophiles (des habitats ouverts secs, à distribution méridionale). La répartition des espèces mésophiles (des habitats humides ± fermés, à distribution septentrionale) a régulièrement augmenté. Comme ces fluctuations semblent en corrélation avec l'évolution des températures moyennes (plus élevées vers 1950) et des précipitations (plus élevées depuis 1960), HENGEVELD conclut que "Influence from human activity on faunal composition seems minor in comparison to climatic effects" adhérant ainsi à l'hypothèse de LINDROTH (1972). Toutefois, son interprétation ne fait pas l'unanimité.

Au Danemark, par exemple, BANGSHOLT (1983) compare la dynamique de l'occupation du sol à celle de la répartition des Carabides. Parmi les 72 espèces en régression, la grande majorité vit dans des habitats dont la fréquence a fortement diminué depuis 1950. Il s'agit des zones de cultures en repos, des pâturages extensifs, des marais et landes humides, des forêts décidues, des landes sèches et des marais salants. La fragmentation des habitats est à l'origine, chez les espèces en régression, d'une fréquence élevée d'espèces à faible pouvoir de dispersion, d'espèces à la limite de leur aire de répartition ou d'espèces très sténotopes.

En Belgique, DESENDER (1986e) a montré que ce sont les espèces di-polymorphiques, les plus eurytopes, qui sont en extension relative. Les espèces brachyptères et les espèces macroptères sont en régression nette. Comme les espèces rivulaires sont en très nette régression, elles seraient à l'origine de l'absence de relation entre le pouvoir de dispersion et une capacité à résister à la disparition et à la fragmentation des habitats. Les espèces les plus communes sont en extension.

Une analyse exhaustive des traits d'histoire naturelle des espèces en régression et en extension apporte des renseignements complémentaires (DUFRENE & BAGUETTE, 1989; DUFRENE & BAGUETTE, en préparation). Aux espèces macroptères rivulaires, il faut ajouter les espèces des pelouses calcaires et des habitats sablonneux, qui sont, elles aussi, en régression très nette. Toutes les espèces macroptères ne sont pas en régression. Les espèces

côtières, ayant des affinités marquées avec l'argile maritime et une altitude inférieure à 50 m, sont, par exemple, particulièrement stables. Les espèces macroptères ne peuvent être considérées comme un ensemble homogène car, aux deux groupes précédents, on peut encore ajouter les espèces macroptères des cultures, qui sont en nette augmentation. Cette interprétation des résultats de l'analyse se confirme par une cartographie de la répartition des groupes d'espèces.

En 1988, TURIN & DEN BOER ont étudié à nouveau les données de distribution aux Pays-Bas, mais en tenant compte cette fois de la destruction et de la fragmentation des habitats et des caractères adaptatifs qui permettent aux espèces d'y résister. Il est évident que les facteurs climatiques ne sont pas les seuls à expliquer les variations d'abondance, puisque de très nombreux habitats ont tout simplement disparu ou sont en très nette régression. En 1980, il restait environ 40 000 hectares de landes, soit moins de 5 % de ce qui devait exister 150 ans plus tôt ! Les auteurs montrent qu'aux Pays-Bas, les espèces à faible pouvoir de dispersion sont les plus sensibles à la fragmentation des habitats. Il est également probable qu'après l'action de conditions climatiques défavorables, les espèces à faible pouvoir de dispersion aient plus de difficultés à coloniser de nouveaux sites lorsque les conditions climatiques deviennent favorables.

En 1989, DESENDER & TURIN ont publié une synthèse de la variation des aires de répartition dans quatre pays (Belgique, G.-D. de Luxembourg, Pays-Bas, Danemark). Cette étude confirme que la régression de 35 % des espèces étudiées (nombre total = 281) doit être attribuée principalement à la disparition et à la régression des habitats naturels ou semi-naturels. Presque toutes les espèces qui régressent sont des espèces sténotopes, plus exigeantes quant à la qualité et à la nature de leur habitat. Les espèces qui deviennent relativement plus répandues sont des espèces à large spectre d'habitats dont l'aire étudiée est située en plein centre de l'aire de répartition. La moitié des espèces qui régressent sont des espèces xérophiles, qui appartiennent généralement aux genres *Amara*, *Harpalus* et *Cymindis*. Ces espèces sont typiques des habitats xériques comme les landes, les dunes ou les prairies pauvres. Les espèces de forêt ou d'habitats humides sont plus stables, voire en extension. Ces conclusions rejoignent les constatations et les hypothèses de HAMMOND (1974), de HEATH (1974) et de RASMONT & MERSH (1988) pour d'autres groupes d'invertébrés.

Ces publications témoignent des conséquences dramatiques des activités humaines sur la distribution des Carabides. Toutefois, des différences d'interprétation existent selon la localisation et l'échelle à laquelle les phénomènes sont étudiés. Dans les pays nordiques, le nombre d'espèces en régression ne dépasse pas la dizaine. Il est largement dépassé par

le nombre d'espèces en extension. Dès qu'on descend vers le sud, les activités humaines cessent d'être sources de diversité biologique pour conduire à une uniformisation de la faune et de la flore.

L'objectif de ce chapitre est de mettre à jour les dynamiques de la répartition en fonction des nouvelles données obtenues depuis 1984 (DESENDER, 1986a-d) et de comparer à nouveau les traits d'histoire naturelle sur cette nouvelle base. On profitera de cette actualisation pour commenter d'abord les méthodes utilisées pour mesurer les variations de répartition. Ensuite, on approfondira l'analyse par une étude des caractéristiques spatiales des variations des aires de répartition.

I.4.2. Méthodes

Plusieurs méthodes ont été proposées pour mesurer les variations des aires de répartition. Le principe général est de comparer la surface occupée au cours de périodes définies. Lorsque deux périodes sont comparées, la date pivot préférée est 1950, qui correspond à l'explosion de l'agriculture intensive et industrielle, modifiant profondément le paysage pour atteindre des objectifs de productivité intense, nécessaire pour assurer la relève économique de l'après-guerre. Certaines méthodes supposent simplement que lorsque la différence dépasse un certain nombre d'unités de surface, généralement des carrés U.T.M. de 10x10 km de côté, l'espèce est soit en extension, soit en régression (GASPAR *et al.*, 1975; LECLERCQ *et al.*, 1980). Ces méthodes sont généralement justifiées soit par une intensité d'échantillonnage similaire, soit par la plus grande intensité d'échantillonnage après 1950. Dans ce dernier cas, on ne mettra en évidence que les espèces dont la régression est la plus forte. Toutefois, il serait utile que la variation de surface soit proportionnelle à l'étendue de l'aire occupée plutôt que de dépasser une valeur seuil arbitraire (STROOT & DEPIERREUX, 1989). C'est ce que RASMONT ET MERSCH (1988) ont mis en oeuvre, en calculant des proportions.

D'autres méthodes tentent de tenir compte de la différence d'intensité d'échantillonnage entre les deux périodes. C'est par exemple le cas de BANGSHOLT (1983) et de DESENDER (1986a-d). Ce dernier auteur utilise un test de χ^2 pour comparer le nombre de carrés U.T.M. occupés par une espèce durant deux périodes au nombre total de carrés occupés par les autres espèces durant ces deux périodes. Le nombre de carrés U.T.M. est supposé proportionnel à l'intensité de l'échantillonnage. Les caractéristiques de cette méthode sont détaillées par STROOT & DEPIERREUX (1989). La suppression des carrés U.T.M. dont le nombre d'espèces est inférieur à 50 ne provoque pas de modifications majeures des résultats. Lorsque le nombre de périodes étudiées devient plus élevé,

notamment lorsque les données sont rassemblées par décennie, les méthodes deviennent plus complexes (voir par exemple TURIN & DEN BOER, 1988; VAN SWAAY, 1990).

I.4.3. Résultats

Les données étudiées sont celles qui ont fait l'objet de l'analyse biogéographique. Elles concernent la distribution de 376 espèces dans 368 carrés U.T.M. Les données de distribution par espèce se répartissent en trois ensembles : le nombre de carrés uniquement occupés avant le 1/1/1950 (soit pour toutes les espèces : 8 518 présences), le nombre de carrés uniquement occupés après le 31/12/1949 (soit 10 853 présences) et le nombre de carrés occupés aux deux périodes (soit 5 337 présences). Globalement, on dispose de 13 858 données avant 1950 et 16 190 après 1950. Le nombre total d'occurrences est de 24 711.

Avant d'établir les tendances de la répartition des espèces, il est nécessaire de vérifier comment se répartissent les observations en Belgique pour les deux périodes, c'est-à-dire celles réalisées avant le 1/1/1950 et celles réalisées après le 31/12/1949 (Figure I.25). Il apparaît que si le nombre d'espèces est supposé proportionnel à l'échantillonnage, ce dernier n'est pas réparti de la même manière au cours des deux périodes. Si l'échantillonnage se concentre surtout autour des grandes agglomérations urbaines avant 1950, il est aussi devenu plus intense dans la plaine de Flandre, au sud de l'Entre-Sambre-et-Meuse et en Lorraine belge. Le graphique de la Figure I.26 confirme ces observations. Même si la corrélation obtenue est largement significative ($r_{\text{PEARSON}} = 0.391$, $n = 368$), le graphique ne suggère aucune relation linéaire évidente entre les deux variables. Si on supprime les carrés considérés comme mal échantillonnés dans l'analyse biogéographique, c'est-à-dire ceux dont le nombre total d'espèces est inférieur à 30, la relation reste significative avec le coefficient de PEARSON ($r = 0.195$, $P = 0.001$), mais non significative avec les coefficients de corrélation de rang de KENDALL et SPEARMAN.

Les distributions de fréquence du nombre d'espèces par carré sont aussi différentes (Figure I.27). La première période se caractérise par un grand nombre de carrés avec moins de 20 espèces; la diminution est ensuite très rapide. On observe, par ailleurs, une dizaine de carrés caractérisés par plus de 150 espèces, ce qui n'a plus été obtenu pour la seconde période, alors que l'échantillonnage a certainement été aussi intense dans les mêmes endroits. Il s'agit en effet principalement de carrés U.T.M. centrés autour des grandes agglomérations urbaines (Figure I.25). Après 1950, la distribution de fréquence est beaucoup plus équilibrée.

Ces différences majeures dans la structure de l'échantillonnage des deux périodes, nous ont conduit à représenter d'abord sous forme graphique les nombres de carrés occupés par chaque espèce au cours des deux périodes (Figure I.28). Ce type de représentation montre qu'il existe une très bonne corrélation entre l'étendue des répartitions calculées pour les deux périodes ($r_{\text{PEARSON}} = 0.881$, $n = 376$). Bien qu'elle diminue, la corrélation reste très largement significative si on élimine de la relation les carrés U.T.M. qui sont occupés au cours des deux périodes ($r_{\text{PEARSON}} = 0.602$, $n = 376$). Ce type de graphique révèle immédiatement que généralement, le nombre de carrés occupés est plus élevé avant 1950 qu'après. La régression donne une pente de 1.32, qui est supérieure au rapport des sommes des nombres de carrés occupés pour les deux périodes, égal à 1.16, utilisé lors des tests de Khi^2 . Cet espace a aussi l'avantage de visualiser immédiatement la position d'une espèce par rapport aux autres.

Le calcul des tests de Khi^2 établit que 51 espèces sont en extension, 185 ne montrent pas de tendance significative et 114 sont en régression. Ces proportions sont relativement différentes de celles obtenues par DESENDER (1986a-d), qui étaient respectivement de 67, 116 et 162. Outre des données de répartition, cet auteur disposait du nombre d'occurrences d'espèces par année. Ces données ont contribué à l'établissement des tendances de la distribution lorsqu'aucune variation significative n'apparaissait avec les carrés U.T.M. Si on ne tient compte que des variations d'aire, DESENDER (1986a-d) obtenait 43 espèces en extension et 112 espèces en régression, soit des chiffres très similaires à ceux obtenus avec les nouvelles données. La liste complète des états de la dynamique des espèces est en Annexe I.2.

La représentation des classes de la dynamique de la répartition dans l'espace des axes formés par les nombres de carrés occupés par les espèces à chaque période (Figure I. 29) montre les limites linéaires entre les espèces considérées comme en extension, celles dont la répartition n'a pas changé et celles qui ont fortement régressé. Cette figure est révélatrice du caractère relatif de l'attribution à l'un ou l'autre groupe, puisque c'est le nombre d'espèces qui estime l'intensité de l'échantillonnage.

La relation des classes de dynamique de la répartition aux types de distribution partagés par les espèces est largement significative ($\text{Khi}^2 = 165.7$, $\text{ddl} = 14$, $n = 351$). La majorité des Carabides ds groupes "espèces des régions calcaires" et "espèces de Campine" sont en très nette régression. Ces proportions atteignent respectivement 70.6 % et 55.0 %, alors que la fréquence relative attendue est de 32.4 % ! Les espèces dominant à la Côte et dans la plaine de Flandre sont caractérisées par un manque de tendance dans la dynamique de la répartition (respectivement 76.9 % et 68.0 %, alors que la fréquence attendue est

52.7 %). Aucune espèce rare n'est en extension, 44.1 % sont en régression alors que la fréquence relative attendue est égale à 32.4 %. La majorité des espèces répandues, soit 57.1 %, est en extension (fréquence relative attendue : 14.8 %) et aucune n'est en régression.

La comparaison de la dynamique de la répartition avec les traits d'histoire naturelle (données extraites de DESENDER (1986a-d) ou DESENDER & TURIN (1989), complétées par des informations personnelles) montre que 67.3 % des espèces xérophiles, 42.4 % des espèces d'habitats ouverts, 43.8 % des espèces dont la Belgique est en dehors de l'aire principale de répartition, seulement 15.9 % des espèces eurytopes, 17.3 % des espèces di-polymorphiques et 12.0 % des espèces forestières sont en régression (fréquence relative attendue : 32.4 %). Parmi les espèces en extension (fréquence relative attendue : 14.8 %), on observe 26.9 % des espèces di-polymorphiques, 33.6 % des espèces eurytopes, seulement 3.5 % des espèces dont la Belgique est en dehors de l'aire principale de répartition et 5.1 % des espèces sténotopes.

La cartographie des densités régionales des groupes d'espèces en régression, sans tendance et en extension est illustrée à la Figure I.30. Pour chaque carré de plus de 30 espèces, la proportion d'espèces appartenant à chaque classe de dynamique de la répartition a été calculée. Comme, globalement, la répartition des espèces parmi les classes n'est pas équilibrée, les données de chaque classe ont été centrées par rapport au minimum observé, puis réduites par l'amplitude de la distribution des valeurs observées. On obtient ainsi une distribution de la proportion d'espèces appartenant à une classe qui va de 0 à 1 et maximise la représentation des écarts sur les cartes.

Les structures régionales de la distribution des espèces en extension ne sont pas très claires. Tout au plus, observe-t-on une plus grande fréquence de leur distribution en Flandre occidentale. Ce n'est pas étonnant puisque 28 des 52 espèces en extension sont des espèces à très large distribution en Belgique. Pour les espèces sans tendance marquée, elles dominent principalement dans la plaine de Flandre et à la Côte. La distribution des espèces en régression est par contre beaucoup plus nette : ce sont la Campine, le Condroz-Fagne-Famennaise-Calestienne, la Lorraine belge et la périphérie bruxelloise qui sont caractérisées par une plus grande fréquence de ces espèces.

I.4.4. Discussion

Les banques de données biogéographiques sont souvent critiquées pour leur caractère hétéroclite. L'hétérogénéité est une caractéristique fondamentale de ces fichiers de données. Elle s'observe tant dans les méthodes de récolte des spécimens, que dans la répartition spatiale et l'intensité de l'échantillonnage au cours du temps. Pour certains,

l'absence d'échantillonnage structuré interdit l'analyse de tendances dans les répartitions. Nous sommes convaincu que ces données sont cependant le seul moyen d'obtenir un aperçu des tendances régionales (voir aussi APPLEBY, 1991; HARDING, 1991) et que le protocole expérimental structuré qui serait nécessaire pour répondre aux mêmes questions relève de l'utopie. L'absence de contrôle de tous les paramètres environnementaux est une caractéristique générale des travaux en Écologie (voir par exemple WIENS, 1989). Ce sont les méthodes d'analyses qui doivent s'adapter à l'hétérogénéité naturelle des données et le grand nombre de données, la variété de leur origine, est justement sensé pondérer les tendances et les artefacts de l'une ou l'autre source de données.

Pour les Carabides, on confirme les tendances décelées par DESENDER & TURIN (1989). Ce sont les espèces les plus sensibles qui sont les plus menacées : elles sont très exigeantes sur le type d'habitat, elles sont rares et leur aire de répartition principale est largement en dehors de la Belgique.

La méthode mise en oeuvre par DESENDER (1986a-d) pour l'étude des répartitions repose sur deux postulats majeurs: (1) en un temps donné, l'effort de capture est identique pour chacune des espèces et, (2) l'ensemble des espèces n'est pas en régression ou en extension globale (STROOT & DEPIERREUX, 1989).

Pour les Carabides, l'échantillonnage n'a pas été aussi intense aux deux périodes dans toutes les régions biogéographiques. Si on se base sur le nombre d'espèces observé par carré, on constate qu'il est relativement différent d'une période à l'autre. Il est toutefois très probable que les régions bien échantillonnées avant 1950 l'ont aussi été après 1950. DESENDER (1986a-d) corrige ce biais en supprimant de l'analyse les carrés de moins de 50 espèces, considérés comme incomplètement inventoriés; mais cette précaution n'entraîne pas de modifications majeures des résultats.

Comme le soulignent STROOT & DEPIERREUX (1989), la second postulat est pratiquement invérifiable. Et pourtant, il pourrait conduire à désigner comme étant en régression relative des espèces qui sont moins en extension que les autres ou vice-versa. Plusieurs éléments suggèrent toutefois que les espèces désignées comme étant en régression dans cette analyse le sont réellement. Globalement, le nombre d'espèces de Carabides en régression est plus grand que celui d'espèces en extension. Il y a d'abord le fait qu'après 1950, on n'est jamais parvenu à atteindre 150 espèces dans un carré U.T.M. alors que les techniques d'échantillonnage se sont améliorées et que les prospections se sont multipliées. D'autre part, les espèces en augmentation relative sont généralement très répandues (Figure I.31) et le doublement de surface observé chez certaines d'entre elles

(*Agonum fuliginosum*, *Nebria brevicollis*, *Loricera pilicornis*, *Pterostichus strennus*, *Abax ater*) n'est probablement pas en relation avec une extension réelle de la même importance. Comme, de plus, ce sont les espèces qui ont la plus large amplitude d'habitat, il y a de très fortes raisons de croire que souvent, elles étaient déjà présentes avant 1950. Une majeure partie de leur extension est à mettre en relation avec l'intensification de l'échantillonnage. C'est aussi le cas pour d'autres espèces plus rares, comme *Trechus rivularis*, dont la surface de l'aire est passée de 1 à 7 grâce aux données récoltées dans le cadre de ce travail. Il est donc probable que notre estimation de la différence d'échantillonnage est biaisée vers le bas et qu'en fait il a été beaucoup plus intense après 1950.

Ce biais a comme conséquence majeure de diminuer la proportion d'espèces en régression et de considérer comme stables des espèces en régression. La Figure I.31 représente le rapport des nombres de carrés occupés à chacune des deux périodes. De manière à conserver une échelle identique pour les diminutions comme pour les extensions, le rapport est toujours celui du plus grand nombre de carrés occupés sur le plus petit. Si c'est le nombre de carrés occupés avant 1950 qui est le plus grand, l'espèce est placée dans le schéma de gauche, sinon elle est placée à droite. Cette figure montre que la proportion d'espèces dont l'aire a diminué de manière brute est plus importante que celle des espèces dont l'aire a augmenté. Cependant, comme ces dernières sont plus largement répandues, elles compensent les régressions. Si on déplace vers la droite un trait vertical dans le cadran des espèces en extension, trait dont l'abscisse serait proportionnelle à l'intensité réelle de l'échantillonnage, on élimine immédiatement un grand nombre d'espèces. On peut donc affirmer que la proportion d'espèces en régression est probablement plus élevée que celle mise en évidence par la nature relative du test de χ^2 .

Le handicap majeur de cette approche est donc le critère sélectionné pour établir la densité de l'échantillonnage au cours des deux périodes. Les données actuellement disponibles dans la banque de données biogéographiques "CARABUS" ne permettent pas encore de choisir un autre critère que le nombre d'espèces par carré U.T.M. Dans un avenir proche, la proportion de données détaillées encodées sera suffisante pour définir d'autres critères et en mesurer l'efficacité. Un indice basé sur le nombre de localités visitées par année (DESENDER, 1986a-d) semble *a priori* un estimateur plus fiable de l'intensité de l'échantillonnage que le nombre d'espèces par carré. Tout comme le nombre de localités différentes recensées dans un carré U.T.M. pour une période donnée est probablement un meilleur estimateur du nombre de populations.

Une autre limitation de l'approche est illustrée par le nombre de carrés U.T.M. occupés par une espèce et qui sont communs aux deux périodes. Par exemple, *Carabus*

auratus a été observé dans 150 carrés avant 1950 et 159 carrés après 1950. Cette espèce est considérée comme stable alors que le nombre de carrés communs aux deux périodes n'est que de 97 : 53 observations faites avant 1950 n'ont pas été reproduites après 1950, alors que 62 observations ont été réalisées uniquement après 1950. On observe même le cas extrême d'une espèce considérée comme stable ou sans tendance (*Dromius angustus*) avec 12 observations caractérisant chaque période, mais dont aucune n'est effectuée dans le même carré U.T.M. ! La Figure I.32 confirme qu'aucune espèce considérée comme sans tendance n'est caractérisée par une proportion de carrés occupés aux deux périodes dépassant 50 %. Pour plus des trois quarts des espèces sans tendance, cette proportion est même inférieure à 25 %. Le Khi^2 devrait se réaliser sur trois classes (avant 1950, avant et après 1950, après 1950) plutôt que deux.

Pour *Carabus auratus*, comme il s'agit d'une espèce à faible pouvoir de dispersion, il est très probable qu'une majorité des observations uniquement réalisées après 1950 aurait pu être recensées avant 1950. Dans ce cas, l'espèce pourrait plutôt être en régression.

La répartition de 150 années d'observations en deux périodes masque aussi une partie de l'information. La vitesse à laquelle l'environnement est actuellement modifié nécessite que l'étude soit effectuée sur des périodes moins longues, de vingt ans ou de 10 ans (voir TURIN & DEN BOER, 1988). Il est très probable que la situation des espèces côtières serait beaucoup moins optimiste si la date pivot avait été placée dans les années 70. C'est en effet à partir de cette période que l'urbanisation des dunes et des habitats côtiers est devenue très intense et que de nombreuses populations ont disparu.

Enfin, il serait également intéressant d'étudier la dynamique de la répartition par région biogéographique ou par type d'habitat. Une première analyse a été réalisée sur les *Carabus* (DUFRENE *et al.*, en préparation). Elle révèle, par exemple, que si la dynamique de la répartition au plan national n'a pas changé, on observe par région des régressions parfois considérables, notamment au Nord du sillon sambro-mosan. Des différences notables existent entre les régions.

I.4.5. Conclusions

L'actualisation des données de répartition ne provoque pas de changements majeurs dans les tendances de la dynamique de la répartition. Actuellement, et sur base des indices disponibles, 51 espèces sont considérées comme en extension, 185 ne montrent pas de tendance significative et 114 sont en régression. De très bonnes relations sont observées entre les traits d'histoire naturelle des espèces, leur type de distribution et la dynamique de leur répartition.

Il est très probable que le nombre d'espèces en régression est sous-estimé. D'une part, la date pivot choisie - 1950 - ne permet pas de révéler les régressions qui ont eu lieu depuis, notamment dans la région côtière. Ensuite, comme l'estimateur de la densité d'échantillonnage n'est pas indépendant des données étudiées et que la tendance de la dynamique est corrélée à la taille de la distribution, une espèce dont la surface occupée augmente, probablement suite à l'intensité de l'échantillonnage, compense la régression de plusieurs espèces moins répandues.

Ces commentaires relativisent l'usage de la méthode actuellement utilisée pour l'analyse des répartitions. Au vu de la répartition de l'échantillonnage au cours du temps, cette méthode a tendance à ne considérer comme en régression que les espèces dont le nombre de populations a fortement diminué. Les conséquences de la mauvaise attribution d'une espèce à une des classes de statut ne sont pas les mêmes pour toutes les erreurs.

Conclusions de la première partie

Au cours de cette première Partie, plusieurs structures géographiques et biogéographiques ont été dévoilées :

(1) Les méthodes d'ordination ont révélé un intense gradient dans l'ensemble des facteurs écologiques potentiels étudiés. Ce gradient est fortement corrélé à l'altitude. Bien qu'en Belgique l'altitude ne dépasse pas 700 m, ce facteur explique presque toute la structure géographique car les autres variables y sont associées. Cependant, des conditions édaphiques particulières isolent la Lorraine des autres régions belges. En dépit de l'intensité du gradient altitudinal sous-jacent, plusieurs régions homogènes séparées les unes des autres par des frontières stables ont été mises en évidence. Ces frontières correspondent aux zones de rupture maximale de la distribution locale des variables écologiques potentielles étudiées. Les frontières établies ne sont pas des artefacts produits sur un gradient continu; ce sont de véritables frontières géographiques naturelles. Cette partition géographique de la Belgique permettra d'établir les limites géographiques des ensembles d'espèces régionaux, clé indispensable pour étudier la structure des communautés de manière locale.

(2) L'analyse de la distribution des Carabides en Belgique a permis de délimiter cinq régions biogéographiques principales : la Côte, la plaine de Flandre, la Campine, les régions calcaires (Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne et Lorraine belge) et l'Ardenne. Bien que la structure biogéographique ne soit pas aussi claire que la structure géographique, des tendances très nettes sont révélées. Une analyse des types de distribution confirme l'existence de ces cinq pôles dans la distribution des Carabides. On dispose, pour les études ultérieures, d'une classification des espèces en huit groupes correspondant à des types de distribution bien tranchés.

(3) Le rôle des différents facteurs potentiels de répartition a été évalué. De 15 à 20 % de la variance totale des données de répartition est directement interprétable par les facteurs de répartition. Parmi ceux-ci, le facteur principal est le gradient topographique. Les facteurs climatiques et édaphiques semblent intervenir l'un et l'autre avec la même intensité dans la distribution. Le rôle de ces facteurs est cependant en étroite relation avec la structure spatiale. Plus de la moitié de l'information qu'ils apportent est expliquée par les coordonnées géographiques des carrés U.T.M. Les facteurs écologiques ont donc tendance à révéler des ensembles biogéographiques régionaux.

(4) L'hypothèse de HENGVELD (1985) concernant le caractère artificiel des régions biogéographiques n'est pas confirmée, au contraire. Cependant, il est clair que, parmi l'ensemble des frontières biogéographiques décelées, certaines sont plus nettes que d'autres. Le chevauchement important des types de distribution est à l'origine de la difficulté de délimiter précisément des frontières biogéographiques.

(5) L'étude de la dynamique de la répartition révèle que près d'un tiers des espèces de Carabides sont en régression. Il est toutefois probable que cette proportion est plus importante. De très bonnes relations sont observées entre les traits d'histoire naturelle des espèces, leur type de distribution et la dynamique de leur répartition. Les espèces en régression relative sont surtout xérophiles, des espèces de milieux ouverts, dont la Belgique est en dehors de leur aire de répartition européenne. Ces espèces forment 70.6 et 55.0 % des espèces qui dominent respectivement dans les régions calcaires et en Campine. Les espèces en extension relative sont largement répandues, généralement dipolymorphiques et eurytopes.

(6) Les analyses multivariées sont des outils puissants pour extraire de manière la plus objective possible la structure d'un jeu de données. Toutefois, pour le biogéographe, le choix des méthodes ou des options est fondamental. Seule une démarche prudente, qui ne se limite pas uniquement aux graphiques produits par les logiciels d'analyses, et la recherche de formes fortes, récurrentes, sont les moyens de garantir la validité de la structure révélée.

(7) Les analyses les plus pertinentes ne pourront extraire plus d'informations qu'il ne s'en trouve dans un jeu de données. En ce qui nous concerne, les résultats obtenus pourront être améliorés d'une manière significative quand on disposera de données de distribution quantitatives ou semi-quantitatives. Ce type de données ne sera disponible que lorsque toutes les données disponibles sur la distribution de Carabides seront encodées de manière détaillée.

Partie 2.
Structure des Communautés de Carabides

Écologie des Communautés

L'écologie des communautés ou synécologie est un des domaines de recherches les plus vastes de l'Écologie, faisant appel à des données de multiples origines, à la conjonction de la biogéographie, de la génétique de populations, de la dynamique de populations et de la systématique. Elle est héritière des grands travaux des naturalistes biogéographes du siècle passé, à la recherche de lois ou de structures décrivant la formidable diversité terrestre et son apparent ordonnancement, et de théories d'histoire de vie. Son objectif principal est d'expliquer la variété et l'abondance des organismes dans l'espace et dans le temps (ROUGHGARDEN & DIAMOND, 1986). En ce sens, elle a un rôle primordial à jouer en Biologie de la Conservation (MAY, 1988; SIMBERLOFF, 1988).

II.5.1. Définitions

Avant de développer les thèmes qui ont focalisé les recherches au cours des récentes décennies, il est utile de définir le terme de communauté qui n'est pas sans ambiguïté. WIENS (1984) cite la définition, très opérationnelle mais biologiquement stérile, de MACARTHUR : une communauté est n'importe quel ensemble d'organismes, vivant actuellement proches les uns des autres et à propos desquels il est intéressant de parler. Des définitions plus larges englobent l'ensemble des individus sur une surface donnée. Souvent, elles sont plus restreintes, et les contraintes sont alors de trois types (ROUGHGARDEN & DIAMOND, 1986) :

- spatiale : toutes les espèces d'un biotope ou d'une partie de biotope;
- trophique ou fonctionnelle : toutes les espèces d'un niveau trophique, ou d'une séquence de la chaîne alimentaire ou encore les espèces qui partagent les mêmes ressources (= les guildes) ou les mêmes formes de vie dans un écosystème;
- taxonomique : toutes les espèces d'un même rang taxonomique.

D'autres définitions accentuent l'aspect des interactions interspécifiques, comme celle de WHITTAKER (1975), pour qui une communauté est un assemblage d'espèces qui interagissent les unes avec les autres. SCHOENER (1986) va même plus loin, en admettant que généralement les communautés sont presque assimilées aux guildes, dont la définition implique un partage des ressources. Cette notion d'interactions biotiques et leurs rôles dans la structure des communautés est au coeur d'une des polémiques les plus virulentes en écologie, et cela depuis le début du siècle (voir ci-dessous). Se limiter à un ensemble d'espèces taxonomiquement proches est selon WIENS (1984) une perte majeure

d'informations, puisque ces espèces ne se partagent qu'une partie seulement des ressources disponibles. C'est aussi déjà la reconnaissance implicite du rôle de la compétition. *A contrario*, SCHOENER (1986) y voit une source de richesse en renseignements, avec les mêmes arguments !

Les limites du terme "communauté" sont mal définies. Les adeptes du rôle de la compétition comme force structurante prétendront que la notion de communauté doit se limiter à des espèces qui partagent les mêmes ressources. A l'opposé, les autres désigneront comme communauté des ensembles d'espèces plus hétérogènes. GILLER & GEE (1987, page 539) ont présenté une synthèse des définitions possibles des niveaux d'organisation repris sous le terme générique de l'étude des communautés. Le terme "assemblage" d'espèces est beaucoup plus neutre que celui de "communauté", ou dans une moindre mesure que l'appellation "peuplement". Les termes "assemblage" et "peuplement" doivent être préférés lorsque les relations entre les espèces qui composent la "communauté" étudiée sont inconnues. Une communauté doit plus être comprise comme un niveau d'organisation du vivant plutôt que comme un ensemble fini d'éléments. Dans ce travail, assemblage et peuplement seront utilisés dans le même sens.

II.5.2. Survol historique

Les premières classifications du monde vivant remontent au temps de la civilisation grecque avec ARISTOTE, THÉOPHRASTE. Il faudra ensuite attendre les grands naturalistes du 18^{ème} siècle et les biogéographes du 19^{ème} siècle pour voir s'élaborer de véritables systèmes de classification basés tant sur la physionomie, la structure de la végétation, les types d'habitats, ... (voir ANDERSON & KIKKAWA (1986); WHITTAKER (1973) pour une revue plus détaillée).

Au tout début de ce siècle, un système de classification de la végétation analogue à la classification taxonomique est élaboré par des botanistes de ZÜRICH et de MONTPELLIER, sous la houlette de BRAUN-BLANQUET. C'est l'avènement de la phytosociologie, qui se développera considérablement en Europe, et persistera longtemps (voir GUINOCHET, 1973) notamment en Belgique. La base de la classification phytosociologique repose sur la recherche délibérée de discontinuités définies *à priori* dans le tapis végétal et sur la présence d'espèces caractéristiques et d'espèces différentielles, à l'image des caractères taxonomiques utilisés en taxonomie. Les espèces caractéristiques définissent les communautés par le mode de leur distribution, les espèces différentielles les délimitant par les bornes de leur distribution. Cette école, appelée sigmatiste, a ensuite fait place à des analyses plus rigoureuses de la végétation, grâce notamment aux analyses multivariées (ordinations et classifications), qui délimitent les peuplements d'une manière moins

subjective. La phytosociologie est une systématique de la végétation, qui s'intéresse peu à l'écologie des espèces et à leurs éventuelles interactions.

L'avènement de l'écologie des communautés débuta peu après, notamment par l'émergence d'une polémique sur le rôle des interactions interspécifiques. Pour GLEASON (1926), les communautés végétales ne sont que la juxtaposition d'espèces qui réagissent indépendamment les unes des autres aux mêmes gradients environnementaux ou sont distribuées aléatoirement. A l'opposé, CLEMENTS (1936) les considère comme des supraorganismes dont les composantes sont étroitement liées, à l'image des cellules et des organes qui composent un individu vivant. Elles évoluent vers un but unique, déterminé par des conditions climatiques régionales, le climax. Les héritiers de CLEMENTS reconnaissaient l'existence de frontières entre les communautés, et ont logiquement élaboré les méthodes de groupement pour les classer. Les méthodes d'ordination ont surtout été développées et mises en oeuvre par l'école "individualiste", se réclamant de GLEASON (WHITTAKER, CURTIS, ODUM, MARGALEF parmi d'autres). Depuis, la pertinence et l'intérêt de l'association des méthodes de chacun des deux courants pour décrire la structure des assemblages d'espèces ont largement été démontrés (GAUCH, 1982).

Dans les années cinquante, un nouveau débat est lancé. Il oppose les écologistes convaincus d'une part, que les interactions interspécifiques et la régulation des densités des populations par la densité sont à l'origine de la structure des systèmes écologiques (*densité-dépendance* : LACK, 1954; NICHOLSON, 1957), et d'autre part que les interactions biologiques sont des déterminants peu importants de la taille des populations; ce sont plutôt des phénomènes résultant des vicissitudes climatiques qui agissent directement sur la mortalité (*densité-indépendance* : ANDREWARTHA & BIRCH, 1954). L'approche biogéographique régionale a fait place à une approche populationnelle de la communauté, plus apte à l'élaboration de modèles théoriques. Sans entrer dans le détail, on citera par exemple, les expériences de GAUSE (1934) et l'élaboration des modèles de la dynamique de la régulation de populations de LOTKA-VOLTERRA, la théorie des stratégies r -K (PIANKA, 1972), la théorie de la niche multidimensionnelle de HUTCHINSON (1957), les modèles matriciels de calcul d'amplitude, de chevauchement de niches (LEVINS, 1968). Tous ces travaux accordent à la compétition interspécifique un rôle important dans la structuration des communautés; l'ouvrage de synthèse remarquable de MACARTHUR (1972) allait lui attribuer un rôle essentiel.

Les travaux de R. MACARTHUR et de ses disciples sont à l'origine d'un véritable réveil de l'écologie des communautés. Une synthèse générale des théories à la mode, une approche populationnelle expliquant la structure des communautés, l'élaboration de

plusieurs modèles théoriques simples mais généraux, leur formulation mathématique, la possibilité de valider les modèles, leur mise à l'épreuve dans les systèmes plus contrôlables que sont les îles ... sont autant de caractéristiques de ses travaux qui ont suscité un grand intérêt et de multiples publications. Plusieurs présupposés sont à la base des théories développées et sont acceptés tels quels :

- (1) Les communautés sont organisées, la structure observée est le résultat de processus déterministes.
- (2) Les communautés saturent leur environnement; les ressources sont limitées et les communautés sont en équilibre avec celles-ci.
- (3) L'équilibre dynamique des communautés est régi par le jeu des extinctions et des colonisations, par le biais de la compétition interspécifique.

Un exemple majeur de l'enthousiasme et de l'impact que les travaux de MACARTHUR ont suscités est l'ouvrage de CODY (1974) et la synthèse du colloque réalisé à sa mémoire (CODY & DIAMOND, 1975).

Assez rapidement, la problématique d'ensemble de l'école de MACARTHUR commença à être mis en doute. SIMBERLOFF et ses collaborateurs critiquèrent d'abord l'existence même des structures observées en montrant qu'elles ne pouvaient pas être distinguées de celles générées aléatoirement, sur base d'hypothèses nulles. Par exemple, un débat très vif opposa CONNOR et SIMBERLOFF à GILPIN et DIAMOND, à propos de la structure de cooccurrence d'espèces d'oiseaux sur des îles du Pacifique, qui ne serait pas différente du hasard pour les premiers ou s'explique par la compétition-exclusion pour les seconds (DIAMOND, 1975; CONNOR & SIMBERLOFF, 1979; GILPIN & DIAMOND, 1982; DIAMOND & GILPIN, 1982; CONNOR & SIMBERLOFF, 1983; GILPIN & DIAMOND, 1984; CONNOR & SIMBERLOFF, 1984), chacun restant fermement attaché à ses convictions (GILPIN & DIAMOND, CONNOR & SIMBERLOFF, 1984). A la sélection d'exemples choisis, SIMBERLOFF oppose la vérification d'hypothèses nulles, en générant au hasard des distributions et vérifiant la singularité de la distribution observée.

L'utilisation de simples données de présence\absence par île est une des faiblesses de la polémique, puisqu'elle ne tient aucun compte de la diversité et de l'hétérogénéité des biotopes de chaque île (ABBOTT, 1983 et autres auteurs du numéro 41 d'*Oikos*, 1983); deux espèces cooccurrentes sur une île pouvant y être localement caractérisées par des distributions totalement disjointes. L'intensité de la polémique a cependant permis l'émergence d'une nouvelle approche de la description des phénomènes écologiques. La généralisation de la formulation d'hypothèses nulles et leur vérification a permis de mettre en doute l'existence des attributs des communautés comme les rapports de taille

constants entre espèces partageant les mêmes ressources (STRONG *et al.*, 1979) et la proportion d'espèces congénériques sur les îles (SIMBERLOFF, 1978). Pour SIMBERLOFF (1982), l'un des défenseurs les plus acharnés des opinions individualistes de GLEASON, l'origine de la persistance de la conviction que la nature est organisée est un paradigme sous-jacent dans nos sociétés, héritières d'une manière ou d'une autre de l'idéalisme de la métaphysique grecque et du déterminisme du 19^{ème} siècle (voir cependant GRENE, 1982). Selon lui, seuls des processus aléatoires expliquent la distribution des espèces dans les communautés. Cette vision est probablement trop extrémiste.

L'un des postulats de la théorie de MACARTHUR et de ses collaborateurs est que les communautés sont en équilibre, les colonisations compensant les extinctions de manière à saturer leur environnement (théorie de l'équilibre dynamique). Les composantes de la communauté restent stables. Plusieurs études dont celle de WIENS (1984) ont mis en doute ce présupposé, notamment parce que des structures observées à une large échelle biogéographique ne s'observent pas localement, là où les interactions biotiques sont sensées se produire. Cet auteur soulève la question de la pertinence d'un modèle général qui coïnciderait avec tous les cas particuliers, comme celui des règles d'assemblages de DIAMOND (1975). Il propose une distribution des communautés le long d'un gradient allant de l'équilibre au non-équilibre, avec pour extrêmes, les caractéristiques suivantes :

Non-équilibre <-----> **Équilibre**

Découplage des interactions biotiques
Indépendance des espèces
Non-saturation
Densité-indépendance
Opportunisme
Effets aléatoires importants
Structure ténue

Couplage des interaction biotiques
Compétition
Saturation
Densité-dépendance
Optimalité
Rares effets aléatoire
Structure solide

'Stochastique' <-----> **'Déterministe'**

Cette proposition, complétée notamment par GILLER & GEE (1987), est analogue à la dichotomie *r*-*K* (PIANKA, 1972) pour les traits d'histoire naturelle des espèces. Elle réconcilierait les chercheurs travaillant sur les vertébrés supérieurs, où l'équilibre semble plus fréquemment observé, avec ceux étudiant les communautés d'arthropodes, caractérisées par de faibles structures, une grande variabilité et l'intervention manifeste d'autres facteurs biotiques que la compétition, comme la prédation (SCHOENER, 1986).

La polémique sur le rôle des interactions biotiques comme la compétition a permis à l'écologie des communautés d'évoluer d'un stade d'une science purement descriptive à celui de la recherche des origines et des processus conduisant à la diversité biologique du

monde vivant. Cette diversité est probablement à l'origine de la difficulté de l'élaboration d'un modèle général unique (WIENS, 1989). Le rôle de la compétition interspécifique n'est pas facile à prouver expérimentalement, mais cette difficulté n'est pas suffisante pour rejeter son importance. Plusieurs éléments indirects montrent de manière univoque que la compétition a joué et joue un rôle non-négligeable dans la structuration des communautés (voir SCHOENER, 1983; BLONDEL, 1986).

A la période euphorique de la fin des années 60, durant laquelle les écologistes discernaient de multiples structures, succède une période de ré-évaluation des modèles, notamment par la prise de conscience du rôle de l'hétérogénéité, de la variabilité et de l'imprévisibilité du milieu. CHESSON & CASE (1986) ont présenté à ce propos un éventail des théories alternatives à celles de l'équilibre dynamique. Ces théories nécessitent des études de la dynamique des communautés plutôt que de leurs paramètres statiques. Des traits caractéristiques des espèces comme les réponses fonctionnelles et les traits d'histoire naturelle, incluant le pouvoir de dispersion, sont de bons indices de la manière dont les espèces réagissent à la variabilité environnementale.

Le rôle de l'échelle spatiale à laquelle sont étudiés les phénomènes est aussi considérable (WIENS, 1986; WIENS *et al.*, 1986; RICKLEFS, 1987). Si au niveau régional, les présences\absences semblent stables et prévisibles, leur appartenance à des peuplements locaux fluctue considérablement. D'où la notion d'équilibre régional, mais de non-équilibre local. La sommation d'une collection localement hétérogène peut produire globalement une structure assez claire, mais sans signification biologique. Les processus en jeu aux différentes échelles spatiales et temporelles sont aussi largement dépendant les uns des autres. D'après WIENS *et al.* (1986), la solution idéale est d'explorer un large spectre d'échelles spatiales et temporelles. Un bon exemple est celui présenté par ROUGHGARDEN *et al.* (1987), concernant la distribution des balanes et des lézards *Anolis* dans les îles des Caraïbes, à trois échelles spatiales différentes.

II.5.3. Structure des peuplements

Par structure des peuplements ou des assemblages, on désigne les traits caractéristiques de ceux-ci, tels le nombre d'espèces, les abondances spécifiques, la hiérarchie taxonomique, la distribution des classes de tailles, ... Véritables outils d'investigation, ce sont des paramètres qui synthétisent la liste d'espèces d'un assemblage pour la comparer à une autre. Certains d'entre eux ont fait l'objet de très nombreuses publications. Il est utile de rappeler ici leurs fondements, au moins pour ceux qui seront étudiés au cours de ce chapitre.

II.5.3.1. Richesse en espèces

La mesure la plus simple de la diversité d'un peuplement est son **nombre d'espèces** (S). Le nombre maximum d'espèces d'un assemblage est difficile à établir. L'échantillonnage complet est souvent pratiquement impossible, surtout lorsque le milieu inventorié n'est pas de taille finie. Tout au plus, peut-on effectuer plusieurs échantillons aléatoires ou plusieurs collections de manière à l'approcher au mieux. Le nombre total d'espèces dépendra principalement du caractère exhaustif de l'échantillonnage et de la surface inventoriée.

II.5.3.1.a. Caractère exhaustif de l'inventaire

Une manière de connaître le degré d'exhaustivité de l'échantillonnage est l'établissement d'une **courbe de saturation** (FERRY, 1976). Son principe est simple. Il nécessite plusieurs échantillons de la communauté. Ceux-ci sont arrangés selon plusieurs séquences aléatoires. Pour chacune d'entre elles, on établit la courbe de richesse cumulée. La courbe moyenne est ensuite calculée. Plus elle tend vers une asymptote, plus l'échantillonnage est exhaustif. A l'inverse, si la pente au dernier point est élevée (> 1.0), un échantillonnage complémentaire apportera probablement de nouvelles espèces à la liste. LAUGA & JOACHIM (1987) ont proposé de l'ajuster à la fonction de MONOD, représentant l'équation de MICHAELIS-MENTEN. L'équation à ajuster est la suivante :

$$s_i = S * i / (i + N_{50\%})$$

avec s_i = le nombre d'espèces attendu pour l'échantillon, S = le nombre réel d'espèces du biotope, i = le numéro d'ordre de l'échantillon et $N_{50\%}$ = le numéro d'ordre de l'échantillon auquel 50 % des espèces ont été observées. S et $N_{50\%}$ sont les deux paramètres à ajuster, soit par la méthode des moindres carrés non linéaires, soit par les méthodes d'ajustement simplifiées proposées par LAUGA & JOACHIM (1987). Le caractère exhaustif de l'échantillonnage se mesure par le rapport du nombre observé d'espèces sur le nombre d'espèces réel S .

II.5.3.1.b. Courbe aire-espèces

Le nombre d'espèces S augmente souvent en fonction de la taille de la surface étudiée (A) selon le modèle $\log S = \log k + z * \log A$ (PRESTON, 1962). Ce modèle est en relation étroite avec une distribution lognormale des abondances des espèces de la communauté. La distribution du coefficient de pente z a fait l'objet de nombreuses investigations, notamment dans des milieux de taille finie comme les îles. MACARTHUR & WILSON (1967) s'attendait notamment à ce qu'il soit moins élevé sur les îles que sur des

zones continentales de même superficie, les extinctions étant plus difficilement compensées par des colonisations. La valeur attendue pour z dans le cas particulier d'une distribution lognormale canonique des abondances (voir ci-dessous) est de l'ordre de 0.25 (MAY, 1975).

Au vu des variations importantes de z , on n'accorde actuellement pas d'interprétation biologique à la pente de cette relation. D'autant plus que des relations non-linéaires sont parfois observées, que cette relation ne tient compte ni de la distance par rapport à d'autres sites, ni de l'hétérogénéité des habitats étudiés, ni des différences écologiques entre les espèces et qu'elle dépend de l'exhaustivité de l'échantillonnage. De meilleures relations linéaires sont observées avec d'autres critères que la surface comme la productivité des îles (WRIGHT, 1983).

II.5.3.1.c. Comparaison de peuplements

Tant que l'asymptote n'est pas atteinte, plus exhaustif et plus large sera l'échantillon, plus le nombre attendu d'espèces sera élevé. Pour comparer des échantillons de taille différente, HURLBERT (1971) et SIMBERLOFF (1972, 1979) proposent d'utiliser **la méthode de la raréfaction**. Elle consiste à calculer le nombre attendu d'espèces dans un échantillon aléatoire d'une collection d'individus d'un assemblage. La taille de l'échantillon sera donc toujours inférieure à celle de la collection.

Plusieurs contraintes écologiques restreignent l'utilisation de la méthode de la raréfaction dans le cas d'échantillons taxonomiquement similaires, effectués avec les mêmes méthodes et dans des habitats où les diversités attendues sont proches. Il s'agit toutefois du meilleur indice pour la comparaison de relevés dont l'intensité de l'échantillonnage est différente (KREBS, 1989).

II.5.3.2. Distribution des abondances

Qu'il soit attendu ou observé, le nombre d'espèces est un indice très peu informatif de la manière dont se répartissent les abondances des différentes espèces. La structure de dominance d'un assemblage soumis à des perturbations varie généralement plus vite que son nombre d'espèces. Deux grandes familles d'indices ont été proposés. Les premiers mesurent l'hétérogénéité du peuplement de manière synthétique, les seconds tendent à décrire complètement la structure de dominance par un modèle.

II.5.3.2.a. Indices synthétiques d'hétérogénéité

Parmi les indices synthétiques ou non-paramétriques, basés sur les abondances relatives des espèces, l'indice de SIMPSON et l'indice de SHANNON-WIENER sont les plus fréquemment cités. Ces indices tendent à synthétiser à la fois le nombre d'espèces et l'équilibre de la répartition dans un seul chiffre. Lorsqu'ils s'appliquent à un échantillon, ces indices de diversité intrabiotope sont appelés diversité de type *alpha*. Lorsque plusieurs échantillons sont mélangés, la diversité (sectorielle) est baptisée diversité de type *gamma*. Enfin, la mesure de la similitude entre deux biotopes est appelée diversité *bêta* (WHITTAKER, 1972).

L'**indice de SIMPSON** (D), ou indice de concentration, mesure la probabilité que deux individus tirés au hasard d'un peuplement infiniment grand appartiennent à la même espèce. Il est égal à la somme des carrés des abondances relatives de chaque espèce. L'estimateur approprié pour un peuplement de dimension finie est :

$$D = \sum ((n_i * (n_i - 1)) / (N * (N - 1)))^{12}$$

où n_i = nombre d'individu de l'espèce i et N = le nombre total d'individus du peuplement. La représentation habituelle de l'indice sous la forme d'un indice d'hétérogénéité est $1 - D$ (complément de l'indice de SIMPSON) ou $1 / D$ (réciproque de l'indice de SIMPSON), pour qu'il augmente parallèlement à la diversité. Les valeurs de la réciproque de l'indice de SIMPSON évoluent entre 0 et le nombre d'espèces. Il peut donc être interprété comme le nombre d'espèces "équi-abondantes" requises pour produire une hétérogénéité similaire à celle de l'échantillon.

Cet indice est fortement sensible à l'abondance de l'espèce dominante et moins sensible au nombre d'espèces. MAY (1975) a toutefois montré qu'une fois que le nombre d'espèces dépasse 10, il peut aussi devenir très sensible au nombre d'espèces si le modèle de distribution sous-jacent est lognormal canonique (voir ci-dessous).

L'**indice de Shannon-Wiener** (H') appartient à la famille des indices de diversité dérivés de la théorie de l'information. L'un des objectifs de la théorie de l'information est de mesurer l'ordre (ou le désordre = entropie) d'un système.

$$H' = - \sum ((n_i / N) * \log (n_i / N))$$

¹² On se réfère à la notation de MAGURRAN (1988) et de KREBS (1989) pour définir la valeur de D qui est aussi utilisée pour définir la réciproque de l'indice de SIMPSON (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984; KVALSETH, 1991).

La quantité (n_i / N) est un estimateur de la proportion réelle de l'espèce i dans le peuplement, qui est sensé être infini. Quand ce n'est pas le cas, plusieurs autres termes correctifs sont ajoutés à la formule (voir MAGURRAN, 1988). Dans la pratique, il suffirait de retrancher de la formule le rapport $(S - 1) / N$ pour que l'équation devienne acceptable pour les peuplements de taille finie. Les unités de H' dépendent de la base logarithmique utilisée. KREBS (1989) conseille d'utiliser l'exponentielle de H' , si la base logarithmique est népérienne. L'interprétation est alors semblable à celle de la réciproque de l'indice de SIMPSON. H' et son exponentielle sont plus sensibles au nombre d'espèces de l'assemblage. Ils dépendent donc fortement de l'exhaustivité de l'échantillonnage.

Comme les valeurs de H' , calculées sur des échantillons du même peuplement, sont distribués normalement (TAYLOR, 1978), cet indice se prête aussi à l'arsenal des méthodes paramétriques telle l'analyse de la variance lors de la comparaison de la diversité de plusieurs communautés.

Lorsque l'échantillon du peuplement dont on dispose, n'est pas un échantillon aléatoire mais, soit une collection où toutes les espèces n'ont pas la même probabilité d'être observée (dans le cas de piégeages attractifs, de transects réalisés à un moment précis, ...), soit un inventaire complet du peuplement, la mesure théorique de l'information appropriée est celle de BRILLOUIN (H_B) dont la formule est :

$$H_B = (1 / N) * (\log N! - \sum \log n_i!)$$

Dans la pratique, KREBS (1989) conseille d'utiliser l'indice H' pour ses facilités de calcul car les différences entre les deux indices sont souvent très minimes. L'indice de BRILLOUIN est de plus, sensible à la taille de l'échantillon. Si la forme de la distribution de fréquence reste identique, il produit des valeurs différentes quand le nombre total d'individus varie.

Plusieurs **indices d'équitabilité** ou d'équi-répartition (J') de la distribution ont aussi été proposés. Le plus connu est le rapport de l'indice de SHANNON-WIENER, sur le logarithme du nombre d'espèces observées. Toutefois, l'utilisation de cet indice est à réserver aux cas où le nombre total réel d'espèces du peuplement est connu.

Il existe une relation étroite entre le nombre d'espèces S , l'exponentielle de SHANNON-WIENER H' et la réciproque de SIMPSON $1/D$ (HILL, 1973). L'équation de cette relation est la suivante :

$$N_a = (\sum (n_i / N)^a)^{1 / (1 - a)}$$

L'indice a correspond à l'ordre de la diversité. Les trois indices de diversité cités ci-dessus correspondent respectivement à N_0 , N_1 et N_2 . Plus la valeur de a augmente, plus l'indice est dépendant de l'abondance de l'espèce dominante et moins le nombre d'espèces intervient. Pour des valeurs infinies de a , l'indice obtenu est celui de BERGER-PARKER, qui correspond simplement au rapport de l'abondance de l'espèce la plus abondante sur le nombre total d'individus du peuplement. Ce serait d'après MAY (1975) l'un des meilleurs indices de diversité.

II.5.3.2.b. Modèles de distribution des abondances

Les indices de diversité sont, de par leur nature synthétique, pauvres en information. L'étude de la distribution des abondances est beaucoup plus riche en renseignements (MAY, 1975). Elle permet entre autres, la comparaison avec les prédictions obtenues par des modèles biologiques théoriques.

Parmi les nombreux modèles développés, cinq sont souvent cités pour rendre compte de la manière dont les individus d'une communauté se répartissent parmi les différentes espèces, et donc, se partagent leur environnement (voir MAY, 1975; PIELOU, 1975; BLONDEL, 1979; MAGURRAN, 1988; KREBS, 1989; BASTOW, 1991).

Le modèle des **séries géométriques** (ou de MOTOMURA) suppose que la première espèce s'attribue une certaine fraction des ressources limitant la communauté, que la suivante utilise la même fraction de ce qui est encore disponible, et ainsi de suite. Comme le rapport entre l'abondance d'une espèce et celle de l'espèce précédente est constant, l'évolution des logarithmes des abondances en fonction du rang décroissant des espèces suit une droite. Deux autres modèles similaires sont celui des **séries logarithmiques** (Figure II.1) et celui du **bâton brisé** de MACARTHUR (voir MAY, 1975; BLONDEL, 1979; GRAY, 1987; MAGURRAN, 1988; KREBS, 1989 pour des développements complémentaires). Dans le modèle logarithmique, le nombre total théorique d'espèces du peuplement est estimé par l'équation $S = \alpha * \ln(1 + (N / \alpha))$. Le paramètre α est une mesure de l'hétérogénéité qui semble faire l'unanimité (MAGURRAN, 1988; KREBS, 1989). L'application en écologie du **modèle de ZIPF-MANDELBROT** est due à FRONTIER (1985). A l'origine, il a été élaboré pour expliquer la distribution de fréquence des mots dans un langage. Les premiers colonisateurs d'un site n'ont besoin que de quelques traits caractéristiques pour survivre, se reproduire et devenir abondants. Généralement, les espèces suivantes ont besoin des premières pour s'établir, et ont ainsi des exigences de plus en plus nombreuses. Traduit en terme de coûts, cela signifie que plus une espèce est exigeante, plus les coûts associés à son installation sont importants. Bien que certaines

distributions semblent suivre ce modèle, il traduit mal la fréquence des espèces rares (MAGURRAN, 1988).

Le modèle **lognormal** semble le plus répandu dans les peuplements. Bien qu'il l'eût déjà élaboré auparavant, c'est en 1962 que PRESTON a publié une analyse détaillée du modèle lognormal et de ses nombreuses applications. Selon lui, quand l'échantillonnage du peuplement est complet, la représentation du nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus par espèce, exprimé sur une échelle géométrique (octaves), a la forme d'une courbe en cloche (Figure II.2). Plus l'échantillonnage est incomplet, plus cette courbe sera tronquée à gauche. Bien qu'au départ ce modèle soit un descripteur statistique de la distribution, plusieurs hypothèses biologiques ont été émises car de très nombreux assemblages semblent y répondre (voir par exemple MAY, 1975; SUGIHARA, 1980 et UGLAND & GRAY, 1982 pour une discussion). Le nombre total d'espèces du peuplement est estimé par la relation $S = 1.772454 * S_{mode} / a$ avec S_{mode} est le nombre d'espèces au mode de la distribution et a est un paramètre mesurant l'étalement de la distribution.

Une forme particulière de la courbe normale, plus souvent observée, est appelée par PRESTON la "distribution canonique lognormale". Souvent, le paramètre a de l'équation reste constant (proche de 0.2), et il est donc possible de calculer le nombre d'espèces total de la communauté quand on ne dispose que d'un échantillonnage partiel (voir KREBS, 1989).

L'adéquation d'une distribution observée à l'un des modèles qui viennent d'être présentés n'est cependant techniquement pas facile à réaliser. Le test du χ^2 habituel n'arrive souvent pas à séparer les modèles les uns des autres (GRAY, 1987; MAGURRAN, 1988). L'adéquation à un modèle ne signifie pas nécessairement le rejet des autres. BASTOW (1991) propose des méthodes pour mesurer l'adéquation d'une distribution observée à plusieurs modèles théoriques de distribution. Bien qu'intéressante, son approche est théorique et mis à part les deux programmes LOGNORM et LOGSERIES élaborés par KREBS (1989), il n'existe pas à notre connaissance d'autres facilités pratiques pour évaluer l'adéquation aux autres modèles. En conséquence, MAGURRAN (1988) et KREBS (1989) proposent de vérifier l'adéquation visuellement, sur des graphiques du logarithme des abondances par rapport au rang décroissant des abondances des espèces (graphique de WHITTAKER).

Quant à la signification biologique de l'adéquation à un modèle, les opinions divergent. Les uns supposent que le modèle lognormal correspond à une communauté stable, en équilibre, alors, que pour d'autres, c'est le modèle des séries logarithmiques qui en est le révélateur (voir GRAY, 1987). Rien ne suppose qu'une bonne adéquation à un

modèle, implique l'acceptation des hypothèses écologiques sur lesquelles il est basé. Il s'agit simplement d'instruments descriptifs.

Toutefois, on considère généralement que dans les stades primaires des successions, dans les milieux perturbés par des toxines ou enrichis par les pollutions, quand le nombre de facteurs structurant le peuplement est faible, les distributions de fréquence déséquilibrées sont plus fréquentes, avec quelques espèces dominantes se partageant la plupart des individus présents. Inversement, dans les communautés climaciques, constituées d'un grand nombre d'espèces, des distributions équilibrées sont observées. Ces dernières distributions montrent une bonne adéquation avec le modèle lognormal canonique (MAY, 1975).

II.5.3.3. Composition spécifique

II.5.3.3.a. Diversité β

La comparaison des profils d'abondances relatives ne tient pas compte de l'identité des espèces. Deux peuplements caractérisés par le même profil, et donc la même valeur de diversité α , peuvent être composés par deux ensembles spécifiques totalement différents. La composition spécifique est un autre élément majeur de la diversité des communautés. Les différences spécifiques entre deux peuplements représentent la diversité β .

Parmi les nombreux indices synthétiques élaborés pour comparer deux peuplements (voir MAGURRAN, 1988), deux seront présentés. Le premier est uniquement basé sur le nombre d'espèces et est indépendant des différences d'abondance (WHITTAKER, 1960). Il se formule par $\beta_w = (S_{total} / (\sum S_j / n)) - 1$, avec S_{total} = le nombre total d'espèces et $(\sum S_j / n)$ = la moyenne des nombres d'espèces par peuplement. Lorsque tous les peuplements ont la même composition spécifique, la diversité β est nulle. D'après WILSON & SHMIDA (1984), c'est l'un des indices les plus efficaces. Le second indice tient compte des différences d'abondances relatives entre les peuplements et est directement dérivé de la théorie de l'information. Il se formule par $H'\beta = (H'\alpha_{total} / (\sum H'\alpha_j / n)) - 1$, soit le rapport de la diversité α de l'ensemble des relevés (c'est la diversité γ) sur la moyenne des diversités α des communautés. Cet indice est une variante de celui de BLONDEL (1979), qui devient négatif lorsque le fait d'ajouter des relevés provoque une augmentation de la dominance d'une espèce et positif lorsque la diversité augmente.

Ces deux indices sont utiles pour obtenir une mesure de l'hétérogénéité globale de peuplements différents. Ils peuvent aussi être appliqués à plusieurs échantillons d'un

peuplement lorsque chacun d'eux est suffisamment exhaustif. Étant donné que ces indices somment plus de deux relevés, ils sont aussi utilisés pour mesurer l'évolution ou le "turnover" de la diversité le long de gradient.

Une autre méthode d'approcher l'hétérogénéité globale des peuplements est l'analyse multivariée de la diversité élaborée par ALATALO & ALATALO (1977). Cette méthode repose sur le même principe que la diversité β : on compare la diversité moyenne ponctuelle à la diversité totale. Elle va toutefois plus loin, en permettant de comparer l'efficacité, exprimée en termes d'information expliquée, de la répartition des relevés en plusieurs classes, ou même de mesurer l'interaction de deux critères de classification. Un test de permutations par bloc a été ajouté à la procédure de manière à établir une échelle de comparaison des valeurs obtenues sur base des critères de classification testés¹³ (voir DUFRÊNE, en préparation).

II.5.3.3.b. Ordination et classification

Les indices de diversité β donnent une mesure globale, synthétique, à l'image des indices de diversité α . Pour obtenir une vue générale des relations qui existent entre les espèces de différents peuplements, on met généralement en oeuvre les méthodes multivariées d'ordination et de classifications.

L'éventail des méthodes a été détaillé dans l'introduction générale, nous n'y reviendrons pas ici.

II.5.3.4. Niche écologique

Le concept de niche a actuellement largement dépassé le cadre de l'écologie pour désigner, dans le langage courant, la place et aussi le rôle d'éléments dans un système. En écologie, il s'adresse à un niveau d'organisation inférieur à celui des communautés, le niveau spécifique. Ce concept permet d'aller encore plus loin dans l'analyse de la structure des peuplements, soit en cernant les conditions environnementales qui limitent les distributions des espèces (la niche "abiotique" de GRINNEL), soit en mesurant les relations que chaque espèce entretient avec ses ressources et les autres espèces (la niche fonctionnelle d'ELTON et la niche multidimensionnelle de HUTCHINSON).

¹³ Programme HIERATA écrit en FORTRAN.

Pour GRINNEL, la niche est l'ensemble des valeurs des facteurs environnementaux qui, sur toute l'aire de distribution d'une espèce, permettent sa survie et la reproduction. La compétition peut être un des facteurs déterminant la distribution et les abondances, mais ce n'est pas le facteur principal.

ELTON considère que la niche écologique d'une espèce est définie par ses relations avec sa nourriture et ses ennemis. Sa définition met l'accent sur la place de l'espèce dans le réseau trophique. HUTCHINSON a renforcé le concept en le modélisant. Il suggère que les différentes ressources environnementales forment les axes d'un espace multidimensionnel. Sur chacun de ces axes, la fréquence de distribution d'une espèce détermine l'intervalle des valeurs utilisées de la ressource. Dans l'espace multidimensionnel, l'hypervolume élaboré à partir des fréquences de distribution sur chaque axe est la niche écologique de l'espèce. On appelle **niche fondamentale** celle qui s'exprimerait si aucune contrainte n'existait. Dans la vision de HUTCHINSON, une contrainte importante est la compétition-exclusion. Comme les ressources sont supposées limitées, la compétition agit en comprimant l'hypervolume, formant la **niche réalisée**. En conséquence, la position de la niche, sa forme, sa taille, le chevauchement avec les autres espèces changeront en fonction des pressions de compétition (voir BLONDEL, 1986; WIENS, 1989).

La niche "abiotique" de GRINNEL est la meilleure approche de la niche fondamentale (JAMES *et al.*, 1984). Elle détermine la place de l'espèce dans le peuplement. Mais elle doit être complétée par la manière dont l'espèce la réalise (BLONDEL, 1986).

La théorie de la niche multidimensionnelle a suscité un grand élan de recherches, notamment par la possibilité de mesurer l'amplitude et le chevauchement des niches écologiques. Elle a influencé de manière considérable MACARTHUR pour l'élaboration de la théorie de l'équilibre dynamique appliqué à la biogéographie insulaire. C'est la théorie de la niche multidimensionnelle qui suppose que les assemblages d'espèces sont des ensembles saturés et en équilibre, régis par la compétition-exclusion. Elle ne tient pas compte de la variabilité du milieu, de la dépendance qui existe entre les ressources, et de la possibilité que le milieu ne soit pas saturé.

Le concept de la niche écologique, notamment celle de GRINNEL, garde encore tout son intérêt dans les études comparant la manière dont différentes populations de la même espèce s'adaptent à leur environnement. Elle est à la base de la compréhension des stratégies adaptatives des populations à leur environnement (BLONDEL, 1986).

De nombreux indices d'amplitude et de chevauchement des niches ont été proposés, notamment pour l'étude du régime alimentaire ou de la sélection d'habitat (parmi les plus répandus, voir HORN, 1966; LEVINS, 1968; SCHOENER, 1970; COLWELL & FUTYAMA, 1971; HANSKI, 1978; HURLBERT, 1978; ABRAMS, 1980). Les premiers indices de chevauchement dérivait directement des coefficients de compétition des équations de LOTKA-VOLTERRA. LEVINS (1968) proposa un indice d'amplitude en relation avec la théorie de l'information, soit la réciproque de l'indice de SIMPSON, soit celui de SHANNON-WIENER. L'indice de chevauchement de SCHOENER (1970) est simplement la mesure de la proportion de la ressource qui est partagée en commun. COLWELL & FUTYAMA (1971) améliorèrent l'indice de LEVINS (1968) afin d'éviter l'arbitraire du découpage en classes d'une ressource. HURLBERT (1978) discute de l'interprétation des indices de chevauchement en terme d'indices de compétition et en propose d'autres, mieux adaptés à cette interprétation. HANSKI (1978) et ABRAMS (1980) ont respectivement critiqué les indices de COLWELL & FUTYAMA (1971) et ceux d'HURLBERT (1978).

Outre les mesures directes, les analyses multivariées telles que les ordinations offrent tout un choix de possibilités qui n'a été que récemment abordé (BLONDEL, 1986). Ces méthodes d'ordination comprennent les analyses discriminantes (DUESER & SHUGART, 1978, 1979) et des mesures d'amplitudes sur les axes factoriels telles celles proposées par CHESEL, LEBRETON & PRODON (1982) ou celles disponibles dans le logiciel CANOCO.

II.5.3.5. Proportion d'espèces congénériques

Si la compétition joue un rôle majeur dans la structuration des communautés, on s'attend à ce que des espèces qui partagent les mêmes ressources, ou plus généralement la même niche, s'excluent et montrent des distributions sans chevauchement. Ce principe de la compétition-exclusion ou principe de GAUSE est ancré depuis longtemps dans les théories en écologie (voir les revues effectuées par DEN BOER, 1980, 1985). Comme les espèces qui appartiennent au même genre ont plus souvent des exigences écologiques voisines, elles auront, sous l'hypothèse de la compétition-exclusion, tendance à s'exclure mutuellement. L'hypothèse nulle est que les espèces congénériques ne sont pas plus caractérisées par des distributions exclusives que les espèces appartenant à des genres différents.

WILLIAMS (1964) a été le premier à utiliser la méthode suivante pour éprouver cette hypothèse nulle. Le nombre total de manières différentes de choisir deux espèces au hasard dans une collection de S espèces est égal à $(S * (S - 1)) / 2$. Pour les s_i espèces appartenant au genre i , ce nombre est égal à $(s_i * (s_i - 1)) / 2$. La probabilité que deux espèces prises au hasard soient congénériques se mesure par le rapport des deux

nombres, soit $(s_i * (s_i - 1)) / (S * (S - 1))$. L'inverse de cette valeur, appelée diversité générique, évalue le nombre théorique de tirages nécessaire pour obtenir une paire d'espèces congénériques. Calculé sur une collection de relevés d'espèces, ce chiffre est comparé au nombre observé de paires congénériques dans les relevés. Généralement, ce test montre que le nombre de paires congénériques observées est supérieur au nombre de paires attendues, rejetant l'existence d'un effet de la compétition-exclusion plus intense entre paires congénériques. C'est donc la situation inverse qui est observée : les espèces écologiquement proches sont plus souvent en coexistence que les espèces appartenant à des genres différents.

WILLIAMS (1964) répondait ainsi à l'observation d'une plus faible proportion d'espèces congénériques sur les îles, par rapport au continent. Il démontra qu'aucune explication écologique ne devait expliquer ce qui n'était qu'un artefact mathématique. C'est pour répondre à de nouvelles publications attribuant à la compétition, l'origine de la faible richesse en espèces des îles, que SIMBERLOFF (1970) démontra d'une autre manière, par simulation, que cette observation était liée à la taille de l'échantillon. Le nombre attendu d'espèces par genre, symbolisé par l'expression $E(S/G)$, est une fonction presque linéaire de la taille de l'échantillon. Elle se mesure par la relation suivante : $E(S/G)_n = ((n - 1) * ((S/G - 1) / (S - 1)) + 1$, avec S et G désignant respectivement les nombres d'espèces et de genres observés dans un site, et n le nombre total d'espèces dans l'échantillon étudié.

II.5.3.6. Écomorphologie et déplacement de caractères

Au contraire, et toujours sous l'hypothèse du rôle majeur de la compétition-exclusion, on s'attend à ce que les espèces cooccurrentes d'une même guilda soient morphologiquement différentes. Deux types de structure ont fait l'objet de nombreuses recherches : les rapports de taille avoisinant souvent 1.3, entre espèces d'un même peuplement et les déplacements de caractères morphologiques, qui se produisent lorsque deux espèces, similaires pour certains traits morphologiques lorsqu'elles sont en allopatrie, divergent en sympatrie. Ces deux constatations, bien que mises en doute par les adeptes des hypothèses nulles, ont fait l'objet d'une abondante littérature (voir STRONG *et al.*, 1979; BLONDEL, 1986; SIMBERLOFF, 1984; WIENS, 1989). Les données actuellement disponibles dans le cadre de ce travail ne se prêtent guère à des analyses de ce type. Le sujet ne sera donc pas plus développé.

II.5.3.7. Relation entre la distribution régionale et les abondances

L'étude des relations entre les attributs de la distribution régionale et les abondances des espèces a souvent été utilisée pour la révélation de processus au niveau des

communautés (WIENS, 1989). Plusieurs modèles ont été élaborés pour expliquer les structures de la distribution des espèces dans une région : le modèle de l'immigration-extinction stochastique de LEVINS, celui des espèces "core-satellite" de HANSKI et celui basé sur la niche, de BROWN. Les processus spatiaux (distribution des espèces dans l'espace physique) et le partage des ressources (distribution des espèces dans l'espace des niches) sont les composantes d'une réponse satisfaisante des questions essentielles : pourquoi y a-t-il tant d'espèces et pourquoi y en a-t-il tant qui sont rares ? (WIENS, 1976; HANSKI, 1982).

Le modèle de LEVINS (1969, 1970) est basé sur les taux d'immigration et d'extinction selon la théorie des équilibres dynamiques de MACARTHUR & WILSON (1967). Lorsque l'immigration et l'extinction varient de manière aléatoire, la distribution du nombre de sites occupés par espèce, pour les espèces d'une région, est unimodale (LEVINS, 1970).

HANSKI (1982) a démontré cependant que la probabilité d'extinction est négativement corrélée avec le nombre de sites occupés. Plus l'espèce est rare, plus ses chances de disparaître augmentent. Les dynamiques des abondances locales et des distributions régionales sont clairement en étroite connexion. Il est par exemple généralement admis que plus une espèce est abondante, plus elle occupe un nombre élevé de sites (voir les exemples cités par HANSKI, 1982; BOCK & RICKLEFS, 1983; BROWN, 1984).

HANSKI a modifié le modèle de LEVINS de manière à y ajouter un terme décrivant la relation entre la taille de la distribution et les taux d'extinction. La distribution du nombre de sites occupés devient alors bimodale. Deux groupes d'espèces dominent une région : les espèces rares ("satellite species") et celles qui sont présentes dans presque tous les sites ("core species"). Cette prédiction est aisément testable, notamment par rapport au modèle de LEVINS (Figure II.3). Elle doit cependant être confirmée par une analyse rigoureuse des taux d'extinction et de colonisation locaux, et éventuellement de la dynamique de la distribution régionale (HANSKI, 1982; COLLINS & GLENN, 1991). Pour certains (NESS *et al.*, 1991), La bimodalité ne serait toutefois qu'un artefact.

La séparation entre espèces "noyaux" et espèces "satellites" a plusieurs applications directes en écologie des communautés. HANSKI propose que les espèces localement abondantes et régionalement fréquentes forment un noyau d'espèces qui se partagent réellement les ressources et saturent leur environnement, de manière à arriver à l'équilibre. Ces espèces sont entourées d'une série d'espèces rares, répondant à une structure non-équilibrée. Dans le contexte du partage des ressources, on s'attend à ce que les espèces soient mieux réparties, c'est-à-dire qu'elles soient plus dispersées dans l'espace des ressources, que les espèces satellites. Ce type de prédiction est testable et est

probablement une alternative adéquate à la formulation d'hypothèses nulles parfois irréalistes.

Le modèle de BROWN (1984) exploite deux observations bien connues : les abondances d'une espèce sont plus élevées au centre de son aire qu'en ses marges (HENGEVELD & HAECK, 1982) et, le long d'un gradient quelconque, les abondances d'une espèce suivent une courbe en cloche (WHITTAKER, 1967). Le modèle repose sur trois suppositions : (1) la niche de chaque espèce est multidimensionnelle, déterminée par la combinaison de multiples facteurs physiques et biotiques; (2) la variation environnementale est autocorrélée, c'est-à-dire que plus des sites sont éloignés, moins ils sont similaires; et (3) des espèces proches taxonomiquement et écologiquement ne diffèrent que par un petit nombre de dimensions de la niche. La combinaison des deux premières suppositions explique que les abondances sont plus élevées au centre de l'aire de distribution. Pour les espèces qui ne diffèrent que par un petit nombre de dimensions de niche, on observe une corrélation entre abondance et distribution. Les espèces exigeantes sur les conditions environnementales ne pourront coloniser qu'un nombre de sites restreint, alors que les espèces qui ont une amplitude un peu plus large et sont suffisamment abondantes là où l'habitat est adéquat, pourront occuper de nombreux autres sites.

Le modèle de HANSKI suppose que la dynamique régionale d'une espèce est importante, et que la stochasticité de cette dynamique joue un rôle majeur. Les extinctions et les colonisations semblent en effet être un phénomène courant dans les communautés (EHRlich *et al.*, 1980; DEN BOER, 1977 et les travaux de TAYLOR, cités par HANSKI). Le modèle de BROWN suppose que les variations d'abondance sont rares à large échelle car les contraintes géographiques imposées par les limites de la distribution réduisent les fluctuations locales. COLLINS & GLENN (1991) considèrent que les deux modèles de distribution sont largement complémentaires, lorsqu'ils sont étudiés à une échelle spatiale adéquate. Ces auteurs observent qu'à une large échelle, la distribution des fréquences de sites occupés est unimodale, mais qu'à l'échelle de leur site d'étude, elle est largement bimodale.

Ces modèles ont des conséquences importantes pour la compréhension de la structure des peuplements. Ils réalisent le lien avec la répartition régionale, qui est un des éléments majeurs de la dynamique de la structure des peuplements.

II.5.4. Conclusions et enseignements

La présentation des grands courants et des concepts qui ont guidé l'écologie des communautés jusqu'à présent est riche en enseignements. Le plus fondamental est probablement la dualité entre processus stochastiques et processus déterministes. Par le passé, le rôle et les conséquences des perturbations ont souvent été éludés. Ces perturbations aléatoires font que la recherche d'un modèle unique est probablement illusoire.

Les descripteurs écologiques de la structure des communautés doivent être complétés par une étude de la manière dont les espèces s'adaptent à leur environnement. Les réponses fonctionnelles des espèces seront abordées par le biais des traits d'histoire naturelle comme le type de cycle d'activité et le pouvoir de dispersion. Ce thème fera l'objet de recherches complémentaires.

L'échelle spatiale à laquelle les phénomènes sont étudiés détermine de manière cruciale les structures observées. La hiérarchisation et l'intrication des structures et des processus nécessite une approche à plusieurs échelles différentes. C'est cette approche multiscalaire de la structure des peuplements qui sera mise en oeuvre, allant du niveau régional au niveau local.

Chapitre 6. Description des stations d'échantillonnage

II.6.1. Le choix des habitats étudiés

Le protocole d'étude idéal pour une compréhension aussi précise que possible de la structure des peuplements de carabides est celui qui couvrirait de manière complète la structure géographique et la diversité des habitats en Belgique. Cette diversité est telle qu'elle nécessiterait un nombre considérable de sites. Il est nécessaire d'en restreindre le nombre en éliminant de l'analyse des structures biogéographiques et des types d'habitats de manière à obtenir un ensemble cohérent de sites.

La première contrainte est géographique. L'analyse géographique et, dans une moindre mesure, l'analyse biogéographique, ont montré que le sillon sambro-mosan est la frontière biogéographique principale de la Belgique. Elle oppose deux grands domaines : le domaine atlantico-européen et le domaine médio-européen des phytogéographes. Notre projet se limite volontairement au domaine médio-européen. Seules une dizaine de stations, localisées dans l'est de la Campine et dans le Hainaut, appartiennent au domaine atlantique. La Campine est en effet intéressante à plus d'un titre. Comme nous l'avons déjà mentionné, cette région a de fortes affinités avec la Haute-Ardenne. De plus, elle recèle encore de très nombreuses landes, dominées par *Calluna vulgaris* et *Erica tetralix*. Une bonne compréhension de la structure des communautés des landes du sud du pays nécessitait une connaissance approfondie des landes de cette région, où ce type d'habitat domine. Les stations du Hainaut sont situées au coeur d'une région particulière, évoquée lors de l'analyse biogéographique, appelée la Campine hennuyère. Les affinités entre la Campine et cette région méritaient aussi d'être investiguées.

L'étude est ensuite limitée aux milieux ouverts semi-naturels. Les milieux forestiers font actuellement l'objet d'une analyse similaire (BAGUETTE, 1992) et plusieurs types d'habitats ouverts d'origine humaine, comme les cultures et les prairies, ont déjà fait l'objet de nombreuses prospections à l'Unité d'Écologie de Biogéographie de l'U.C.L. (HANCE *et al.*, 1989; MERCATORIS, 1988). Les milieux ouverts semi-naturels sont les plus menacés en Wallonie. Souvent classifiés comme incultes, et donc improductifs, par les agronomes, ils sont pourtant les derniers témoins d'une activité agro-pastorale extensive. L'établissement de leur intérêt écologique est une tâche prioritaire, notamment afin d'arrêter la destruction et la déstructuration spatiale des milieux ouverts les plus intéressants. Cette destruction et la fragmentation des habitats entraînent fatalement l'extinction de nombreuses populations d'espèces qui y sont associées.

La scission entre habitats forestiers et milieux ouverts n'est pas qu'artificielle. Une étude préliminaire (DUFRÈNE, 1987; DUFRÈNE & LEBRUN, 1990) a montré que l'opposition entre habitats ouverts et fermés est la première structure qui apparaît lors de la comparaison d'un ensemble de peuplements appartenant à la même région. Les milieux forestiers montrent en général une beaucoup plus grande homogénéité en espèces, au moins en terme de présence\absence, que les milieux ouverts. Cette constatation est similaire à celle observée chez les oiseaux (BLONDEL & FARRÉ, 1988). Les milieux ouverts et forestiers sont les deux extrêmes des successions végétales. La dynamique naturelle de la végétation conduit aux stades arborés. Seules des conditions écotopographiques particulières permettent la persistance des milieux ouverts ou arbustifs. Ce sont d'abord les vicissitudes climatiques puis ensuite les activités humaines qui, au cours des 10.000 dernières années, ont modifié le paysage. L'homme a installé des zones à économie agraire extensive et permis l'extension des surfaces de milieux ouverts. L'opposition entre milieux ouverts et forestiers a des conséquences sur les traits adaptatifs des carabides à leur environnement. Les Carabides forestiers sont généralement plus grands, se reproduisent souvent en automne et sont pour la plupart brachyptères. Se limiter à l'un des deux grands groupes d'habitats assure d'autre part une complémentarité étroite entre cette étude et celle de M. BAGUETTE. Comme les protocoles expérimentaux sont identiques, la comparaison de différentes successions végétales sera possible.

Deux axes majeurs ont structurés le choix des 80 sites étudiés en Wallonie et en Campine : le degré d'humidité et l'intensité de l'acidité. De nombreuses études ont montré que l'humidité joue un rôle majeur dans la structure des peuplements des milieux ouverts (parmi d'autres THIELE, 1977; HENGEVELD, 1979; KOOIJMAN & HENGEVELD, 1979; DESENDER *et al.*, 1984). Le rôle de l'humidité s'explique facilement par la sensibilité des Carabides à la dessiccation et par la nécessité d'adaptations morphologiques pour y résister (THIELE, 1977). L'intensité de l'acidité est d'autre part, l'un des critères qui opposent les landes minérales aux pelouses calcaires, les tourbières hautes aux prairies alluviales et aux rares tourbières alcalines. L'effet direct de l'acidité sur les Carabides n'est pas évident. S'il existe, il se traduit probablement par des conditions microclimatiques particulières.

Un dernier critère de sélection est la nécessité de répéter plusieurs fois les mêmes habitats de manière à établir la variabilité intra-habitat, point de référence pour comparer des habitats différents.

La sélection des sites s'est opérée à partir d'une extraction de listes de sites provenant des fichiers de la Banque de relevés phytosociologiques des Facultés Agronomiques de

Gembloux. Elle a été complétée par l'examen minutieux des cartes de végétation disponibles. Des visites prospectives ont éliminé un nombre considérable de sites, pourtant jugés *a priori* adéquat. Parmi les sites éliminés, la plupart ont été "mis en valeur" par des plantations forestières, des pratiques agricoles et des implantations touristiques. D'autres, suite à l'arrêt des pratiques agro-pastorales extensives, sont envahis par la végétation arborée. La surface de milieux ouverts résiduels était souvent tellement faible qu'ils ont été abandonnés. Cette situation explique que la majorité de la collection des sites étudiés soient des réserves naturelles (réserves domaniales, R.N.O.B. et Ardenne & Gaume). Enfin, les conditions d'accès difficiles de sites pourtant intéressants, comme plusieurs terrains militaires, sont à l'origine de leur élimination.

Les sites inventoriés sont classés en neuf types d'habitats : les bords d'étangs, les tourbières basses ou bas-marais, les cuvettes de paises, les tourbières hautes, les landes tourbeuses, les landes minérales, les prairies alluviales, les pelouses calcicoles et les pelouses de sites calaminaires (Voir Annexe 3). Ce choix de milieux couvre presque la totalité du champ défini par les deux axes majeurs de la structure de l'échantillonnage. La Figure II.4 représente les relations entre les classes de drainage, indicatrices du niveau d'humidité du substrat, et les valeurs de pH. Dans l'ensemble, la dispersion des stations est très bonne. Toutefois, des sites alcalins fort humides n'ont pu être inventoriés. Ce type d'habitat n'est représenté en Wallonie que par les tourbières à hypnacées typiques des régions calcaires. Comme seules une ou deux stations localisées en Lorraine belge existent encore, il a été jugé préférable de ne pas les inclure dans l'étude. L'absence de répétitions, la surface très limitée des sites, leur grande fragilité sont autant de critères qui ont justifié cette décision.

II.6.2. Description des sites

II.6.2.1. Les bords d'étangs

Trois sites localisés en Ardenne (Figure II.5) ont fait l'objet de prospections : les étangs des Éplattis (stations 46a et 46b), de Marotelle (station 67) et de Luchy (stations 69a-69d).

L'étang des Éplattis est situé près de Chiny non loin de l'étang des Epioux. Il s'agit d'un étang dont le niveau du plan d'eau varie au cours de l'année, découvrant de larges surfaces où se développe une abondante végétation. Les ceintures de végétation sont beaucoup moins nettes qu'à Luchy. Deux faciès sont inventoriés. Le premier est une lande herbeuse dominée par *Molinia coerulea*, qui n'est inondée que pendant une très courte période à la fin de l'hiver. Dans la seconde station, les pièges ont été disposés dans les

zones humides, découvertes au cours de l'été, mais parfois encore soumises à des inondations répétées et imprévisibles.

Au coeur du Massif de la Croix-Scaille, la station de Marotelle est un étang très oligotrophe dont les berges sont très abruptes. Ses bords sont envahis par un tapis flottant de Sphaignes et de Cypéracées, où les pièges ont été disposés.

L'Étang de Luchy est l'un des plus remarquables de Wallonie. Il a été créé au début du siècle pour alimenter en eau la gare de Bertrix. L'utilisation de cette réserve pour alimenter la traction "vapeur" est à l'origine de grandes fluctuations saisonnières du plan d'eau. Depuis l'avènement de la traction "diesel", les fluctuations sont moindres et, jusqu'à la réfection récente de la digue, elles étaient simplement dues à des défauts d'étanchéité de celle-ci (BRASSEUR *et al.*, 1977). Comme le site est actuellement protégée par le statut de Réserve Naturelle Domaniale, le régime variable des eaux est maintenu afin de conserver les ceintures de végétation si typiques de cet étang.

Au cours de la seconde année de piégeage, les quatre faciès typiques du site ont été inventoriés (Figure II.6). Ces faciès comprennent la végétation forestière et de landes de terre ferme (station 69a), la végétation ligneuse dans la zone d'inondation hivernale (station 69b), la végétation d'hélophytes dans la zone du découvert estival prolongé (station 69c) et la végétation amphibie, dans la zone du bref découvert estival (station 69d). Ces zones correspondent successivement aux classes phytosociologiques des *Quercetea robori-petraeae*, des *Alnetea*, des *Phragmitetea* et des *Littorelletea* (BRASSEUR *et al.*, 1977). Une première tentative d'échantillonnage des différentes ceintures de végétation avait eu lieu la première année de piégeage. Les perturbations par des promeneurs, les sangliers ou simplement des variations inattendues du niveau de l'eau ont empêché un échantillonnage correct.

II.6.2.2. Les tourbières basses et les bas-marais

Sous cette appellation sont rassemblés des sites appartenant à plusieurs ordres phytosociologiques (*Caricetalia fuscae*, *Molinietalia*, ...) qui se caractérisent par leur humidité permanente. Ils comprennent les prés tourbeux, les dépressions marécageuses à *Juncus acutiflorus*, les marigots à *Menyanthes trifoliata* et *Comarum palustre*. Ce sont des formations subaquatiques, caractérisées par un tapis flottant de Sphaignes et de racines. Elles génèrent une tourbe peu épaisse, dépassant rarement 40 cm. Ces formations étaient entretenues par le fauchage qui les maintenaient à l'état herbeux.

Six stations appartiennent à cet ensemble (Figure II.5) : les marais de Heinsch (station 40), deux stations de la Grande Fange (stations 50 et 53), la Fange de l'Abîme (station 67), une station de la vallée du Zijpbeek, en Campine (station 22) et une prairie marécageuse près du Rurhof (station 63).

Les marais de Heinsch sont l'un des milieux les plus intéressants de la vallée de la haute Semois. Bien que les analyses réalisées lui confère une acidité très marquée, différentes espèces végétales comme la très rare laîche paradoxale (*Carex appropinquata*) révèlent une tendance alcaline. L'acidité d'une partie du site est confirmée par la présence d'une jonchaie à *Juncus acutiflorus*.

La première station de la Grande Fange (station 50) est un groupement à *Angelica sylvestris* situé entre deux paises inventoriées dans le cadre de cette étude. La seconde (station 53) est dominée par *Juncus acutiflorus* qui y forme un tapis flottant très dense.

La Fange de l'Abîme (station 67) représente l'une des dernières tourbières du massif de la Croix-Scaille, autrefois d'une grande richesse. Cette tourbière est isolée au coeur de massifs d'épicéas, dans une zone très humide où les suintements sont nombreux. C'est un groupement à *Juncus acutiflorus* qui a été inventorié.

La station 22 est localisée dans une tourbière au bord d'un étang très oligotrophe de Campine. C'est, avec la suivante, l'une des moins caractéristiques de ce groupe des tourbières basses. Il s'agit en fait d'un site intermédiaire entre une tourbière basse et une lande tourbeuse.

La prairie marécageuse du Rurhof (station 63) est située dans la zone d'exploitation d'une ancienne tourbière haute. L'intrication de plusieurs groupements végétaux relevant aussi des prés de fauche ne facilite pas son classement. Comme la zone échantillonnée était inondée en permanence, elle est classée parmi les bas-marais.

II.6.2.3. Les cuvettes de paises

Les paises sont des formations tout à fait extraordinaires dont l'origine a suscité de très nombreuses questions. Il s'agit de bourrelets minéraux en forme d'anneau, d'une hauteur de deux à trois mètres, dont le centre est occupé par une dépression remplie d'eau. La présence de restes d'occupation par une civilisation lacustre de certains d'entre eux a suggéré que leur origine était humaine. Plusieurs modes de formation géologique ont aussi été envisagés (voir GHILAIN, 1978). Actuellement, l'hypothèse qui prévaut est que les paises ont été formées par des lentilles de glace de ségrégation qui, au fur et à mesure de leur croissance, ont repoussé les sédiments formant ainsi les bourrelets si

caractéristiques. La cuvette des paises est occupée par un tapis de végétation, parfois très lâche, où dominent les Sphaignes, *Eriophorum angustifolium* et *Drosera rotundifolia*. Ces formations végétales appartiennent au *Caricion lasiocarpae*, rattaché aux *Scheuchzerietea*.

Parmi les 11 stations inventoriées, neuf sont situées au plateau des Tailles (Figure II.7). Six d'entre elles (stations 28 à 33) sont localisées dans la Fange de Massotais, les trois autres (stations 36, 52, 65) dans la Grande Fange. Deux autres paises (stations 70 et 71) sont étudiées dans la Fagne de Spa-Malchamps.

II.6.2.4. Les tourbières hautes

Les paises et les tourbières hautes sont certainement les habitats les plus remarquables de Haute-Ardenne. Leur intérêt exceptionnel tient à la nature particulière de leur flore et de leur faune mais aussi à tous les débris végétaux et animaux fossilisés dans la tourbe, témoins uniques de l'histoire climatique de nos régions.

Les tourbières hautes résultent d'une activité turfigène très intense qui a érigé une épaisse couche de tourbe dépassant parfois 5 à 7 mètres d'épaisseur. Leur surface s'est très largement réduite au cours du temps, notamment suite à l'exploitation de la tourbe comme combustible. Les sites sélectionnés, relevant du *Sphagnion magellanici*, sont encore bien conservés et de taille respectable. Ils restent encore actifs malgré une tendance marquée à l'embruyement et à l'enrésinement.

Les tourbières hautes de la Fange aux Mochettes (station 27) et du Grand Passage (station 54) sont situées au plateau des Tailles (Figure II.7). La tourbière royale (Im Platten venn, station 57) et la tourbière haute du Rurhof (station 64) sont situées sur le plateau des Hautes-Fagnes. Elles sont toutes caractérisées par une altitude supérieure à 550 m. Trois autres sites (le Rouge-Ponceau (station 42), Im Platten Venn (station 56), la Baraque Michel (station 58)) sont à l'origine aussi des tourbières hautes, mais leur état de dégradation est tel qu'ils doivent être classés parmi les landes tourbeuses.

II.6.2.5. Les landes tourbeuses

Les landes tourbeuses correspondent aux "Moors" de Grande-Bretagne. La végétation y est dominée par des Éricacées dont *Erica tetralix*, installées soit sur des tourbières hautes en voie d'assèchement, soit sur des sols paratourbeux subissant un assèchement marqué en été. Elles relèvent de l'*Ericion tetralicis*, appartenant aux *Oxycocco-Sphagnetea* (Figure II.7).

Trois landes tourbeuses sont situées en Campine (stations 10, 12 et 21). Elles sont dominées par les molinies avec lesquelles alternent les *Erica tetralix*. Une partie de la station 22, classée dans les bas-marais, devrait aussi y être associée. La station 80, localisée dans un fond humide du camp militaire de Lagland en Lorraine belge, présente la même hétérogénéité. Quatre autres stations sont situées sur le plateau des Hautes-Fagnes. Les stations 56 et 58 (Im Platten Venn - la Baraque Michel) sont situées en bordure de tourbières hautes dont elles représentent les faciès plus secs, plus dégradés. La troisième station est située dans la Fagne de Spa-Malchamps (station 72). La station choisie au Rouge-Ponceau est aussi une lande tourbeuse, faciès de dégradation d'une tourbière haute, mais plus humide que celles du plateau des Hautes-Fagnes. La dernière lande tourbeuse est située en France, sur le massif de la Croix-Scaille, dans le marais des Hauts-Buttés (station 77). Au vu de l'état de dégradation des sites belges comme la Fange de l'Abîme, ce site a été préféré pour représenter les milieux tourbeux ne relevant pas des bas-marais.

II.6.2.6. Les landes minérales

La plupart des landes minérales relèvent du *Genisto-Callunetum*. Quatre types sont souvent distingués (NOIRFALISE, 1983) : les landes sur podzols sablonneux secs (*Genisto-Callunetum cladonietosum*), sur podzols sablonneux humides (*Genisto-Callunetum ericetosum*), sur podzols limono-sableux (*Genisto-Callunetum sieglingietosum*) et sur limons caillouteux (*Genisto-Callunetum potentilletosum*). Sur les hauts-plateaux, les conditions climatiques et édaphiques particulières permettent le développement de landes à myrtilles relevant du *Calluno-Vaccinietum*.

Les landes sablonneuses sèches (*Genisto-Callunetum cladonietosum* et *Genisto-Callunetum sieglingietosum*) sont représentées (Figure II.8) par sept stations, deux en Campine (Mechelse Heide, stations 19 et 20), deux dans le Hainaut (Mer de Sable, stations 3 et 4), trois en Lorraine belge (stations 81 à 83). Elles se caractérisent par un substrat composé essentiellement de sables très meubles. Toutes, sauf la station 4, sont dominées par *Calluna vulgaris*. La station 4 est caractérisée par un tapis discontinu de *Deschampsia flexuosa*.

Les landes sablonneuses humides étudiées (Figure II.8) sont localisées en Campine (Vallée du Zijpbeek, stations 11, 13 à 15) et dans le Hainaut (Mer de sable, station 75). Elles sont toutes caractérisées par une nappe aquifère peu profonde et oscillante et elles sont dominées par *Erica tetralix*. Pendant l'hiver, elles sont pour la plupart carrément inondées. L'une d'entre elle (station 11) est même restée inondée pratiquement toute l'année 1987.

Les landes sur limons caillouteux se répartissent en deux groupes : celles du *Genisto-Callunetum potentilletosum* et celles du *Calluno-Vaccinietum*. Selon NOIRFALISE (1983), les premières caractérisent plutôt les altitudes inférieures à 500 m, alors que les secondes sont observées lorsque le climat est plus humide, c'est-à-dire au-dessus de 550 m.

Les landes sur limons caillouteux sont au nombre de huit (Figure II.8). Deux d'entre elles ne correspondent pas aux associations typiques, car celles-ci sont devenues très rares. Il s'agit de sites si rocailleux que le développement d'une strate arborescente est impossible. Ces deux stations sont situées aux abords du plateau des Tailles (Tier du Mont (station 47) et Bec du Corbeau (station 48)).

La troisième station est localisée sur les tertres d'orpaillage des Anciennes Troufferies de Libin (station 44). Ces tertres résultent de l'exploitation par les Celtes des alluvions du ruisseau pour y rechercher de l'or (voir DUMONT, 1976). Selon BRASSEUR *et al.* (1978), la lande à chaméphytes des tertres d'orpaillage appartiendrait au *Calluno-Vaccinietum*. Comme la surface de chaque tertre est inférieure à 25 m², plusieurs d'entre eux ont fait l'objet de piégeage.

La quatrième station placée dans ce groupe est une lande à *Calluna* située près d'Hurtebise (station 43), sur le plateau de Saint-Hubert à plus de 560 m d'altitude. Elle pourrait logiquement être associée au groupe des *Calluno-Vaccinietum*. Mais le cortège d'espèces végétales - dominé essentiellement par *Calluna vulgaris* et *Sarothamnus scoparius* - est plutôt caractéristique du *Genisto-Callunetum*.

Deux stations sont placées sur des murailles de paises de la Grande Fange (stations 49 et 51) dont les cuvettes (stations 36 et 52) ont aussi été inventoriées et une autre dans le massif des Hautes-Fagnes, en bordure du Drelô (station 59). Toutes trois sont caractérisées par la présence de *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, ... et appartiennent donc au *Calluno-Vaccinietum*.

La dernière station est celle de Robendell (station 79), en bordure du camp militaire d'Elsenborn. Il s'agit là d'un faciès herbeux, dominé par *Festuca tenuifolia* et *Deschampsia flexuosa*, dont l'origine est en relation avec la fréquence des incendies causés par les exercices militaires. On y observe aussi des espèces relevant du cortège floristique du *Nardo-Galion*.

Deux autres stations, représentant la ceinture la plus extérieure des bords d'étangs des Éplattis (station 46) et de Luchy (station 69) sont à associer aux landes sur sol minéral. La station 46a est dominée presque exclusivement par des Molinies ce qui rend son

classement difficile, alors que celle de Luchy (station 69a) relève du *Calluno-Vaccinietum* (BRASSEUR *et al.*, 1977).

L'hétérogénéité des stations de landes minérales justifie leur subdivision en deux groupes : les landes sablonneuses et les landes minérales sur limon.

II.6.2.7. Les prairies alluviales

Plusieurs types d'habitat herbeux sont repris sous cette appellation (Figure II.8). Leur localisation dans les fonds de vallées évasées est à l'origine de cette dénomination. Ce sont des prairies semi-naturelles encore parfois fauchées, non amendées si ce n'est la fertilisation apportée naturellement par les crues des rivières. Elles se caractérisent par une végétation riche, nitrophile, dominée notamment par *Filipendula ulmaria*.

Trois stations sont localisées dans la vallée de la Semois, à Étalle (les Abattis, station 34), à Chantemelle (station 38) et à Sampont (station 39). Toutes trois sont des prés de fauche à Reine des prés (*Filipendula ulmaria*), espèce qui domine beaucoup plus dans les deux dernières stations. Dans la station 38, les dix pièges ont été placés selon un transect qui va d'une zone où le sol est tourbeux vers un sol composé d'alluvions d'argile lourde. Sur ce dernier substrat, les Orties (*Urtica dioica*) se mélangent à la Reine des prés. Dans la station 39, le substrat est d'abord composé d'argile alluvionnaire (10 à 15 cm) qui surmonte une couche de tourbe de plus d'un mètre d'épaisseur.

Une autre station (station 41) est localisée le long de la Rulle, au cœur du massif de la Forêt d'Anlier. Celle-ci est en fait un complexe d'associations végétales appartenant aux tourbières basses et aux prés tourbeux. Elle est plus humide que les précédentes, mais l'absence d'un véritable tapis flottant ne permet pas de l'associer aux bas-marais. La station 78 (Robendell, camp militaire d'Elsenborn), située aux abords de la Schawlm, présente la même hétérogénéité que la précédente.

Le dernier site étudié (Vallée de la Holzwarche, station 55) est un pré alluvial irrégulièrement exploité à Canche cespiteuse (*Deschampsia flexuosa*) et Bistorte (*Polygonum bistorta*). C'est un des prés alluviaux les plus remarquables de Belgique, tant pour sa flore que pour sa faune (SCHUMACKER *et al.*, 1980).

II.6.2.8. Les pelouses calcicoles

Les pelouses calcicoles constituent la végétation caractéristique des "tiennes calcaires" du bassin de la Meuse (Figure II.9). Deux grands types de pelouses calcicoles sont généralement reconnus : les pelouses xérophiles qui appartiennent à la série de la chênaie

xérophile, et les pelouses mésophiles, dont le stade terminal de la succession est la hêtraie thermophile à orchidées (THILL, 1964).

Les pelouses calcicoles xérophiles occupent le sommet des falaises abruptes et les gradins rocheux recouverts seulement d'une mince couche de terre fine, humifère et noirâtre. Elles sont caractérisées par des conditions de sécheresse et de température extrêmes et sont colonisées par de nombreuses plantes naines, à racines fibreuses et profondes, qui y forment des associations de plantes rares et exceptionnelles.

Quatre stations sont des *Xerobrometum* typiques : la Roche à Lhomme (station 2), Ranzinelle (station 7), le Belvédère de Han/Lesse (station 24) et les affleurements rocheux encore découverts des Grignaux (station 26).

Les pelouses calcicoles du *Mesobrometum* sont devenues rares, suite à la plantation de pin noir d'Autriche et la recolonisation par les épineux des zones des parcours pastoraux. Elles sont dominées par un gazon dru de *Bromus erectus* et de *Brachypodium pinnatum*.

Quatre stations sont dominées par *Bromus erectus*, qui forme plus de 60 % à 90 % de la strate herbacée : les Fonds de Lesse (station 6), les Préales ou Tienne Moseray (station 25), la réserve naturelle Raymond Mayné de Torgny (station 35) et la Ramonette (station 76). Cette dernière station est située en France, en face de la station de Torgny. Cette dernière est très fréquentée et les piégeages y ont subi de très nombreuses perturbations.

Dans trois autres stations, c'est *Brachypodium pinnatum* qui domine. Il s'agit des sites du tienne Breumont (station 1) et de deux pelouses calcicoles sur craie remaniée à la Montagne St-Pierre (stations 16 et 17). Ces deux dernières stations font partie d'un massif d'une très grande richesse botanique et faunistique due à un microclimat, exceptionnellement chaud et sec, et aux pratiques agropastorales, encore en usage jusqu'à la dernière guerre. De nombreuses espèces calcicoles thermophiles s'y trouvent à la limite septentrionale de leur aire de répartition.

Enfin, la dernière pelouse calcicole inventoriée est celle de Wonck (station 18), située sur des gradins de craie très instables. Il est difficile de la rattacher à l'un des deux grands types de pelouses calcicoles. Les conditions thermiques particulières la rattachent toutefois au *Xerobrometum*.

II.6.2.9. Les pelouses calaminaires

Les cinq derniers sites échantillonnés sont des terrains calaminaires dont l'origine sont les retombées industrielles de l'exploitation du zinc. Ces sites se caractérisent par une

importante concentration en zinc, plomb et d'autres métaux lourds associés dont la toxicité empêche un développement normal de la végétation. Plusieurs espèces sont typiques de ce type de milieux, comme *Thlaspi coerulescens* subsp. *calaminare*, *Viola calaminaria* et *Silene vulgaris* var. *humilis*.

Quatre stations sont situées sur les versants de la Vesdre à hauteur de Trooz (Figure II.9). Ces pelouses ont un faciès tout à fait particulier, évoquant les savanes arborées africaines. Il s'agit de landes herbeuses acides dominées selon le cas par *Agrostis capillaris* (Les Prayons, stations 60 et 61) ou par *Molinia coerulea* (Bois-les-Dames, station 73, Bois de la Rochette, station 74) et des arbustes rabougris.

Le dernier site calaminaire est très particulier (Seilles, station 9). Au départ situé sur des dolomies, le site a été soumis à d'intenses retombées de SO₂, qui ont acidifié le sol, et de métaux lourds comme le zinc et le plomb. Le site étudié montre de très nettes affinités botaniques avec les pelouses calcicoles, au contraire des quatre autres pelouses polluées.

II.6.3. Caractéristiques botaniques

La classification qui précède est basée sur des caractéristiques physiologiques comme la structure de la végétation, les hauteurs des différentes strates, la topologie du site, ... Elle tient aussi compte de la composition floristique, mais établir un rapport direct entre cette typologie et une classification phytosociologique n'est guère aisé. Plusieurs sites étudiés ne correspondent pas à une association végétale précise. Il s'agit souvent de variantes, ou parfois de stades intermédiaires de la succession végétale, qui provoquent la perplexité du phytosociologue.

II.6.3.1. Matériel et méthodes

On a choisi une méthode indirecte, basée sur un relevé exhaustif de la flore présente dans le site échantillonné. Pour chaque strate végétale, on évalue le pourcentage de surface couverte par chaque espèce. Sur base de ces relevés, on construit une matrice de contingence croisant les espèces et les stations, qui sera soumise à l'arsenal des méthodes multivariées pour en dégager les structures principales. Les méthodes de classifications produiront une typologie des stations qui, au vu des différences entre les sites, ne devrait pas être éloignée de la classification physiologique. Elle clarifiera probablement la position phytosociologique de certains sites par rapport aux autres.

Les relevés ont pu être réalisés grâce à la disponibilité et à la collaboration de M. FAGNANT, L.-M. DELESCAILLE, M. DETHIOUX[†], J.-M. DUMONT et J.-L. GATHOYE, de juillet à octobre 1990. Cette période n'est pas idéale pour de nombreux sites comme les pelouses

calicoles où de nombreuses floraisons sont déjà terminées. Toutefois, comme les appareils végétatifs sont encore présents, seules les estimations de la surface occupée sont probablement sous-évaluées. Ces estimations sont aussi plus difficiles pour certains groupes taxonomiques comme les Cypéracées lorsque les hampes florales ont disparu.

Cependant, l'objectif n'est pas une étude détaillée de la végétation. L'éventail des habitats étudiés est tel que les différences entre des sites contrastés sont toujours conservées. Les relevés botaniques ne sont certes pas complets, mais ils sont accomplis dans des conditions suffisamment homogènes pour positionner les sites les uns par rapport aux autres.

II.6.3.2. Résultats

II.6.3.2.a. Caractéristiques de l'inventaire

Les quatre-vingts stations sont caractérisées par 253 taxons végétaux, dont 236 espèces. Les 17 autres taxons correspondent à des unités génériques voire même de familles lorsque la détermination demandait un investissement trop important. C'est le cas pour certaines graminées, les mousses et les lichens.

La matrice espèces-relevés compte 1035 présences, soit 95 % de zéros. Ce dernier chiffre est plus indicateur de la diversité des habitats inventoriés que de l'exhaustivité relative des relevés floristiques. 44 % des fréquences observées concernent des espèces dont la répartition couvre moins de 5 % de la surface de la strate à laquelle elles appartiennent; les espèces qui occupent 1 % de la surface forment 28 % des présences.

II.6.3.2.b. Ordinations

Comme le montre le tableau II.1, les premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances sur les données brutes ne révèlent pas de gradient. Ils isolent successivement des groupes de stations correspondant à des habitats particuliers. Les pelouses calicoles constituent le premier groupe homogène isolé. Une pelouse calaminaire particulière, celle de Seilles (Station 9), se caractérise par une affinité particulière avec ce premier groupe. Le deuxième axe isole les bords des étangs caractérisés par le *Littorrellion* (stations 69d et 46b).

Axe 1			Axe 2			Axe 3			Axe 4		
sta	signe	CTR	sta	signe	CTR	sta	signe	CTR	sta	signe	CTR
26	+	8.85 %*	69d	+	94.26 %*	40	+	37.39 %*	16	-	35.16 %*
16	+	8.59 %*	46b	+	1.71 %	38	+	15.40 %*	26	+	20.27 %*
2	+	8.55 %*	69c	+	0.83 %	39	+	13.03 %*	17	-	8.04 %*

6	+	7.02 %*	81	-	0.10 %	34	+	5.13 %*	2	+	8.01 %*
1	+	6.98 %*	19	-	0.09 %	55	+	5.08 %*	1	-	6.96 %*
7	+	6.87 %*	27	-	0.09 %	61	+	4.71 %	24	+	6.39 %*
25	+	6.46 %*	61	-	0.09 %	53	+	3.58 %	18	-	6.34 %
35	+	6.39 %*	60	-	0.09 %	60	+	1.44 %	9	+	2.88 %
18	+	6.13 %*	51	-	0.08 %	78	+	1.22 %	7	+	2.41 %
17	+	5.94 %*	79	-	0.08 %	41	+	0.93 %	6	+	1.77 %
24	+	5.07 %*	66	+	0.08 %	36	-	0.62 %	35	-	0.54 %
76	+	4.06 %	47	-	0.08 %	54	-	0.62 %	40	+	0.48 %
9	+	3.39 %	44	-	0.08 %	27	-	0.56 %	25	+	0.40 %

Tableau II.1. Contributions relatives (CTR) des stations aux quatre premiers axes de l'analyse factorielle des correspondance des relevés botaniques. Pour chaque axe, les stations sont ordonnées par contribution décroissante. Les astérisques de la colonne CTR désignent les premières stations qui contribuent jusqu'à 80 % de la variance totale de l'axe considéré. Les stations absentes du tableau contribuent pour moins de 1 % à chacun des quatre premiers axes¹⁴.

Le troisième singularise une tourbière basse particulière (les marais de Heinsch, station 40) à laquelle sont associées plusieurs prairies alluviales (stations 34, 38, 39 et 55). Le quatrième axe oppose deux groupes de pelouses calcicoles : les stations 1, 16, 17, 18, 35 aux stations 2, 6, 7, 24, 25, 26. Symétriquement, cet axe oppose *Brachypodium pinnatum*, *Rubus sp.*, *Poa pratensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Agrostis stolonifera*, *Festuca lemanii*, *Lathyrus sylvestris*, *Hieracium pilosella*, ... à *Rosa pimpinellifolia*, *Carex humilis*, *Sesleria albicans*, *Aster linosyris*, *Festuca ovina*, *Sedum album*, *Geranium sanguineum*, *Prunus spinosa*, *Carex digitata*, ...

Cette opposition est assez différente de la scission entre pelouses du *Meso-* (6, 25, 35, 76 - 1, 16, 17) et du *Xerobrometum* (2, 7, 24, 26). Elle est essentiellement basée sur *Brachypodium pinnatum*, *Rubus sp.* et *Poa pratensis* qui expliquent plus du quart de la variance de cet axe. On observe toutefois, dans le second groupe, les stations relevant des pelouses calcicoles xériques et les espèces végétales qui leur sont associées.

La transformation des données brutes en données d'absence/présence ne modifie pas les trois premiers axes. Une pelouse calaminaire de Trooz (station 61) détermine principalement le quatrième axe. Elle est caractérisée par un petit nombre d'espèces mais qui sont absentes ailleurs, ce qui explique qu'elle se singularise rapidement. Ce type de

¹⁴ Ce tableau représente une partie des informations produite par la macro CORRESP - écrite en langage SAS par l'auteur - qui prépare le fichier de résultats produit par la procédure CORRESP. Ce type de présentation a l'avantage de résumer en un tableau synthétique l'information pertinente, qui est souvent masquée sur les graphiques par des points à forte inertie mais faible contribution.

résultat est un des inconvénients de l'analyse factorielle des correspondances, quand des singularités masquent les structures générales.

Comme les résultats de l'analyse factorielle des correspondances ne sont guère révélateurs d'une structure générale, une autre méthode d'ordination est mise en jeu. Il s'agit des coordonnées principales (voir LEGENDRE & LEGENDRE, 1984), qui a montré tout son intérêt lors des analyses géographiques et biogéographiques. Elle suppose la construction d'une matrice de similarité. Deux indices, les indices de GOWER (symétrique et asymétrique) et l'indice de JACCARD, ont été sélectionnés. L'indice de GOWER est l'un des indices les plus fréquemment utilisés pour les analyses quantitatives; la première variante permet aux doubles absences de contribuer à la similarité, la seconde n'en tient pas compte. L'indice de JACCARD est un indice de présence\absence qui ne tient pas compte des doubles absences.

Les ordinations produites sur base de l'indice de GOWER (symétrique) se montrent très peu explicites. La majorité des stations restent groupées; seules trois ou quatre stations sont éloignées du centroïde, déterminant à elles seules les axes principaux. L'origine de ces résultats réside dans la distribution des valeurs de similarité produites par cette variante de l'indice de GOWER, qui se répartissent entre 0.84 et 1.00, avec une forte dominance pour 0.95 (figure II.10). Le peu de différences entre les objets ne permet pas de reconnaître une véritable structure, au-delà des individualités propres aux objets plus originaux. Cet un exemple de l'importance du choix de l'indice utilisé pour exprimer la structure d'un jeu de données.

Par contre, les similarités de JACCARD sont beaucoup mieux réparties, avec néanmoins plus de 60 % de valeurs nulles, quand les espèces caractérisées par une fréquence de 1 % sont ignorées. L'analyse en coordonnées principales révèle une opposition entre d'un côté, les pelouses calcicoles, les prairies alluviales et les pelouses calaminaires, et de l'autre côté, les cuvettes de paises, les tourbières hautes et les landes tourbeuses. La variante asymétrique de l'indice de GOWER produit un premier axe très similaire, mais les axes suivants ne sont déterminés que par une ou deux stations qui signalent leur singularité.

La Figure II.11 présente les coordonnées des stations dans le plan formé par les deux premiers axes de l'analyse en coordonnées principales utilisant une matrice de similarité basée sur l'indice de JACCARD. Les ellipses des habitats montrent que le premier axe oppose les milieux alcalins (les pelouses calcicoles, les zones exondées des étangs, les prairies alluviales et certains bas-marais) aux habitats très acides (les cuvettes de paises, les tourbières hautes et certaines landes tourbeuses). Il ne s'agit pas d'un axe d'humidité car

plusieurs habitats très humides, dont certains sont même caractérisés par un tapis flottant, sont associés aux pelouses calcicoles. Le second axe isole les landes minérales et sablonneuses des habitats cités ci-dessus. En fait, la forme des ellipses semble indiquer la présence d'un effet d'arche qui traduirait l'existence d'un gradient allant des cuvettes de paises aux pelouses calcicoles en passant par les landes humides et les landes plus sèches. Les bas-marais et certaines prairies alluviales représenteraient des sites intermédiaires qui participent aux deux extrêmes et sont logiquement placés entre les branches de l'arche¹⁵. Cette interprétation est confirmée par une analyse réalisée sans les bas-marais, ni les bords d'étangs, ni les prairies alluviales (Figure II.12). L'effet d'arche est parfait et relativement continu. Les pelouses calcicoles et certaines pelouses calaminaires sont toutefois plus isolées.

Étant donné l'hétérogénéité des différentes ceintures de végétation des bords d'étangs, elles ne sont pas représentées par une ellipse. On remarque que les positions des différentes ceintures dans le plan des deux axes sont très significatives de la typologie qui a été établie lors de la description des stations d'échantillonnage. Il est tout aussi remarquable que, sur le même graphique, on observe une scission parfaite entre les landes sablonneuses inondées l'hiver et celles qui ne le sont pas, alors que le cortège botanique de ces landes ne dépasse pas en moyenne 6,5 espèces ! La position des tourbières hautes est particulière, à la limite des cuvettes de paises et des landes tourbeuses. Elles montrent une plus grande affinité botanique avec ces dernières.

La Figure II.12 synthétise d'une manière étonnante les commentaires sur la description des stations d'échantillonnage et la position ambiguë de certaines d'entre elles. Le gradient révélé est complexe. Il associe à la fois le degré d'humidité et le caractère acide des stations qui ne se superposent qu'en partie. En partant des pelouses calcicoles, il oppose d'abord les sites secs alcalins aux sites secs acides, puis ces derniers aux sites humides et acides. A lui seul, il explique plus d'un cinquième de la variance totale.

Le troisième axe oppose les pelouses calcicoles aux bords d'étangs, prairies alluviales et pelouses calaminaires. Il singularise donc le cortège botanique particulier des pelouses calcicoles. Ensuite, les axes suivants concernent plus des particularités liées à des ensembles très restreints de stations.

¹⁵ On remarquera ici l'intérêt de la représentation d'un gradient sous forme d'arche pour distinguer les objets dont la distribution de fréquences est bimodale. Si le gradient est représenté de manière linéaire, il n'est pas possible de les séparer des objets dont le mode de la distribution est situé au centre du gradient.

II.6.3.2.c. Groupements

Un premier groupement a été réalisé avec les deux variantes de l'indice de GOWER et la méthode par association moyenne, généralement l'une des méthodes de groupement les plus efficaces. Comme pour l'ordination, les résultats sont décevants. L'analyse isole d'abord un ou deux groupes de stations. Ensuite, se produit un processus de chaînage, c'est-à-dire que de petits groupes de deux à trois stations, voire même des stations isolées, s'accrochent les uns après les autres aux groupes déjà formés.

L'intervention de l'information quantitative accentue très fort les différences entre les stations et ne produit pas une réelle structure. Pour les landes par exemple, on observe souvent le cortège *Molinia coerulea*, *Calluna vulgaris* et *Erica tetralix*. Toutefois, les différences de dominance entre ces espèces sont parfois telles qu'avec un indice quantitatif tel celui de GOWER (variante asymétrique), ces landes sont aussi différentes entre elles qu'elles ne le sont avec des pelouses calcaires. Étant donné la structure du jeu de données, un indice qualitatif semble donc plus approprié.

Un deuxième essai avec l'indice de JACCARD produit des résultats plus explicites. Le premier groupe à se constituer est celui qui rassemble toutes les cuvettes de paises sauf les deux stations de la Fagne de Spa-Malchamps (stations 70 et 71). Un ensemble plus hétérogène de stations comprenant les tourbières hautes, les deux cuvettes de paises exclues, toutes les landes tourbeuses et les landes sablonneuses humides se joignent aux cuvettes de paises. C'est ensuite au tour des landes minérales et des landes sablonneuses sèches de se joindre au groupe précédent, qui sera encore rallié par des bas-marais, des prairies alluviales et des bords d'étangs. Parallèlement à ce groupe des habitats acides, deux groupes se sont constitués. Le premier rassemble deux sous-groupes de pelouses calcicoles identiques à ceux isolés sur le quatrième axe de l'analyse factorielle des correspondances sur les données brutes (Tableau II.1). Le second associe les quatre pelouses calaminaires alcalines aux prairies alluviales et à la station 16. C'est enfin au niveau maximum de la dissimilarité que ces trois groupes principaux fusionnent avec trois stations sans appartenance (stations 40, 69c et 69d).

Afin d'éviter que le caractère hiérarchique du groupement n'impose une structure trop contraignante, une série de groupements par la méthode *k*-means sont effectués avec les coordonnées des stations sur les 20 premiers axes de l'analyse en coordonnées principales. L'algorithme *k*-means est une méthode par réallocation qui à chaque étape du groupement réévalue l'attribution des objets à un groupe de manière à diminuer au mieux la somme des variances intra-groupes. Les résultats des réallocations sont détaillés dans la Figure II.13 et sont synthétisés à la Figure II.14.

La première subdivision isole les cuvettes de paises, les tourbières hautes, les landes tourbeuses, les landes sablonneuses humides (stations 11, 13, 14, 15, 75) et deux bas-marais, soit les habitats acides et humides (groupe A de la Figure II.13), des autres stations (groupe I). Au niveau suivant, la réallocation la plus importante se produit, puisqu'elle concerne tout le groupe comprenant notamment les landes sablonneuses humides qui s'associe aux autres landes (groupe C) qui se sont isolées des bas-marais, des bords d'étangs, des pelouses calaminaires et des pelouses calcicoles. La suite du groupement jusqu'à dix groupes est présenté à la Figure II.14. A ce dernier niveau, on observe une très bonne cohérence entre la classification physionomique *a priori* et la typologie basée sur la végétation. Le groupe des bas-marais est le plus hétérogène avec bien sûr les ceintures de végétation aux bords des étangs. Le groupe des pelouses calcicoles se scinde en deux sous-groupes, très proches de ceux qui s'opposaient sur l'analyse factorielle des correspondances brutes.

On remarquera que, comme lors de l'analyse biogéographique, la structure obtenue par la méthode *k*-means révèle un arrangement hiérarchique des groupes d'habitats. Cet arrangement n'est guère différent de celui obtenu par la méthode hiérarchique, surtout au niveau des relations entre les petits groupes de stations. Pour les niveaux supérieurs, c'est-à-dire la jonction des grands groupes, la méthode hiérarchique a le désavantage d'imposer une structure qui ne correspond pas toujours au découpage naturel des groupes.

II.6.3.2.d. Conclusions

La classification physionomique basée sur la végétation montre une très bonne correspondance avec la typologie basée sur les relevés botaniques. Cette typologie montre que :

- (1) si la subdivision des pelouses calcicoles en deux groupes existe, elle ne correspond pas exactement à la séparation entre *Xerobrometum* et *Mesobrometum*;
- (2) les landes sablonneuses doivent être subdivisées en deux sous-groupes : celles qui sont inondées l'hiver et subissent les battements de la nappe phréatique et celles qui restent sèches;
- (3) le groupe des bas-marais est un groupe hétérogène de stations qui ont des affinités avec les milieux acides humides, les prairies alluviales et les bords d'étangs;
- (4) une pelouse calaminaire, celle de Seilles (station 9), montre des affinités botaniques marquées avec les pelouses calcicoles.

Une ordination, celle produite par l'analyse en coordonnées principales sur une matrice de similarité basée sur l'indice de JACCARD, dégage une structure générale. Elle

montre que les différents habitats ne sont pas totalement indépendants les uns des autres et qu'un gradient complexe, faisant intervenir à la fois l'humidité et l'acidité, existe.

II.6.4. Caractéristiques édaphiques

Les caractéristiques physiques et chimiques du sol sont certainement des facteurs déterminants pour comprendre la distribution des Carabides. Ils jouent rarement un rôle direct (LINDROTH, 1953) mais conditionnent généralement le microclimat ou la végétation. LINDROTH (1953) a, par exemple, montré que la granulométrie était à l'origine de conditions hydriques et thermiques qui déterminaient la sélection d'habitats de certaines espèces d'*Harpalus*. C'est aussi le cas pour de nombreux *Bembidion* rivulaires (ANDERSEN, 1983). L'ouvrage de THIELE (1977) abonde en exemples de ce type.

Les caractéristiques édaphiques recensées sont de deux types. Le premier concerne la chimie du sol (acidité et minéraux), le second classe les sols selon leurs composantes physiques (classes de drainage, de texture, charge).

II.6.4.1. Matériel et méthodes

Dans chacune des stations cinq prélèvements d'échantillons de sol sont effectués. Après avoir été mélangés, séchés et tamisés, ils sont soumis à l'analyse de la composition chimique des minéraux. Les échantillons ont été analysés à l'Unité d'Ecologie des Prairies de l'U.C.L. Aucun échantillon n'a pu être réalisé dans les cuvettes de pases. La nature purement organique du substrat, sans même une zone d'accumulation, revenait en fait à mesurer les concentrations de minéraux de l'eau. Ces mesures n'ont qu'un rapport partiel avec les mesures chimiques du sol.

Vu le nombre d'échantillons, les analyses chimiques ont été limitées à l'acidité (pH_{eau} et pH_{KCl}) et à la mesure des concentrations en phosphore, potassium, calcium, magnésium et sodium. L'établissement du rapport carbone/azote aurait été d'un grand intérêt, tant pour la détermination du facteur limitant parmi les composantes de la fertilité (N, P, K) que pour l'évaluation de la fraction organique non transformée. Le coût et le temps nécessaire à l'établissement du rapport carbone/azote sont tels qu'il n'a pas été possible de mesurer ce facteur.

Le zinc, le cuivre et le manganèse ont fait l'objet de mesures chimiques complémentaires dans les pelouses calaminaires et une demi-douzaine de stations de référence, composées de landes et de pelouses calcicoles.

Les autres données descriptives du sol comme les classes de drainage, la texture, l'importance de la charge et le type de la charge ont aussi été recensées, essentiellement à partir des cartes des sols établies sous l'égide de l'I.R.S.I.A. et par recoupement d'informations tirées de publications détaillant les sites ayant par exemple le statut de réserves naturelles. Elles ont parfois été adaptées aux conditions locales observées sur le terrain.

II.6.4.2. Résultats

II.6.4.2.a. Caractéristiques de l'inventaire

La colonne de gauche de la Figure II.15 présente les distributions des valeurs de concentration des différents minéraux. Les valeurs sont exprimées en mg par 100 g de sol. Les distributions s'écartent fort de la distribution normale. Elles révèlent notamment les stations dont les caractéristiques chimiques sont nettement en dehors de la norme. Pour le phosphore, les stations 2 (pelouse calcicole de la Roche à Lhomme), 69d (partie de l'Étang de Luchy subissant uniquement le bref découvert estival) et 9 (pelouses calaminaires de Seilles) sont caractérisées par des valeurs très élevées qui atteignent respectivement 77.7, 75.0 et 30.4 mg/100 g. Les quatre sites caractérisés par des concentrations en potassium dépassant 30 mg/100 g sont la station 50 (bas-marais de la Grande Fange), la station 24 (pelouse calcicole de Han/Lesse), la station 40 (bas-marais de Heinsch) et la station 57 (tourbière haute de la Tourbière royale). Les concentrations en calcaire les plus élevées s'observent dans trois pelouses calcicoles, celles de Torgny (station 35), de Wonck (station 18) et de la Ramonette (station 76). Dans les deux premières stations, les concentrations sont proches de 16 g/100 g ! Pour le magnésium, ce sont les stations 40, 18, 50, 35 déjà citées, (dépassant 50 mg/100 g) et la station 67 (bas-marais de la Fagne de l'Abîme) qui ont les teneurs maximales. Enfin, pour le sodium, trois bas-marais (stations 40, 50 et 67) dépassent les 10 mg/100 g.

On constate d'une part que ce sont souvent les mêmes stations qui sont caractérisées par des valeurs extrêmes en minéraux. D'autre part, s'il s'agit généralement de sites pour lesquels ces valeurs ne sont pas extraordinaires, comme les pelouses calcicoles, certaines tourbières "oligotrophes" (stations 50, 57 et 67) sont étonnamment riches en minéraux. Ces observations sont confirmées par l'analyse des trois graphiques de la Figure II.16 où sont représentées les ellipses de la typologie physiologique des habitats dans les plans formés par les différentes variables.

On observe une relation plus ou moins nette entre le pH et la concentration en calcium. Les pelouses calcicoles sont évidemment les stations les plus alcalines et celles

dont les concentrations en calcaire sont les plus élevées. Une pelouse calaminaire (station 9 de Seilles) et trois prairies alluviales (stations 34, 38, 39 de la vallée de la Semois) montrent des valeurs relativement élevées pour des habitats autres que les pelouses calcicoles. Les habitats les plus acides et les moins riches en calcium sont les landes minérales et les landes sablonneuses. Les tourbières hautes et la majorité des landes tourbeuses affaiblissent la relation pH-concentration en calcium. Avec la station 40 (bas-marais de Heinsch), elles se caractérisent par une forte acidité combinée à une concentration moyenne de calcium. La station 40 est exemplative. Elle est caractérisée par un pH_{eau} de 2.99 et une quantité de calcium approchant 1 g/100 g. Comme on l'a mentionné dans la description des stations, cette station se singularise par la cooccurrence de deux tendances, l'une alcaline, l'autre acide, qui se traduit sur le terrain par une coexistence unique d'associations végétales.

En ce qui concerne le phosphore et le potassium, on se bornera à remarquer que les milieux les plus oligotrophes sont les landes sablonneuses et quelques landes tourbeuses, alors que les habitats les plus riches sont les bas-marais et les tourbières hautes.

Enfin, le dernier schéma révèle une très bonne relation entre le magnésium et le sodium ($r_{\text{PEARSON}} = 0.882$), et cette relation s'observe dans tous les habitats. Les habitats les plus riches sont, dans l'ordre, les bas-marais, les tourbières hautes, certaines landes tourbeuses et les pelouses calcicoles; les moins riches sont les landes sablonneuses, les landes minérales et les pelouses calaminaires.

Pour deux sites "oligotrophes" pointés à la Figure II.15 (stations 50 et 67), il est probable que les valeurs exceptionnelles soient dues à des apports extérieurs. Pour la station 50 (bas-marais de la Grande Fange), cet apport extérieur résulterait de l'amendement de prairies situées autour de la Fange, plus en amont. On expliquerait ainsi les valeurs très élevées obtenues tant pour le phosphore (9.9 mg/100 g), le calcium (299.0 mg/100 g) que pour le potassium (44.1 mg/100 g), le magnésium (71.0 mg/100 g) et le sodium (11.2 mg/100 g). Pour la station 67 (Fange de l'Abîme), le traitement appliqué pour enrayer le dépérissement des résineux entraîné par les pluies acides est probablement à l'origine des fortes concentrations en magnésium et en sodium. Comme le magnésium est l'élément déficitaire qui serait à l'origine du dépérissement forestier, le traitement comprend l'apport de magnésium en grandes quantités. Plusieurs parcelles ont subi ce type de traitement expérimental à la Croix-Scaille.

Ces deux cas particuliers n'expliquent toutefois pas la position générale des autres habitats oligotrophes. Il est étonnant de constater que les milieux habituellement appelés oligotrophes comme les tourbières hautes et les landes tourbeuses se voient caractérisés

par des valeurs systématiquement au-dessus de la moyenne générale¹⁶. Les habitats les plus oligotrophes sont les landes sablonneuses et certaines landes minérales.

II.6.4.2.b. Ordination

Avant de se livrer à une ordination des variables chimiques afin d'en dégager les principales relations, il est nécessaire de les transformer. La colonne de gauche de la Figure II.15 montre que les distributions des variables chimiques sont caractérisées par un déséquilibre très net. Il y a de nombreuses valeurs faibles et quelques valeurs très élevées. Une transformation adéquate est la transformation logarithmique qui produit une distribution des valeurs approchant celle d'une variable normale (colonne de droite de la Figure II.15). L'ordination ne nécessite pas une telle transformation, mais est nécessaire pour que les axes soient construits sur une base plus large qu'une demi-douzaine d'échantillons plus ou moins aberrants.

L'ordination choisie est une analyse en composantes principales, l'une des mieux adaptées à ce type de données. Comme il existe une très bonne corrélation entre le pH_{eau} et le pH_{KCl} ($r_{\text{PEARSON}} = 0.985$), seul le pH_{eau} est conservé. Comme les unités des données (pH_{eau} et logarithmes des concentrations) sont hétérogènes, les variables sont d'abord centrées et réduites.

Les trois premiers axes expliquent respectivement 58.9 %, 21.9 % et 11.3 % de la variance totale, soit un total de 92.1 %. La Figure II.17 où les cercles de corrélation des variables avec les axes sont représentés permet d'interpréter facilement la signification de chaque axe.

Le premier axe est déterminé par les concentrations de quatre minéraux : le magnésium (26.4 %), le sodium (21.5 %), le potassium (31.3 %) et le calcium (20.8 %). Cet axe explique presque la totalité de la variance du magnésium et environ les trois quarts de la variance des trois autres éléments. Bien que le potassium et le pH_{eau} ne contribuent que pour environ 5 % de la variance de cet axe, les variances de ces deux variables sont expliquées à plus de 15 %. Toutes les variables sont corrélées positivement à l'axe, comme lors d'analyses biométriques où toutes les variables ont une corrélation commune qui correspond à la taille des individus mesurés. Dans le cas présent, cette corrélation

¹⁶ La manière dont les analyses ont été effectuées exclut une erreur systématique de mesure. Les stations ont été analysées dans un ordre quelconque, sans référence aux types d'habitat.

commune, qui explique plus de la moitié de la variation du jeu de données, oppose les sites oligotrophes aux sites eutrophes.

La Figure II.18 représente la position des stations dans le plan des deux premiers axes de l'analyse en composantes principales. Le premier axe oppose nettement les landes sablonneuses, les landes minérales et certaines landes tourbeuses aux pelouses calcicoles, aux pelouses calaminaires, aux bas-marais et aux ... tourbières hautes. Ce graphique est révélateur de l'hétérogénéité de la composition chimique de certains habitats comme les landes sablonneuses, les landes tourbeuses et les bas-marais, habitats qui présentent les ellipses les plus allongées sur le premier axe. Pour les landes sablonneuses, c'est la station 75 (lande sablonneuse humide de la Mer de sable) qui est responsable de cet allongement. Cette station est en effet située à la hauteur des tourbières hautes, alors que toutes les autres sont relativement bien regroupées. Dans les landes tourbeuses, une opposition nette s'observe entre deux stations de Campine (stations 12 et 21), situées près des landes sablonneuses, et celles des hauts-plateaux (stations 42, 56, 58, 72), localisées à la hauteur des tourbières hautes. Quant aux bas-marais, on a déjà souligné plusieurs fois leur hétérogénéité, notamment au point de vue botanique.

L'interprétation du second axe est aussi très claire. Il oppose les valeurs élevées du pH_{eau} (46.71 %) et les fortes concentrations en calcium (13.4 %) aux fortes concentrations en phosphore (32.9 %). Il oppose donc les stations les plus acides (tourbières hautes) aux stations les plus alcalines (les pelouses calcicoles). Si la relation entre le pH_{eau} et le calcium est évidente, l'opposition révélée entre les concentrations de phosphore et le pH_{eau} est étonnante. Aucune corrélation linéaire n'existe entre ces deux variables. Ce deuxième axe peut être interprété comme un axe d'acidité.

Enfin, le troisième axe révèle la singularité des concentrations en phosphore (59.8 %), qui s'associe au pH_{eau} (25.3 %), pour s'opposer d'une manière limitée aux concentrations en sodium (12.3 %). Mais cette fois, les stations 2 (pelouse calcicole de la Roche à Lhomme) et 9 (pelouse calaminaire de Seilles) contribuent respectivement à 22.4 et 12.4 % de la variance de cet axe. Il s'agit là de particularités locales qui n'ont rien à voir avec des tendances générales. Cet axe ne fait donc pas l'objet d'une représentation graphique.

L'analyse réalisée sur les données brutes produit des résultats très semblables. La succession et l'interprétation des axes sont identiques. Les stations caractérisées par des valeurs extrêmes répondent de la même manière aux gradients qui structurent le jeu de données. Leur originalité réside dans les valeurs qui caractérisent ces stations plutôt que dans des combinaisons particulières.

En conclusion, l'ordination des variables chimiques révèlent deux gradients principaux dans le jeu de données. Le plus important n'est pas celui qui a structuré l'échantillonnage. Il oppose en effet les habitats pauvres aux habitats riches en minéraux. Le second est déterminé par l'acidité. Cette analyse des constituants chimiques principaux d'un sol a aussi montré que les tourbières hautes ne sont pas les habitats les plus oligotrophes, bien que la seule source de minéraux réside dans les précipitations. Aucune information ne peut à notre connaissance expliquer cette observation. Les habitats les plus pauvres sont incontestablement les landes sablonneuses.

II.6.4.2.c. Groupements

Une première série de groupements basée sur une combinaison de la mesure de la distance euclidienne et de méthodes agglomératives est mise en oeuvre. Quelle que soit la méthode de groupement, les résultats sont similaires. La première scission oppose les habitats riches en minéraux (les pelouses calcicoles, les tourbières hautes et les stations les plus riches des bas-marais et des landes tourbeuses) aux autres stations. Rapidement, les sites riches en minéraux se subdivisent en deux ensembles, les habitats acides et les habitats alcalins. De même pour le groupe des habitats plus pauvres en minéraux qui se sépare en stations très pauvres (les landes sablonneuses) et des stations intermédiaires (landes minérales, prairies alluviales et landes tourbeuses).

La méthode *K*-means a aussi été appliquée au jeu de données, mais cette fois sur les données brutes centrées et réduites. Le passage par une ordination comme pour la végétation n'est pas nécessaire vu le faible nombre de variables. Les résultats sont très similaires à ceux produits par les groupements hiérarchiques. On y observe la même hiérarchie, avec d'abord une opposition entre habitats riches et habitats pauvres, puis une séparation sur base de l'acidité. Les réallocations sont toutefois plus nombreuses que pour la végétation et de petits groupes de stations sont rapidement isolés (Figure II.19).

II.6.4.2.d. Les données semi-qualitatives et qualitatives

Seuls le drainage et la texture seront pris en compte pour l'analyse. Les autres variables disponibles sont *a priori* moins importantes et seront actuellement laissées de côté. Le drainage est représenté par une variable semi-quantitative (1-6), la texture par une variable qualitative de 5 classes (D-dépôt alluvial, G-limono-caillouteux, T-tapis flottant, V-tourbe et Z-sable). La diversité de type de variables impose de choisir une autre méthode d'analyse que les composantes principales. Un indice de similarité, celui de GOWER, est particulièrement adapté à des descripteurs hétérogènes. Dans le cas présent, le pH_{eau} les concentrations en minéraux et le drainage sont traités comme des variables

quantitatives. La texture est le seul descripteur qualitatif multi-classes (voir LEGENDRE & LEGENDRE, 1984).

Les grandes structures sont révélées par une analyse en coordonnées principales dont les deux premiers axes sont représentés à la Figure II.20. Le premier axe explique 13.6 % de la variance. La succession des stations sur celui-ci est très similaire à celle du premier axe de l'analyse en composantes principales sur le pH_{eau} et les concentrations en minéraux (Figure II.21). Cet axe est bien expliqué par la richesse en éléments minéraux. Toutefois, on notera que dans la nouvelle analyse, trois habitats (les pelouses calcicoles, les pelouses calaminaires et les landes minérales) sortent du lot et sont décalés vers les habitats plus riches. Ce décalage s'explique par le rôle joué par la texture. Ces trois habitats ont en commun d'être les seuls dont la texture est limono-caillouteuse. Le second axe est différent de celui produit par l'analyse en composantes principales. Il oppose cette fois les habitats secs aux habitats humides (Figure II.20). Dans l'ensemble, les ellipses se superposent moins lorsque le drainage et la texture interviennent. C'est notamment l'humidité qui sépare efficacement les habitats qui se chevauchent largement sur le premier axe.

II.6.4.2.e. Conclusions

Les typologies obtenues par l'ordination et les méthodes de groupements sont similaires. Ces méthodes révèlent que:

(1) le facteur chimique principal est la richesse en éléments minéraux. Les stations les plus pauvres sont les landes sablonneuses et certaines landes minérales et tourbeuses; les plus riches sont les pelouses calcicoles, les bas-marais et les tourbières hautes. Lorsque la texture est ajoutée, elle modifie par le jeu des corrélations partielles la position relative de certaines stations;

(2) l'acidité intervient en second lieu; elle oppose parmi les stations riches en minéraux, les stations acides aux stations alcalines. Le drainage remplace l'acidité lorsqu'il est ajouté au modèle;

(3) deux facteurs chimiques classent les différents habitats de manière grossière. Ils ne permettent pas de reconnaître l'ensemble des groupes déterminés sur une base physiologique et sur la classification botanique. Une meilleure discrimination est obtenue lorsque la texture et le drainage sont ajoutés;

Chapitre 7. Distribution des Carabides à l'échelle locale

Ce chapitre a pour objectif de décrire la manière dont les Carabides sont distribués dans les différentes stations d'échantillonnage. Il débute par une présentation de la méthode de piégeage et est suivi par une description des résultats faunistiques. Les deux sections suivantes sont consacrées à l'analyse de la diversité à différentes échelles spatiales et temporelles et à la description des structures qui caractérisent l'ensemble des données.

II.7.1. La récolte des données

II.7.1.1. Méthode de piégeage

Le piège à fosse est la méthode la plus utilisée pour inventorier les Carabides d'un site. Les prospections manuelles ou l'inventaire systématique de quadrats sont toujours limités dans le temps. Les densités observées (une moyenne de 1 à 10 individus par m²) ne permettent d'ailleurs pas d'atteindre l'efficacité des pièges à fosse. Ceux-ci consistent en de simples récipients, enterrés au ras du sol, de manière à ce que les bords n'offrent aucun obstacle à la capture des individus qui se déplacent. Leur avantage majeur réside dans le caractère passif et continu de la méthode. Lorsqu'un liquide fixateur est ajouté dans le fond du récipient, les pièges ne sont relevés que lorsqu'ils commencent à perdre de leur efficacité. Outre des caractéristiques propres au piège, la durée entre deux relevés dépend entre autres, des conditions climatiques (s'il fait trop sec, le liquide s'évapore; si les précipitations sont trop intenses, ils débordent), de l'habitat (en forêt, l'ouverture des pièges est obstruée par les feuilles mortes) et de la densité de la faune épigée (si des micromammifères sont capturés, le matériel se détériore plus rapidement).

Selon THIELE (1977), il n'y a pas d'autres méthodes d'échantillonnage de la faune épigée qui donne une idée de l'importance relative des différentes espèces, qui facilite l'étude simultanée de nombreux habitats et qui permette en outre une analyse exacte des rythmes circadiens et annuels d'activité. LEVESQUE *et al.* (1976) ont présenté une revue des domaines de recherches que ce type de piégeage permet d'aborder. La fréquence des captures dépend fondamentalement de deux paramètres propres à l'espèce : la densité et l'intensité de l'activité.

Comme les nombres d'individus observés ne correspondent pas uniquement à la densité, HEYDEMANN (1953) a introduit la notion de densité d'activité appelée aussi abondance d'activité par TRETZEL (1955). BRIGGS (1961) a été l'un des premiers à insister sur le rôle majeur de l'activité sur les fréquences de capture. DESENDER & MAELFAIT (1983) ont, par exemple, montré que les pièges placés en dehors d'enclos capturent beaucoup

plus de Carabides que ceux placés dans des enclos. Ils expliquent cette différence par une très grande mobilité des espèces, ce qui permet une restauration rapide des effectifs. De grandes variations dans les piègeages d'activité sont observées en fonction de la température, de la pluviosité, de l'abondance de la nourriture et du microhabitat entourant le piège (voir SOUTHWOOD, 1963).

Comme l'intensité de l'activité varie avec chaque espèce, SOUTHWOOD (1963) considère que le piège à fosse n'est pas le système idéal pour inventorier un site. Cependant, l'intervention de l'activité dans les captures est pour THIELE (1977) un atout. Le piège d'activité permettrait ainsi de quantifier le rôle joué par une espèce dans un écosystème. DEN BOER (1977, 1979) a précisé cette idée en introduisant la notion de groupes d'interactions. Selon lui, un certain nombre d'individus par m² a une signification différente pour de petites espèces ou de grandes espèces. Ce qui est intéressant à mesurer, c'est l'abondance effective, c'est-à-dire la chance qu'un individu a d'interagir avec d'autres ou avec des facteurs écologiques. C'est ce que fait un piège à fosse : il constitue un échantillon standardisé d'un groupe d'interactions. Pour une espèce de petite taille, ces interactions se produisent sur une petite surface et pour des individus de grande taille, elles se réalisent sur une large surface autour du piège. Les pièges à fosse sont des estimateurs (relatifs) efficaces de la densité moyenne pour une espèce donnée. BAARS (1979) montre d'ailleurs que la somme des captures sur une année est linéairement corrélée à la densité moyenne. Toutefois, cette relation ne s'observe pas lorsque les densités sont fort variables au cours de l'année (LOREAU, 1984).

Pour des comparaisons au sein de la même espèce, les fréquences de capture au piège à fosse sont quantitativement comparables (LEVESQUE *et al.*, 1976; DEN BOER, 1977, 1979; BAARS, 1979). Pour des comparaisons entre des espèces différentes, LEVESQUE *et al.* (1976) conseillent de n'utiliser que des données semi-quantitatives. DEN BOER (1977) suppose que lorsque les espèces sont suffisamment écologiquement proches, les cycles annuels de capture sont des estimateurs des différences entre les abondances "effectives" d'espèces différentes. C'est sur cette base, que DEN BOER ordonne les espèces, allant de la plus abondante à la plus rare. REFSETH (1982) emploie même l'indice de SHANNON-WIENER pour comparer des courbes de dominance. Toutefois, plusieurs auteurs considèrent que les résultats de capture ne peuvent être utilisés pour comparer les stations car ceux-ci sont différents des abondances relatives réelles. Seul le nombre d'espèces est un indice qui permet de comparer la diversité de plusieurs stations.

Il est très probable en effet que, d'une espèce à l'autre, la fréquence de captures ne soit pas en relation avec les abondances relatives réelles. Est-ce une raison suffisante pour

empêcher des analyses quantitatives comparatives ? Si l'efficacité de capture est de 100 % pour toutes les espèces, le piège à fosse est le meilleur moyen d'établir la fréquence des interactions entre les individus de plusieurs espèces. Ce paramètre nous semble avoir biologiquement beaucoup plus de sens qu'une estimation relative de la densité moyenne des espèces. Quelle est la signification écologique d'une valeur de $x \pm y$ individus de *Nebria salina* par m² si l'espèce n'est active que 3 mois sur l'année et que cette espèce montre un comportement agrégatif ?

L'efficacité des pièges n'est pas de 100 % et est variable d'une espèce à l'autre (BAARS, 1979; HALSALL & WRATTEN, 1988¹⁷). Toutefois, la seule raison qui pourrait empêcher la comparaison de profils spécifiques de différents sites serait la démonstration que d'un site à l'autre, l'efficacité de capture des espèces varie fortement. À notre connaissance, ce n'est pas le cas. Les données obtenues par piège à fosse pourront donc être soumises à l'arsenal des méthodes multivariées. Si, par hasard, certaines structures n'étaient entraînées que par de faibles différences d'abondances d'activité, on relativisera leur importance puisqu'elles pourraient simplement résulter de faibles variations d'efficacité de capture. On se limitera donc à interpréter les structures basées sur de grandes variations d'abondances.

II.7.1.2. Conditions d'utilisation

Il existe de nombreuses variantes dans la méthodologie d'échantillonnage aux pièges à fosse. BAARS (1979) a proposé un certain nombre de règles pour obtenir des résultats en relation avec les densités moyennes.

(1) Le piégeage doit être continu pendant la majeure partie de la période d'activité. Généralement, dans nos régions, le piégeage est restreint à une période qui va du mois d'avril à octobre. Toutefois, pour certains habitats comme les landes minérales ou sablonneuses, un piégeage hivernal est indispensable pour obtenir une idée correcte des abondances relatives de plusieurs espèces comme *Bembidion nigricorne*, *Bradycellus spp.* et *Amara infima* actives à cette période.

(2) L'intensité du piégeage doit être identique d'un site à l'autre. Cette intensité est mesurée par le périmètre total des pièges (LUFF, 1975). Lorsqu'un périmètre donné est

¹⁷ Le type de piège utilisé dans cette étude consiste en des bols en polystyrène, dont les bords ne sont pas verticaux. On peut s'attendre à ce que les différences que ces auteurs ont observées soient moins importantes avec les pièges utilisés dans notre étude.

divisé en un certain nombre de pièges, on s'attend à une diminution du nombre des captures. Dans ce cas, les pièges doivent être éloignés d'une dizaine de mètres les uns des autres, pour obtenir une réduction des captures inférieure à 1 % (BAARS, 1979). Les pièges doivent être les plus larges possible. LUFF (1975) a aussi montré qu'il valait mieux les mettre en ligne plutôt que sur les mailles d'un réseau pour éviter des interférences entre les pièges.

Plusieurs auteurs ont recherché quel était le nombre de pièges nécessaire pour obtenir une bonne idée de la structure des communautés. OBRTEL (1971) observe qu'avec cinq pièges, on capture toutes les espèces dominantes en forêt. Il faut au moins 8 pièges pour conserver un spectre de dominance similaire et 10 à 12 pour déterminer les variances des captures. D'après STEIN (1965), les abondances relatives des espèces dominantes ne changent pas si on augmente l'intensité de piégeage de 5 à 20 pièges. C'est aussi la conclusion de NIEMELÄ *et al.* (1986).

(3) L'intérieur du piège doit être le plus lisse possible afin d'éviter que les Carabides, notamment ceux de petite taille, ne s'accrochent aux aspérités. Le verre est à ce titre la matière recommandée (BAARS, 1979). La forme idéale de l'ouverture est le cercle. De par sa forme, un piège carré est moins efficace qu'un piège circulaire de même périmètre (LUFF, 1975). Les gouttières ne sont pas conseillées car elles privilégient une direction de déplacement plus qu'une autre. Si un toit est placé, il doit être transparent. BAARS (1979) a montré que des pièges protégés des précipitations par un toit transparent capturent plus de Carabides diurnes que ceux protégés par un toit opaque. Le placement d'un toit ou d'un treillis a aussi comme avantages d'éviter la prédation par les oiseaux et de diminuer les captures de micro-vertébrés comme les micromammifères, les amphibiens et les reptiles. GREENSLADE (1964) recommande que les environs immédiats du piège soient dégagés pour éviter la présence d'une bordure herbeuse qui provoque une diminution de la vitesse d'entrée dans le piège et diminue l'efficacité de capture. Cette zone pourrait toutefois avoir un effet attractif ou répulsif selon les espèces (NOVAK, 1969).

(4) Le choix du liquide fixateur pour les captures de faune morte peut avoir certaines conséquences. Le formol a souvent été choisi pour sa stabilité au cours du temps et son efficacité (voir THIELE, 1977). ADIS & KRAMER (1975) ont toutefois démontré que le formol attirait significativement plus *Carabus problematicus*. Les auteurs suspectent que la réaction positive au formol, qui est très toxique et n'existe pas dans la nature, est due à une perception erronée d'un organe qui répond normalement à un autre aldéhyde. Les femelles semblent aussi plus souvent attirées que les mâles (voir THIELE, 1977).

SOUTHWOOD (1963) propose comme alternative une solution d'acide picrique saturée. D'autres auteurs ont choisi l'éthylène glycol (20 %, BORCARD, 1981).

Même avec toutes ces précautions, l'efficacité des pièges à fosse n'est pas parfaite (HALSALL & WRATTEN, 1988). Pour PETRUSKA (1969), les pertes vont de 1 à 6 %, surtout pour les petits Carabides. BAARS (1979) observe des chiffres plus élevés, allant de 10 % de perte pour *Pterostichus versicolor* à 60-70 % pour *Calathus erratus*.

Devant l'efficacité de ce type de piégeage, rares sont les auteurs qui se sont inquiétés des risques de dépeuplement. Pour BRIGGS (1961), le piégeage n'a pas d'effet sur les populations. DESENDER & MAELFAIT (1983) n'observent pas de changements significatifs d'une année à l'autre pour les espèces les plus abondantes. Seule *Clivina fossor*, une espèce endogée, montre une diminution significative, probablement en relation avec sa plus faible mobilité. Pour les autres Carabides, la restauration est très rapide, même pour des espèces de différentes tailles, et donc de pouvoir de dispersion au sol différent.

II.7.1.3. Protocole d'échantillonnage sélectionné

Le nombre de stations envisagé imposait plusieurs contraintes pour le choix des pièges à fosse. Le piège devait être relativement peu coûteux, léger et solide pour le transport et la mise en place, et suffisamment volumineux pour éviter des relevés trop fréquents. Aucun piège disponible sur le marché ne satisfaisait à toutes ces conditions. Un piège original a été conçu à partir de bouteilles de plastique contenant des boissons gazeuses bien connues : Coca-Cola et Bru¹⁸ (DUFRENE, 1988). Caractérisée par un volume de 1,25 L, la bouteille de Bru s'emboîte quasi parfaitement dans celle de Coca-Cola (Figure II.22). Cet emboîtement a comme avantage majeur que, lors des relevés, les abords immédiats du piège ne s'effondrent pas. On évite ainsi des perturbations trop régulières et des manipulations inutiles. Les bouteilles sont découpées de manière à ce que la bouteille interne dépasse de 1 cm la bouteille externe. Les pièges ont 17 cm de hauteur et 8.5 cm de diamètre. Dans certains sites, comme les pelouses calcicoles relevant du *Xerobrometum*, la taille a dû être ajustée à la hauteur de sol meuble disponible. Dans les habitats submergés, la présence d'un fond de plastique pliable sur la bouteille externe évite que le piège n'émerge hors du sol. Les pièges sont transparents et s'adaptent facilement à la morphologie des différents habitats.

¹⁸ Nous tenons à remercier les responsables commerciaux de Bru qui ont accepté de mettre de côté pendant plusieurs mois les déchets de production qui nous ont permis de réaliser environ 3 000 pièges.

Dans chaque station, 10 pièges numérotés sont placés en ligne ou en cercle selon la physionomie du site. Seuls cinq pièges sont placés dans les cuvettes de pailles afin d'éviter le risque élevé de dépeuplement, lié à leur surface limitée. Généralement, les pièges sont distants de 3 à 5 mètres. Bien que la distance entre les pièges soit inférieure à celle proposée par BAARS (1979), elle permet de les retrouver plus facilement et évite de devoir choisir des sites très homogènes sur une très grande surface. Du formol à 5-10 %, additionné d'une très faible quantité de détergent, est utilisé comme liquide fixateur. Le rôle du détergent est de diminuer la tension de surface et d'éviter, qu'après leur chute, les petites espèces ne flottent à la surface du liquide et ne s'échappent trop facilement.

Les pièges ont été placés dans 74 stations pour une période de deux ans. Rapidement, six stations ont été éliminées la première année (1986) du plan d'échantillonnage. Il s'agit des stations 8 (*Mesobrometum* proche de la station 7), 23 (tourbière flottante dans la vallée du Zijpbeek), 37 (Marais du Landbruch), 45 (jonchaie rivulaire aux Troufferies de Libin), 68 (Étang de Cocolle) et 69 (Étang de Luchy). Pour la plupart de ces sites, trop de pièges étaient rendus inactifs par des promeneurs ou submergés dans les sites inondables. En 1987, l'échantillonnage à Torgny (station 35) et aux tertres d'orpaillages des Troufferies de Libin (station 44) a dû être abandonné suite à la destruction systématique des pièges placés. Afin de compléter la structure d'échantillonnage, trois nouvelles stations ont été inventoriées en 1987 : une lande sablonneuse humide à la Mer de Sable (station 75), la pelouse calcaire de la Ramonette (station 76 - France) de manière à poursuivre l'inventaire de sites calcaires en Lorraine belge et la tourbière des Haut-Buttés (station 77 - France) pour étudier l'un des derniers sites intéressants du massif transfrontalier de la Croix-Scaille. L'échantillonnage des bords de l'Étang de Luchy a été structuré pour mieux tenir compte de la variabilité du plan d'eau (station 69a à 69d). Enfin, l'opportunité s'est présentée en 1990 d'inventorier deux sites dans le camp militaire d'Elsborn (stations 78 et 79) et quatre dans le camp militaire de Lagland (stations 80 à 83). Sur les 80 stations étudiées, seules 65 ont donc pu être échantillonnées deux années de suite. On dispose au total de 145 cycles annuels.

Le projet initial était de relever les pièges tous les mois. Pratiquement, l'intervalle a été de 44.8 jours en 1986, 42.3 jours en 1987 et 35.8 jours en 1990 (Figure II.23). Ces valeurs élevées incluent les relevés hivernaux qui ont souvent été perturbés et retardés par de mauvaises conditions climatiques. En février 1987, les pièges des stations humides ardennaises sont ainsi restés plus d'un mois pris dans la glace.

Lors du tri du contenu des pièges, les Carabides de chaque piège sont placés dans des piluliers différents. Les autres invertébrés sont stockés dans des récipients, qui

rassemblent toutes les captures d'un site au cours d'une année. Ces récoltes sont déposées à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, aux bons soins des entomologistes du département d'Entomologie. Les vertébrés ont fait l'objet de détermination. Certains d'entre eux ont été conservés pour effectuer des études biométriques.

II.7.1.4. Détermination

Tous les spécimens capturés sont déterminés jusqu'au rang spécifique. La nomenclature de référence est celle de DESENDER (1985), avec quelques modifications dues à l'usage (*Abax ater* au lieu de *Abax parallelepipedus*, *Panagaeus spp.* au lieu de *Panageus* et *Asaphidion spp.* au lieu de *Asaphideon spp.*). Les clés de détermination utilisées sont celles de JEANNEL (1941), de LINDROTH (1972, 1985, 1986) et de FREUDE *et al.* (1976). Une collection de référence a progressivement été élaborée. Elle compte actuellement plus de 250 espèces. Tous les individus douteux ou espèces nouvelles pour la collection de référence ont été vérifiés par le Dr. K. DESENDER.

Outre la détermination du nom d'espèce, le sexe, la maturité et l'état alaire ont systématiquement été notés. Pour le sexe, les Carabides mâles se reconnaissent assez facilement des femelles par la dilatation des tarsi antérieurs. Toutefois, pour les espèces endogées comme les *Dyschirius* et les *Clivina*, seule la dissection permet d'établir le sexe auquel appartient l'individu. Vu leur petite taille et surtout leur grande fréquence, les *Dyschirius* n'ont pas été disséqués. En ce qui concerne la maturité, c'est la présence d'individus néonates, c'est-à-dire d'individus qui viennent d'émerger, qui est notée. On les reconnaît à leur couleur plus pâle et à la fragilité des téguments qui n'ont pas encore eu le temps de se sclérifier. La présence conjointe de ces deux caractères morphologiques est le critère qui permet de définir un individu néonate. Pour l'état alaire, les ailes de la majorité des individus sont observées. Il s'agit d'abord là d'un critère rapide de contrôle des déterminations. Ensuite, on remarque rapidement que les ailes de certaines espèces considérées comme macroptères dépassent à peine la longueur du corps (*Pterostichus oblongopunctatus*, *P. niger*) ou que des espèces di-polymorphiques considérées comme brachyptères en Belgique sont parfois macroptères (*Trechus rivularis*). Pour mesurer la longueur des ailes, on a choisi un moyen rapide qui consiste à estimer la longueur de l'aile par rapport à celle de l'élytre par un chiffre allant de 0.1 à 1.5. Ces estimations ne sont effectuées que pour les espèces dont le rapport ne dépasse pas 1.5. Celles dont la taille des ailes est au moins une fois et demi plus grande que celle de l'élytre, sont en effet considérées comme de vrais macroptères par DEN BOER (1977). Bien que ce type de mesure soit allométrique (DESENDER *et al.*, 1986a;), le rôle de nos évaluations est surtout d'établir la différence entre des distributions de fréquence.

Pour deux espèces, on a aussi systématiquement noté la couleur des pattes. Celles-ci sont généralement soit noires, soit rouges et chaque morphe a reçu une appellation taxonomique. *Pterostichus madidus madidus* correspond à la forme à pattes rouges¹⁹, *P. madidus concinnus* à la forme à pattes noires. De même pour *Anisodactylus binotatus binotatus* et *A. binotatus signaticornis*. Si, pour la seconde espèce, la séparation est très nette, les pattes de *P. madidus* ne sont parfois que partiellement noires ou rouges. Pour TERRELL-NIELD (1990), ces fréquences sont en relation avec les conditions climatiques. Une corrélation positive est observée entre la fréquence du morphe noir et les températures.

Enfin, la présence de parasites externes a aussi été systématiquement encodée. Vu leur fréquence, deux groupes de parasites ont été notés : les laboulbiénales (Champignons) et les acariens. Les premiers sont très apparents, disposés en amas sur les élytres, sur l'abdomen ou parfois sur tout le corps. Pour les seconds, seuls ceux placés sous les élytres, à la base des ailes sont mentionnés. On élimine ainsi un grand nombre d'individus qui pratiquent la phorésie. Comme les ailes de tous les individus n'ont pas été observées, il est possible que les acariens présents sur certaines espèces aient échappé à l'observation. Mais même pour des espèces macroptères faciles à déterminer et pour lesquelles les ailes ne sont pas examinées, leur présence est souvent trahie par des déformations élytrales.

Comme les captures de larves ont été abondantes, elles ont été conservées et transmises au Dr. K. DESENDER pour leur identification.

Toutes les données ont été encodées sur un ordinateur mainframe IBM4381 ou sur Macintosh sous la forme d'un seul fichier composé de 10 variables détaillant la station, le relevé, le piège, le sexe (0 = ?; 1 = mâle; 2 = femelle), l'état alaire (de 0.0 à 1.5), la maturité (1 = néonate; 2 = adulte), le nombre d'individus, le genre, l'espèce et la variété. C'est cette dernière variable qui contient selon les espèces, l'information relative à la couleur des pattes et la présence de parasites. Le fichier concernant les données présentées ci-dessus compte 20184 lignes.

¹⁹ Selon JEANNEL (1942) et FREUDE *et al.* (1976), la variété *madidus* FABRICIUS (1775) est la forme à pattes rouges, la variété *concinnus* STURM (1818) est la forme à pattes noires. LINDROTH (1974, 1986) semble avoir confondu les deux variétés car, pour lui, la forme à pattes rouges est la variété *concinnus* Sturm. Cela implique que la littérature anglaise et scandinave doit être interprétée avec une grande attention (voir par exemple TERRELL-NIELD, 1990).

II.7.2. Aspects fauniques

Le fichier étudié détaille la distribution de 43096 individus, qui se répartissent en 190 espèces, soit largement plus de la moitié des espèces belges recensées après 1950. Presque 20 % des espèces ne sont présentes que dans un seul site et plus de la moitié n'occupent que quatre sites. La Figure II.24 représente la distribution du nombre de sites occupés pour chaque espèce. Elle ressemble à celle obtenue lors de l'étude des données de répartition en Belgique et suit approximativement une série logarithmique. L'ensemble du jeu de données se caractérise par un nombre d'espèces rares important, ce qui semble être typique des assemblages de Carabides (WILLIAMS, 1964; DEN BOER, 1970).

Parmi ces espèces, certaines sont d'un intérêt biogéographique majeur. Trois espèces n'avaient plus été observées en Belgique depuis 1950 (Figure II.25). Il s'agit d'*Harpalus schaubergerianus*, *Agonum lugens* et *Amara cursitans*. *Harpalus schaubergerianus* a été découvert dans la pelouse calcicole des fonds de Leffe, en Condroz. Cette donnée confirme son affinité pour les régions crayeuses (JEANNEL, 1942; LINDROTH, 1986). Cette espèce n'avait été observée qu'en Gaume, dans deux carrés U.T.M. Elle n'a été observée ni à Torgny (station 35), ni à la Ramonette (station 76), deux stations pourtant situées dans cette région. *Agonum lugens* est une espèce des régions d'étangs et de marécages (JEANNEL, 1942). On l'observe sur les sols boueux, au bord des lacs eutrophes, parmi les *Phragmites*, *Scirpus* et *Glyceria*. Elle serait occasionnelle à la côte (LINDROTH, 1986). Malgré la relative fréquence des habitats qu'elle préfère en Belgique, sa distribution est très éparse et ne dépasse pas quatre carrés U.T.M. La nouvelle observation est la première au sud du sillon sambro-mosan. Elle a été réalisée dans la Réserve Naturelle des Abattis, près d'Étalle, en Lorraine belge. *Amara cursitans* avait été recensée avant 1950 dans 10 carrés U.T.M. en Belgique, dont six le long de la Basse-Meuse. La nouvelle observation s'est produite dans la Réserve Naturelle de la Montagne-St-Pierre. LINDROTH (1974, 1986) la considère comme étant typique des terrains cultivés ou ouverts, caractérisés par une végétation éparse. Sa distribution en Belgique ne confirme pas cette observation. Elle ressemble étonnamment à celles de plusieurs espèces redécouvertes par DESENDER *et al.* (1986b) sur les bords du fleuve.

Plusieurs autres espèces très rares ont été observées. Des populations relativement denses d'*Harpalus parallelus* (154 individus) et d'*Harpalus tenebrosus* (22 individus) ont été recensées dans deux pelouses calcicoles xériques, à Sosoye (station 6) et aux Fonds de Leffe (station 7). La Belgique se situe à la marge septentrionale de leur aire de distribution. Toutes deux ont des affinités marquées avec les régions calcaires. Seul *Harpalus tenebrosus* a aussi été observé sur des sols sablonneux (JEANNEL, 1942; LINDROTH, 1974). Pour

Notiophilus aestuans, deux nouvelles stations sont localisées à Mechelse Heide en Campine et dans le camp militaire de Lagland. Cette dernière observation confirme sa présence en Lorraine belge, déjà attestée par DESENDER *et al.* (1990). C'est une espèce assez xérophile, qui préfère les sols graveleux ou sablonneux. Que ce soit aux Pays-Bas, au Danemark, ou en Belgique, sa distribution est très éparse (TURIN *et al.*, 1977; BANGSHOLT, 1983). *Pterostichus aethiops* n'était connue que de sept carrés U.T.M. en Belgique. Une nouvelle donnée est ajoutée à l'extrême est du pays, provenant du camp militaire d'Elsenborn. Cette espèce forestière serait typique des forêts montagneuses (LINDROTH, 1974, 1986). Avec quatre carrés U.T.M. occupés depuis 1950, *Cicindela germanica* est l'une des Cicindèles les plus rares en Belgique. Une nouvelle occurrence est localisée dans la Réserve Naturelle de Seilles, dominant la vallée de la Meuse. Toujours rare, elle préférerait les prairies sèches, les friches, ou les zones herbeuses des plages ou des pinèdes dans le midi de la France (BONADONA, 1971).

La distribution d'*Harpalus autumnalis* est particulière. Alors que la littérature le présente comme une espèce caractéristique des landes sablonneuses à *Calluna* ou du *Corynephorretum* (LINDROTH, 1986), elle est absente de la région côtière, rare en Campine et n'a jamais été observée en Gaume. La nouvelle observation, localisée à la Mer de Sable, confirme sa présence dans cette région.

Notre étude permet d'ajouter de nouvelles données de distribution en dehors de l'aire connue en Belgique (Figure II.26). La présence en Lorraine belge de trois autres espèces psammophiles, fréquentes en Campine ou à la Côte, est confirmée. Il s'agit d'*Amara infima*, *A. tibialis* et *Bembidion nigricorne*. Les deux *Amara* ont uniquement été observés dans les landes sablonneuses à *Calluna* très sèches. Seul *Amara infima* serait pourtant un xérophile strict. *Bembidion nigricorne* a aussi été recensé dans des landes sablonneuses plus humides, inondées l'hiver (stations 14 & 15); cette distribution correspond à ses préférences écologiques (LINDROTH, 1986).

Pour *Amara lucida*, une nouvelle localisation le long de la Meuse, dans la Réserve Naturelle de Seilles, est obtenue. Elle a depuis été confirmée par DESENDER (1990b) dans un site situé à quelques kilomètres de là. Cette espèce est répandue à la Côte et était mentionnée en Campine. Elle est toujours rare à l'intérieur des terres (LINDROTH, 1986).

Agonum versutum est une des espèces les plus hygrophiles du genre *Agonum*. Elle fréquente les sols plus ou moins acides, sur le bord boueux des eaux courantes ou stagnantes. Une seule donnée était connue au sud du sillon sambro-mosan (DESENDER,

1986c). Dans le cadre de cette étude, sa présence est confirmée dans trois nouvelles stations : l'étang de Cocolle (station 68²⁰), l'étang de Luchy (station 69) et l'étang des Éplattis (station 46) où elle est abondante. D'autres populations ont été observées dans la vallée de la Semois par DESENDER *et al.* (1990). Il est très probable que la cartographie de cette espèce en Wallonie soit très incomplète.

Alors que toutes les autres populations d'*Agonum ericeti* sont limitées aux régions situées à plus de 550 m d'altitude, une population isolée a été découverte en Campine, dans la vallée du Zijpbeek. Cette espèce est très exigeante en Ardenne. Elle n'est présente que sur les tourbières hautes ou sur les cuvettes de paises. En Scandinavie (LINDROTH, 1986), dans le Nord de l'Allemagne (MOSSAKOWSKI, 1970) et aux Pays-bas (DE VRIES & DEN BOER, 1990), elle affectionne aussi les landes à *Erica* humides où il peut faire sec et chaud durant l'été. Les températures élevées mesurées pendant la journée à la surface des plages de Sphaignes sont sans doute à l'origine de son choix d'habitat en Ardenne. En Campine, elle occupe une lande humide dominée par *Erica tetralix*, inondée l'hiver et où les Sphaignes sont absentes. Des biotopes similaires à ceux de Haute-Ardenne sont pourtant situés à moins de 200 m (station 22) ou à 500 m (station 10). Il est probable que cette population a plus d'affinités avec les populations néerlandaises dont la plus proche est située à environ 40 km. Cette donnée souligne encore la similarité qui existe entre la Campine et la Haute-Ardenne, à l'instar de celle qui unit la Campine aux autres régions sablonneuses de Belgique. De nombreux autres sites potentiels ont été échantillonnés de manière ponctuelle en Wallonie à la recherche d'autres populations isolées, mais sans résultat.

Enfin, l'apport à la biogéographie des Carabides le plus remarquable de cette étude est probablement la découverte de cinq nouvelles stations de *Trechus rivularis*. Deux données confirment sa présence dans le massif des Hautes-Fagnes (voir DESENDER, 1983), à la Baraque Michel (station 58), à la Tourbière Royale (station 57) et dans le camp militaire d'Elsenborn (station 78). Comme DAMBLON (1978) mentionnait la présence de cette espèce dans les sédiments de tourbe au Rouge Ponceau, près de Saint-Hubert, une station (42) y a été placée dans une zone de tourbière active. Aucun individu n'y a été observé, mais lors d'un échantillonnage simultané de la boulaie tourbeuse adjacente, plusieurs individus ont été récoltés (BAGUETTE, 1992). De même, pour les Anciennes Troufferies de

²⁰ La station 68 n'a pas été retenue lors de l'analyse suite à des perturbations du piégeage.

Libin (station 45²¹) et pour le Landbruch, où les piégeages de biotopes forestiers humides ont révélé la présence de cette espèce. Une population a été découverte au coeur de la Forêt d'Anlier, le long de la Rulle (station 41). Enfin, un seul individu a été observé au Plateau des Tailles, à la tourbière du Grand Passage. Cette donnée devrait être confirmée car d'une part, plus de cinquante stations dans ce massif n'ont jamais apporté la moindre preuve de sa présence et que, d'autre part, nous n'excluons pas une erreur de manipulation lors de la récolte.

D'autres espèces intéressantes comme *Trichocellus cognatus*, *Cymindis axillaris*, *Demetrius monostigma*, *Harpalus fuliginosus*, *Masoreus wetterhali*, *Parophonus maculicornis*, *Agonum piceum*, ... feront l'objet d'une présentation détaillée dans une autre publication, en tenant compte notamment de la mise à jour de la base de données de distribution.

Toutefois, on citera encore trois espèces du genre *Carabus* relativement rares : *C. cancellatus*, *C. convexus* et *C. intricatus*. *C. cancellatus* est le *Carabus* qui est le plus en régression en Belgique. Une population de cette espèce qui affectionne les habitats ouverts a été trouvée dans la Réserve Naturelle des Préales, près de Belvaux. Ce site correspond exactement à la description de l'habitat préféré de cette espèce faite par LINDROTH (1974), qui la cite comme fréquente dans les terrains calcaires cultivés. DEN BOER (1977) ne l'a cependant que très rarement observée dans les cultures. C'est aussi aux Préales qu'un individu de *Carabus convexus* a été observé. Cette pelouse calcicole correspond à son optimum, qui consiste en des habitats chauds et secs exposés au sud (LINDROTH, 1985). Cette population est toutefois isolée de l'aire principale de distribution de cette espèce en Belgique, qui se situe plus au sud, en Lorraine belge. Plusieurs exemplaires ont été recensés dans les pelouses calcicoles de Torgny, mais aussi dans les landes sablonneuses du camp militaire de Lagland. Enfin, un individu de *Carabus intricatus* était présent dans la station 48, sur les pentes rocailleuses du Bec du Corbeau. Plusieurs populations de cette espèce, toujours très rare dans nos régions (DEN BOER, 1970), ont été signalées sur les pentes abruptes et rocailleuses du Plateau des Tailles, à Cielle et à Maboge. Sa rareté contraste avec sa fréquence en Bretagne (TIBERGHIE & BOEUF, 1984), où elle dépasse de loin *Carabus problematicus*, l'une des espèces les plus fréquentes en Belgique. L'origine de cette différence mériterait de faire l'objet de recherches pour mieux comprendre les facteurs qui limitent sa distribution en Belgique.

²¹ Cette station fait partie de celles qui ont rapidement été supprimées étant donné des inondations très fréquentes.

Ces quelques exemples choisis illustrent l'intérêt d'inventaires exhaustifs de la faune pour d'une part, mieux connaître la distribution des espèces, et d'autre part, désigner les sites d'un intérêt biogéographique majeur. Bien que l'objet de ce travail ne soit pas l'élaboration d'une telle liste, on remarquera rapidement que souvent, ce sont les mêmes sites qui sont caractérisés par des espèces intéressantes. A elles seules, les pelouses calcicoles ou calaminaires xériques de la vallée de la Meuse (stations 6, 7, 9 et 16) sont caractérisées par six espèces extrêmement rares en Belgique. La pelouse calaminaire de Seilles, pourtant profondément modifiée par les activités humaines, est un site remarquable par sa richesse en espèces rares ou en régression. Les landes sablonneuses du camp militaire de Lagland sont aussi d'un intérêt biogéographique extraordinaire. L'inventaire d'autres sites similaires devrait être poursuivi en Wallonie afin de définir précisément les priorités en matière de conservation et de gestion de la nature.

II.7.3. Caractère exhaustif de l'échantillonnage

Comme mentionné dans l'introduction de cette seconde partie, il est primordial d'évaluer la représentativité des données dont on dispose. L'une des méthodes les plus courantes est l'établissement de courbes de saturation (FERRY, 1976). Comme l'échantillonnage est structuré dans l'espace (pièges, stations, habitats, régions) et dans le temps (relevés, années), les courbes sont établies dans les deux dimensions.

II.7.3.1. Homogénéité dans l'espace

Une courbe de saturation a d'abord été réalisée pour chaque station à partir de 500 permutations des 5 ou 10 pièges qui composaient la structure d'échantillonnage durant une ou deux années, selon les stations. La comparaison de la richesse moyenne ponctuelle (par piège) par rapport à la richesse stationnelle est révélatrice d'une tendance générale, quel que soit le nombre d'espèces (S). Cette relation peut s'exprimer par une relation de type polynomial : $S_{\text{station}} = - 0.050 S_{\text{piège}}^2 + 3.285 S_{\text{piège}} - 1,112$ (Figure II.27). Cette équation évite l'autocorrélation manifeste des résidus si une régression simple est utilisée. En moyenne, le rapport des deux valeurs atteint 0.39 (écart-type = 0.086). L'homogénéité n'est que de 40 % par station, ce qui traduit un apport ponctuel moyen important à la diversité stationnelle.

La courbe indique que plus le nombre d'espèces d'un assemblage est élevé, plus l'échantillon obtenu est homogène. Cela signifie que les espèces qui contribuent à la richesse de l'assemblage ne sont pas uniquement constituées d'espèces rares, présentes dans un ou deux pièges. Il s'agit d'espèces relativement répandues dans de nombreux pièges. La disposition des stations sur le graphique montre également que les stations les

plus sèches, représentées par des cercles, sont généralement plus hétérogènes que les stations plus humides, représentées par des carrés. Elles sont respectivement plus souvent au-dessus et en dessous de la courbe de régression. Cette plus grande hétérogénéité des habitats secs pourrait être en relation avec la physionomie du paysage. Toutefois, l'hétérogénéité physionomique des stations n'a pas été mesurée et, *a priori*, il ne nous semble pas que les stations humides soient plus uniformes que les stations sèches.

L'étude des pentes au dernier point des courbes de saturation relativise toutefois l'hétérogénéité stationnelle puisque l'ajout d'un piège supplémentaire n'apportera une nouvelle espèce que dans 29 stations.

Des courbes de saturation sont aussi élaborées pour les différents types d'habitat et les régions biogéographiques²². L'objectif est de vérifier l'homogénéité des groupes de stations obtenus sur ces critères. La Figure II.28 présente les résultats de ces analyses. En ce qui concerne les habitats, c'est le groupe des pelouses calcicoles qui est le plus hétérogène. Le rapport de la richesse moyenne stationnelle par rapport à la richesse totale n'atteint que 19 %. On observe à l'échelle des stations sèches, une hétérogénéité plus intense qu'à l'échelle des pièges. A l'inverse, les tourbières hautes et les prairies alluviales se caractérisent par la meilleure homogénéité, respectivement 39 et 67 %. Avec un total de 99 espèces, les landes sablonneuses sont le type d'habitat le plus diversifié. Pour les régions biogéographiques, l'homogénéité dépend surtout de la variété des types d'habitat échantillonnés dans une région. Cette dépendance est illustrée par la position des différentes régions sur le graphique de la Figure II.28. Elles sont largement au-dessus des différents habitats et sont donc, pour des richesses moyennes stationnelles similaires, plus hétérogènes. Par exemple, la Lorraine belge est la région la plus riche en espèces; les trois habitats les plus diversifiés (les landes sablonneuses, les pelouses calcicoles et les prairies alluviales) y ont été inventoriés. Toutefois, le nombre d'espèces obtenu en Lorraine belge est loin d'atteindre la somme des espèces observées dans les trois habitats. La structure régionale de l'échantillonnage intervient donc aussi dans l'hétérogénéité des habitats.

Une courbe de saturation générale sur l'ensemble des stations est aussi effectuée. La pente au dernier point est de 0.442; il faudra donc au moins trois autres stations similaires à celles déjà échantillonnées pour apporter une nouvelle espèce à l'inventaire. Notons que

²² Le nombre de stations est fort différent d'un groupe à l'autre et aurait pu expliquer les différences de richesse spécifique. Aucune relation n'est cependant observée entre la richesse en espèces et le nombre de stations d'un groupe de stations.

la pente atteint 0.380 trois étapes avant la dernière. Comme mentionné dans l'introduction générale, la pente au dernier point est sensible à la manière dont les espèces rares se répartissent dans les stations. Cette différence de répartition des espèces présentes une seule fois dans l'échantillon n'est pas mesurable par le rapport a/N proposé par FERRY (1976).

II.7.3.2. Homogénéité dans le temps

Pour chaque station, les courbes de saturation sont réalisées en fonction des relevés successifs durant les deux années. Les courbes produites sont très similaires à celles de la Figure II.29. La première année, les valeurs sont supérieures à la moyenne obtenue au cours de deux ans. Ensuite, durant l'hiver 1986-1987, les courbes de saturation stationnelle montrent un plateau, suivi d'un nouvel apport d'espèces, généralement à partir du 8^{ème} relevé, c'est-à-dire durant le mois de mai 1987. En moyenne, la première année représente 75.4 % (écart-type = 12.7 %) du nombre total d'espèces observées.

L'échantillonnage est beaucoup plus homogène dans le temps que dans l'espace, même à l'échelle stationnelle. La moyenne des rapports des richesses moyennes par relevé et par piège atteint 72 % (écart-type = 10.0 %). Au sein d'une station, les pièges apportent plus de diversité que des relevés successifs, même au sein d'un seul cycle de capture. Cela signifie que les périodes d'activité des différentes espèces d'un assemblage coïncident assez bien et qu'en général, même si les cycles de reproduction sont différents, des individus actifs sont présents.

II.7.4. Richesse spécifique et diversité

II.7.4.1. Standardisation des abondances

Avant de commencer l'analyse, il est important de standardiser les abondances observées dans chaque station en fonction du nombre de pièges et de la durée du piégeage. En ce qui concerne le nombre de pièges, deux choix sont possibles. Soit, on tient compte du nombre de pièges placés, soit on estime le nombre de pièges réellement actifs. En effet, il est très probable que, dans la plupart des stations, l'absence de capture dans un piège durant un relevé traduise un problème technique. Pour standardiser les données, les nombres d'individus capturés dans une station lors d'un relevé sont divisés d'abord par la durée totale du piégeage durant une année, ensuite, soit par le nombre de pièges placés, soit par le nombre de pièges actifs (voir le Tableau II.2). On obtient ainsi le nombre de Carabides capturés par jour et par piège. Ce chiffre est ensuite multiplié arbitrairement par 300, représentant la durée moyenne d'un cycle annuel de piégeage, et par le nombre

moyen de pièges placés ou de pièges actifs. Afin d'obtenir des chiffres entiers, toutes les abondances standardisées inférieures à un individu sont ramenées à l'unité, les autres sont simplement arrondies à l'entier le plus proche.

Standardisation par	pièges placés	pièges actifs
Σ abondances / piège / jour	15.737	19.843
Nombre de pièges par cycle	9.241	6.322
Σ des abondances pondérées	41 152	35 459
Σ des abondances arrondies	42 971	38 809

Tableau II.2. Comparaison des résultats des standardisations selon le nombre de pièges placés ou selon le nombre de pièges actifs. On transforme d'abord toutes les données d'abondance en abondance par piège par jour. Le chiffre obtenu est multiplié par le nombre moyen de pièges par station et par une durée moyenne de piégeage arbitraire fixée à 300 jours. Les données sont ensuite arrondies pour obtenir des nombres entiers.

Globalement, les valeurs standardisées par le nombre de pièges placés ou de pièges actifs sont très proches. La corrélation entre ces valeurs pour chaque espèce au cours d'un cycle annuel de capture dans chaque station est très largement significative (Figure II.30). Cependant, des différences existent pour les faibles abondances ou pour quelques cas particuliers, lorsqu'un ou deux pièges sont restés actifs, notamment durant l'hiver 1986-1987. Les abondances des Carabides capturés durant cette période sont artificiellement multipliées. On pourrait éviter de standardiser les données hivernales, mais ces pondérations nous entraîneraient dans une série de choix arbitraires et de manipulations qui risquent d'altérer trop les données. On a donc choisi de ne pas tenir compte du nombre de pièges actifs et de garder pour la suite de l'analyse les données standardisées par nombre de pièges placés.

II.7.4.2. Relations entre abondance et diversité

Le graphique de la Figure II.31 présente la relation entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces observées dans les 145 cycles annuels. Il existe une relation certaine entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces ($r_{\text{PEARSON}} > 0.70$ pour les comparaisons par piège, par cycle annuel de capture ou par station). L'encart de la Figure II.31 révèle toutefois que cette relation n'est pas linéaire et qu'elle est surtout entraînée par les habitats très riches en espèces et en individus comme les prairies alluviales et certaines landes sablonneuses et minérales. Bien que les cuvettes de paises, les bas-marais, les tourbières hautes, les landes tourbeuses et les pelouses calcicoles sont caractérisées par

des nombres d'individus similaires, elles se différencient par le nombre d'espèces. Pour une abondance donnée, les assemblages des pelouses calcicoles se singularisent par une plus grande diversité spécifique. A l'inverse, les assemblages des pelouses calaminaires semblent être moins riches en espèces qu'en individus.

Les stations les plus riches en individus sont les prairies alluviales, la pelouse calaminaire de Seilles (station 9), les landes minérales de Hurtebise près de Saint-Hubert (station 43) et de Robendell dans le camp militaire d'Elsenborn (station 79), des landes sablonneuses (stations 14, 19, 81, 82, 83) et des bords d'étangs (stations 46a et 69c). On remarquera la différence entre les landes sablonneuses de Campine (stations 14 et 19) et les landes sablonneuses de Lorraine belge (station 81 à 83). Les premières se caractérisent par plus d'individus, les secondes sont d'une plus grande richesse spécifique.

La richesse des prairies alluviales s'explique par la très grande productivité qui caractérise ce type d'habitat. Les inondations hivernales apportent chaque année des alluvions qui permettent le développement d'une végétation luxuriante et d'une micro-faune abondante. Par contre, les landes minérales et les landes sablonneuses sont des habitats où la productivité est beaucoup plus faible que dans les prairies alluviales. Leur diversité botanique est très faible, d'abord parce que de larges surfaces sont dégagées de toute végétation et qu'ensuite les plages de végétation sont dominées par *Calluna vulgaris*. C'est un des biotopes où la faune des invertébrés doit être étudiée pour établir la valeur biologique d'un site ou lors d'études d'incidence dans le cadre notamment de l'établissement de plans de gestion (voir par exemple BUTTERFIELD & COULSON, 1983; WEBB & HOPKINS, 1984; USHER & GARDNER, 1988; GARDNER & USHER, 1989; WEBB, 1985).

II.7.4.3. Relations entre les indices de diversité

Dans l'introduction concernant la structure des assemblages d'espèces, plusieurs indices de diversité ont été présentés. Avant d'analyser les résultats de leur application à l'ensemble des données, il est intéressant d'examiner leurs inter-relations.

	Nbr ind.	S	a	D	H'	$1/D$	$Exp(H')$
Nbr ind.	1.000	0.752	-0.178	-0.189	0.358	0.225	0.358
Nbr. espèces		1.000	-0.459	-0.510	0.765	0.595	0.787
a			1.000	0.967	-0.871	-0.849	-0.758
D				1.000	-0.910	-0.812	-0.762
H'					1.000	0.895	0.939
$1/D$						1.000	0.937

Tableau II.3. Relations exprimées par le coefficient de corrélation r_{PEARSON} entre différents indices de diversité calculés sur les abondances des espèces par cycle annuel de capture ($n = 145$ cycles). S correspond au nombre d'espèces, a à l'indice de BERGER-PARKER, D à l'indice de SIMPSON et H' à l'indice de SHANNON-WIENER.

Quelle que soit l'échelle à laquelle ils sont calculés (piège, cycle annuel, station), les coefficients de corrélation mesurant leur relation restent similaires. Le Tableau II.3 synthétise les coefficients calculés sur les cycles annuels de capture. Bien qu'elles soient significatives, les relations entre le nombre d'individus et les indices de diversité sont faibles. Par contre, le nombre d'espèces est bien corrélé aux indices H' et $Exp(H')$, relevant de la théorie de l'information. Il existe aussi une très bonne corrélation entre l'indice de BERGER-PARKER et les quatre autres indices de diversité. La simple abondance relative de l'espèce la mieux représentée explique plus de la moitié de la variance des autres indices. La Figure II.32 montre que cette relation est toutefois loin d'être linéaire avec les indices mesurant l'équi-répartition $1/D$ et $Exp(H')$. Elle l'est presque avec l'indice D de SIMPSON. Les deux indices $1/D$ et $Exp(H')$ sont largement corrélés, mais le second est en général plus grand que le premier.

La Figure II.33 représente la relation entre le nombre d'espèces et le nombre d'espèces équiabondantes défini par l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER. Il est clair qu'il existe une relation nette entre les deux indices; toutefois dès que le nombre d'espèces devient plus élevé, une plus grande variation des valeurs de l'exponentielle est observée. Cette variation traduit des situations de dominance très différentes, comme celles qui sont représentées dans l'encart de la Figure II.33. Les assemblages de deux stations caractérisées par un nombre similaire d'espèces mais des valeurs de diversité fort différentes montrent des distributions d'abondance peu comparables. Dans la station 19, une espèce domine l'échantillon; dans la station 46a, plusieurs espèces se partagent la dominance.

L'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER, bien que largement corrélée au nombre d'espèces, est un descripteur des assemblages qui peut apporter une information qui la complète. Dans le cas présent, près de 40 % de la variance de cet indice n'est pas expliquée par le nombre d'espèces.

II.7.4.4. Comparaison régionale et entre habitats

Pour les régions, la comparaison des moyennes des différents indices donne des résultats très cohérents. C'est la Lorraine belge qui est la région caractérisée par la plus grande diversité, quel que soit l'indice utilisé. Elle s'oppose à la Haute-Ardenne et à la

Campine dans tous les cas, sauf pour le nombre d'espèces. Toutefois, ces observations sont très relatives car la richesse régionale dépend essentiellement du nombre d'habitats différents échantillonnés dans une région.

La comparaison des moyennes par habitat se justifie mieux. Trois habitats se partagent les valeurs d'indices les plus basses (S , $1/D$, $Exp(H')$) ou les plus hautes (a de BERGER-PARKER) selon le sens dans lequel est mesurée la diversité. Il s'agit des cuvettes de paises, des landes tourbeuses et des tourbières hautes (Tableau II.4).

Habitats	Nbr ind.	S	a	$1/D$	$Exp(H')$
Prairies alluviales	1	1	2	2	3
Bords d'étangs	4	3	1	1	1
Landes sablonneuses	2	2	6	3	2
Pelouses calcicoles	7	5	4	4	4
Pelouses calaminaires	3	6	5	5	6
Landes minérales	5	4	8	7	5
Bas-marais	10	9	3	6	7
Tourbières hautes	6	7	7	8	8
Landes tourbeuses	8	8	9	9	9
Cuvettes de paises	9	10	10	10	10

Tableau II.4. Rangs des moyennes des différents indices calculés par cycle annuel de capture pour les différents habitats. Une valeur de 1 signifie, soit la valeur la plus élevée pour les nombres d'individus et d'espèces et pour les indices $1/D$ et $Exp(H')$, soit la valeur la plus basse pour l'indice a de BERGER-PARKER. Seules quatre permutations sont observées si les moyennes sont calculées par station.

Trois autres types d'habitats se détachent à l'autre extrême : les prairies alluviales, les bords d'étangs et les landes sablonneuses. Il faut toutefois tenir compte de l'hétérogénéité des stations désignées comme bords d'étangs qui comprennent autant de milieux secs que d'habitats situés au bord même de l'eau, avec et sans végétation. Les quatre habitats restants (les pelouses calcicoles et calaminaires, les landes minérales et les bas-marais) sont situées entre les extrêmes. Certains indices révèlent des traits particuliers aux habitats. Par exemple, comme on l'a déjà mentionné lors de l'analyse de la relation entre les abondances et la diversité spécifique, les assemblages d'espèces de pelouses calcicoles se caractérisent par un grand nombre d'espèces par rapport au nombre d'individus, au contraire des pelouses calaminaires. Bien que la répartition des espèces y soit équilibrée, les bas-marais sont parmi les habitats les plus pauvres en individus et en espèces. L'indice a de BERGER-PARKER révèle aussi que si les landes sablonneuses sont parmi les habitats les

plus diversifiés, elles sont généralement fort dominées par une espèce. C'est aussi le cas, dans une moindre mesure, des landes minérales.

II.7.5. Structure des données

II.7.5.1 Diversité β

Lors des commentaires à propos des courbes de saturation, on a déjà évoqué la diversité β lors du rapport des richesses moyennes ponctuelles à la richesse stationnelle. Le complément de l'inverse de cette valeur, définie comme étant l'homogénéité stationnelle, est identique à l'indice de WHITTAKER (1960). Une homogénéité moyenne stationnelle de 40 % correspond à une moyenne des diversités β de 1.667 (écart-type = 0.58). L'expression sous la forme de l'homogénéité stationnelle est plus explicite que la donnée de diversité β brute.

L'indice tenant compte des abondances est bien corrélé ($r_{\text{PEARSON}} = 0.66$) à l'indice qualitatif de WHITTAKER (1960). Une demi-douzaine de stations ont des valeurs nettement plus grandes que les autres. Il s'agit de stations caractérisées par un faible nombre d'individus comme les stations 1, 18, 22, 26 et 58, où chaque piège apporte plusieurs espèces.

Pour comparer l'apport de la diversité à l'échelle régionale ou par groupes d'habitats, on a préféré utiliser la méthode d'analyse multivariée de la diversité élaborée par ALATALO & ALATALO (1977). Lorsque les 145 cycles annuels sont répartis dans les 10 classes d'habitat, cette classification explique 61.4 % de la richesse totale en espèces et 64.5 % de la diversité si celle-ci est exprimée par l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER. En plus, 500 répartitions des stations au hasard respectant la distribution originale des stations dans les 10 classes produisent des intervalles de confiance allant respectivement de 44.2 à 48.6 % et de 33.6 à 41.3 %. Les valeurs obtenues en fonction des habitats sont largement au-dessus de la moyenne. On notera la faible différence entre les résultats pour les deux indices. Elle semble indiquer que, par rapport aux absences/présences, les différences d'abondances n'apportent pas une information majeure.

Si les 145 cycles sont répartis en fonction de six régions géographiques (la région limoneuse, la Campine, le Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne, l'Ardenne, la Haute-Ardenne (> 500 m) et la Lorraine belge), les parts d'information expliquées sont de 49.3 % et de 53.2 % pour le nombre d'espèces et l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER. Les intervalles de confiance respectifs s'étendent de 27.9 % à 34.1% et de 18.3 % à 27.5 %.

La classification en régions est à l'origine d'une répartition différentielle des espèces, mais elle est moins intense que celle produite par les habitats.

Il est évident que ces deux critères de classification ont en commun une partie majeure de la structure qu'ils expliquent. Certains habitats étudiés sont en effet limités à une ou deux régions biogéographiques. La comparaison de leur rôle respectif établit que le critère "habitat" explique à lui seul 17.4 % et que la répartition régionale (en six classes) n'explique que 5.8 % de la diversité mesurée avec l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER. Leur interaction commune s'élève à 47.4 %, ce qui est considérable. Ensemble, ces deux critères expriment 70.6 % de la diversité des 145 relevés. Une répartition aléatoire des cycles annuels de captures dans les catégories produit une valeur moyenne de 47.3 % (écart-type = 2.2 %). Si on somme les 145 cycles en 21 catégories résultant du croisement des typologies basées sur les habitats et les régions biogéographiques, on conserve près des trois-quarts de l'information totale. A lui seul, le découpage en 10 types d'habitats en exprime près de 65 %. La répartition des Carabides dans les différents habitats est très structurée.

II.7.5.2 Ordination

La matrice des abondances standardisées des 190 espèces de Carabides dans les 145 cycles annuels de capture est soumise à une analyse factorielle des correspondances. De manière surprenante, le premier axe n'atteint que 6.77 % de la variance totale. C'est très peu pour un ensemble de données qui semblait *a priori* très structuré. En fait, la sensibilité des Carabides à leur habitat est telle que les données sont si diversement structurées qu'aucune structure majeure n'émerge.

Toutefois, l'examen du premier axe indique à la Figure II.34 qu'il oppose les habitats secs (les pelouses calaminaires, les pelouses calcicoles, certaines landes sablonneuses et minérales) aux habitats humides (les bas-marais, les cuvettes de paises, les prairies alluviales, les tourbières hautes, certaines landes tourbeuses et les stations situées au bord des étangs). Il s'agit d'un véritable gradient dont on n'observe l'effet d'arche qu'au cinquième axe. Les espèces qui contribuent au premier axe sont *Calathus fuscipes* (CTR²³ = 6.5 %), *Pterostichus lepidus* (4.4 %) et *Bradycellus ruficollis* (3.9 %) du côté des stations sèches et *Pterostichus rhaeticus* (17.3 %), *P. minor* (3.7 %), *P. diligens* (3.5 %), *Agonum fuliginosum*

²³ CTR désigne les contributions relatives de l'espèce à l'établissement d'un axe, Cos^2 mesure la part de variance de l'espèce expliquée par l'axe.

(3.4 %) et *Patrobus atrorufus* (2.7 %). Cet axe explique la distribution d'un plus grand nombre d'espèces parmi lesquelles on compte entre autres *Pterostichus rhaeticus* ($\text{Cos}^2 = 39.3\%$), *P. diligens* (24.5 %), *P. minor* (22.2 %), *Agonum fuliginosum* (21.2 %), *Pterostichus strenuus* (15.9 %) du côté des stations humides et *Pterostichus lepidus* (27.3 %), *Metabletus foveatus* (24.8 %), *Calathus melanocephalus* (18.5 %), *Amara equestris* (17.8 %), *Calathus fuscipes* (16.6 %), *Microlestes minutulus* (15.0 %) du côté des stations xériques.

Trois groupes d'habitats sont hétérogènes sur cet axe : les landes sablonneuses, les landes minérales et bien sûr, les bords d'étangs. La séparation des landes sablonneuses en deux lots correspond à celle observée lors de l'ordination en espace réduit des relevés de végétation. Elle oppose d'une part, les landes sablonneuses sèches (stations 19 et 20 de Campine, 81, 82 et 83 de Lorraine belge, 3 et 4 de la Mer de Sable) , et d'autre part, les landes sablonneuses humides (stations 11, 13, 14 et 15 de Campine, station 75 de la Mer de Sable). Une séparation tout aussi nette, mais qui ne s'était pas révélée lors de l'analyse des relevés de végétation, oppose les landes minérales où le sol rocailleux est apparent (la lande de Hurtebise (station 43), les tertres d'orpaillage de Libin (station 44), les pentes du Tiers du Mont (station 47) et du Bec du Corbeau (station 48)) aux landes où le sol minéral est recouvert d'une couche mince d'humus, voire d'un mélange tourbeux, et porte une abondante végétation herbacée (les murailles de paises de la Grande Fange (stations 49 et 51), la lande située près du Drélô (station 59) et la lande de Robendell (station 79) dans le camp militaire d'Elsenborn.

Le deuxième axe (5.87 %) isole toutes les pelouses calcicoles étudiées. Ce sont les stations 7 (Ranzinelle près de Sosoye), 25 (les Préales) et 6 (Fonds de Leffe) qui contribuent le plus à son établissement. Ce faisant, elles s'opposent à des landes sablonneuses de Campine (stations 19 et 20 de Mechelse Heide). *Pterostichus madidus* (CTR = 24.7 %), *Harpalus parallelus* (14.5 %), *Pterostichus cupreus* (6.95 %), *Harpalus rubripes* (4.67 %), *Carabus auratus* (4.16 %), *Notiophilus germinyi* (3.44 %) sont les espèces qui contribuent à l'isolement des pelouses calcicoles. Parmi les nombreuses espèces typiques de ces milieux, on compte *Pterostichus madidus* ($\text{Cos}^2 = 48.7\%$), *P. cupreus* (27.0 %), *Abax ovalis* (26.6 %), *Harpalus parallelus* (25.5 %), *H. tenebrosus* (23.4 %), *Notiophilus germinyi* (22.7 %), *Molops piceus* (22.3 %), *Harpalus rubripes* (19.0 %), *Amara eurynota* (17.1 %).

Sur le troisième axe (5.09 %, Figure II.35) les pelouses calaminaires des stations 9 (Seilles) et 74 (Bois de la Rochette) s'opposent à certaines landes sablonneuses (stations 19, 20, 14) et aux pelouses calcicoles (stations 7 et 25). Ensemble, les deux cycles annuels de piégeage de Seilles expliquent près de 30 % de la variance de cet axe. La répartition d'une dizaine d'espèces typiques des pelouses calaminaires ou de cette station est bien expliquée

par cet axe. *Calathus fuscipes* ($\text{Cos}^2 = 44.0 \%$), *Amara lucida* (32.5 %), *Amara equestris* (29.0 %), *Nebria salina* (28.4 %), *Amara aenea* (28.2 %), *Microlestes minutulus* (27.6 %) en sont les principaux représentants.

Le quatrième axe est établi par deux sites très originaux : les bords de l'étang de Luchy (stations 69c et 69d). La première détermine 56.0 % de la variance de l'axe, la seconde 17.9 %. Deux espèces dominent les contributions relatives : *Pterostichus nigrita* (36.4 %) et *Bembidion dentellum* (21.0 %). Sept espèces sont remarquablement expliquées par cet axe : *Pterostichus nigrita* (79.6 %), *Bembidion dentellum* (79.4 %), *B. obliquum* (69.7 %), *B. assimile* (67.6 %), *Agonum micans* (67.1 %), *Pterostichus anthracinus* (61.9 %) et *Agonum piceum* (57.3 %).

La position des stations sur le cinquième axe (Figure II.36) a la forme d'une arche qui représente le complément du gradient observé sur le premier. Toutefois, cette arche est déformée par la position de trois stations qui contribuent plus intensément que les autres à son établissement. Ce sont deux cycles dans une pelouse calaminaire (station 73) et la station 79 (lande minérale du camp militaire d'Elsenborn). Il s'agit de stations qui se caractérisent par une très forte dominance d'espèces présentes dans quelques stations avec de moindres densités d'activité. Il s'agit respectivement d'*Amara similata* et d'*Amara communis* qui y forment 50 % et 70 % des captures.

Les structures indiquées par les axes suivants deviennent de plus en plus difficile à comprendre. L'analyse isole de petits groupes de stations, les uns après les autres, sans exprimer de réelles structures générales. Afin de compléter ces résultats, trois autres ordinations en espace réduit sont effectuées sur base de matrices de similarité établie avec l'indice de JACCARD, de KULCZYNSKI et de STEINHAUS. L'indice de JACCARD est un indice d'absence/présence qui ne tient pas compte des doubles absences. Il a été calculé entre chaque cycle, après avoir éliminé pour chaque comparaison les espèces représentées par un seul individu. Les deux autres indices sont quantitatifs. La Figure II.37 montre les relations qui unissent les trois indices. Les deux derniers montrent une très bonne corrélation entre eux ($r_{\text{PEARSON}} = 0.938$). La relation qui les unit l'un à l'autre est toutefois particulière : l'indice de KULCZYNSKI est toujours plus grand que celui de STEINHAUS. Plus les stations sont homogènes, plus les indices tendent vers des valeurs similaires.

Les trois matrices sont soumises à l'analyse en coordonnées principales. Elles produisent toutes trois un axe principal très semblable à celui de l'analyse factorielle des correspondances. Le deuxième axe de ces trois ordinations confirme l'existence d'un gradient par le positionnement des stations sous la forme d'une arche. La Figure II.38 présente la position des types d'habitat inventoriés sur les deux premiers axes de l'analyse

en coordonnées principales réalisée sur la matrice de similarité basée sur l'indice de JACCARD. L'effet d'arche est très clairement représenté. Cette disposition permet de remarquer qu'un certain nombre de stations se situent entre les branches de la parabole. Pour les bords d'étangs, les stations sèches sont caractérisées à la fois par des espèces de landes et des espèces très rivulaires lorsque l'étang est à son niveau maximum. Les assemblages d'espèces des prairies alluviales sont aussi composés de deux tendances, l'une traduite par la présence d'espèces hygrophiles, l'autre par des espèces plus mésophiles comme celles de landes.

Le troisième axe des analyses avec l'indice de JACCARD et de STEINHAUS indique une opposition nette entre les prairies alluviales et les landes tourbeuses. Le troisième axe de l'analyse basée sur l'indice de KULCZYNSKI et le quatrième axe des analyses réalisées sur les deux autres indices sont identiques. Ils opposent les pelouses calcicoles aux pelouses calaminaires et aux landes minérales les plus sèches. Enfin, le quatrième axe de l'analyse effectuée avec l'indice de KULCZYNSKI semble indiquer une opposition entre les tourbières hautes et les bas-marais.

Des ordinations complémentaires sont effectuées pour les cycles répartis en deux groupes selon leur niveau d'humidité et pour chaque type d'habitat. Comme les différences entre habitats secs sont prépondérantes, la première analyse a notamment pour but de révéler les positions relatives des différents types d'habitat au sein des milieux humides. Le premier axe isole immédiatement les sites 69c et 69d, situés aux bords de l'étang de Luchy, qui expliquent 15.1 % de la variance totale. Le deuxième axe oppose les prairies alluviales (stations 34, 39 et 55) et *Trechus secalis*, *Patrobis atrorufus*, *Bembidion unicolor* aux tourbières hautes (stations 64, 27 et 57), mais aussi à une autre prairie alluviale (station 78 du camp militaire d'Elsenborn). Les espèces associées à cet axe sont entre autres *Agonum ericeti*, *A. gracile*, *Pterostichus rhaeticus* et *P. diligens*. Les deux axes suivants sont établis par la station 46b (bord de l'étang des Éplattis) qui signale ainsi son originalité. Il faut attendre le cinquième axe pour observer une opposition des cuvettes de paises et des bas-marais. Pour les habitats secs, les structures principales sont celles révélées par la première analyse globale, c'est-à-dire : l'opposition des pelouses calcicoles aux landes sablonneuses humides, aux landes sablonneuses sèches et dans une moindre mesure aux pelouses calaminaires.

Enfin, une analyse factorielle des correspondances est réalisée pour chaque type d'habitat afin d'en révéler les hétérogénéités. Pour les prairies alluviales, la station 40 (marais de Heinsch) explique à elle seule 40.8 % de la variance totale. la dominance

d'*Agonum viduum*, d'*Oodes helopioides*, de *Pterostichus nigrita* et d'*Elaphrus cupreus*, rares ou absentes dans les autres stations est à l'origine de sa position particulière.

Les cuvettes de paises se répartissent en deux groupes, l'un rassemblant presque toutes celles de la Fange de Massotais, l'autre celles de la Grande Fange et de la Fagne de Spa-Malchamps. Le premier groupe est caractérisé par *Pterostichus minor*, *P. nigrita* et *Loricera pilicornis* alors qu'*Agonum ericeti*, *Carabus problematicus*, *Pterostichus diligens*, *Dyschirius globosus*, *Amara communis* sont typiques du second. Cette opposition traduit un gradient d'atterrissement; les cuvettes avec de grandes plages d'eau libre se distinguent des cuvettes couvertes par un tapis de sphaignes et des touradons de polytric.

Pour les bords d'étangs, on observe d'abord une opposition nette entre les stations exondées de Luchy (stations 69c et 69d) et la lande à molinie (station 46a) de l'étang des Éplattis. Elle est déterminée par *Pterostichus nigrita*, *Bembidion dentellum*, *Pterostichus minor*, *Agonum assimile* d'un côté et par *Pterostichus diligens*, *P. cupreus* et *P. versicolor* de l'autre. Le deuxième axe isole les deux stations sèches de Luchy (69a et 69b) avec une série d'espèces forestières : *Abax ater*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. madidus*, *Carabus problematicus* et *Trechus secalis*. Les surfaces de ces stations sont si relictuelles qu'elles sont dominées par les espèces forestières qui occupent les pessières qui entourent l'étang.

La structure majeure des landes minérales est une opposition entre la lande de Hurtebise (station 43) et celle de Robendell, dans le camp militaire d'Elsenborn (station 79). Ces deux stations sont les plus représentatives des deux groupes observés dans l'analyse globale. Le premier est composé des landes minérales herbeuses (stations 49, 51 et 79) et l'autre des landes minérales à *Calluna*, plus sèche et dont le substrat est immédiatement rocailleux (stations 43, 44, 47 et 48). Cette structure explique 25 % de la variance totale. Elle oppose respectivement *Amara communis*, *Pterostichus diligens*, *P. aethiops* à *Bembidion lampros*, *Pterostichus versicolor*, *Nebria salina* et *Bembidion properans*. Le second axe, de même importance, isole les stations du Bec du Corbeau et du Tier du Mont (stations 47 et 48) aux autres stations, principalement par la fréquence de *Carabus problematicus* et d'*Amara lunicollis*.

Le premier axe de l'ordination des landes sablonneuses exprime une structure déjà remarquée tant pour la végétation que pour les Carabides lors de l'analyse globale, à savoir l'opposition entre les landes sèches (à *Calluna*) et les landes inondables (à *Erica tetralix*). *Bradycellus ruficollis*, *Harpalus rufitarsis*, *Calathus erratus*, *Pterostichus lepidus*, *Bembidion nigricorne* caractérisent les premières, alors que les secondes sont dominées par *Dyschirius globosus*, *Trichocellus cognatus*, *Pterostichus diligens*, *Agonum obscurum* et *Pterostichus versicolor*. Le second axe isole nettement les stations (3, 4, 75) de la Mer de

Sable, qui se singularisent par la présence de *Leistus ferrugineus*, *Amara lunicollis* et *Carabus problematicus*.

Les pelouses calcicoles sont arrangées le long d'un gradient partant des plus xériques (stations 6, 7 et 25) aux stations mésophiles de la Montagne St-Pierre et de Torgny (stations 16, 17 et 35). Ce gradient oppose respectivement *Harpalus tenebrosus*, *Pterostichus madidus*, *Notiophilus germinyi*, *Harpalus tenebrosus* à *Carabus auratus*, *Harpalus rubripes*, *Pterostichus melanarius*, *Cicindela campestris* et *Harpalus tardus*.

Parmi les landes tourbeuses, la station 42 (tourbière du Rouge-Ponceau) est la première à s'isoler grâce à la dominance de *Pterostichus oblongopunctatus* et d'autres espèces forestières comme *Carabus coriaceus*, *C. problematicus* ou *Abax ater*. L'axe suivant oppose encore *P. oblongopunctatus*, *P. rhaeticus* et *P. minor* à *Dyschirius globosus*, *Bradycellus ruficollis* et *Trechus secalis*. Cet axe traduit une hétérogénéité intra-habitat liée au niveau hydrique puisqu'il oppose respectivement les stations 42, 77, 72 et 10 dont le substrat est tourbeux mais gorgé d'eau aux stations 58, 21, 12 et 56 dont le sol est au moins sec une partie de l'année.

L'axe majeur de l'analyse réalisée avec toutes les prairies alluviales explique 37 % de la variance totale. Il est déterminé par un isolement de la station de la vallée de la Holzwarche (station 55), particulièrement riche en individus de *Trechus secalis* et de *Clivina fossor*.

II.7.5.3 Groupement

On a choisi de mettre en oeuvre la méthode de classification par réallocation *k*-means pour établir des groupes entre les relevés. Avec les groupements agglomératifs, la structure très diversifiée révélée par les méthodes d'ordination pourrait conduire à des relations de hiérarchie éloignées de la réalité. Toutefois, les groupes isolés par les deux approches sont très concordants. La méthode *k*-means est appliquée aux coordonnées des cycles annuels de piégeage sur les 20 premiers axes d'une analyse en coordonnées principales réalisée sur la matrice de similarité établie à partir de l'indice de KULCZYNSKI. Cet indice a été choisi parce qu'il tient compte des différences d'abondance mais est moins sensible que l'indice de STEINHAUS au nombre total d'individus des deux échantillons comparés.

La Figure II.39 présente les résultats des partitions jusqu'à 9 groupes. La première étape oppose toutes les pelouses calcicoles, les pelouses calaminaires, les landes minérales et sablonneuses (groupe A) aux tourbières hautes, aux cuvettes de paises, aux prairies

alluviales et aux bas-marais (groupe I). A l'étape suivante, le groupe des habitats secs se sépare d'une série de stations moins xériques que les pelouses calcicoles, les pelouses calaminaires, les landes sablonneuses sèches et les landes minérales rocailleuses. Le nouveau groupe formé, symbolisé par la lettre F à $k = 3$ groupes, se séparera par la suite en deux éléments, l'un principalement composé de landes sablonneuses humides et de landes tourbeuses, l'autre (appelé G à $k = 5$), est plus hétérogène. Il rassemble notamment les stations de l'Étang des Éplattis (46), les stations sèches de Luchy (69), les murailles de paises de la Grande Fange (stations 49 et 51), la lande herbeuse du camp militaire d'Elsenborn (station 79) et la prairie alluviale de la vallée de la Holzwarche (station 55). Pour $k = 4$ groupes, l'originalité des pelouses calcicoles est confirmée par leur isolement. Ensuite, c'est la formation du groupe G qui a déjà été évoqué. La cinquième subdivision ($k = 6$) oppose les pelouses calaminaires et certaines landes minérales aux landes sablonneuses sèches. Pour $k = 7$, c'est enfin le groupe des stations humides qui se sépare en deux éléments. Le premier rassemble les bords d'étangs, les bas-marais et les prairies alluviales; le second est composé des cuvettes de paises, des tourbières hautes, de certaines landes tourbeuses. Une des cuvettes de paises (station 29) ne fait pas partie de ce dernier groupe. Les étapes suivantes isolent respectivement les pelouses calaminaires ($k = 8$) et les pelouses calcicoles de la Montagne St-Pierre ($k = 9$).

II.7.5.4. Discussion

Ce travail est l'une des rares analyses à large échelle des choix d'habitat des Carabides. Des travaux comparables sont ceux de DEN BOER (1977) et de EYRE & LUFF (1990). DEN BOER (1977) s'est toutefois limité à l'établissement de larges catégories d'habitat sur base de son expérience pour déterminer les choix d'habitats. EYRE & LUFF (1990) ont analysé 638 cycles de piégeage dans des habitats ouverts en Europe disponibles dans la littérature, mais avec plus de 50 % des sites en Grande-Bretagne. La surimposition de facteurs biogéographiques aux facteurs écologiques complique cependant l'interprétation des résultats. On notera aussi les travaux de BUTTERFIELD & COULSON (1983) et de GARDNER (1991) qui ont étudié la distribution des Carabides dans les landes.

L'ensemble des données obtenues dans le cadre de ce travail est très riche en informations sur l'écologie des espèces de Carabides et les facteurs écologiques qui structurent les assemblages d'espèces. Bien que la matrice de données soit composée de 91.2 % de zéros, l'arrangement des présences exprime des choix d'habitats très particuliers. Plus de la moitié de cette information est conservée si les 145 cycles sont répartis en seulement 10 groupes basés sur la classification physiologique des habitats établie *a priori*.

Le groupement produit une classification qui synthétise de nombreuses observations indiquées par les ordinations à différents niveaux d'intégration de la structure d'échantillonnage. Les groupes de stations obtenus sont assez semblables à ceux définis *a priori*. La Figure II.40 présente l'évolution de l'information apportée par la nouvelle classification des cycles annuels de piégeage, en se basant sur la partition de l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER (méthode de ALATALO & ALATALO (1977), déjà évoquée dans la section II.7.5.1 concernant la diversité β). La courbe évolue rapidement jusqu'à un plateau atteint vers 65 %. La neuvième partition provoque même une légère diminution de l'information expliquée traduisant un plus grand chevauchement des espèces que celui obtenu pour 8 groupes. Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles obtenues avec la classification physionomique, définie *a priori* lors de l'établissement de la structure de l'échantillonnage.

Le facteur écologique majeur est le degré d'humidité du substrat; c'est ce facteur qui explique la répartition des espèces entre les différents habitats, mais aussi au sein des classes d'habitats établies *a priori*, comme c'est le cas des landes sablonneuses et des landes tourbeuses. Même pour des tapis flottants comme ceux qui occupent les cuvettes de paises, la présence de plages d'eau libre provoque un changement du spectre de dominance des espèces, au profit de *Pterostichus minor* et de *P. rhaeticus*. Ce sont encore des différences parmi les caractéristiques hydriques du substrat qui expliquent l'opposition entre les landes sur sol minéral rocailleux et non rocailleux. Ce facteur écologique est aussi celui que DESENDER *et al.* (1984), LUFF *et al.* (1989), EYRE & LUFF (1990) reconnaissent comme première structure de leur jeu de données composé d'échantillonnages d'habitats ouverts.

Ce facteur écologique est le seul véritable gradient de l'ensemble de données. Les autres structures tendent à isoler des groupes de stations ou à opposer seulement deux groupes de stations.

L'assemblage des espèces des pelouses calcicoles a très peu de points communs avec les autres assemblages d'habitats secs. Soit il s'isole, soit il s'oppose à ceux des pelouses calaminaires et des landes sablonneuses. Toutefois, l'ordination et le groupement des pelouses calcicoles indiquent que ce groupe n'est pas homogène. Les pelouses de Ranzinelle, des Fonds de Leffe, des Préales s'opposent à celles de Torgny et de la Montagne St-Pierre. Si elle ne correspond pas exactement à la subdivision phytosociologique des *Xerobrometum* et *Mesobrometum*, il exprime la même information que celle obtenue sur base de la végétation (voir la Figure II.13).

La singularité de l'assemblage des espèces des pelouses calaminaires est étonnante. L'analyse confirme les observations préliminaires de DUFRÈNE (1990) : les pelouses calaminaires sont des habitats riches, tant en individus qu'en espèces, et ce malgré des conditions écologiques qui semblent largement défavorables. De plus, plusieurs espèces, comme *Amara lucida* et *A. equestris* ne sont observées ou ne sont fréquentes que dans cet habitat. Une première analyse des concentrations en zinc de quatre espèces a révélé que les concentrations des deux espèces brachyptères étaient nettement plus élevées que celles des espèces macroptères, plaidant pour la mise en oeuvre de mécanismes physiologiques de résistance. Il semble donc que les conditions extrêmes caractérisant cet habitat puissent être supportées. Cette analyse devrait être bientôt confirmée par des mesures individuelles des concentrations en zinc chez *Pterostichus lepidus* et *Calathus fuscipes* où des individus macroptères et brachyptères sont disponibles. Si aucune différence n'est observée entre les deux morphes et que les concentrations en métaux lourds sont nettement plus élevées que celles d'échantillons de référence, l'analyse confirmerait l'hypothèse de la possibilité de la persistance de ces populations durant les épisodes de pollution intense. Dans le cas contraire, elle montrerait que les populations ont pu persister grâce à un afflux d'immigrants, à potentiel de dispersion élevé.

Les différents types de landes sont caractérisés par des assemblages particuliers d'espèces. L'un des plus originaux est celui des landes sablonneuses sèches. Mises à part quelques particularités régionales, les landes sablonneuses des trois régions biogéographiques (Campine, Hainaut, Lorraine belge) sont très semblables. On notera que le fauchage de la station 19 qui a eu lieu au mois de février 1987 a apporté 8 espèces nouvelles et modifié le spectre des espèces présentes. Mises à part les espèces accidentelles comme *Harpalus anxius*, *H. distinguendus*, *H. fuliginosus*, *Masoreus wetterhali*, *Amara tibialis* dont un individu a chaque fois été observé, on notera les fréquences particulièrement élevées d'*Harpalus smaragdinus*, *H. rufitarsis* et de *Pterostichus lepidus* qui sont respectivement passées de 0 à 40 individus, de 1 à 371 individus et de 36 à 189 individus. De telles différences ne s'expliquent pas uniquement par une meilleure efficacité des pièges en milieu dégagé ou une augmentation de l'activité des espèces. La régénération des landes, telle qu'elle se pratique en Campine, contribue immédiatement à une augmentation de la diversité spécifique et à la dominance d'espèces relativement rares en Belgique. Cette observation ponctuelle est opposée à celle de GARDNER & USHER (1989), dans les landes à bruyères d'altitude en Grande-Bretagne. Elle devrait donc être complétée par un suivi plus approfondi des mesures de gestion des landes à bruyères de nos régions. Des points communs sont observés entre les classifications obtenues dans le cadre de ce

travail et celles de GARDNER (1991) et de EYRE & LUFF (1990). Le groupe des tourbières hautes et des cuvettes de paises, caractérisé par *Pterostichus rhaeticus*²⁴ et *Agonum ericeti* est commun aux trois analyses. Pour les autres groupes les comparaisons sont plus difficiles. Il est toutefois clair que certaines espèces, limitées en Belgique aux landes sablonneuses, sont observées dans d'autres types de landes en Grande Bretagne.

II.7.6. Conclusions

L'inventaire systématique des Carabides par la méthode du piège à fosse a été réalisé dans 80 stations, dont 65 ont fait l'objet d'un échantillonnage durant deux années, soit un total de 145 cycles annuels de capture. Ces données représentent 43 096 individus et 190 espèces, dont certaines sont très rares. Trois espèces supposées disparues de Wallonie depuis 1950 ont été à nouveau observées. De nouvelles données de répartition sont obtenues pour de nombreuses espèces, notamment celles dont les habitats étaient rarement prospectés par les entomologistes.

L'analyse de l'exhaustivité de l'échantillonnage indique que les stations sont relativement hétérogènes. La diversité spécifique moyenne par piège n'atteint que 40 % de la diversité stationnelle. Les habitats xériques, comme les pelouses calcaires sont parmi les plus hétérogènes. Toutefois, l'analyse des pentes des courbes de saturation montre que souvent un piège supplémentaire n'aurait pas apporté une espèce de plus à l'échantillon.

Il existe une relation entre les nombres d'individus et d'espèces d'une station. Les prairies alluviales sont les biotopes les plus riches, mais elles sont dépassées par certaines stations originales comme la pelouse calcicole de Seilles, la lande minérale de Hurtebise et certaines landes sablonneuses. La faible diversité botanique de ces dernières stations contraste avec la diversité des Carabides. On devrait tenir compte de ce groupe d'invertébrés lors des procédures d'évaluation de la qualité biologique des landes et des pelouses sèches.

La diversité β , les ordinations et le groupement indiquent que les données sont très structurées. Plus de la moitié de l'information est conservée si les 145 cycles annuels de piégeage sont rassemblés en 10 classes correspondant à une classification physiologique de la végétation établie *a priori* pour structurer l'échantillonnage. Une nouvelle classification des stations échantillonnées est proposée. Par exemple, elle oppose les landes

²⁴ Les deux publications citent *Pterostichus nigrita* mais il est très probable qu'il s'agisse de l'espèce jumelle *P. rhaeticus*.

sablonneuses sèches à *Calluna* et les landes minérales dont le sol est en partie dégagé (groupe E), aux landes sablonneuses plus humides, dominée par *Erica tetralix* (groupe F), et aux landes minérales dont la végétation est dominée par des graminées (groupe G). Les cuvettes de paises et les tourbières hautes, pourtant botaniquement bien distinctes, sont rassemblées dans le même ensemble (groupe I). Ce groupe des milieux tourbeux actifs s'oppose aux bas-marais et aux prairies alluviales (groupe H).

Ces différents habitats ne s'ordonnent les uns par rapport aux autres qu'en fonction d'un gradient d'humidité. Ce facteur écologique est le seul véritable gradient de l'ensemble de données. Les autres structures principales représentées sur les axes des ordinations tendent à isoler des groupes de stations ou à opposer seulement de petits groupes de stations. Le résultat du groupement est donc la meilleure synthèse des données. Pour une partition en huit groupes, il explique près des 3/5 de la distribution des espèces.

Chapitre 8. Facteurs locaux de distribution

II.8.1. Les facteurs biotiques

II.8.1.1. Introduction

Par facteurs biotiques de distribution, on désigne les relations directes que les Carabides entretiennent avec d'autres organismes vivants. Lors de l'introduction générale, on a présenté les différents facteurs biotiques qui pourraient être responsables de la régulation de l'abondance des Carabides. Les trois types de facteurs biotiques principaux sont : la prédation, le parasitisme et les relations de compétition interspécifique. Les données récoltées au cours de ce travail permettent d'évaluer l'importance des deux derniers.

II.8.1.2. Les parasites

THIELE (1977) a présenté une synthèse des connaissances acquises dans ce domaine. Parmi les très nombreux organismes qui parasitent de manière externe les Carabides, les laboulbénielles (Champignons) et les acariens sont les plus fréquents.

Lors des déterminations, les individus porteurs de nombreuses laboulbénielles ont été notés et mis de côté. Mr. A. DE KESEL s'est chargé de leur identification. Parmi les 21270 individus piégés en 1987 et 1990, seulement 226 appartenant à 21 espèces étaient porteurs de laboulbénielles en grand nombre. Quatre stations sont caractérisées par des fréquences plus élevées : les prairies alluviales de Sampont (station 39 : 111 individus), des Moutes (station 38 : 47 individus), des Abattis (station 34 : 22 individus) et la lande sablonneuse de la Mer de sable (station 3 : 11 individus). Les 39 individus restants se répartissent dans 17 stations, en majorité des landes sablonneuses (6 stations) et des pelouses calcicoles (5 stations). Le tableau II.5 présente l'état actuel des déterminations : 9 espèces de laboulbénielles sont isolées, chacune sur un hôte propre. Plusieurs de ces données sont d'un grand intérêt biogéographique (DE KESEL, communication personnelle; DE KESEL & RAMMELOO, 1991). Les proportions d'individus infectés sont parfois élevées, mais généralement limitées à une station.

Carabides hôtes	N _{ind}	N _{tot}	%	Stations	Parasites
<i>Agonum fuliginosum</i>	32	258	11.03%	38, 39	?
<i>Agonum muelleri</i>	1	47	2.13 %	48	?
<i>Badister bipustulatus</i>	1	18	5.56 %	18	<i>Laboulbenia polyphaga</i>
<i>Bradycellus harpalinus</i>	3	51	5.88 %	3, 75	<i>Laboulbenia harpalinus</i>
<i>Bradycellus ruficollis</i>	9			3	<i>Laboulbenia bradycelli</i>
	8			81, 82, 83	<i>Laboulbenia bradycelli</i>

	1 18			48	?
		469	3.84%		
<i>Bembidion unicolor</i>	20 2 6 28			34 39, 51 55	<i>Laboulbenia pedicellata</i> ? ?
		289	9.69 %		
<i>Clivina fossor</i>	1	118	0.85%	39	?
<i>Dyschirius globosus</i>	1	1264	0.08 %	69c	?
<i>Dromius linearis</i>	1	9	-	14	?
<i>Harpalus azureus</i>	1	1	-		?
<i>Harpalus atratus</i>	2	11	18.18 %		<i>Laboulbenia flagellata</i>
<i>Harpalus puncticollis</i>	2	13	15.38 %	24	?
<i>Metabletus fovaetus</i>	1 1 2			2 9	? <i>Laboulbenia metableti</i>
		133	1.50 %		
<i>Notiophilus germyi</i>	4	30	13.33 %	7	?
<i>Patrobus atrorufus</i>	16 27 43			38 39	? <i>Laboulbenia fasciculata</i>
		594	7.24 %		
<i>Pterostichus diligens</i>	1 12 12 25			27 8 39	<i>Laboulbenia argutoris</i> ? ?
		1611	1.55 %		
<i>Pterostichus minor</i>	3 2 5			38 39	? ?
		659	0.76 %		
<i>Pterostichus strenuus</i>	4 45 49			38 39	? ?
		114 252	39.0 %! 19.44 %		
<i>Pristonychus terricola</i>	2	7	-	16, 17	?
<i>Trichocellus placidus</i>	2 2 4			34 39	? ?
		19	21.05 %		
<i>Trechus rubens</i>	1	2	-	39	<i>Laboulbenia vulgaris</i>

Tableau II.5. Liste des espèces de Carabides porteurs de laboulbéniales. N_{ind} désigne le nombre d'individus infestés, N_{tot} le nombre d'individus total de cette espèce et % le rapport de ces deux nombres.

Même si ces résultats sont encore partiels, il est très probable que l'action des laboulbéniales sur la distribution des Carabides en général soit négligeable; la proportion de Carabides infestés est trop faible par rapport au nombre total d'individus recensés. Dans les stations où elles sont les plus abondantes, les laboulbéniales parasitent jusqu'à 39 % des individus, comme c'est le cas pour *Pterostichus strenuus*. Ces proportions extrêmes sont proches de celles publiées par ANDERSEN & SKORPING (1991). Ces auteurs associent ces valeurs élevées aux caractéristiques du biotope, comme la présence d'un sol argileux et d'une végétation abondante. Les prairies alluviales (34, 38, 39) correspondent à cette description. Notre étude révèle aussi que les laboulbéniales ne se limitent pas aux habitats

humides et ombragés, mais sont aussi fréquentes sur les Carabides d'autres habitats comme les landes sablonneuses et les pelouses calcicoles.

Les conséquences du parasitisme par les laboulbéniales pour les Carabides se limiteraient toutefois à une plus grande difficulté dans les déplacements (ANDERSEN & SKORPING, 1990), mais seulement lorsqu'elles couvrent une bonne partie de la surface du corps. Dans de rares cas extrêmes, les élytres ne s'écartent qu'après un certain effort et les ailes sont donc inutilisables. D'après ces auteurs, la limitation des déplacements pourrait éventuellement favoriser la prédation.

La présence d'acariens sous les élytres a aussi été notée; mais ils n'ont pas encore été déterminés. Dans le cas présent, il ne s'agit pas de parasitisme au sens propre, mais plutôt d'acariens pratiquant la phorésie. Le nombre d'individus infectés s'élève à 164, ce qui est très probablement en-dessous de la réalité puisque seules les élytres des espèces dimorphiques et de celles dont la détermination est confirmée par la taille des ailes ont été démontées. Les espèces où les acariens sont le plus fréquemment observés sont *Pterostichus diligens* (57 ind.), *Agonum fuliginosum* (33), *Metabletus foveatus* (19), *Pterostichus minor* (11), *Pterostichus strenuus* (7), *Pterostichus versicolor* (6), *Agonum versutum* (10), *Dyschirius globosus* (4), *Agonum moestum* (3) et *Bembidion unicolor* (3). Il est surprenant de les observer chez d'aussi petits Carabides que les *Dyschirius* ou les *Metabletus* qui dépassent à peine 3 mm. Généralement, les acariens sont accrochés à la base de l'aile et celle-ci est souvent très abîmée. On confirme ainsi l'observation de DESENDER & VANECHOUTTE (1984). L'élytre est même parfois déformée. Plusieurs observations ont été réalisées sur des individus néonates, très fraîchement éclos. Si la majorité de ces acariens sont très probablement des phorétiques, plusieurs observations révèlent la présence étonnante de pontes et de larves, à même la partie dorsale de l'abdomen. Une fraction non négligeable des Carabides porteurs d'acariens pourraient en fait être réellement parasités et en subir les conséquences.

Comme pour les laboulbéniales, ce sont encore les prairies alluviales (stations 34, 38, 39) qui se partagent plus d'un tiers des Carabides porteurs d'acariens. On notera aussi leur présence aux bords des étangs de Luchy (7 ind.) et des Éplattis (64 ind.). Les autres stations sont principalement des landes sablonneuses.

On remarquera que les deux groupes de parasites sont relativement plus fréquents dans les stations les plus riches en individus. Ils doivent toutefois être considérés comme des acteurs modestes des mécanismes de régulation dépendant de la densité. Comme pour les laboulbéniales, le rôle des acariens devrait notamment être établi expérimentalement pour éprouver cette hypothèse. Il est très probable que leur présence limite ou empêche le déplacement aérien des Carabides.

II.8.1.3. La compétition

Comme on l'a indiqué dans le Chapitre 5, si la compétition-exclusion jouait un rôle majeur, on s'attendrait à ce que des espèces aux exigences écologiques semblables s'excluent plus souvent qu'elles ne coexistent.

Stations	Toutes les espèces				Espèces avec $N_{ind} > 1$			
	D.G.	attendu	observé	ob./at.	D.G.	attendu	observé	ob./at.
Paires	15.7	761.7	2091	2.7	12.3	441.0	1076	2.4
Triplets	117.0	425.9	2809	6.6	78.1	141.5	1105	7.8
Quartés	1101.0	119.1	3264	27.4	665.8	26.0	1050	40.4
Année	D.G.	attendu	observé	ob./at.	D.G.	attendu	observé	ob./at.
Paires	15.7	786.8	2391	3.0	12.4	395.1	1221	3.1
Triplets	117.0	332.3	2810	8.5	80.0	97.6	1108	11.4
Quartés	1101.0	72.4	3023	41.8	692.7	11.7	960	82.1
Pièges	D.G.	attendu	observé	ob./at.	D.G.	attendu	observé	ob./at.
Paires	15.7	868.8	4077	4.7	12.4	315.7	1841	5.8
Triplets	117.0	128.4	2983	23.2	85.8	17.5	963	55.0
Quartés	1101.0	10.9	2146	196.9	662.2	0.82	475	579.3
Pi. * rel.	D.G.	attendu	observé	ob./at.	D.G.	attendu	observé	ob./at.
Paires	15.7	381.6	3869	10.1	12.4	124.6	1282	10.3
Triplets	117.0	20.5	1345	65.6	90.1	3.7	287	77.6
Quartés	1101.0	0.6	455	758.3	704.3	0.1	4	66.7

Tableau II.6. Tableau synthétique des nombre de paires, de triplets et de quartés attendus pour les différents niveaux hiérarchiques de l'échantillonnage, c'est-à-dire par station, par cycle annuel de piégeage, par piège tous relevés confondus et enfin, par piège, mais pour chaque relevé. *D.G.* désigne la diversité générique qui évalue le nombre de tirages de deux espèces nécessaires pour obtenir une paire congénérique dans l'ensemble des données; *ob./at.* est le rapport du nombre de paires congénériques observées et du nombre de paires congénériques attendues, établies sur base de la diversité générique.

Comme DEN BOER (1980) a montré que les espèces qui appartiennent au même genre sont aussi écologiquement plus semblables, on peut comparer les probabilités d'occurrence d'espèces congénériques à celles d'espèces appartenant à des genres différents. Sous l'hypothèse de la compétition-exclusion, on s'attend à ce que les paires congénériques soient plus rares.

Le tableau II.6 présente une synthèse de l'application de la méthode élaborée par WILLIAMS (1964) aux différents niveaux de hiérarchisation de l'échantillonnage²⁵. Le nombre de paires congénériques observées par station est 2.7 fois plus grand que le nombre de paires attendu. Même si on supprime de l'analyse les espèces dont les effectifs ne dépassent pas un individu par station, on observe toujours plus de paires, de triplets ou de quartés congénériques que ce qu'une répartition au hasard aurait produit. L'hypothèse d'une compétition intra-générique intense est largement rejetée, puisque c'est même l'inverse qui est observé.

Comme LOREAU (1983) a démontré que la succession temporelle des espèces était un facteur de structuration majeur des communautés, au moins pour des assemblages d'espèces forestières, il est intéressant de reproduire la même analyse pour chacun des relevés. Pour chaque relevé, la compétition intra-générique est aussi rejetée. De manière à maximiser les chances que les espèces ont de se rencontrer, l'analyse a été effectuée en prenant la plus petite échelle de la structure hiérarchisée du plan d'échantillonnage, c'est-à-dire les données par piège et par relevé. Non seulement, les résultats confirment que la compétition intragénérique ne se traduit pas par des exclusions d'espèces, mais ils montrent que, plus on se rapproche du niveau où les interactions interspécifiques se produisent (WIENS, 1984), plus le nombre de paires, de triplets et de quartés congénériques devient élevé. On assiste réellement à la démonstration de la réalité de la coexistence congénérique plutôt qu'à de la compétition intragénérique.

Faut-il en conclure que le rôle de la compétition dans la structure des assemblages de Carabides est négligeable ? Il est clair que si la compétition est un facteur de régulation des densités de certaines espèces, ses conséquences ne se traduisent pas par des situations extrêmes où l'un des compétiteurs est exclu. Pour que cet extrême se manifeste, il est nécessaire que les ressources alimentaires soient limitées et, selon DEN BOER (1980), ce n'est pas le cas pour les Carabides. Bien que cela soit difficile à prouver et que les Carabides soient l'un des groupes d'invertébrés les plus abondants, rien n'indique qu'en général, ils saturent leur habitat.

On remarquera toutefois que si les espèces congénériques sont effectivement aussi écologiquement proches, des différences écologiques subtiles mais très nettes opposent les espèces difficiles à distinguer l'une de l'autre au sein du même genre. La Figure II.41 présente ainsi un dendrogramme établi à partir de la similarité de la distribution pour les

²⁵ On élimine systématiquement du calcul de la diversité générique les genres représentés par une seule espèce, deux ou trois espèces, si la diversité générique est respectivement calculée pour les paires, les triplets et les quartés.

différentes espèces du genre *Pterostichus*. Les espèces très proches taxonomiquement, identifiées par des symboles similaires, sont généralement observées dans des habitats différents. Cette observation, qui va dans le sens d'une exclusion d'espèces taxonomiquement proches, était déjà perceptible lors des ordinations. Elle n'est pas en contradiction avec l'affirmation de DEN BOER (1980), pour qui, lorsqu'on compare des genres différents, les espèces congénériques sont écologiquement plus proches les unes des autres. D'une part, la mesure de cette affinité écologique diffère selon le niveau de l'échelle de la classification des habitats et donc de l'échelle spatiale à laquelle sont abordés les phénomènes. Quand on compare des genres différents, les similarités écologiques intragénériques sont plus marquées que leurs différences. D'autre part, plusieurs espèces du même genre peuvent coexister, mais être suffisamment différentes taxonomiquement pour ne pas être en compétition. C'est ainsi que, comme BRANDL & TOPP (1985) l'avaient remarqué, les quatre espèces du genre *Pterostichus* occupant les landes (plutôt humides) se caractérisent par une très nette distribution de la taille moyenne. *Pterostichus diligens* est la plus petite espèce, *Pterostichus niger* la plus grande. D'autres dendrogrammes ont aussi été établis pour les genres *Agonum*, *Amara* et *Harpalus*. Ils révèlent tous d'intéressantes hétérogénéités intragénériques qui relativisent l'observation de DEN BOER (1980). Si les espèces congénériques sont écologiquement plus proches les unes des autres, la particularité de leurs affinités d'habitat à une échelle spatiale inférieure peut encore être suffisante pour éviter ou diminuer les probabilités d'interactions.

Le rôle de la compétition comme mécanisme structurant les assemblages d'espèces de Carabides n'est toujours pas très clair. Les structures décelées par DEN BOER (1980) ne permettent pas de rejeter définitivement la compétition car il n'étudie le phénomène qu'à une seule échelle, probablement très inadaptée. Les différents genres correspondent à des phénomènes de spéciation qui remontent très loin dans le temps, et les traits d'histoire naturelle qui les caractérisent sont les adaptations aux structures majeures de leur environnement. Comme WIENS (1989) le rappelle, le rôle de la compétition doit s'évaluer à une échelle spatiale et temporelle la plus proche de l'arène où se déroulent les interactions biologiques. De très nombreux renseignements, difficiles à obtenir quand il s'agit d'invertébrés, manquent encore comme une évaluation de la disponibilité des ressources (alimentaires et autres), de l'intensité de la compétition intraspécifique, la détermination des cycles de vie et ses comportements. Il faut aussi mentionner que seul le stade adulte est étudié et que les phénomènes de régulation agissent certainement sur le stade larvaire.

II.8.2. Les facteurs abiotiques

Les facteurs biotiques supposent la nécessité d'interactions entre les espèces étudiées et d'autres organismes vivants. Ils visent plus à définir le rôle de l'organisme étudié et sont

à rapprocher de la notion de niche écologique de ELTON. Avec les facteurs abiotiques, on cherche à délimiter les facteurs écologiques qui limitent la distribution des espèces, et donc à préciser la niche écologique dans le sens que lui donnait GRINNEL. Il définissait la niche d'une espèce comme étant l'ensemble des valeurs des facteurs environnementaux qui, sur toute l'aire d'une espèce, permettent sa survie et sa reproduction. L'approche de GRINNEL de la niche nécessite l'inventaire à large échelle des facteurs écologiques potentiellement explicatifs.

La méthode mise en oeuvre est identique à celle qui a permis de mesurer l'importance relative des facteurs régionaux de distribution, dans le Chapitre 3, c'est-à-dire l'application de l'analyse canonique des correspondances. Les variables explicatives potentielles sont rassemblées dans deux fichiers, l'un destiné aux coordonnées géographiques et à leurs produits croisés jusqu'à la puissance cubique, l'autre, les variables écologiques détaillées dans le Chapitre 6 : les valeurs de pH_{eau} , les logarithmes des concentrations de minéraux (P, K, Ca, Na, Mg), le drainage, l'altitude et, pour la végétation, les coordonnées des stations dans l'espace des deux premiers axes de l'ordination réalisée sur l'indice de JACCARD. Il s'agit en effet de la meilleure synthèse possible des relations décrivant la structure du fichier botanique. Le fichier de variables géographiques est composé de 9 variables, le fichier écologique en contient 10. Comme les analyses de sol ne sont pas disponibles pour les cuvettes de pases, celles-ci sont supprimées de tous les fichiers. L'analyse se réalise donc sur base de 123 cycles annuels de piégeage. Le rôle des cuvettes est de toute manière très mineur, car leur suppression ne provoque qu'une diminution de variance totale inférieure à 1 %.

L'application de l'analyse canonique des correspondances produit une partition de la variance (voir la Figure 2.) qui révèle que 59.7 % de la variance de la distribution des Carabides n'est ni expliquée par les coordonnées géographiques, ni par les facteurs écologiques disponibles. Ces deux fichiers expliquent respectivement 12.9 % et 20.7 % de la variance des Carabides, leur interaction atteint 6.7 %. Les classes de drainage sont le facteur écologique majeur; il explique 4.3 % de la variance totale, soit 20.9 % de la variance commune aux fichiers de variables écologiques et des Carabides, après avoir éliminé l'autocorrélation spatiale. Son coefficient de corrélation avec le premier axe est très élevé, puisqu'il atteint 0.938 lorsque l'analyse canonique des correspondances est employée. Puisque le second axe isole les pelouses calcicoles, il est fort corrélé au pH, qui à lui seul, explique 13.8 % de la relation commune. Ensuite, c'est le premier axe de la végétation qui intervient (11.9 %), qui révélait un gradient complexe où le degré d'humidité et l'acidité interviennent. Aucune corrélation importante n'est observée avec les concentrations en minéraux, ni avec l'altitude.

L'importance de la proportion de variance expliquée par les axes dépend du choix des variables et de la manière de les coder. Dans le cas présent, et comme le confirme l'analyse ci-dessus, mis à part le gradient d'humidité, aucune autre structure générale n'apparaît dans les données de distribution des Carabides. Comparés aux résultats des méthodes de groupement, qui arrivent à préserver beaucoup plus d'informations en rassemblant les 145 cycles en 8 groupes, les résultats des méthodes d'ordination ne sont guère convaincants. Il est très probable que c'est la structure même de l'information contenue dans la matrice de distribution qui ne s'y prête pas.

Cette observation soulève la question du rôle de la structure d'échantillonnage et des critères qui ont guidé la sélection des sites. Est-ce que la structure observée, apparemment très compartimentée, correspond à la réalité sur le terrain ou est-elle déterminée par la structure de l'échantillonnage ? Les habitats étudiés sont très différents les uns des autres et il est probable que le souci de choisir des sites homogènes, occupant si possible une grande surface, a conduit à augmenter l'homogénéité intra-habitats au détriment des relations inter-habitats. Il est toutefois certain que les spectres spécifiques des habitats ouverts se différencient très fort les uns des autres, au contraire de ce qui se passe dans les habitats forestiers, où la structure s'exprime généralement par des différences d'abondance (BAGUETTE, 1992).

II.8.3. Les modèles de distribution

Dans le Chapitre 5, on a abordé la problématique concernant les modèles de distribution régionale et présenté les trois modèles généralement en compétition, c'est-à-dire ceux de LEVINS, d'HANSKI et de BROWN. Pour éprouver complètement ces modèles, il faudrait disposer des probabilités d'extinction des différentes populations. Ce type de données ne s'obtient qu'après plusieurs années de suivi des populations et est donc pratiquement impossible à obtenir dans le cas présent. Toutefois, les modèles prédisent plusieurs structures dont on peut vérifier l'existence par une analyse préliminaire.

Comme l'ensemble de données de distribution des Carabides est très structuré, on a choisi de représenter les structures prédites pour chaque type d'assemblage d'espèces, les types étant définis par la méthode de groupement *k*-means pour une valeur de *k* égale à 8 groupes (Figure II.39).

L'un des traits caractéristiques d'un ensemble d'assemblages est la distribution régionale des espèces qui les composent. HANSKI (1982) reconnaît deux groupes d'espèces : les espèces "noyaux" et les espèces "satellites". Les premières sont présentes dans 90% des assemblages, les secondes dans 10 %, et la distribution régionale est bimodale (voir la Figure II.3). Pour les Carabides des habitats ouverts, les distributions ne sont pas bimodales (Figure II.42) et elles correspondent mieux aux distributions prédites

par le modèle de BROWN (1984). Si on définit les espèces "cores" comme étant celles qui sont présentes dans 80 % des cycles annuels de piégeage, on obtient la liste suivantes :

- pelouses calcicoles : *Pterostichus madidus* et *Harpalus rubripes*;
- pelouses calaminaires : *Cicindela campestris*, *Amara equestris* et *Pterostichus cupreus*;
- landes très sèches : *Bradycellus ruficollis*, *Metabletus foveatus*, *Amara lunicollis*, *Pterostichus versicolor*, *Lesitus ferrugineus*, *Calathus melanocephalus* et *Bembidion lampros*;
- landes humides : *Dyschirius globosus*, *Pterostichus diligens*, *Amara lunicollis* et *Bradycellus ruficollis*;
- landes paratourbeuses : *Pterostichus rhaeticus*, *P. diligens* et *Dyschirius globosus*.
- les bas-marais et prairies alluviales : *Pterostichus rhaeticus*, *Agonum fuliginosum*, *P. diligens* et *P. minor*;
- les cuvettes de paises et les tourbières hautes : *Pterostichus rhaeticus* et *P. diligens*.

Le nombre total d'espèces "noyaux" est très faible; elles forment en moyenne 4 % des espèces d'un assemblage, alors que les espèces "satellites", désignées comme étant celles qui sont présentes dans moins de 20 % des cycles, atteignent 60 %. De plus, les espèces "noyaux" sont souvent les mêmes d'un assemblage à l'autre, surtout dans les habitats humides.

La relation commune et bien connue (voir COLLINS & GLENN, 1991) entre l'abondance moyenne par site et le nombre de sites occupés est très nette. Dans tous les assemblages, les espèces "cores" se caractérisent par une abondance moyenne largement plus grande que les espèces "satellites". L'abondance moyenne des espèces "noyaux" est environ 8 à 10 fois plus grande que celles des espèces "satellites".

Par contre, si on compare le nombre de sites occupés à la taille de la distribution en Belgique, il apparaît très clairement qu'aucune relation n'existe, tant pour les espèces "satellites" que pour les espèces "noyaux". La Figure II.43 représente les espèces des assemblages des landes très sèches dans l'espace de ces deux variables, mais le même schéma est valable pour d'autres groupes. Le quadrant supérieur gauche comporte des espèces très répandues en Belgique mais accidentelles dans les assemblages étudiés. *Loricera pilicornis*, *Pterostichus strenuus*, *Harpalus aeneus*, *Agonum muelleri*, ... appartiennent à ce groupe, dont les individus capturés sont des erratiques car ces espèces caractérisent d'autres habitats. Par contre, à droite, ce sont les espèces très répandues, plus ou moins typiques des assemblages, mais aussi d'autres assemblages d'espèces, qui sont observées. Dans le quadrant inférieur droit, on remarque des espèces relativement rares en Belgique, mais qui peuvent être considérées comme caractéristiques de l'assemblage d'espèces étudiés. Enfin, les espèces régionalement rares à différents niveaux d'échelles spatiales sont situées près de l'origine des axes. En général, leurs abondances sont faibles.

A la subdivision proposée par HANSKI (1982) s'en ajoute une autre, établie à une échelle spatiale supérieure. Les espèces rares localement, comme les espèces fréquentes, doivent être subdivisées en deux groupes selon la taille de leur distribution régionale. Comme l'indique SCHOENER (1987), on tient ainsi compte des différents niveaux d'expression de la rareté. Les traits d'histoire naturelle qui caractérisent ces quatre groupes ne sont probablement pas les mêmes. Environ la moitié des présences d'espèces "satellites" dans les assemblages est due à des espèces à très large répartition, et peuvent donc être considérées comme des individus erratiques. Cette proportion élevée explique sans doute pourquoi les assemblages d'espèces de Carabides montrent souvent un grand nombre d'espèces caractérisées par de très faibles abondances.

Cette observation confirme celle de GASTON & LAWTON (1988). Les Carabides ne semblent pas suivre la relation entre l'étendue de la distribution et la densité, relation observée dans plusieurs autres groupes d'invertébrés. Ces auteurs suspectent que la méthode de piégeage soit à l'origine de cette différence. Étant donné que l'absence de corrélation significative est due à la fréquence d'espèces erratiques, largement répandues mais peu abondantes, il nous semble que cette observation révèle qu'en fait la méthode de piégeage est très efficace et qu'elle traduit une situation bien réelle, peut-être encore sous-estimée. Il serait certainement intéressant de vérifier si ces patrons de distribution s'observent aussi dans les assemblages d'espèces des milieux rudéraux comme les prairies et les cultures, habitats d'où proviennent la plupart des espèces erratiques.

Les distributions de la Figure II.42 sont suffisamment explicites pour affirmer que le modèle de distribution régionale de HANSKI n'est pas applicable dans les assemblages de Carabides de milieux ouverts. Les espèces "noyaux" sont trop peu représentées, les espèces "satellites" sont beaucoup plus nombreuses que ce que le modèle prédit. Pour valider le modèle basé sur la niche écologique de BROWN, il est nécessaire de vérifier si les variations d'abondances sont importantes. On ne dispose pas de données relatives à l'intensité d'extinction locales de populations dans les sites étudiés. Toutefois, en première approximation, il apparaît que les abondances des deux années de piégeage sont très similaires; les distances entre les paires de cycles sont souvent faibles sur les graphiques des ordinations. La méthode de groupement associe pratiquement tous les cycles annuels de 1986 avec ceux de 1987. Cette observation concorde en effet avec les prédictions du modèle de BROWN.

Ces résultats préliminaires sont différents de ceux obtenus par COLLINS & GLENN (1991) qui, à une échelle locale, observent la bimodalité des distributions caractéristiques du modèle de HANSKI alors que le modèle de BROWN est obtenu à l'échelle régionale. La complémentarité d'échelles des deux modèles ne s'applique pas chez les Carabides.

Conclusions de la seconde partie

Cette partie a été consacrée à l'étude des facteurs écologiques qui régissent la distribution locale des Carabides. Elle débute par un état des lieux et un inventaire des outils d'investigation de la structure des communautés.

(1) La structure des communautés des Carabides de milieux ouverts est étudiée par l'échantillonnage de 80 stations largement réparties en Wallonie, dont 65 ont fait l'objet de deux années d'inventaire continu. Les stations représentent 10 types d'habitats définis *a priori*. Ces habitats sont : des bords d'étangs, des bas-marais, des cuvettes de paises, des tourbières hautes, des landes tourbeuses, des landes sablonneuses, des landes minérales, des prairies alluviales, des pelouses calcicoles et des pelouses calaminaires.

(2) L'analyse des relevés botaniques montre une très bonne concordance avec la classification physionomique établie *a priori*. Un gradient complexe, faisant intervenir à la fois l'humidité et l'acidité, ordonne les différents habitats. Il oppose d'abord les stations sèches alcalines aux sites secs et acides, puis ces derniers aux sites humides et acides. Les données décrivant les caractéristiques édaphiques des stations étudiées montrent que le facteur chimique principal est la richesse en éléments minéraux. Les stations les plus pauvres sont les landes sablonneuses et certaines landes minérales et tourbeuses, les plus riches sont les pelouses calcicoles, les bas-marais et les tourbières hautes. Ensuite, c'est l'acidité qui intervient. Toutefois, la richesse en éléments minéraux et l'acidité doivent être complétés par la texture et les classes de drainage pour mieux discriminer les différents types d'habitats.

(3) L'inventaire systématique des 80 stations par la méthode du piège à fosse a permis de récolter 43096 individus et 190 espèces, dont certaines sont très rares. Trois espèces supposées disparues de Wallonie depuis 1950 ont été à nouveau observées. De nouvelles données de répartition sont obtenues pour de nombreuses espèces, notamment celles dont les habitats étaient rarement prospectés par les entomologistes.

(4) Il existe une relation entre les nombres d'individus et d'espèces d'une station. Les prairies alluviales sont les biotopes les plus riches, mais elles sont dépassées par certaines stations originales comme la pelouse calcicole de Seilles, la lande minérale de Hurtebise et certaines landes sablonneuses. La faible diversité botanique de ces dernières stations contraste avec la diversité des Carabides. On devrait donc largement tenir compte de ce groupe d'invertébrés lors des procédures d'évaluation de la qualité biologique des landes et des pelouses sèches.

(5) La diversité β , les ordinations et le groupement indiquent que les données sont très structurées. Environ 60 % de l'information est conservée si les 145 cycles annuels de

piégeage sont rassemblés en 8 classes correspondant à une classification des stations basée sur les Carabides. Cette typologie comprend : les pelouses calcicoles, les landes minérales, les pelouses calaminaires, les landes très sèches, les landes humides, les landes herbeuses, les habitats humides plus eutrophes (les bas-marais et les prairies alluviales) et les habitats humides oligotrophes (les cuvettes de paises et les tourbières hautes).

(5) L'analyse des facteurs de distribution des Carabides indique qu'en général, les facteurs abiotiques expliquent mieux les distributions des espèces que les facteurs biotiques.

Parmi ces derniers, le parasitisme n'est probablement pas un régulateur majeur des densités. Le nombre de Carabides infectés pour les Laboulbéniales et les acariens est négligeable. Les effets majeurs de la compétition ne sont pas non plus démontrés par des exclusions d'espèces congénériques, taxonomiquement et écologiquement proches. Cependant, des indices sérieux indiquent que certains paires d'espèces, taxonomiquement très proches, se caractérisent par des distributions relativement disjointes et donc, des exigences écologiques différentes.

Les variables écologiques retenues pour expliquer la distribution des Carabides n'expriment qu'une partie de l'information apportée par le groupement des cycles annuels de piégeage réalisée dans le chapitre précédent. Le seul gradient majeur est déterminé par l'humidité du substrat. L'autocorrélation spatiale est faible.

(6) L'analyse préliminaire de l'adéquation des modèles de distribution régionale de HANSKI (1982) et de BROWN (1984) à la répartition des Carabides indique que les assemblages d'espèces de Carabides sont dominés par des espèces rares, d'abondances faibles et n'occupant que certains assemblages. Il y a si peu d'espèces présentes dans la majorité des sites que le modèle de HANSKI et la classification associée en espèces "cores" et espèces "satellites" ne doit pas être retenu. Des analyses complémentaires sont nécessaires pour éprouver complètement le modèle de BROWN.

Le grand nombre d'espèces rares dans les assemblages de Carabides a deux origines. Environ la moitié d'entre elles sont effectivement rares à d'autres niveaux d'échelle spatiale; les autres appartiennent à des espèces largement répandues, très eurytopes, et doivent être considérés comme des éléments erratiques.

(7) Les assemblages d'espèces de Carabides sont donc plus proches des systèmes ouverts que des systèmes saturés. A l'échelle locale, le modèle stochastique décrit mieux la structure des communautés de Carabides. Celles-ci se caractérisent par de nombreuses espèces présentes dans un seul type d'habitat, mais une très forte imprévisibilité sur la présence dans un site particulier de ces espèces.

Conclusions générales

Le premier but de ce travail a été de contribuer à la connaissance de l'écologie d'une des familles d'insectes les plus répandus dans les écosystèmes terrestres sous nos latitudes.

A l'échelle régionale, la structure de la répartition des Carabides a été analysée. Cinq régions biogéographiques sont déterminées sur base de la répartition des espèces en Belgique : la Côte, la plaine de Flandre, la Campine, les régions calcaires (Condroz-Fagne-Famenne-Calestienne et Lorraine belge) et l'Ardenne. Huit types de distributions sont aussi reconnus. Outre les cinq pôles biogéographiques établis lors de la délimitation des aires biogéographiques, un groupe d'espèces répandues et un groupe d'espèces rares sont isolés par les analyses multivariées. La distribution régionale est bien expliquée par un gradient topographique qui associe l'altitude, les facteurs climatiques et les facteurs édaphiques.

Ces résultats permettent de rejeter l'hypothèse de HENGEVELD (1985) concernant le caractère artificiel des régions biogéographiques. Si certaines frontières biogéographiques sont plus diffuses, d'autres sont nettes et correspondent à des structures géographiques bien définies.

L'étude de la dynamique de la répartition des Carabides depuis le début du siècle indique que le groupe des espèces largement répandues est en nette extension relative. Les espèces qui dominaient en Campine et dans les régions calcaires sont par contre en très nette régression. L'extension relative des espèces eurytopes conduit à une véritable banalisation de la faune, identifiée lorsqu'on compare leurs fréquences relatives avant 1950 et après 1950. Avant 1950, ces 49 espèces belges à large amplitude représentaient une moyenne de **42 %** des effectifs spécifiques par unité géographique. Après 1950, cette proportion atteint en moyenne **50 %**. Si on disposait de données permettant de comparer l'évolution sur plusieurs périodes, le phénomène serait très probablement accentué pour les dernières décades. Cette évolution est la résultante de la disparition des habitats semi-naturels, surtout xériques. Elle conduit à ce qu'un tiers des espèces de Carabides sont actuellement considérés comme en régression.

A l'échelle locale, l'inventaire de 80 stations correspondant à 10 types de milieux ouverts semi-naturels en Wallonie a permis la récolte de 43 096 individus et de 190 espèces, soit plus de la moitié des espèces belges. L'analyse de la distribution des Carabides n'indique qu'un seul gradient majeur : le degré d'humidité du sol. Les facteurs écologiques recensés n'apportent qu'une information mineure. Par contre, la classification

des stations sur base de la physionomie des habitats explique près de 60 % de la diversité de l'ensemble des données. Une classification des stations en 8 groupes est obtenue. Elle oppose les milieux ouverts secs aux milieux ouverts très humides.

En limitant les possibilités de reproduction et de survie, les facteurs abiotiques sont les principaux responsables de la distribution des espèces. Globalement, les facteurs biotiques comme le parasitisme et la compétition sont de modestes régulateurs des densités. Dans certains cas particuliers, des indices semblent toutefois indiquer qu'ils interviennent dans la distribution des espèces.

L'une des meilleures manières de confronter l'approche régionale et locale, est la validation des modèles de distribution régionale de HANSKI et de BROWN. Les distributions régionales indiquent que les assemblages d'espèces sont dominés par des espèces rares, caractérisées par de faibles abondances et n'occupant que certains assemblages. Parmi ces espèces, on peut reconnaître deux groupes : l'un composé d'espèces largement réparties en Belgique, l'autre d'espèces dont l'aire de répartition est très réduite. Les espèces largement répandues sont souvent des espèces caractéristiques d'autres habitats que ceux étudiés, et doivent, par conséquent, être considérées comme des individus erratiques. Ces résultats permettent de rejeter le modèle de HANSKI. Toutefois, des données complémentaires sont nécessaires pour valider le modèle de BROWN.

Le second but de ce travail relève de la méthodologie d'analyse des données écologiques. Les méthodes multivariées sont des outils puissants pour extraire de manière la plus objective possible la structure sous-jacente d'un jeu de données et d'en dégager la signification biologique. Toutefois, on a montré qu'il était souvent nécessaire de mettre en oeuvre plusieurs méthodes pour discerner au mieux les structures générales. Seule une démarche prudente, qui ne se limite pas uniquement aux résultats graphiques produits et aux formes fortes, récurrentes, sont les moyens de garantir la correspondance entre la structure révélée et l'originale. Comme YOCOZ (1991) le recommande, la représentation systématique des relations linéaires significatives obtenues entre deux variables corrélées révèlent souvent des structures inattendues, sources de nouvelles interrogations sur les phénomènes biologiques décelés.

Des développements complémentaires sont prévus dans un avenir proche. On cherchera notamment à isoler les traits d'histoire naturelle qui sont communs aux espèces des différents assemblages pour évaluer la manière dont les espèces et les populations s'adaptent à leur environnement. Une analyse globale des données de ce travail et de celles de M. BAGUETTE permettra de comparer ces adaptations en fonction du degré de

stabilité des habitats et ainsi de mieux cerner les potentialités adaptatives des populations à leur environnement.

Bibliographie

- Abbott, I., 1983.** The meaning of z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography. *Oikos*, 41 : 385-390.
- Abrams, P., 1980.** Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61 : 44-49.
- Adis, J & Kramer, E., 1975.** Formaldehyd-Lösung attrahiert *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). *Entomol. Germanica*, 2 : 121-125.
- Alatalo, R. V. & Alatalo, R. H., 1977.** Components of diversity : multivariate analysis with interaction. *Ecology*, 58 : 900-906.
- Amiet, J.-L., 1961-1962.** Le peuplement carabidologique des forêts du Jura salinois. Recherches sur le rôle du climat et du tapis végétal dans la distribution de certains Carabiques. *Mémoires de la Société nationale des Sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg*, 50 : 5-60.
- Andersen, J., 1983.** Towards an ecological explanation of the geographic distributions of riparian beetles in western Europe. *Journal of Biogeography*, 10 : 421-435.
- Andersen, J., 1987.** Qualitative changes in the Norwegian Carabid beetle fauna during the present century. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 : 35-44.
- Andersen, J. & Skorpung, A., 1990.** Sympatric speciation by habitat specialization and parasitism in Carabid beetles. In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E., Intercept, Andover, Hampshire, 21-29.
- Andersen, J. & Skorpung, A., 1991.** Parasites of carabid beetles : prevalence depends on habitat selection of the host. *Canadian Journal of Zoology*, 69 : 1216-1220.
- Anderson, D. J. & Kikkawa, J., 1986.** Development of concepts. In "*Community ecology. Pattern and process*", Kikkawa, J. & Anderson, D. J. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, 3-16.
- Anderson, S., 1985.** The theory of range-size (RS) distributions. *Am. Mus. Nov.*, 2833 : 1-20.
- Andersson, P.-A., 1987.** Ordination and classification of operational geographic units in Southwest Sweden. *Vegetatio*, 74 : 95-106.
- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C., 1954.** *The Distribution and Abundance of Animals*. Chicago University Press, Chicago.
- Anonyme, 1950-1972.** *Atlas de Belgique*. Comité national de Géographie, Commission de l'Atlas, Palais des Académies, Bruxelles.
- Appleby, C. E., 1991.** Monitoring at the county level. In "*Monitoring for Conservation and Ecology*", Goldsmith, F. B. (Ed.), Chapman and Hall, London, 155-178.
- Baars, M. A., 1979.** Catches in pitfall traps in relation to mean densities of Carabid beetles. *Æcologia (Berlin)*, 41 : 25-46.
- Baguette, M., 1987.** Spring distribution of Carabid beetles in different plant communities of Belgian forests. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 : 57-69.
- Baguette, M., 1992.** *Sélection de l'habitat des Carabidae en milieu forestier*. Dissertation doctorale, Université Catholique de Louvain, 103 pp.

- Baker, A. N. & Dunning, R. A., 1975.** Some effects of soil type and crop density on the activity and abundance of the epigeic fauna, particularly Carabidae, in sugar-beet fields. *Journal of Applied Ecology*, 12 : 809-818.
- Bangsholt, F., 1983.** *Sandspringernes og løbebillernes udbredelse og forekomst i Danmark ca. 1830-1981 (Coleoptera: Cicindelidae and Carabidae)*. Dansk Faunistik Bibliotek, Bind 4, Scandinavian Science Press Ltd., København, 271 pp.
- Barbujani, G., Oden, M.L. & Sokal, R.R., 1989.** Detecting regions of abrupt changes in maps of biological variables. *Systematic Zoology*, 38 : 376-389.
- Bastow, W.J., 1991.** Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, 2 : 35-46.
- Birks, H. J. B., 1987.** Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. *Annales Zoologici Fennici*, 24 : 165-178.
- Blondel, J., 1979.** *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 pp.
- Blondel, J., 1986.** *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 pp.
- Blondel, J. & Farré, H., 1988.** The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Öecologia (Berlin)*, 75 : 83-93.
- Bock, C. E. & Ricklefs, R. E., 1983.** Range size and local abundance of some North American songbirds : a positive correlation. *American Naturalist*, 122 : 295-299.
- Bonadona, P., 1971.** *Catalogue des Coléoptères carabiques de France*. Nouvelle Revue d'Entomologie, suppl., 177 pp.
- Borcard, D., 1981.** Utilisation de pièges Barber dans l'étude des Carabides forestiers sur un transect Grand-Marais - Chasseral. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles*, 104 : 107-118.
- Borcard, D., 1982.** Étude des communautés de Carabidae (Coleoptera) dans quelques associations forestières de la région neuchâteloise : Aspects statistiques. *Bulletin de la Société entomologique Suisse*, 55 : 169-179.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P., sous presse.** Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, sous presse.
- Brandl, R. & Topp, W., 1985.** Size structure of *Pterostichus* spp. (Carabidae): aspects of competition. *Oikos*, 44 : 234-238.
- Brasseur, F., De Sloover, J.R., Devillez, F., Goosens, M., Iserentant, R., Jouret, M.-F. & Lebrun, J., 1977.** *La végétation de la réserve naturelle domaniale des étangs de Luchy*. Ministère de l'Agriculture, Service de la Conservation de la Nature, travaux n°8, 63 pp.
- Brasseur, F., De Sloover, J.R., Devillez, F., Dumont, J.-M., Goosens, M., Iserentant, R., Jouret, M.-F. & Lebrun, J., 1978.** *La végétation de la réserve naturelle domaniale des Anciennes Troufferies (Libin)*. Ministère de l'Agriculture, Service de la Conservation de la Nature, travaux n°9, 64 pp.
- Briggs, J. B., 1961.** A comparison of pitfall trapping and soil sampling in assessing populations of two species of ground beetles (Col.: Carabidae). *Rep. E. Mall. Res. Sta.*, 1960 : 108-112.
- Brown, J. H., 1984.** On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124 : 255-279.
- Butterfield, J. E. L., 1986.** Changes in life-cycle strategies of *Carabus problematicus* over a range of altitude in Northern England. *Ecological Entomology*, 11 : 17-26.
- Butterfield, J. E. L. & Coulson, J. C., 1983.** The carabid communities on peat and upland grasslands in northern England. *Holarctic Ecology*, 6 : 163-174.

- Chessel, D., Lebreton, J.-D. & Prodon, R., 1982.** Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série 3*, 295 : 83-88.
- Chesson, P. L. & Case, T. J., 1986.** Overview : Nonequilibrium community theory : chances, variability, history and coexistence. In "*Community Ecology*", Diamond, J. & Case, T. J. (Eds.), Harper & Row, New York, 229-239.
- Clements, F.E., 1936.** Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24 : 252-284.
- Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Eds.), 1975.** *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 pp.
- Cody, M. L., 1974.** *Competition and Structure of Bird Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Collins, S. L. & Glenn, S. M., 1991.** Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. *Ecology*, 72 : 654-664.
- Colwell, R. K. & Futuyma, D. J., 1971.** On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 : 567-576.
- Connor, E. F. & Simberloff, D., 1979.** The assembly of species communities : chance or competition. *Ecology*, 60 : 1132-1140.
- Connor, E. F. & Simberloff, D., 1983.** Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands : null models and the evaluation of evidence. *Oikos*, 41 : 455-465.
- Connor, E. F. & Simberloff, D., 1984.** Neutral models of species' co-occurrence patterns. In "*Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*", Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (Eds.), Princeton University Press, Princeton, 316-331.
- Coulson, J. C. & Butterfield, J. E. L., 1985.** The invertebrate communities of peat and upland grasslands in the North of England and some conservation implications. *Biological Conservation*, 34 : 197-225.
- Croizat, L., 1981.** Biogeography : past, present, and future. In "*Vicariance Biogeography, a Critique*", Nelson, G. & Rosen, D.E. (Eds.), Columbia University Press, New York, 501-523.
- Dale, M. B., 1988.** Knowing when to stop : cluster concept - concept cluster. *Coenoses*, 3 : 11-32.
- Damblon, F., 1978.** *Étude paléo-écologiques de tourbières en Haute Ardenne*. Ministère de l'Agriculture, Administration des Eaux et Forêts, Service de la Conservation de la Nature, Travaux n°10, 145 pp.
- De Kesel, A. & Rammeloo, J., 1991.** Checklist of the Laboulbeniales (Ascomycetes) of Belgium. *Belgian Journal of Botany*, 124 : 204-214.
- De Langhe, J.-E., Delvosalle, L., Duvigneaud, J., Lambinon, J. & Vanden Berghen, C., 1978.** *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines*. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- De Vries, H. H. & den Boer, P. J., 1990.** Survival of population of *Agonum ericeti* Panz. (Col., Carabidae) in relation to fragmentation of habitats. *Netherlands Journal of Zoology*, 40 : 484-498.
- den Boer, P. J., 1970.** On the significance of dispersal power for populations of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Öcologia (Berlin)*, 4 : 1-28.
- den Boer, P. J., 1977.** Dispersal power and survival Carabids in a cultivated countryside. *Miscellaneous Papers Landbouwhogeschool Wageningen*, 14 : 1-192.
- den Boer, P. J., 1979.** The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the Carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschritte der Zoologie*, 25 : 79-94.

- den Boer, P. J., 1980.** Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Netherlands Journal of Zoology*, 30 : 278-306.
- den Boer, P. J., 1985.** Exclusion, competition or coexistence ? A question of testing the right hypotheses. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 23 : 259-274.
- den Boer, P. J., 1986.** The present status of the competitive exclusion principle. *Trends in Ecology and Evolution*, 1 : 25-28.
- den Boer, P.J. & den Boer-Daanje, W., 1990.** On life history tactics in Carabid beetles : are there only spring and autumn breeders ? In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 247-258.
- den Boer, P. J., Van Huizen, T. H. P., den Boer-Daanje, W., Aukema, B. & den Bieman, C. F. M., 1980.** Wing polymorphism and dimorphism in Ground Beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis*, 6 : 107-134.
- Depiereux, E., Feytmans, E. & Micha, J.-C., 1983.** Utilisation critique de l'analyse en composantes principales et cluster analysis pour la description d'échantillons d'invertébrés benthiques en eau douce. *Oikos*, 40 : 81-94.
- Derenne, E., 1957.** *Catalogue des Coléoptères de Belgique*. Société Royale d'Entomologie de Belgique, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 116 pp.
- Desender, K., 1983.** *Trechus rivularis* Belg. n. sp. (Coleoptera, Carabidae) une espèce subarctique des Hautes Fagnes (Mont Rigi, Belgique). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 119 : 177-183.
- Desender, K., 1985.** Naamlijst van de loopkevers en zandloopkevers van België (Coleoptera, Carabidae). *Studiedocumenten, Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (Brussel)*, 19 : 1-36.
- Desender, K., 1986a.** Distribution and ecology of Carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 1. *Documents de travail, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles)*, 26 : 1-30.
- Desender, K., 1986b.** Distribution and ecology of Carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 2. *Documents de travail, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles)*, 27 : 1-24.
- Desender, K., 1986c.** Distribution and ecology of Carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 3. *Documents de travail, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles)*, 30 : 1-23.
- Desender, K., 1986d.** Distribution and ecology of Carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae). Part 4. *Documents de travail, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles)*, 34 : 1-48.
- Desender, K., 1986e.** Ecology, distribution and dispersal power of endangered carabid beetles in Belgium. *Proc. 3rd European Congress of Entomology, Amsterdam, Août 1986*, 429-432.
- Desender, K., 1987.** *Bemonsteringsmethodologie, levenscyclus en evolutionaire ecologie van het dispersievermogen*. Dissertation doctorale, Rijksuniversiteit Gent, Gent, 346 pp.
- Desender, K., 1989.** Dispersievermogen en ecologie van loopkevers (Coleoptera, Carabidae) in België : een evolutionaire benadering. *Studiedocumenten, Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (Brussel)*, 54 : 1-136.
- Desender, K., 1990a.** Preliminary note on *Asaphidion curtum* (Heyden, 1870) and *A. stierlini* (Heyden, 1880) two Carabid beetles new for the Belgian fauna (Coleoptera, Carabidae). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 126 : 179-180.
- Desender, K., 1990b.** Les Coléoptères carabiques d'un site remarquable à Corphalie et leur valeur pour la conservation de la nature en Belgique. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 126 : 213-216.

- Desender, K. & Maelfait, J.-P., 1983.** Population restoration by means of dispersal, studied for different carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in a pasture ecosystem. In "*New Trends in Soil Biology*", Lebrun, Ph., André, H.M., De Medts, A., Grégoire-Wibo, C. & Wauthy, G. (Eds.), Dieu-Brichart, Louvain-la-Neuve, 541-550.
- Desender, K. & Turin, H., 1989.** Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four West-European countries since 1950 (Coleoptera : Carabidae, Cicindelidae). *Biological Conservation*, 48 : 277-294.
- Desender, K. & Vanechoutte, M., 1984.** Phoretic associations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and mites (Acari). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 21 : 363-371.
- Desender, K., Maelfait, J.-P. & Vanechoutte, M., 1986.** Allometry and evolution of hind wing development in macropterous Carabid beetles. In "*Carabid Beetles. Their Adaptations and Dynamics*", den Boer, P.J., Luff, M.L., Mossakowski, D. & Weber, F. (Eds.), Gustav Fischer, Stuttgart, New-York, 101-112.
- Desender, K., Pollet, M. & Segers, G., 1984.** Carabid beetle distribution along humidity-gradients in rivulet-associated grasslands (Coleoptera, Carabidae). *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, 52 : 64-75.
- Desender, K., van den Broeck, D. & Maelfait, J.-P., 1985.** Population biology and reproduction in *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) from a heavily grazed pasture ecosystem. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschap Rijksuniversiteit Gent*, 50 : 569-577.
- Desender, K., Mercken, L., Pollet, M. & Van Kerckvoorde, 1986.** Redécouverte de plusieurs Coléoptères Carabiques rares le long de la Meuse (Belgique). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 122 : 279-283.
- Diamond, J. M. & Gilpin, M. E., 1982.** Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Öcologia (Berlin)*, 52 : 64-74.
- Diamond, J. M. & Gilpin, M. E., 1983.** Biogeographic umbilici and the origin of the Philippine avifauna. *Oikos*, 41 : 307-321.
- Diamond, J. M., 1975.** Assembly of species communities. In "*Ecology and Evolution of Communities*", Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass., 342-344.
- Draper, N. R. & Smith, H., 1981.** *Applied Regression Analysis*. John Wiley & Sons, N.Y., USA. 2nd edition, 709 pp.
- Dueser, R. D. & Shugart, H. H., 1979.** Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology*, 60 : 108-118.
- Dufrêne, M., 1987.** Distribution of Carabid beetles in a Belgian peat bog : preliminary results. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 : 349-355.
- Dufrêne, M., 1988.** Description d'un piège à fosse original, efficace et polyvalent. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 124 : 282-285.
- Dufrêne, M., 1990a.** Étude préliminaire des taxocénoses de Carabides des pelouses calaminaires. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 126 : 141-150.
- Dufrêne, M., 1990b.** Zoogeographical analysis of carabid beetles in Belgium. In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 383-388.
- Dufrêne, M. & Baguette, M., 1989.** Étude préliminaire des traits d'histoire naturelles et des caractéristiques écologiques des Carabides en expansion et en régression en Belgique. *Notes fauniques de Gembloux*, 18 : 19-34.
- Dufrêne, M. & Lebrun, Ph., 1989.** Inventaire critique des Carabidae du Plateau des Tailles (Haute Ardenne, Belgique). *Parcs Nationaux*, 44 : 122-130.

- Dufrêne, M. & Legendre P., 1991. Geographic structure and potential ecological factors in Belgium. *Journal of Biogeography*, 18 : 257-266.
- Dufrêne, M. & Rasmont, P., 1989. Recherche d'une structure zoogéographique de la Belgique par l'étude des Carabidae (Coleoptera) et des Apoidea (Hymenoptera). In "*Invertébrés de Belgique*", Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 415-418.
- Dufrêne, M., Gathoye, J.-L. & Tyteca, D., 1991. Biostatistical studies on western European *Dactylorhiza* (Orchidaceae)- the *D. maculata* group. *Plant Systematics and Evolution*, 175 : 55-72.
- Dufrêne, M., Mercatoris, N. & Lebrun, Ph., 1990. Comparison of the temporal distributions of Carabid communities in two different regions. In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 371-376.
- Dumont, J.-M., 1976. Haldes d'orpaillage et réserves naturelles en Ardenne. *Glain et Salm, Haute-Ardenne*, 4 : 64-71.
- Edgington, E. S., 1987. *Randomization Tests*. Marcel Dekker, New York, 341 pp.
- Ehrlich, P.R., Murphy, D.D., Singer, M.C., Sherwood, C.B., White, R.R. & Brown, I.L., 1980. Extinction, reduction, stability and increase : the response of Checkerspot Butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. *Ecologia (Berlin)*, 46 : 101-105.
- Ellenberg, H., 1948. Unkrautgesellschaften als Mass für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. *Berichte über Landtechnik, Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft*, 4 : 130-146.
- Emile, J. C., Barthel, Ch. & Cachan, P., 1980. Étude des récoltes de Carabes effectuées en 1978 et 1979 dans six types prairiaux de la région de Nancy à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances. In "*Ecologie appliquée : indicateurs biologiques et techniques d'études*", Journée d'étude de l'Association Française des Ingénieurs Écologues, Grenoble , 392-407.
- Erwin, T. L., 1979. Thoughts on the evolutionary history of ground beetles: Hypothesis generated from comparative faunal analyses of lowland forest sites in temperate and tropical regions. In "*Carabid Beetles : their Evolution, Natural History and Classification*", Erwin, T.L., Ball, G.E. & Whitehead, D.R. (Eds.), Junk, The Hague, 539-592.
- Eyre, M. D. & Rushton, S. P., 1989. Quantification of conservation criteria using invertebrates. *Journal of Applied Ecology*, 26 : 159-171.
- Eyre, M.D. & Luff, M.L., 1990. A preliminary classification of European grassland habitat using Carabid beetles. In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 217-226.
- Eyre, M. D., Rushton, S. P., Luff, M. L., Ball, S.G., Foster, G. & Topping, C.J. , 1986. *The Use of Invertebrate Community Data in Environmental Assessment*. Agricultural environment research group, University of Newcastle upon Tyne, Newcastle upon Tyne.
- Ferry, C., 1976. Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. *Le Jean le Blanc*, 15 : 21-28.
- Freude, H., Harde, K. W. & Lohse, G. A., 1976. *Die Käfer Mitteleuropas*. Goecke & Evers Verlag, Krefeld, 302 pp.
- Frontier, S., 1985. Diversity and structure in aquatic systems. In "*Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 23", Bornes, M. (Ed.), Aberdeen University Press, Aberdeen, 253-312.
- Galoux, A., 1967. Les territoires écologiques. Analyse-description-classification. *Lejeunia*, 41 : 1-22.
- Gardner, S. M. & Usher, M. B., 1989. Insect abundance on burned and cut upland Calluna heath. *The Entomologist*, 108 : 147-157.

- Gardner, S. M., 1991.** Ground beetle (Coleoptera : Carabidae) communities on upland heath and their association with heathland flora. *Journal of Biogeography*, 18 : 281-289.
- Gaspar, Ch., Leclercq, J. & Wonville, Ch., 1975.** Examen synoptique des 784 premières cartes de l'Atlas Provisoire des insectes de Belgique. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, 105 : 111-128.
- Gaston, J. G. & Lawton, J. H., 1988.** Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature*, 331 : 709-712.
- Gaston, K. J., 1991.** The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5 : 283-296.
- Gauch, H.G., 1982.** *Multivariate Analysis in Community Analysis*. Cambridge University Press, Cambridge, 298 pp.
- Gause, G. F., 1934.** *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Ghilain, B., 1978.** *Étude de la végétation des "Pingos" du Plateau des Tailles*. Mémoire de Licence, Université Catholique de Louvain, 128 pp.
- Giller, P.S. & Gee, J.H.R., 1987.** The analysis of community organization : the influence of equilibrium, scale and terminology. In "*Organization of Community. Past and Present*", Gee, J.H.R. & Giller, P.S. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, 519-542.
- Gilpin, M. E. & Diamond, J. M., 1982.** Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia (Berlin)*, 52 : 75-84.
- Gilpin, M. E. & Diamond, J. M., 1984.** Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology ? In "*Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*", Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (Eds.), Princeton University Press, Princeton, 297-315.
- Gilpin, M. G. & Diamond, J. M., Connor, E. F. & Simberloff, D., 1984.** Rejoinders. In "*Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*", Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (Eds.), Princeton University Press, Princeton, 332-343.
- Gleason, H.A., 1926.** The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, 53 : 7-26.
- Gray, J.S., 1987.** Species-abundance patterns. In "*Organization of Community. Past and Present*", Gee, J.H.R. & Giller, P.S. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 53-67.
- Greenslade, P. J. M., 1964.** Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, 33 : 301-310.
- Greenslade, P. J. M., 1983.** Adversity selection and the habitat templet. *American Naturalist*, 122 : 352-365.
- Greene, M., 1982.** A note on Simberloff's 'succession of paradigms in Ecology'. In "*Conceptual Issues in Ecology*", Saarinen, E. (Ed.), Reidel Publishing Company, Dordrecht, 101-105.
- Grime, J. P., 1979.** *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester,.
- Guinochet, 1973.** *Phytosociologie*. Masson & Cie, Paris, 227 pp.
- Halsall, N. B. & Wratten, S. D., 1988.** The efficiency of pitfall trapping for polyphagous predatory Carabidae. *Ecological Entomology*, 13 : 293-299.
- Hammond, P. M., 1974.** Changes in the British Coleopterous fauna. In "*The Changing Flora and Fauna of Britain*", D. L., Hawksworth (Ed.), Academic Press, London, 323-369.
- Hance, Th., Grégoire-Wibo, C., Stassart, P. & Goffart, F., 1989.** Etude de la taxocénose des Carabidae (Coleoptera) dans les écosystèmes agricoles du Brabant wallon. In "*Invertébrés de Belgique*", Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 315-324.

- Hanski, I., 1978.** Some comments on the measurement of niche metrics. *Ecology*, 59 : 168-174.
- Hanski, I., 1982.** Dynamics of regional distribution : the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38 : 210-221.
- Harding, P. T., 1991.** National species distribution surveys. In "*Monitoring for Conservation and Ecology*", Goldsmith, F. B. (Ed.), Chapman and Hall, London, 133-154.
- Heath, J., 1974.** A century of change in the Lepidoptera. In "*The Changing Flora and Fauna of Britain*", Hawksworth, D.L. (Ed.), Academic Press, London, New York, 275-292.
- Heinemann, P. & Noirfalize, A., 1960.** Comparaison microclimatique d'une chênaie à bouleau et d'une lande à bruyère. *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherches de Gembloux*, 28 : 358-364.
- Hengeveld, R., 1979.** The analyses of spatial patterns of some ground beetles (Col. Carabidae). In "*Spatial and temporal Analysis in Ecology*", Cormack, R. M. & Ord, J. K. (Eds.), International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland, 333-346.
- Hengeveld, R., 1985.** Dynamics of Dutch beetles species during the twentieth century (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Biogeography*, 12 : 289-411.
- Hengeveld, R. & Haeck, J., 1982.** The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 9 : 303-316.
- Hengeveld, R. & Hogeweg, P., 1979.** Cluster analysis of the distribution patterns of dutch Carabid species (Col.). In "*Multivariate Methods in Ecological Work*", Orloci, L., Rao, C.R. & Stiteler, W.M. (Eds.) International Cooperative Publishing House, Fairland, 65-86.
- Heydemann, B., 1953.** *Agrarökologische Problematik*. Dissertation doctorale, Kiel, 433 pp.
- Heydemann, B., 1955.** Carabiden der Kulturfelder als oekologische Indikatoren. *Ber. Wanderversammlung dt. Ent.*, Berlin : 172-185.
- Heydemann, B., 1962.** Der Einfluss des Deichbaus an der Nordsee auf die Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. *Ber. Wanderversamm. Deut. Entomol.*, 9 : 237-274.
- Hill, H. O. & Gauch, H. G., 1980.** Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42 : 47-58.
- Hill, M. O., 1973.** Diversity and evenness : a unifying notation and its consequence. *Ecology*, 54 : 427-431.
- Hill, M. O., 1979.** DECORANA. A FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Cornell University, New York, 52 pp.
- Hill, M. O., 1991.** Patterns of species distribution in Britain elucidated by canonical correspondence analysis. *Journal of Biogeography*, 18 : 247-255.
- Horn, H. S., 1966.** Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100 : 419-424.
- Hubalek, Z., 1982.** Coefficients of association and similarity based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biological Reviews*, 57 : 669-689.
- Hurlbert, S. H., 1971.** The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52 : 577-586.
- Hurlbert, S. H., 1978.** The measurement of niche overlap and some derivatives. *Ecology*, 59 : 67-77.
- Hutchinson, G. E., 1957.** Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium Quant. Biol.*, 22 : 415-427.
- James, F. C., Johnson, R. F., Wamer, N. O., Niemi, G. J., Boecklen, W. J., 1984.** The Grinnellian niche of the wood thrush. *American Naturalist*, 124 : 17-30.

- Jeannel, R., 1941.** *Coléoptères Carabiques*. Librairie de la Faculté des Sciences, Paris, Faune de France, 39, 571 pp.
- Jeannel, R., 1942.** *Coléoptères Carabiques*. Librairie de la Faculté des Sciences, Paris, Faune de France, 40, 1163 pp.
- Jeuniaux, Ch., 1989.** Aperçu systématique, phénologique et biogéographique des Coléoptères Élatérides de Belgique. In "*Invertébrés de Belgique*", Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 339-343.
- Jongmann, R. H. G., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. F. R. (Eds.), 1987.** *Data Analysis in Community And Landscape Ecology*. Pudoc, Wageningen, 299 pp.
- Keller, C., 1979.** *Quantitative Techniques for Determination of Phytogeographic Regions*. Dissertation doctorale, University of Notre Dame, Indiana, 338 pp.
- Kendall, D. G., 1971.** Seriation from abundance matrices. In "*Mathematics in Archaeological and Historical Sciences*", Hodson, C. R., Kendall, D. G. & Tautu, P. (Eds.), Edimburgh University Press, Edimburgh, 215-252.
- Koch, D., 1984.** *Pterostichus nigrita*, ein Komplex von Zwillingarten. *Entomologische Blaetter für Biologie und Systematik der Kaefer*, 79 : 140-152.
- Koch, D. & Thiele, H.-U., 1980.** Zur oekologisch-physiologischen Differenzierung und Speziation der Laufkaefer-Art *Pterostichus nigrita* (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis*, 6 : 135-150.
- Kooijman, S. A. L. M. & Hengeveld, R., 1979.** The description of a non-linear relationship between some carabid beetles and environmental factors. In "*Contemporary Quantitative Ecology and Related Ecometrics*", Patil, G. P. & Rosenzweig, M. (Eds.), International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland, 635-647.
- Krebs, Ch. J., 1989.** *Ecological methodology*. Harper & Row, New York, 654 pp.
- Lack, D., 1954.** *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, London.
- Larsson, S. G., 1939.** Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der danischen Carabiden. *Entomologische Meddelse*, 20 : 277-560.
- Lauga, J. & Joachim, J., 1987.** L'échantillonnage des populations d'oiseaux par la méthode des E. F. P. : intérêt d'une étude mathématique de la courbe de richesse cumulée. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis*, 8 : 117-124.
- Lebart, L., 1975.** *Validité des résultats en analyse des données*. Rapport CREDOC-DGRST, 158 pp.
- Lebreton, J. D. & Yoccoz, N., 1987.** Multivariate analysis of bird count data. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis*, 8 : 125-144.
- Lebreton, J. D., Chessel, D., Prodon, R. & Yoccoz, N., 1988.** L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis*, 9 : 59-67.
- Legendre, L. & Legendre, P., 1984.** *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. Masson, Paris, 335 pp.
- Legendre, P., 1987.** Constrained clustering. In "*Developments in Numerical Ecology*", Legendre, P. & Legendre, L. (Eds.), Springer Verlag, Berlin, 289-307.
- Legendre, P., 1990.** Quantitative methods and biogeographic analysis. In "*Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic*", Garbary, D. & South, G. R. (Eds.), NATO ASI Series, Vol. G 22. Springer-Verlag, Berlin, 9-34.
- Legendre, P., sous presse.** Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ? *Ecology*, sous presse.

- Legendre, P. & Fortin, M.-J., 1989.** Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80 : 107-138.
- Legendre, P. & Troussellier, M., 1988.** Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnol. Oceanogr.*, 33 : 1055-1067.
- Legendre, P. & Vaudor, A., 1991.** *Le progiciel R. Analyse multidimensionnelle, analyse spatiale.* Université de Montréal, Montréal, Canada, 140 pp.
- Leloup, E. & Jacquemart, S., 1963.** *Écologie d'une tourbière bombée (Haute-Ardenne, la Fange aux Mochettes).* Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles), 149 : 1-159.
- Levesque, C., Dubé, J. & Pilon, J.-G., 1976.** Inventaire et étude biocénotique des Coléoptères Carabidae de biotopes forestiers des Laurentides (Québec). *Le Naturaliste Canadien*, 103 : 569-582.
- Levins, R., 1968.** *Evolution in Changing Environments.* Princeton University Press, Princeton.
- Levins, R., 1970.** Extinction. In "Some Mathematical Problems in Biology. Lectures on Mathematics in the Life Science", Gertenhaber, M. (Ed.), American Mathematical Society, Providence, R.I., 77-107.
- Lindroth, C. H., 1945.** *Die Fennoskandischen Carabiden. Eine tergeographische Studie. I.* Göteborg Kungl. Vetenskap- och Vitterhets-Samhalles Handlingar, 7:709 pp.
- Lindroth, C. H., 1949.** *Die Fennoskandischen Carabiden. Vol. 3. Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhetssamhälles Handlingar, Serien B, 4 : 1-911.*
- Lindroth, C. H., 1953.** Some attempts toward experimental zoogeography. *Ecology*, 34 : 657-666.
- Lindroth, C. H., 1972.** Changes in the Fennoscandian Ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) during the twentieth century. *Annales Zoologici Fennici*, 9 : 49-64.
- Lindroth, C. H., 1974.** Coleoptera, Carabidae. *Handbooks for the Identification of British Insects* (Royal Entomological Society of London), 4 : 1-148.
- Lindroth, C. H., 1985.** The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 15 : 1-225.
- Lindroth, C. H., 1986.** The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 15 : 233-497.
- Loreau, 1990.** The significance of intra- and interspecific competition in Carabid beetles. In "The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental studies", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 31-38.
- Loreau, M., 1983.** Trophic role of carabid beetles in a forest. In "New Trends in Soil Biology", Ph. Lebrun, H. M. André, A. De Medts, C. Lebrun, Ph., André, H.M., De Medts, A., Grégoire-Wibo, C. & Wauthy, G. (Eds.), Dieu-Brichart, Louvain-la-Neuve, 281-286.
- Loreau, M., 1984.** Les niches écologiques des Carabides en milieu forestier. II. Composante trophique et organisation générale des niches. *Bulletin de la Classe des Sciences* (Académie Royale de Belgique), 70 : 480-525.
- Loreau, M., 1986.** Niche differentiation and community organization in forest carabid beetles. In "Carabid Beetles. Their Adaptations and Dynamics", den Boer, P.J., Luff, M.L., Mossakowski, D. & Weber, F. (Eds.), Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 465-487.
- Loreau, M., 1987.** Community-wide seasonal trends in the niches of forest Carabid beetles. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 : 175-185.
- Lubchenco, J., Olson, A. M., Brubaker, L. B., Carpenter, S. R., Holland, M. M., Hubbell, S. P., Levin, S. A., MacMahon, J. A., Matson, P. A., Melillo, J. M., Mooney, H. A., Peterson, C. H., Pulliam, H. R., Real, L. A., Regal, P. J. & Risser, P. G., 1991.** The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda. *Ecology*, 72 : 371-412.

- Luff, M. L., 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Öecologia (Berlin)*, 19 : 345-357.
- Luff, M. L., 1982. *Preliminary atlas of British Carabidae (Coleoptera)*. Biological Records centre, Abbots Ripton.
- Luff, M. L., Eyre, M. D. & Rushton, S. P., 1989. Classification and ordination of habitats of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in North-East England. *Journal of Biogeography*, 16 : 121-130.
- Mac Arthur, R. H. & Wilson, E. O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 203 pp.
- Mac Arthur, R. H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row, New York, 269 pp.
- Mac Queen, J. B., 1967. Some methods for classification and analysis of multivariate observations. In "Proc. Fifth Berkeley Symp. Math. Stat. Probab.", Le Cam, L. M. & Neyman, J. (Eds.), University of California Press, Berkeley, 281-297.
- Maelfait, J.-P. & Desender, K., 1990. Possibilities of short-term Carabid sampling for site assessment studies. In "The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 217-226.
- Maelfait, J.-P., Desender, K., Steenhoudt, R. & Vanhercke, L., 1980. Coexistence of carabid beetles. *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, 18 : 119-125.
- Magurran, A. E., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm, Ryde, Australia, 179 pp.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27 : 209-220.
- Massart, J., 1910. *Esquisse de la géographie botanique de la Belgique*. Rec. Inst. Bot. Léo Errera (Univ. Bruxelles), 332 pp.
- Mathieu, Ch., 1857. Coléoptères. famille I. Cicindelidées. Famille II. Carabidées. *Annales de la Société Entomologique belge*, 1 : 116-157.
- May, R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In "Ecology and Evolution of Communities", Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass., 81-120.
- May, R. M., 1989. How many species are there on Earth ? *Science*, 241 : 1441-1449.
- Mercatoris, N., 1988. *Comparaison des taxocénoses de Carabides des prairies du Nord du Grand-duché de Luxembourg et du Brabant wallon*. Mémoire de licence, Université Catholique de Louvain, 83 pp.
- Mols, P. J. M., 1979. Motivation and walking behaviour of the Carabid beetles *Pterostichus coerulescens* L. at different densities and distributions of the prey. *Miscellaneous Papers Landbouwhogeschool Wageningen*, 18 : 185-198.
- Mossakowski, D., 1970. Das Hochmoor-Oekoareal von *Agonum ericeti* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae) und die Frage der Hochmoorbindung. *Faunistisch-Oekologische Mitteilungen*, 3 : 378-392.
- Müller, J. K., 1985. Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei Carabiden (Coleoptera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 23 : 299-314.
- Müller, J. K., 1987. Period of adult emergence in Carabid beetles : an adaptation for reducing competition. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 : 409-415.
- Murdoch, W. W., 1966. Aspects of the population dynamics of some marsh Carabidae. *Journal of Animal Ecology*, 35 : 127-136.
- Nee, S., Gregory, R.D. & May, R.M., 1991. Core and satellite species : theory and artefacts. *Oikos*, 62 : 83-87.

- Nicholson, A. J., 1954.** An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2 : 9-65.
- Niemela, J., Halme, E., Pajunen, T. & Haila, Y., 1986.** Sampling spiders and carabid beetles with pitfall traps: the effect of increased sampling effort. *Annales Entomologici Fennici*, 52 : 109-111.
- Noirfalize, A., 1983.** Les landes à bruyères de Belgique. *Communication du Centre d'Écologie Forestière & Rurale, Gembloux*, 38 : 1-15.
- Novak, B., 1969.** Bodenfallen mit grosen Oeffnungsdurchmesser zur Untersuchung der Bewegungsaktivitaet von Feldcarabiden (Coleoptera, Carabidae). *Acta Universitatis Palackianae Olomouensis Facultats rerum Naturalium*, 31 : 71-86.
- Obrtel, R., 1971.** Number of pitfall traps in relation to the structure of the catch of soil surface coleoptera. *Acta Entomologica bohemoslovaca*, 68 : 300-309.
- Peet, R. K., Knox, R. G., Case, J. S. & Allen, R. B., 1988.** Putting things in order: the advantages of detrended correspondence analysis. *American Naturalist*, 131 : 924-934.
- Perruchet, C., 1983.** Significance tests for clusters : overview and comments. In "Numerical Taxonomy", Felsenstein, J. (Ed.), NATO ASI Series, Vol. G1. Springer, Berlin, 199-208.
- Petruska, F., 1969.** On the possibility of escape of the various components of the epigeic fauna of fields from the pitfall traps containing Formalin (Coleoptera). *Acta Univ. Palackianae Olomouensis Fac. Rer. Nat.*, 31 : 99-124.
- Pianka, E. R., 1970.** On *r*- and *K* Selection. *American Naturalist*, 104 : 592-597.
- Pianka, E. R., 1972.** *r*- and *K*-selection or *b*- and *d*-selection ? *American Naturalist*, 106 : 581-588.
- Pielou, 1975.** *Ecological Diversity*. Wiley & Sons, New York, 165 pp.
- Pollet, M. & Desender, K., 1985.** Adult and larval feeding ecology in *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae). *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschap Rijksuniversiteit Gent*, 50 : 591-594.
- Pollet, M. & Desender, K., 1987.** The consequence of different life histories in ground beetles for their feeding ecology and impact on other pasture arthropods. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschap Rijksuniversiteit Gent*, 52 : 179-190.
- Pollet, M. & Desender, K., 1987.** Feeding ecology of grassland-inhabiting Carabid beetles (Carabidae, Coleoptera) in relation to the availability of some prey groups. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22 : 223-246.
- Preston, F. W., 1962a.** The canonical distribution of commonness and rarity : Part 1. *Ecology*, 43 : 185-215.
- Preston, F. W., 1962b.** The canonical distribution of commonness and rarity : Part 2. *Ecology*, 43 : 410-432.
- Preudhomme de Borre, A., 1886.** Liste des trois cents quarante espèces de Coléoptères carnassiers actuellement authentiquement capturées en Belgique avec le tableau synoptique de leur distribution dans le pays. *Annales de la Société Entomologique belge*, 30 : 1-18.
- Quezel, P. & Verdier, P., 1953.** Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux? Quelques associations ripicoles de carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux. *Vegetation acta geobotanica*, 6 : 165-181.
- Rasmont, P., 1988.** *Monographie écologique et zoogéographique des Bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae)*. Dissertation doctorale, Faculté des Sciences Agronomiques de l'État, Gembloux, 309 pp.
- Rasmont, P. & Mersch, Ph., 1988.** Première estimation de la dérive faunique chez les Bourdons de la Belgique (Hymenoptera : Apidae). *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, 118 : 141-147.

-
- Refseth, D., 1980.** Ecological analyses of Carabid communities - Potential use in biological classification for nature conservation. *Biological Conservation*, 17 : 131-141.
- Ricklefs, R.E., 1987.** Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science*, 235 : 167-171.
- Root, T., 1988.** Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15 : 489-505.
- Roughgarden, J. & Diamond, C., 1986.** Overview : The role of species interactions in community ecology. In "*Community Ecology*", Diamond, J. & Case, T. J. (Eds.), Harper & Row, New York, 333-343.
- Roughgarden, J., Gaines, S.D. & Pacala, S.W., 1987.** Supply side ecology : the role of physical transport processes. In "*Organization of Community. Past and Present*", Gee, J.H.R. & Giller, P.S. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 519-542.
- Rushton, S.P., Eyre, M.D. & Luff, M.L., 1990.** The effect of management on the occurrence of some Carabid species in grassland. In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 209-216.
- Schj tzt-Christensen, B., 1965.** *Biology and Population Studies of Carabidae of the Corynephorum*. Naturhistorisk Museum, Aarhus, Denmark, 172 pp.
- Schoener, T. W., 1970.** Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51 : 408-418.
- Schoener, T. W., 1983.** Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms : a review of the data. *Oikos*, 41 : 372-377.
- Schoener, T. W., 1986.** Patterns in terrestrial vertebrate versus arthropod communities : Do systematic differences in regularity exist ? In "*Community Ecology*", Diamond, J. & Case, T. J. (Eds.), Harper & Row, New York, 556-586.
- Schoener, T. W., 1987.** The geographical distribution of rarity. *Ecologia (Berlin)*, 74 : 161-173.
- Schumacker, R., Magis, N., Ros, G. & Pfeiffer, W., 1980.** *La vall e de la Holzwarche*. R serves Naturelles et Ornithologiques de Belgique, Bruxelles, 6 pp.
- Shaffer, M. L., 1981.** Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31 : 131-134.
- Simberloff, D., 1978.** Use of rarefaction and related methods in ecology. In "*Biological Data in Water Pollution Assessment : Quantitative and Statistical Analyses*", Dickson K.L., Cairns, J. & Livingston, R. J. (Eds.), American Society for Testing and Materials STP 652, Philadelphia, 150-165.
- Simberloff, D., 1979.** Rarefaction as a distribution-free method of expressing and estimating diversity. In "*Ecological Diversity in Theory and Practice*", Grassle, J.F., Patil, G.P., Smith, W. & Taillie, C. (Eds.), International Cooperative Publishing House, Fairland, 159-176.
- Simberloff, D., 1982.** Succession of paradigms in ecology : essentialism to materialism and probabilism. In "*Conceptual Issues in Ecology*", Saarinen, E. (Ed.), Reidel Publishing Company, Dordrecht, 63-100.
- Simberloff, D., 1984.** Properties of coexisting bird species in two archipelagos. In "*Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*", Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (Eds.), Princeton University Press, Princeton, 234-253.
- Smouse, P. E., Long, J. C. & Sokal, R. R., 1986.** Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 35 : 627-632.
- Sneath, P.H.A., 1966.** A comparison of different clustering methods as applied to randomly-spaced points. *Classification Soc. Bull.*, 1 : 2-18.
- Southwood, T. R. E., 1963.** *Ecological Methods*. Methuen, London, 524 pp.

- Stein, W., 1965.** Die Zusammensetzung der Carabidenfauna einer Wiese mit stark wechselnden Feuchtigkeitsverhaeltnissen. *Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere*, 55 : 83-99.
- Strong, D. R., Szyska, L., A. & Simberloff, D., S., 1979.** Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33 : 897-913.
- Stroot, Ph. & Depiereux, E., 1989.** Proposition d'une méthodologie pour établir des "Listes Rouges" d'Invertébrés menacés. *Biological Conservation*, 48 : 163-179.
- Sugihara, G., 1980.** Minimal community structure : an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist*, 116 : 770-787.
- Swan, J. M. A., 1970.** An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. *Ecology*, 51 : 89-102.
- Szalay, F. S. & Bock, W. J., 1991.** Evolutionary theory and systematics : relationships between process and patterns. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 29 : 1-39.
- Taylor, L.R., 1978.** Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. In "*Diversity of Insect Faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society*", Mound, L.A. & Warloff, N. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1-18.
- ter Braak, C.J.F., 1985.** Correspondence analysis of incidence and abundance data : properties in terms of unimodal response model. *Biometrics*, 41 : 859-874.
- ter Braak, C.J.F., 1986.** Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 : 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F., 1988.** *CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondance analysis, principal components and redundancy analysis (version 2.1) - Updated in 1990 (version 3.1)*. Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries, Wageningen, 95 + 35 pp.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C., 1988.** A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18 : 271-317.
- Terrel-Nield, C.E., 1990.** Distribution of leg-color morphs of *Pterostichus madidus* in relation to climate. In "*The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*", Stork, N. E. (Ed.), Intercept, Andover, 39-51.
- Thiele, H.-U., 1977.** *Carabid Beetles in their Environments*. Springer-Verlag, Berlin, 369 pp.
- Thill, A., 1964.** La flore et la végétation du Parc National de Lesse et Lomme. *Ardenne & Gaume, monographies (Bruxelles)*, 5 : 1-51 pp.
- Tiberghien, G. & Boeuf, G., 1984.** Carabes de Bretagne. *Penn ar Bed*, 14 : 179-189.
- Tischler, W., 1955.** Influence of soil types on the epigeic fauna of agricultural land. In "*Soil Zoology*", Kevan, D. K. McE. (Ed.), Butterworths Scientific Publishers, London, 125-137.
- Tournay, R., 1968.** Les territoires géobotaniques de la Belgique. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 38 : 277-294.
- Tretzel, E., 1955.** Technik und Bedeutung des Fallenfanges für oekologische Untersuchungen. *Zoologischer Anzeiger*, 155 : 276-287.
- Turin, H. & den Boer, P. J., 1988.** Changes in the distribution of Carabid beetles in the Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of Carabid species with different powers of dispersal. *Biological Conservation*, 44 : 179-200.

- Turin, H., Haeck, J. & Hengeveld, R., 1977.** *Atlas of the Carabid Beetles of The Netherlands*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Verhandelingen Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks, deel 68, North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 228 pp.
- Ugland, K.I. & Gray, J.S., 1982.** Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos*, 39 : 171-178.
- Usher, M. B. & Gardner, S. M., 1988.** Animal communities in the uplands : how is naturalness influenced by management. In "*Ecological Change in the Uplands*", Usher, M. B. & Thompson, D. B. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 75-97.
- Van Cotthem, W., 1971.** Nieuwe zienswijzen over de fytogeografische positie van de Hoge Ardennen. *Biologisch Jaarboek*, 39 : 122-144.
- Van Dijk, Th. S., 1979.** Reproduction of old and young females in two beetles and the relationship between the number of eggs in the ovaries and the number of eggs laid. *Miscellaneous Papers Landbouwhogeschool Wageningen*, 18 : 167-183.
- van Swaay, C.A.M., 1990.** An assessment of the changes in butterfly abundance in The Netherlands during the 20th Century. *Biological Conservation*, 52 : 287-302.
- Vanden Berghen, C., 1951.** Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes en Belgique. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, 84 : 157-226.
- Vanden Berghen, C., 1952.** Contribution à l'étude des bas-marais de Belgique. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 22 : 1-64.
- Volle, M., 1985.** *Analyse de données*. Economica, Paris, 324 pp.
- Walker, P. A., 1990.** Modelling wildlife distributions using a geographic information system : kangaroos in relation to climate. *Journal of Biogeography*, 17 : 279-289.
- Wartenberg, D., Ferson, S. & Rohlf, F. J., 1987.** Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *American Naturalist*, 129 : 434-448.
- Webb, N. R. & Hopkins, P. J., 1984.** Invertebrate diversity on fragmented *Calluna* heathland. *Journal of Applied Ecology*, 21 : 921-933.
- Webb, N. R., 1985.** Habitat islands or habitat mosaic ? A case study of heathlands in Southern England. In "*Inselökologie-Anwendung in der Planung des ländlichen Raums*", Zielonkowski, W. & Mader, H.-J. (Eds.), Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen/Salzach, 62-69.
- Whittaker, R.H., 1960.** Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30 : 279-338.
- Whittaker, R. H., 1967.** Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 49 : 207-264.
- Whittaker, R. H., 1972.** Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251.
- Whittaker, R. H., 1975.** *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Wiens, J.A., 1976.** Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7 : 81-120.
- Wiens, J. A., 1984.** On understanding a non-equilibrium world : myth and reality in community patterns and process. In "*Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*", Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (Eds.), Princeton University Press, Princeton, 439-457.
- Wiens, J. A., 1986.** Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. In "*Community Ecology*", Diamond, J. & Case, T. J. (Eds.), Harper & Row, New York, 154-172.

-
- Wiens, J. A., 1989.** *The Ecology of Bird Communities. Vol 1. Foundations and Patterns.* Cambridge University Press, Cambridge, 539 pp.
- Wiens, J. A., Addicott, J. F., Case, T. J. & Diamond, J., 1986.** Overview : The importance of spatial and temporal scale in ecological research. In "*Community Ecology*", Diamond, J. & Case, T. J. (Eds.), Harper & Row, New York, 145-153.
- Wiley, E. O., 1988.** Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19 : 513-542.
- Williams, C.B., 1964.** *Patterns in the Balance of Nature and Elated Problems in Quantitative Ecology.* Academic Press, London.
- Williamson, M. H., 1978.** The ordination of incidence data. *Journal of Animal Ecology*, 66 : 911-920.
- Wilson, J. B., 1991.** A comparison of biogeographic models : migration, vicariance and panbiogeography. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1 : 84-87.
- Wilson, M.V. & Shmida, A., 1984.** Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72 : 1055-1064.
- Wright, S. J. & Hubbell, S. P., 1983.** Stochastic extinction and reserve size : a focal species approach. *Oikos*, 41 : 466-476.
- Yoccoz, N., 1991.** Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 72 : 106-110.

Université Catholique de Louvain
Faculté des Sciences
Département de Biologie
Unité d'Écologie et de Biogéographie

Biogéographie et Écologie des Communautés de Carabidae en Wallonie

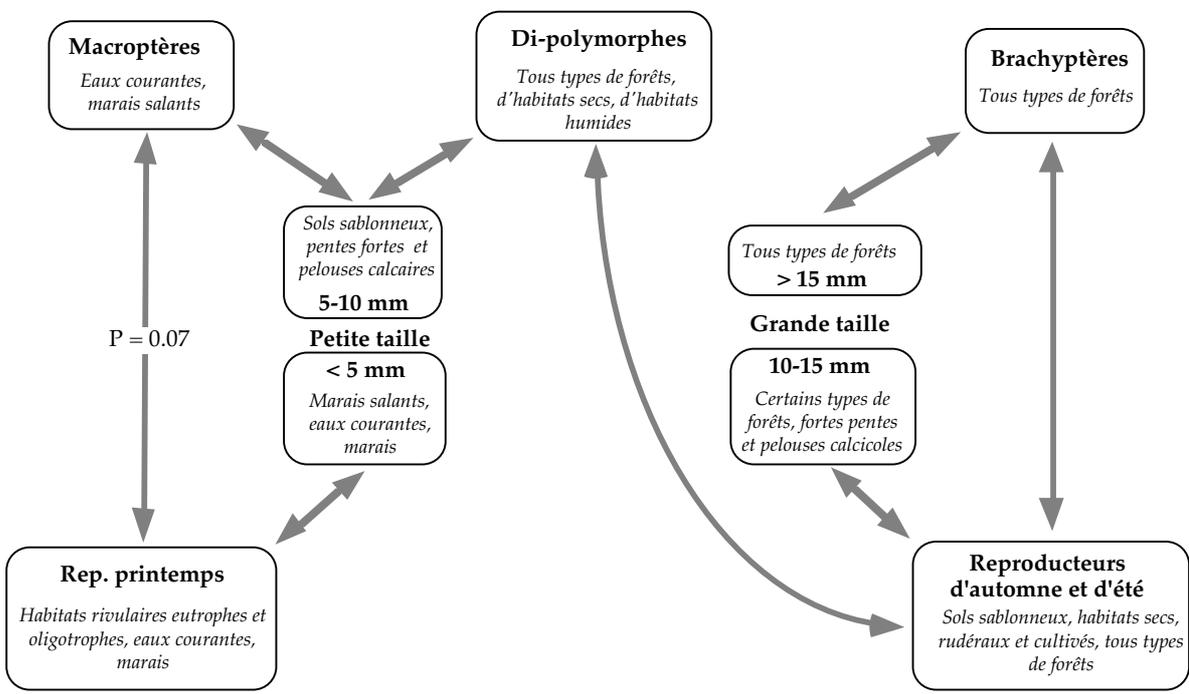
Volume 2 : Figures & Annexe

Dissertation présentée pour
l'obtention du grade de Docteur en
Sciences par
Marc Dufrière

Louvain-la-Neuve
1992

Figures – Introduction

Pouvoir de dispersion

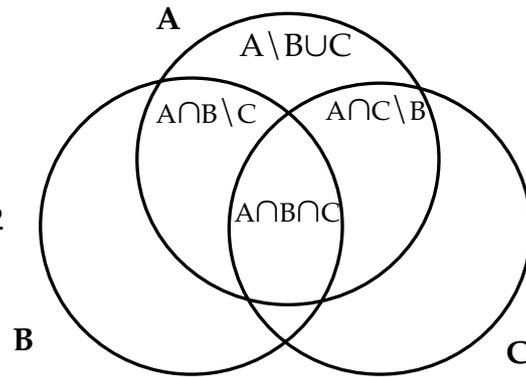


Ouverture de l'habitat - instabilité - humidité

Figure 1. Relations significatives ($p \leq 0.05$) établies par des tests de χ^2 entre le pouvoir de dispersion, la taille et le type de cycles de reproduction. De plus, chaque expression des traits d'histoire naturelle est associée aux catégories d'habitats où elle est la plus fréquemment observée (test de χ^2 partiels, LEGENDRE & LEGENDRE, 1984).

Décomposition de la variance d'un fichier espèces-sites

A = fichier espèces-sites
 B = fichier var. écologiques 1
 C = fichier var. écologiques 2



$$\text{Variance de A} = A \setminus B \cup C + A \cap B \setminus C + A \cap C \setminus B + A \cap B \cap C$$

Deux lancements de CANOCO sont nécessaires pour décomposer la variance,

- 1** : Fichier espèces = A, covariables = B, var. environnementales = C.
- 2** : Fichier espèces = A, covariables = C, var. environnementales = B.

Elles produisent :

- la **variance de A** (**1** & **2** : \sum of eigenvalues),
- **A \setminus B** (**1** : \sum of unconstrained eigenvalues (after fitting covariables)),
- **A \cap C \setminus B** (**1** : \sum of canonical eigenvalues (after fitting covariables)),
- **A \setminus C** (**2** : \sum of unconstrained eigenvalues (after fitting covariables)),
- **A \cap B \setminus C** (**2** : \sum of canonical eigenvalues (after fitting covariables)),

On obtient par calcul les termes manquants :

- **A \setminus B \cup C** = **A \setminus B** - **A \cap C \setminus B** ou **A \setminus C** - **A \cap B \setminus C**
- **A \cap B \cap C** = **A** - **A \setminus B** - **A \cap B \setminus C** ou **A** - **A \setminus C** - **A \cap C \setminus B**

Figure 2. Illustration de la décomposition de la variance d'un fichier espèces-sites à partir des résultats produits par CANOCO. Les locutions en anglais sont destinées à faciliter la recherche des résultats sur les listes produites par le logiciel.

Figures – Partie 1

Date de la dernière gelée

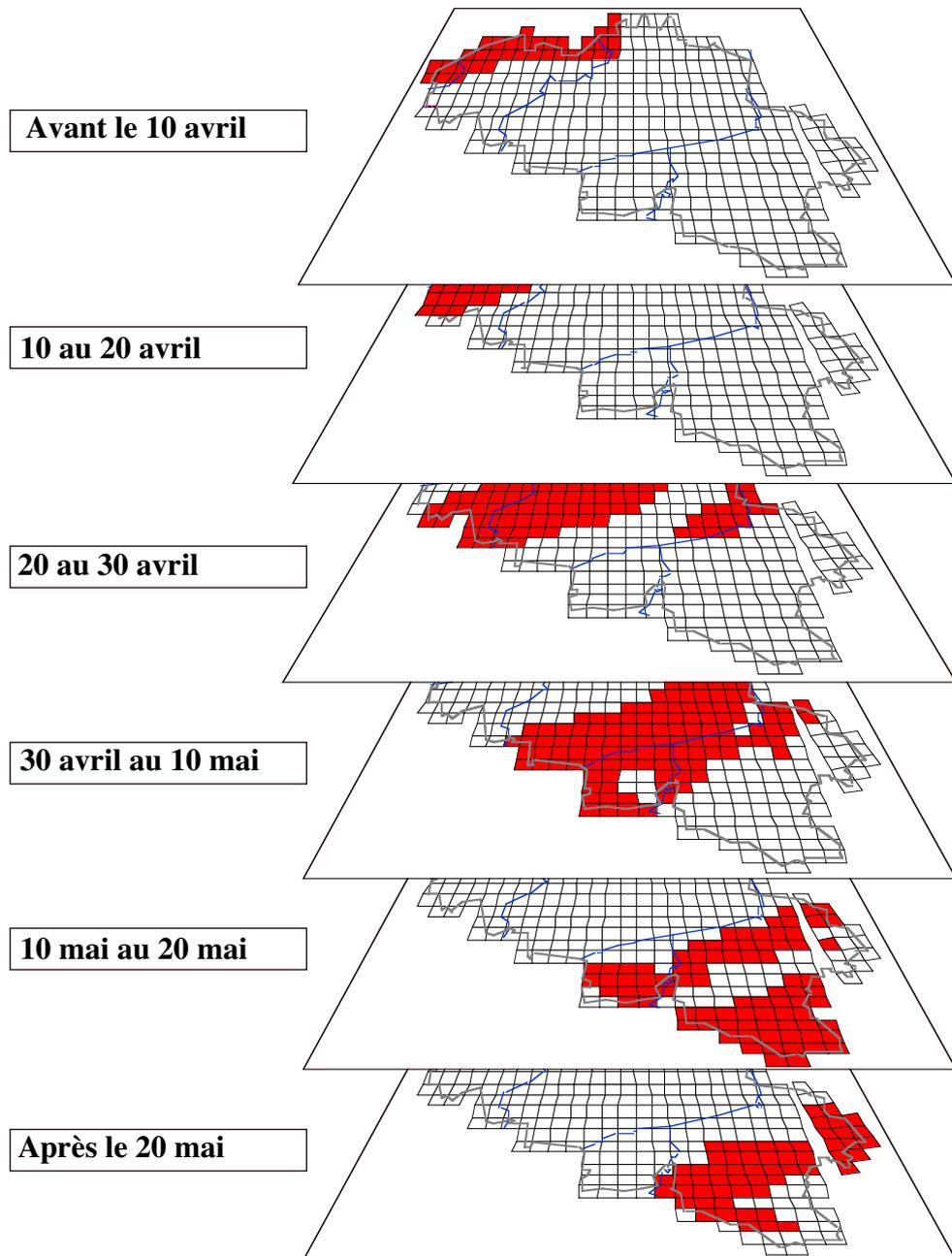


Fig. I.1. Échantillon des données encodées à partir des documents cartographiques. Chaque classe est encodée en absence/présence.

Coordonnées des carrés U.T.M.

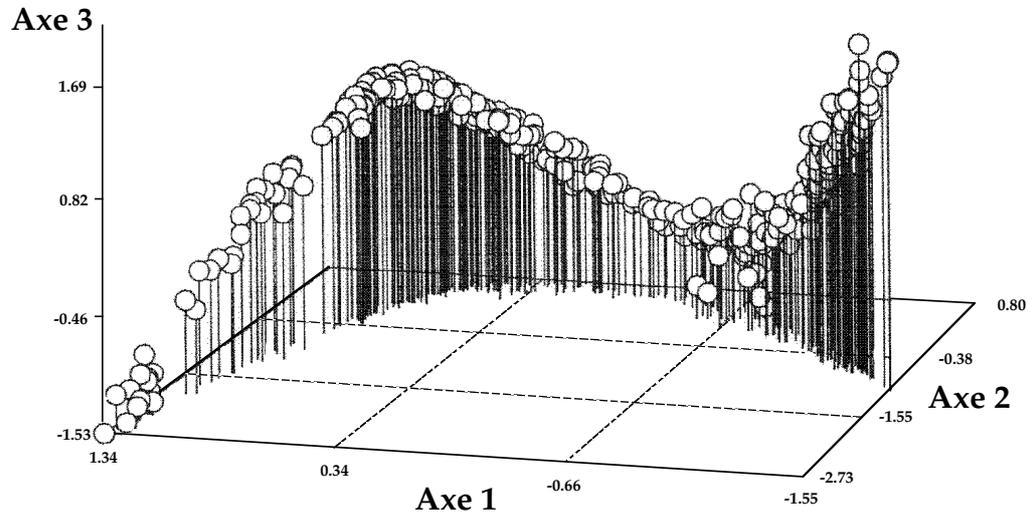


Fig. I.2. Représentation tridimensionnelle des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances pour les OGU.

Coordonnées des variables écologiques

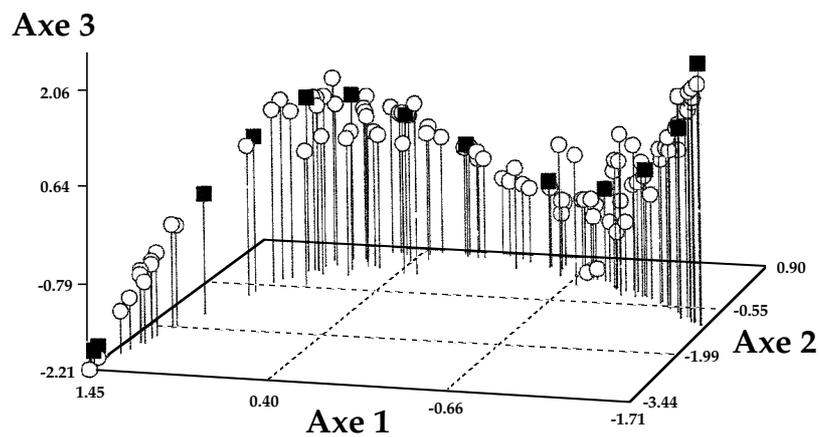


Fig. I.3. Représentation tridimensionnelle des trois premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances pour les variables écologiques potentielles. Les classes d'altitude sont représentées par des carrés noirs.

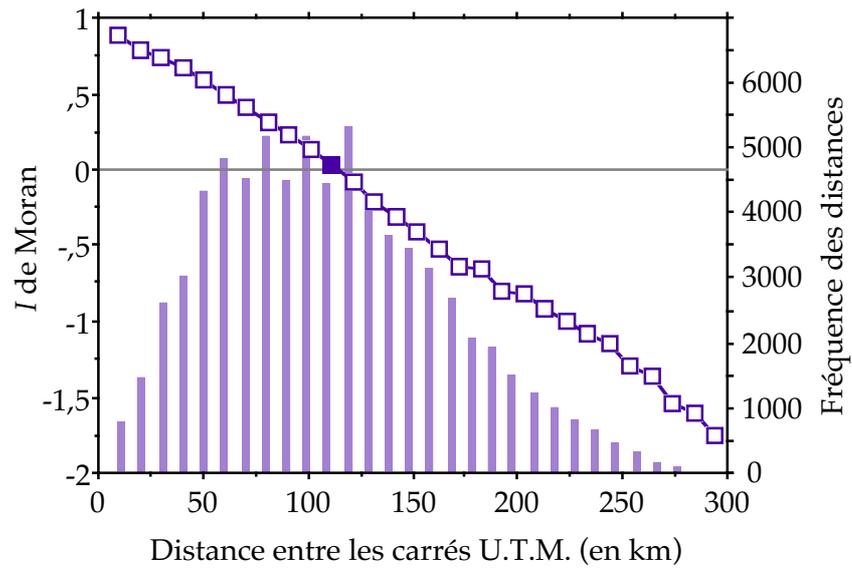


Fig. I.4. Autocorrélation spatiale (*I* de MORAN) de l'altitude moyenne. Les carrés vides représentent les valeurs statistiquement significatives ($P \leq 0.05$).

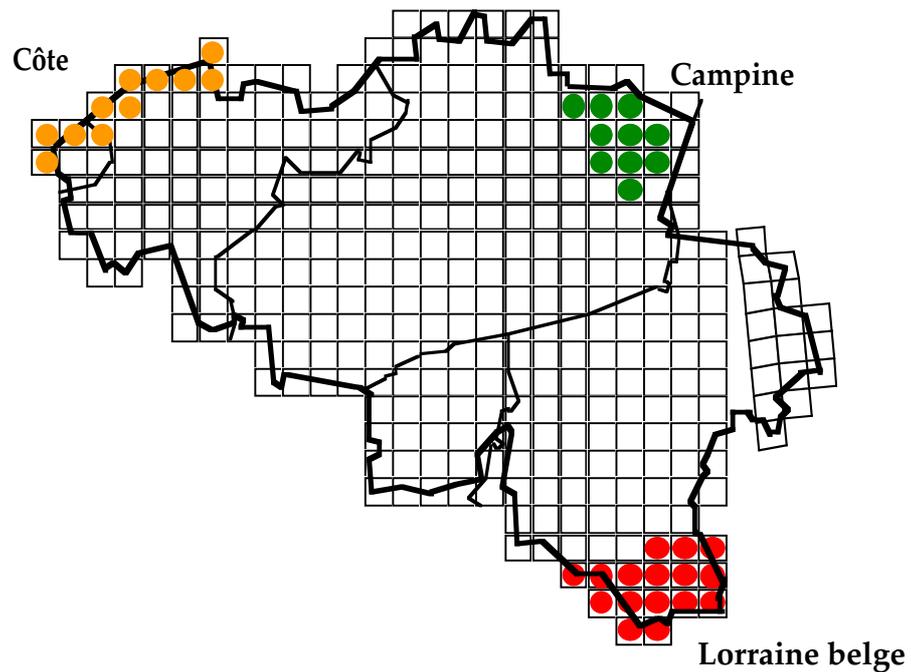


Fig. I.5. Localisation des OGU isolés sur le deuxième (cercles noirs), le troisième (cercles gris) et le quatrième axe (cercles blancs) de l'analyse factorielle redressée des correspondances.

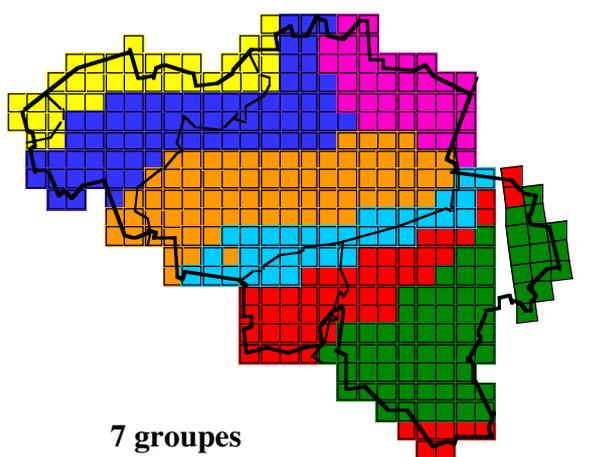
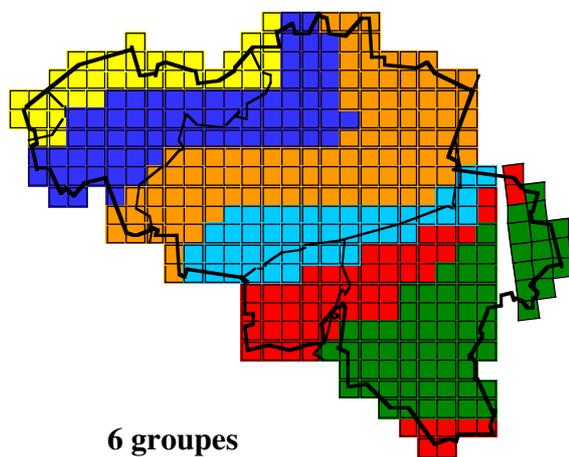
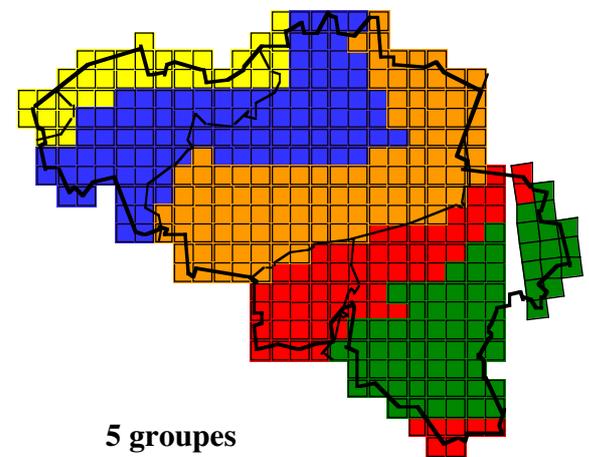
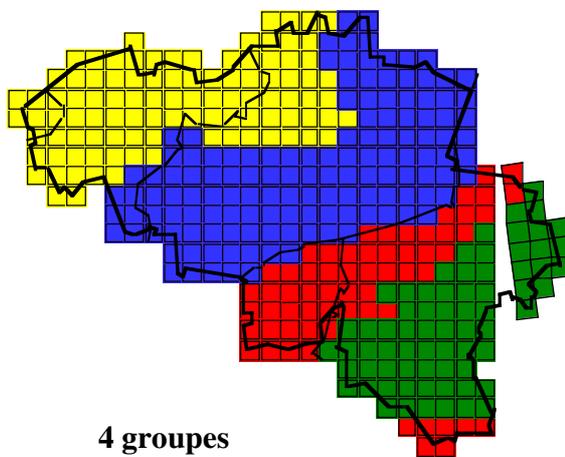
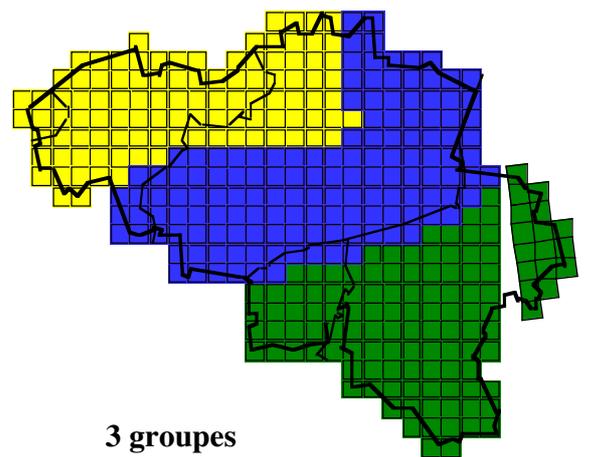
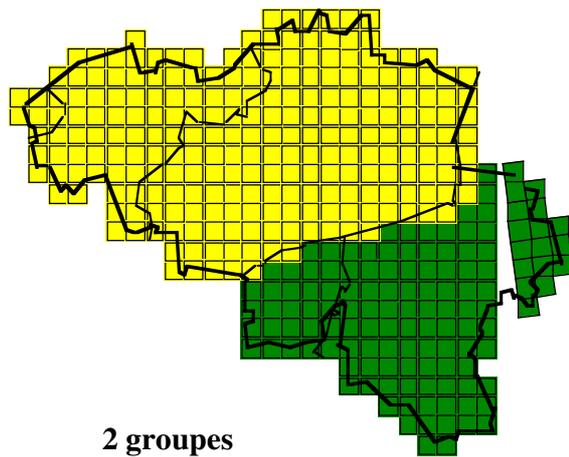


Fig. I.6.a. Cartographie des groupes d'OGU produits par la méthode k -means. Chaque groupe est représentée dans une trame différente.

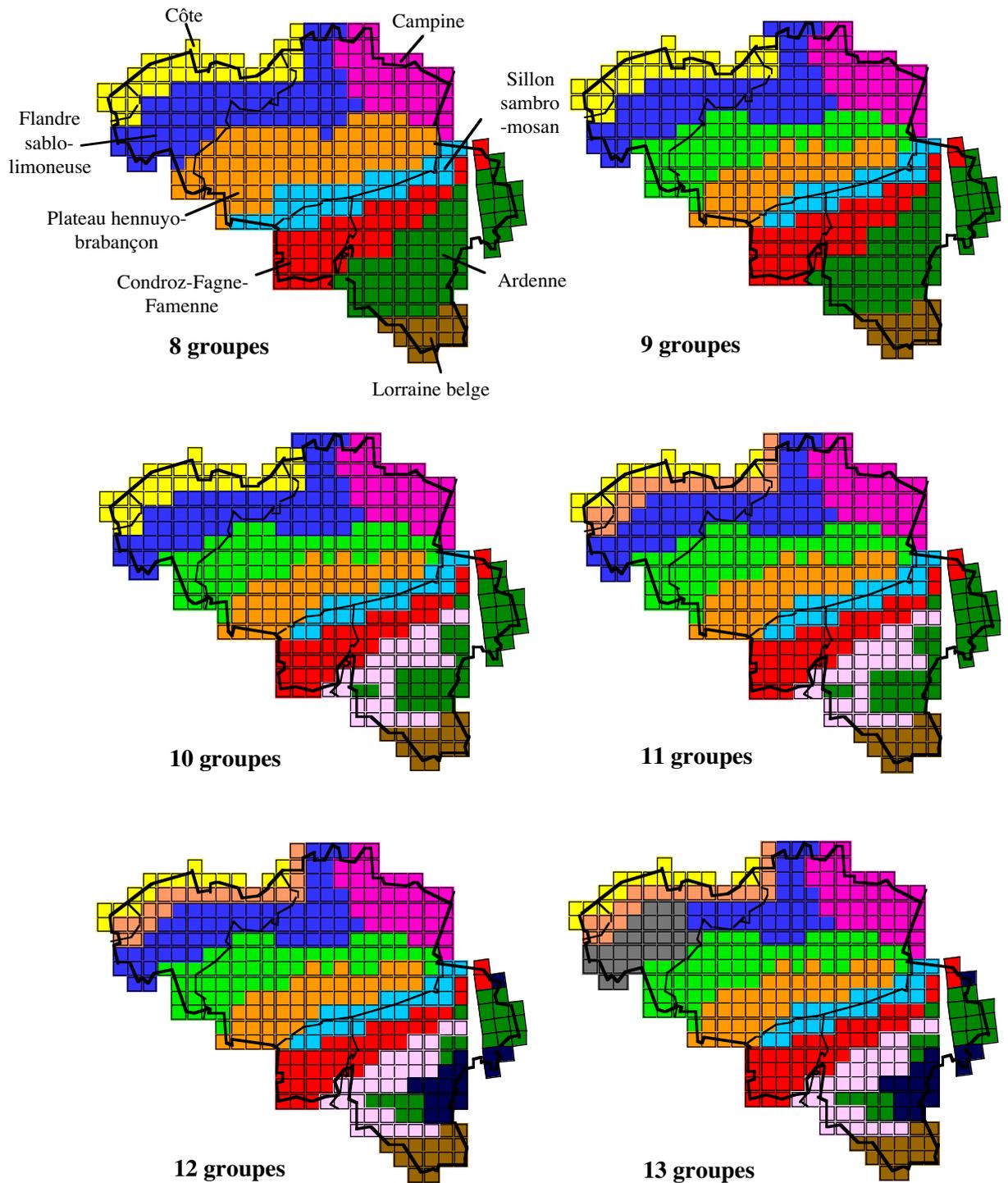
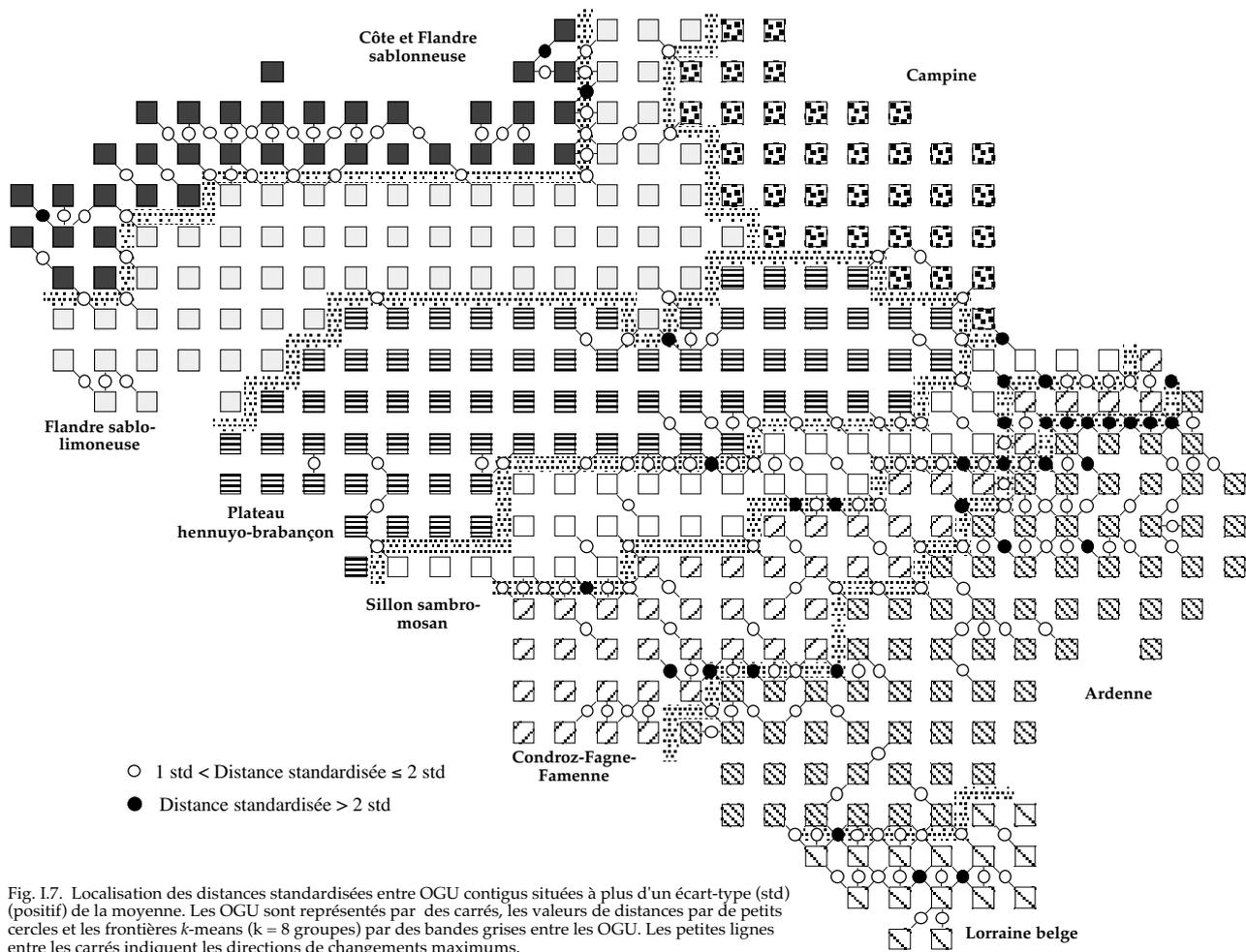


Fig. I.6.b. Cartographie des groupes d'OGU produits par la méthode k -means. Chaque groupe est représentée dans une trame différente.



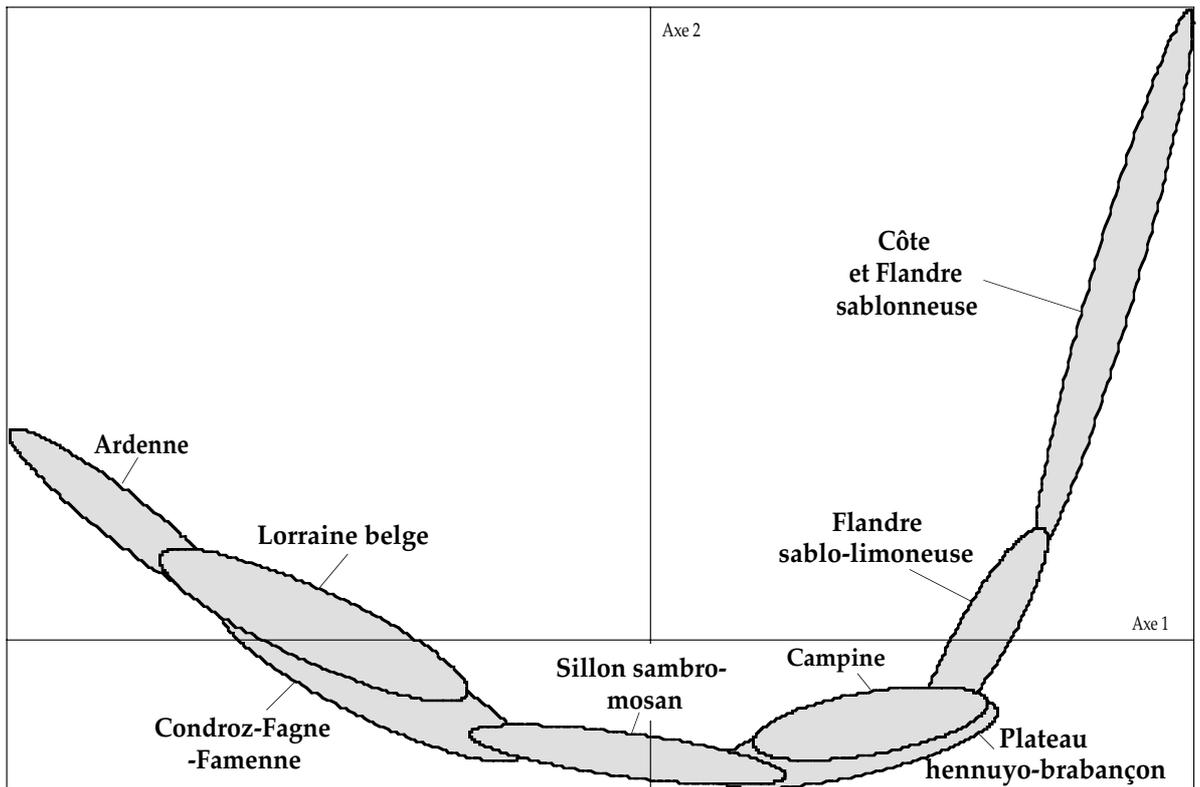


Fig. I.8. Représentation des groupes d'OGU obtenus avec la méthode *k*-means pour *k* = 8 sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances. Les groupes sont présentés sous la forme d'ellipses de probabilité à 80%.

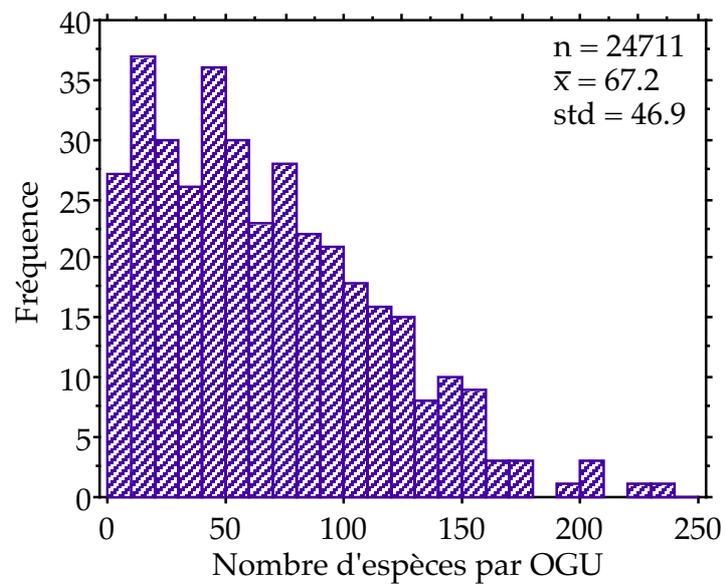
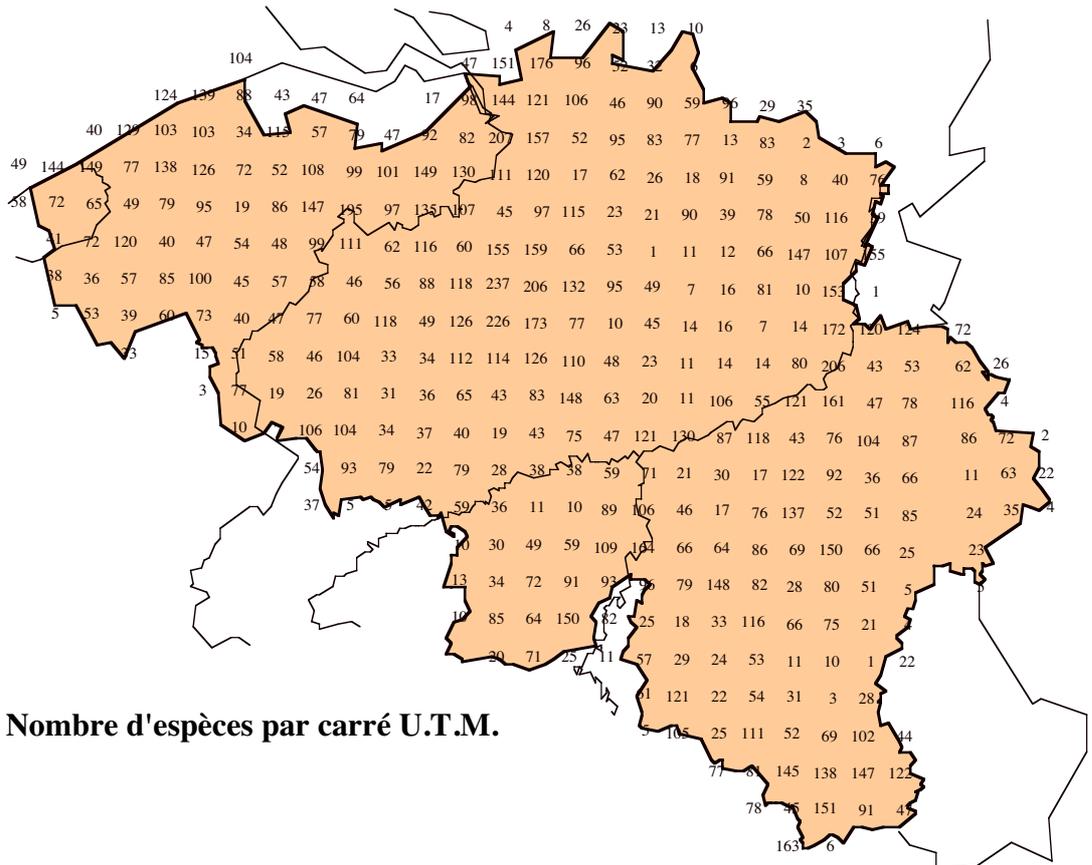


Fig.I.9. Distribution de fréquence du nombre d'espèces de Carabides par OGU.



Nombre d'espèces par carré U.T.M.

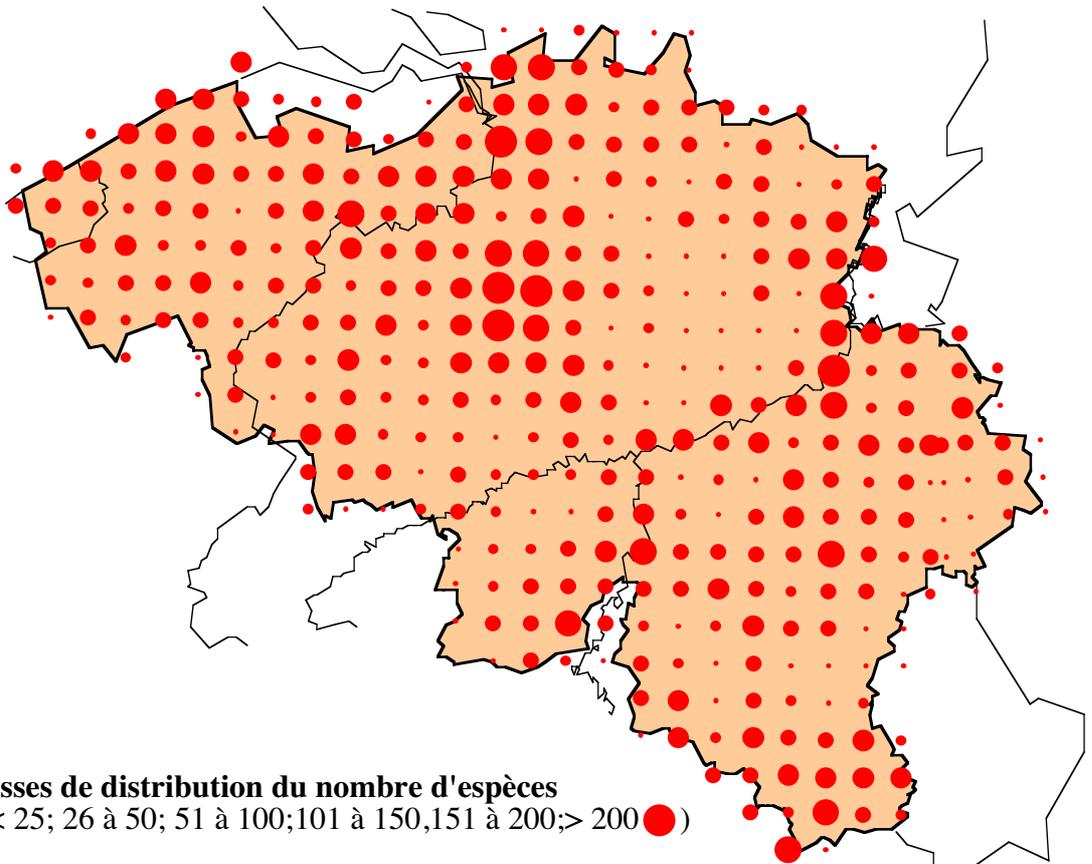


Fig.I.10. Cartographie du nombre d'espèces de Carabides par carré U.T.M.

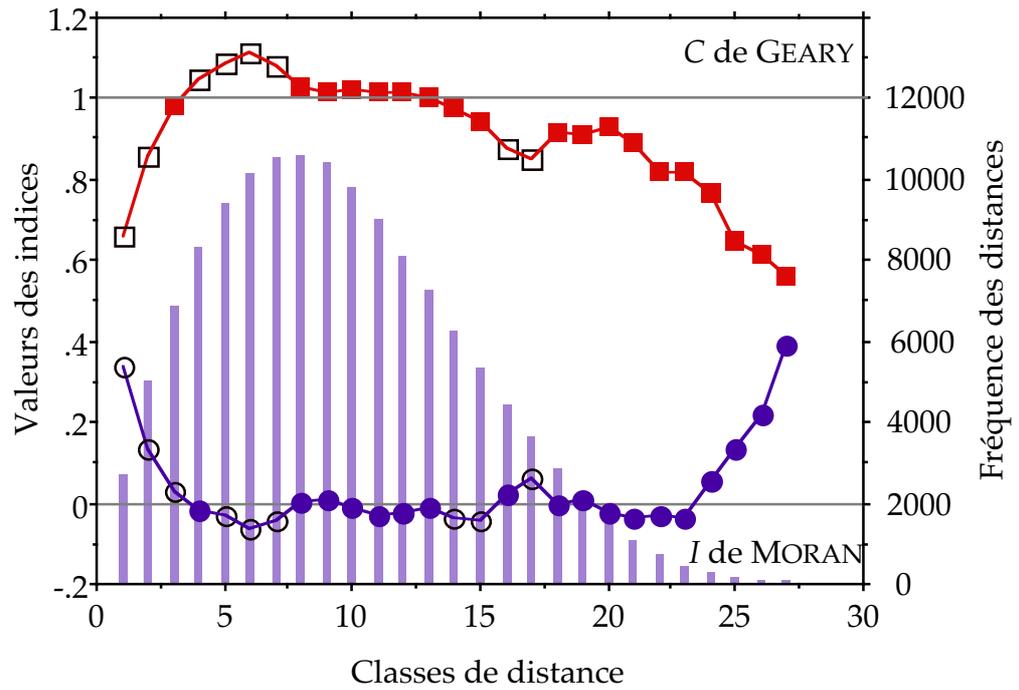


Fig.I.11. Evolution de l'autocorrélation spatiale du nombre d'espèces de Carabides par OGU, mesurée par les indices de GEARY et MORAN, en fonction des classes de distance entre OGU. Les carrés et les cercles vides représentent les valeurs statistiquement significatives ($P \leq 0.05$). La distribution de fréquence des distances dans chaque classe est en arrière fond (ordonnée de droite).

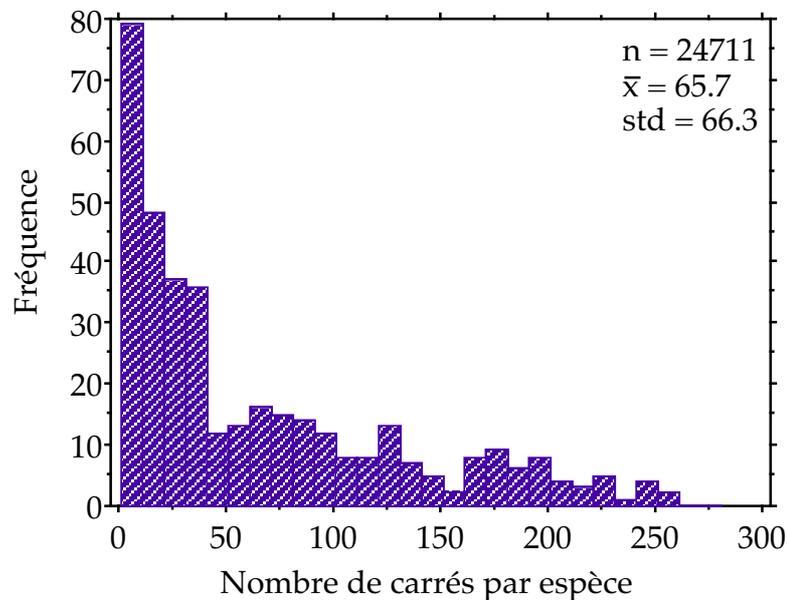


Fig.I.12. Distribution de fréquence des nombres de carrés U.T.M. par espèce.

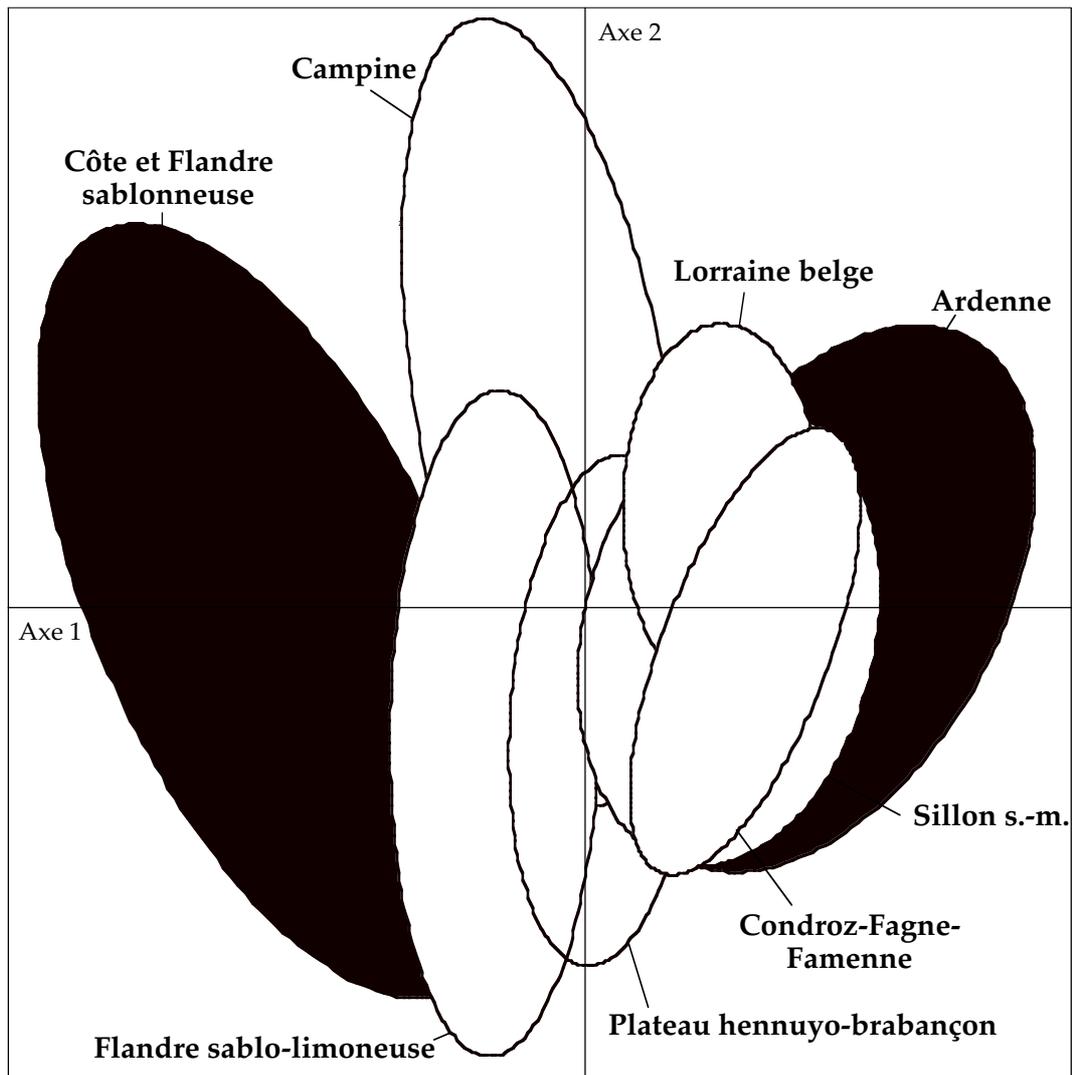


Fig.I.13. Représentation des groupes d'OGU établis à partir des facteurs écologiques potentiels dans le plan des deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances réalisées sur le fichier de distribution des Carabides.

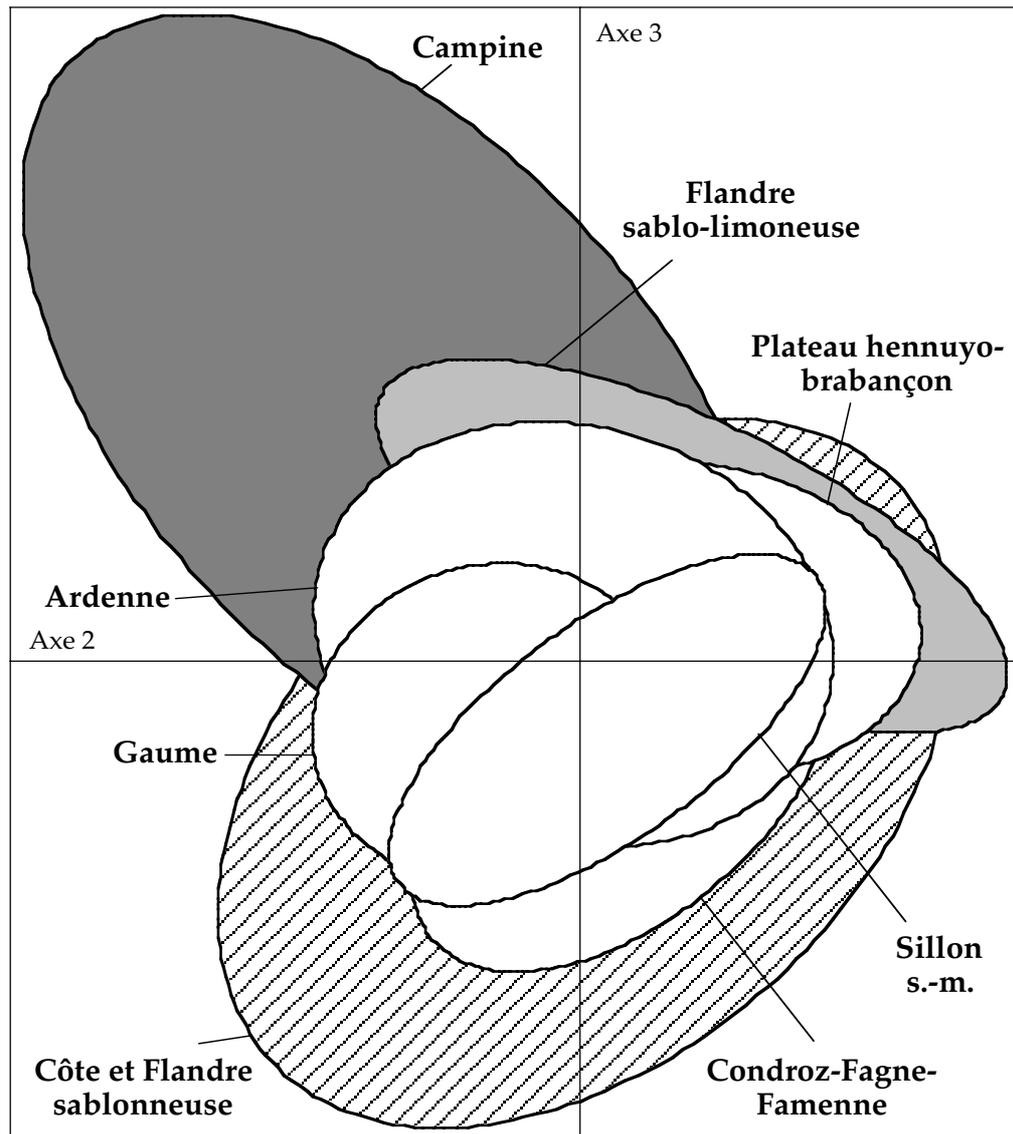


Fig.I.14. Représentation des groupes d'OGU établis à partir des facteurs écologiques potentiels dans le plan des axes 2 et 3 de l'analyse factorielle des correspondances réalisées sur le fichier de distribution des Carabides.

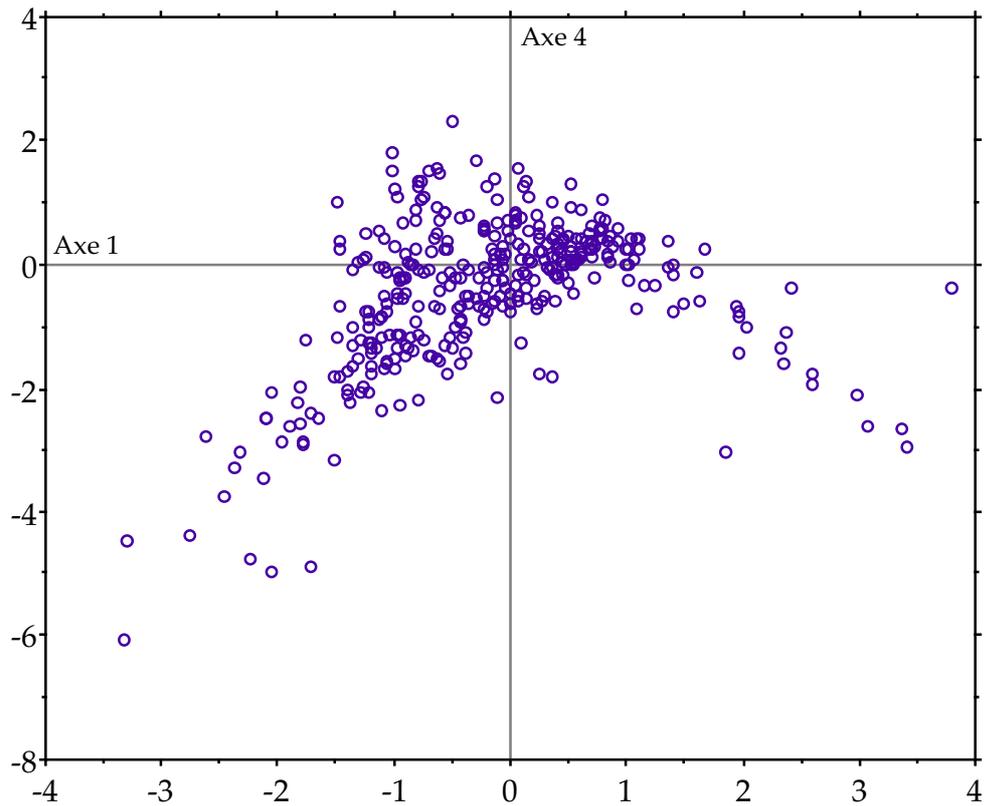


Fig.I.15. Représentation des OGU dans le plan des axes 1 et 4 de l'analyse factorielle des correspondances montrant l'effet d'arche. Deux OGU aux coordonnées extrêmes sur l'axe 4 (FS77 : 7.22 et FS93 : 11.55) ne sont pas représentés. Ils sont respectivement caractérisés par deux espèces et une espèce rares, ce qui explique leur position très excentrique.

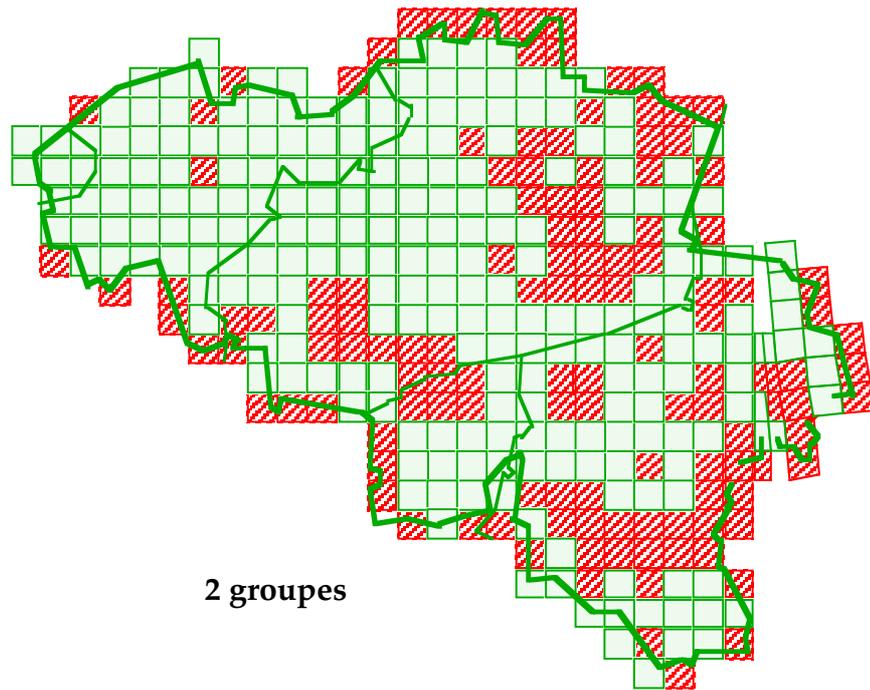


Fig.I.16. Résultats de la partition des OGU sur base de la distribution des Carabides par la méthode k -means pour $k = 2$ groupes. Le groupement est effectué sur les coordonnées des OGU dans les 20 premiers axes d'une analyse en coordonnées principales réalisée sur une matrice de similarité utilisant l'indice de JACCARD.

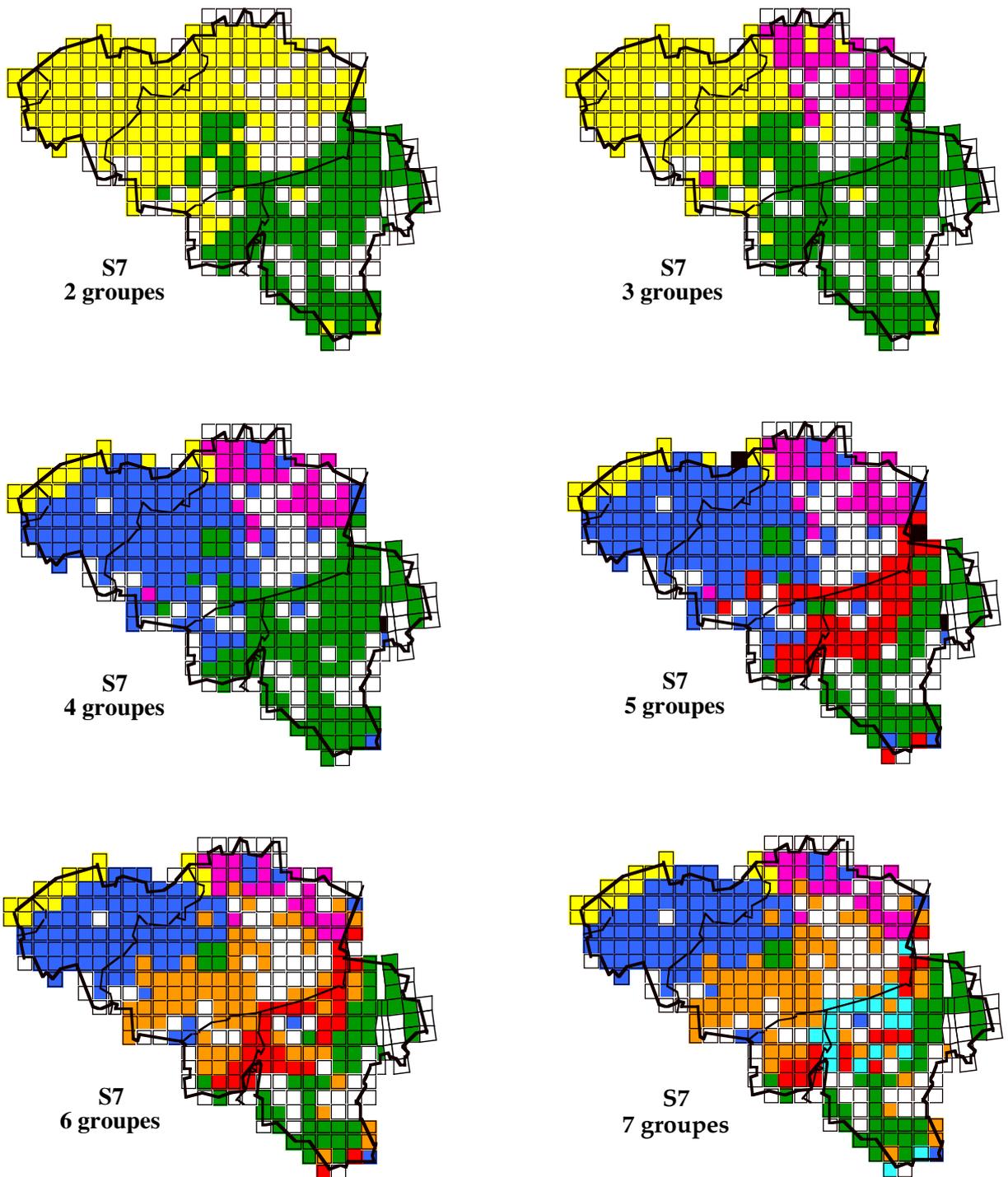


Fig.I.17. Résultats de la partition des OGU sur base de la distribution des Carabides par la méthode k -means. Le groupement est effectué sur les coordonnées des OGU dans les 20 premiers axes sauf le premier d'une analyse en coordonnées principales réalisée sur une matrice de similarité utilisant l'indice de JACCARD (S7).

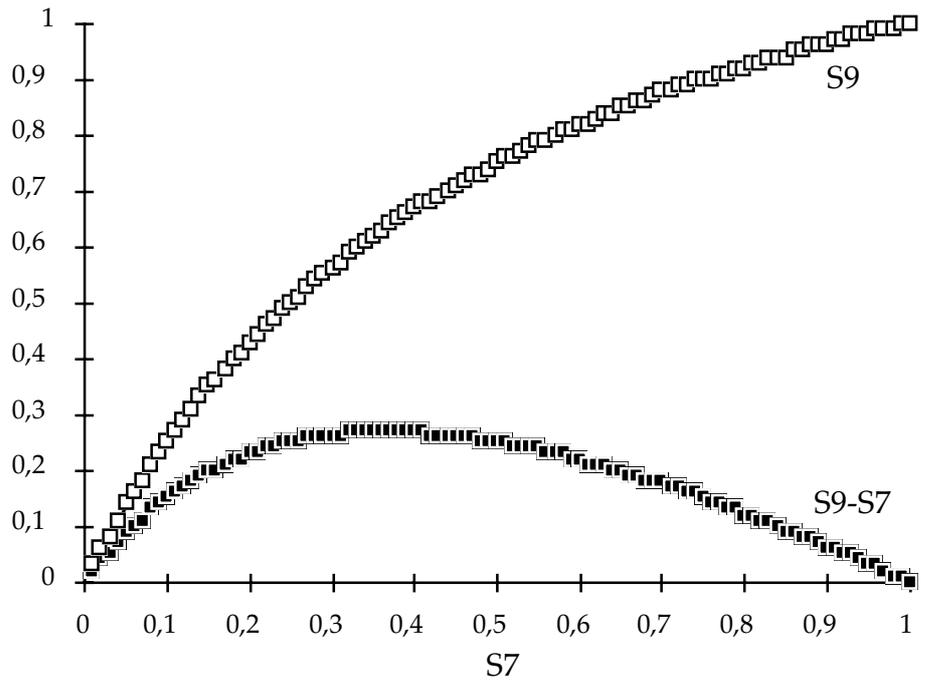


Fig.I.18. Relation entre l'indice de JACCARD (S7) et la variante de l'indice de SØRENSEN (S9). La courbe inférieure révèle l'amplitude des différences entre S9 et S7.

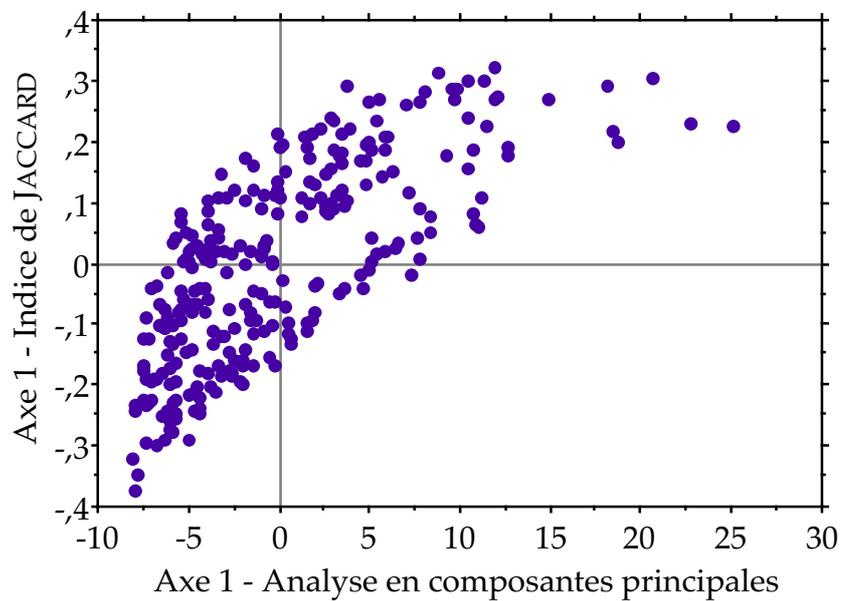


Fig.I.19. Représentation de la corrélation entre les coordonnées des OGU sur les premiers axes de l'analyse en coordonnées principales (indice de JACCARD) et de l'analyse en composantes principales.

Sans contraintes de contiguïté spatiale

Avec contraintes de contiguïté spatiale

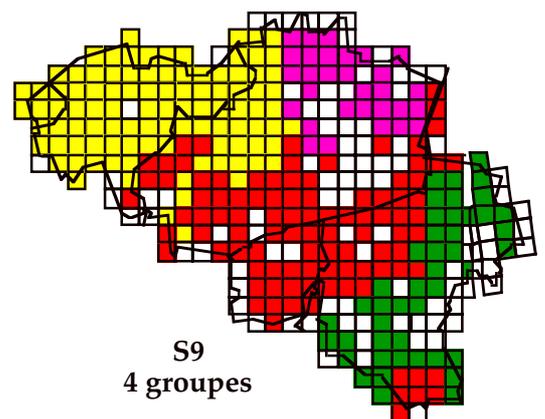
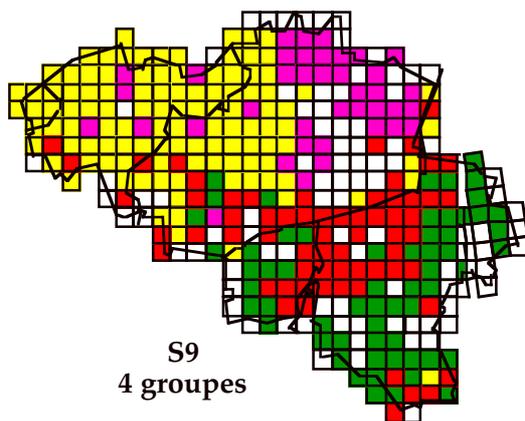
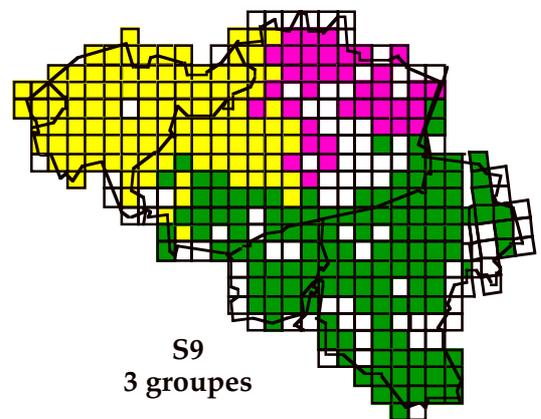
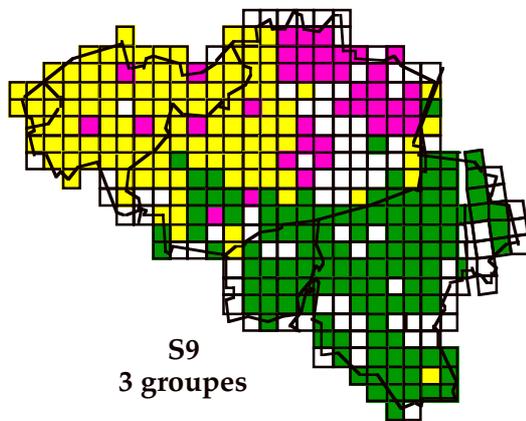
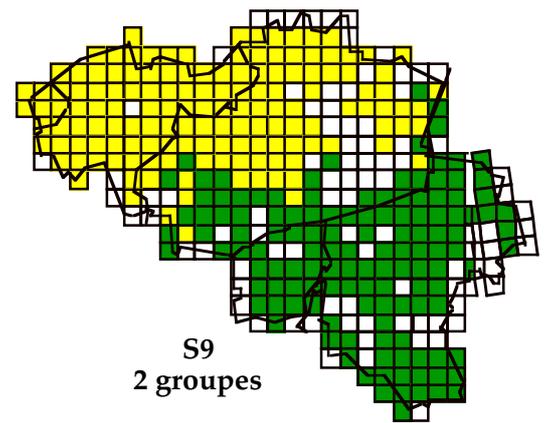
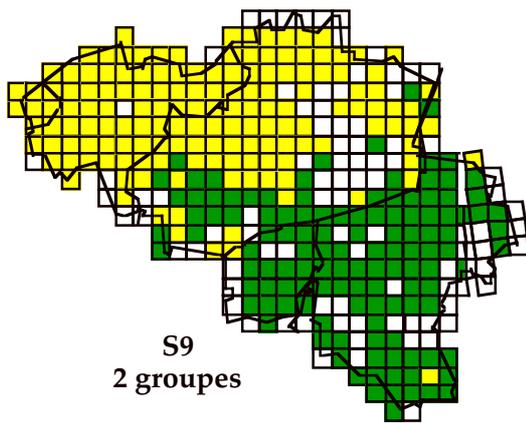
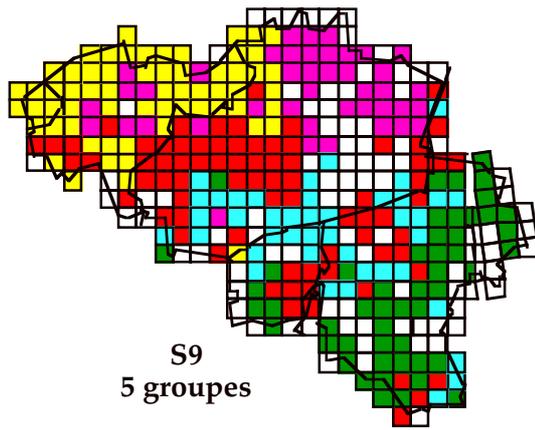


Fig. I.20.a Résultats de la partition des OGU sur base de la distribution des Carabides par la méthode k -means. Le groupement est effectué sur les coordonnées des OGU dans les 20 premiers axes sauf le second d'une analyse en coordonnées principales réalisée sur une matrice de similarité utilisant l'indice de SØRENSEN (S9).

Sans contraintes de contiguïté spatiale



Avec contraintes de contiguïté spatiale

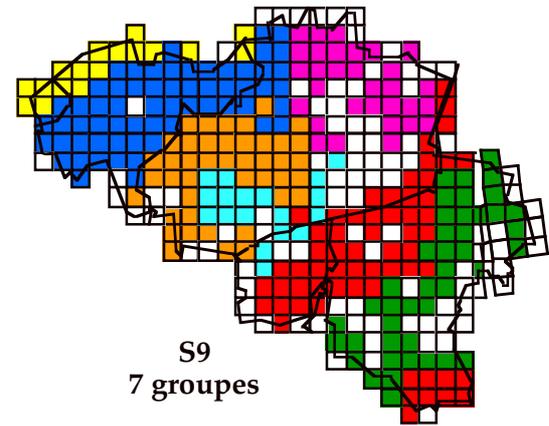
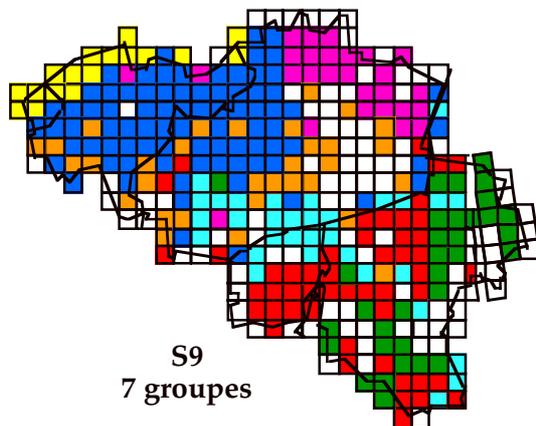
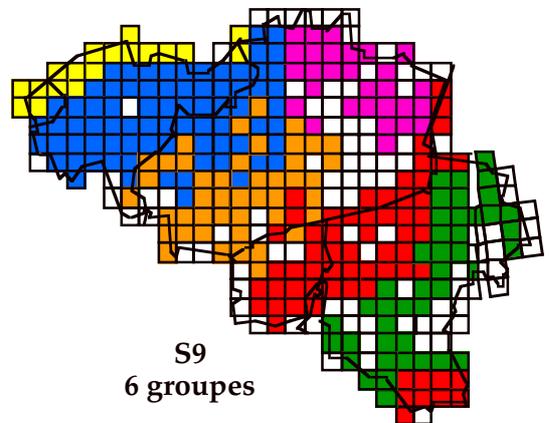
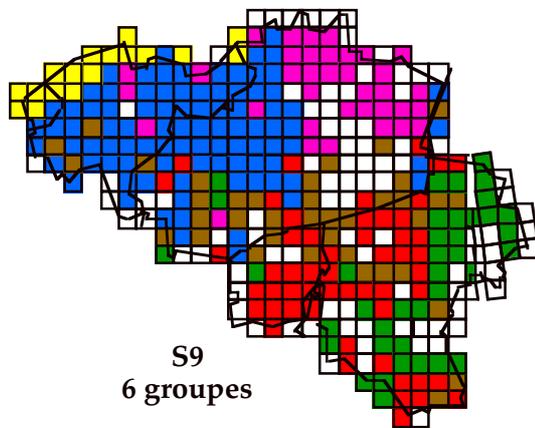
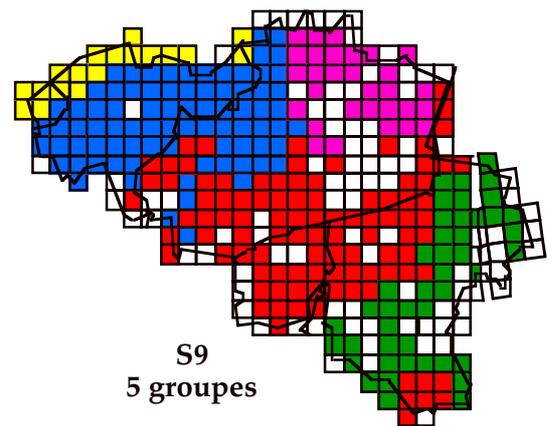


Fig. I.20.b Résultats de la partition des OGU sur base de la distribution des Carabides par la méthode k -means. Le groupement est effectué sur les coordonnées des OGU dans les 20 premiers axes sauf le second d'une analyse en coordonnées principales réalisée sur une matrice de similarité utilisant l'indice de SØRENSEN (S9).

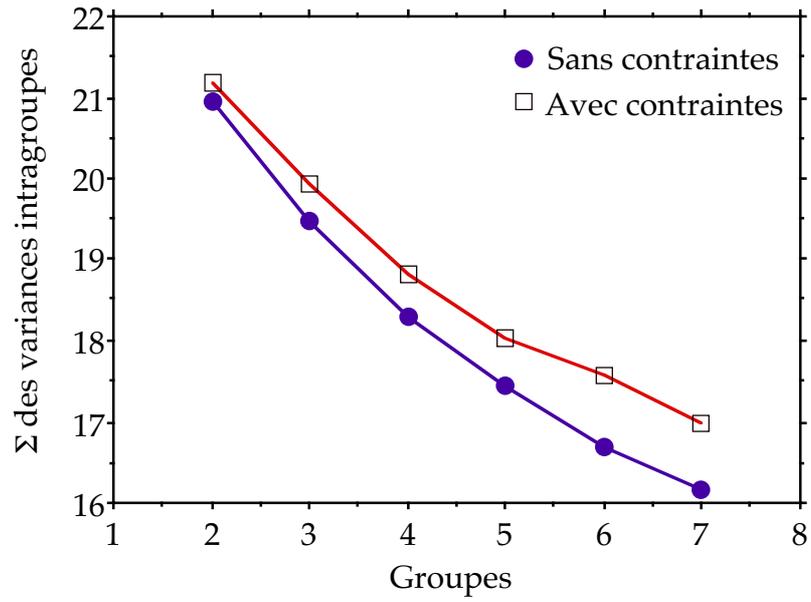


Fig.I.21. Evolution de la variance intragroupe pour les groupements avec contraintes spatiales et sans contraintes spatiales. Pour $k=1$, la variance s'élève à 25.04.

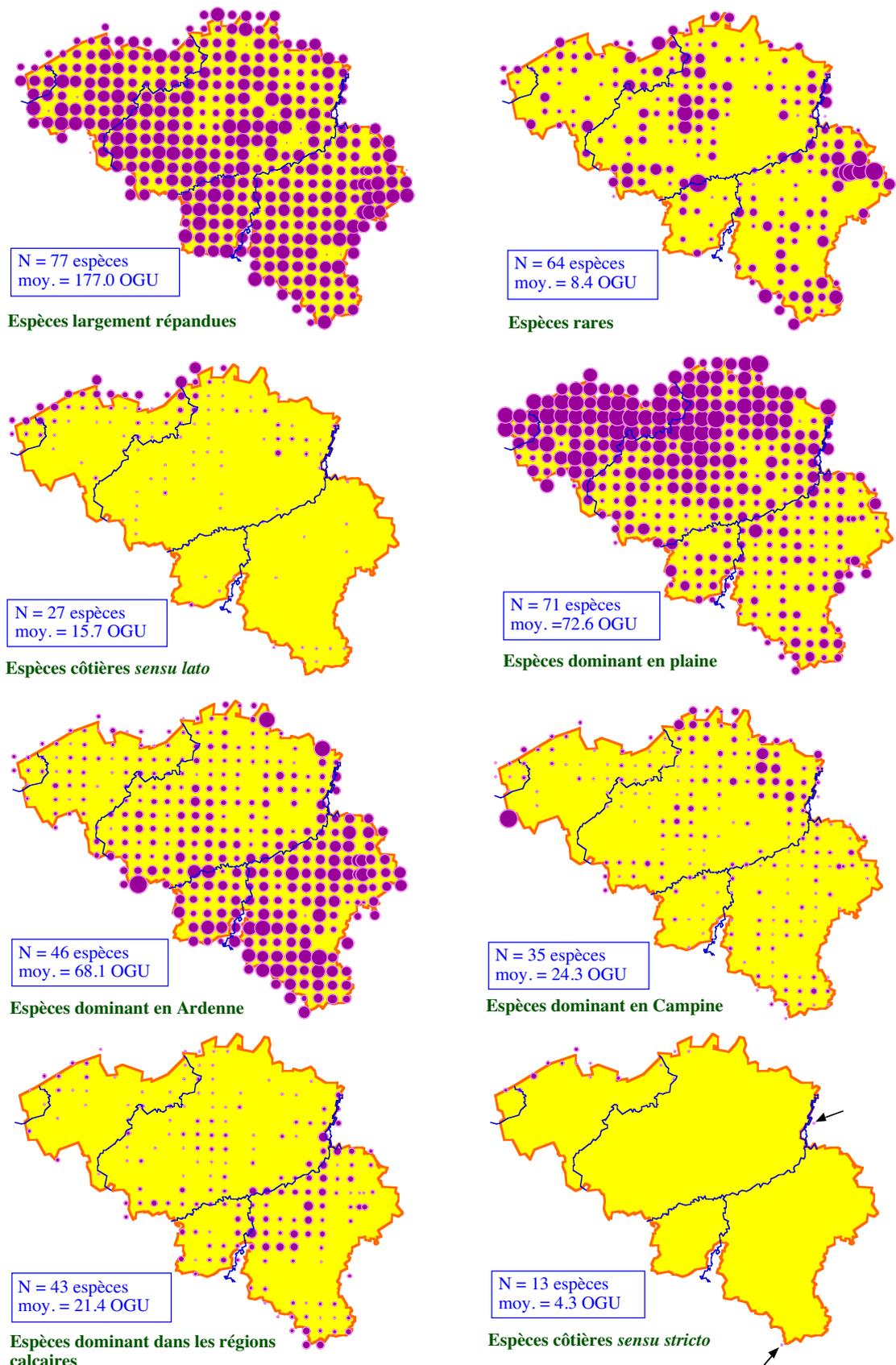


Figure I.22. Répartition des fréquences relatives des différents groupes d'espèces reconnus par la méthode k -means établis sur base des 20 premiers axes produits par l'analyse en composantes principales. Tous les cercles sont fait à la même échelle, sauf ceux des espèces répandues (échelle 1/2) et ceux des espèces rares (échelle 2/1).

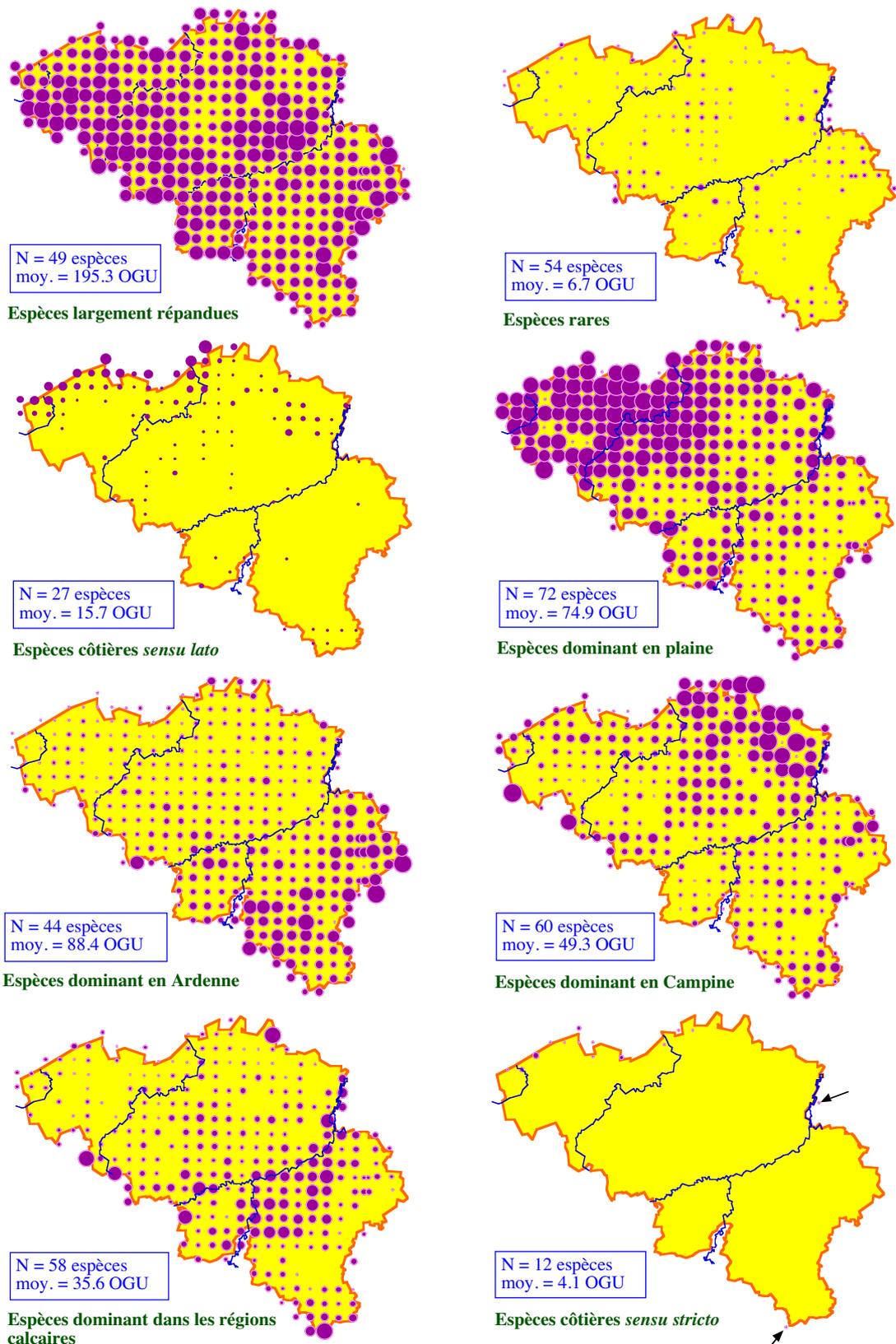


Figure I.23. Répartition des fréquences relatives des différents groupes d'espèces reconnus par la méthode k -means sur les 19 axes - suivant le premier - produits par l'analyse en coordonnées principales. Tous les cercles sont fait à la même échelle, sauf ceux des espèces largement répandues (échelle 1/2) et ceux des espèces rares (échelle 2/1).

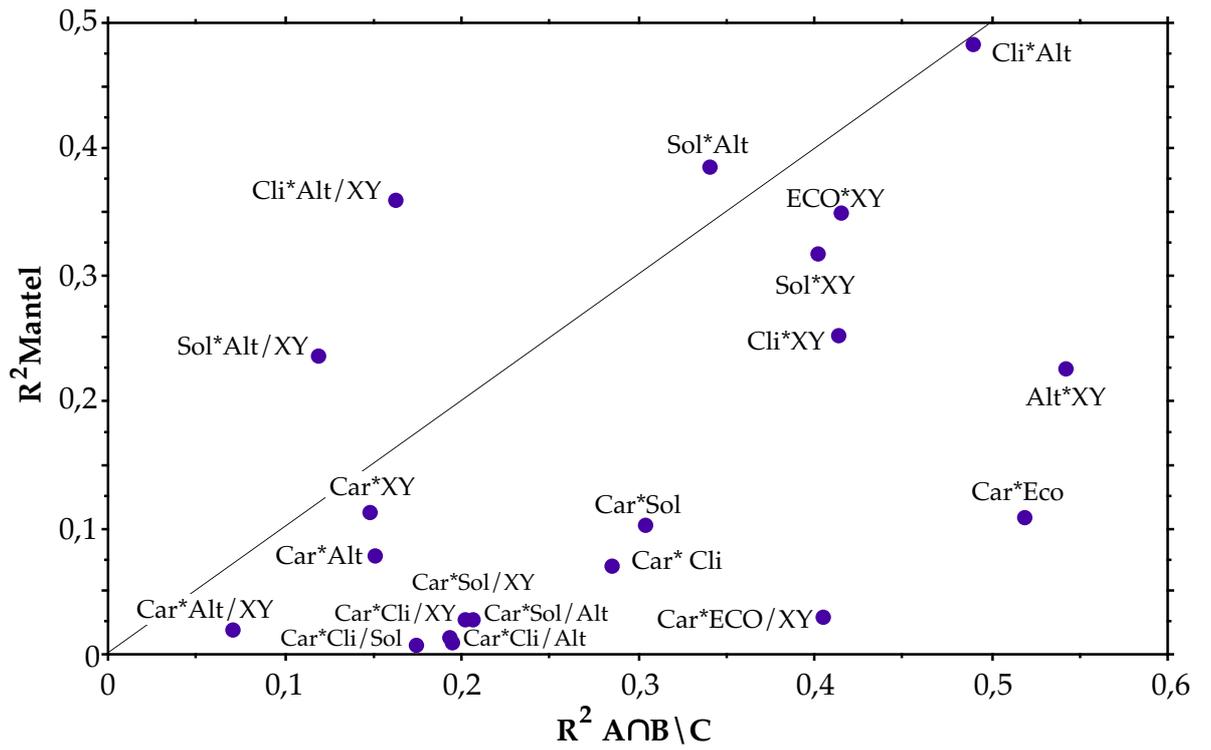


Figure I.24. Relation entre le R^2 obtenu par CANOCO et celui calculé par le test de Mantel.

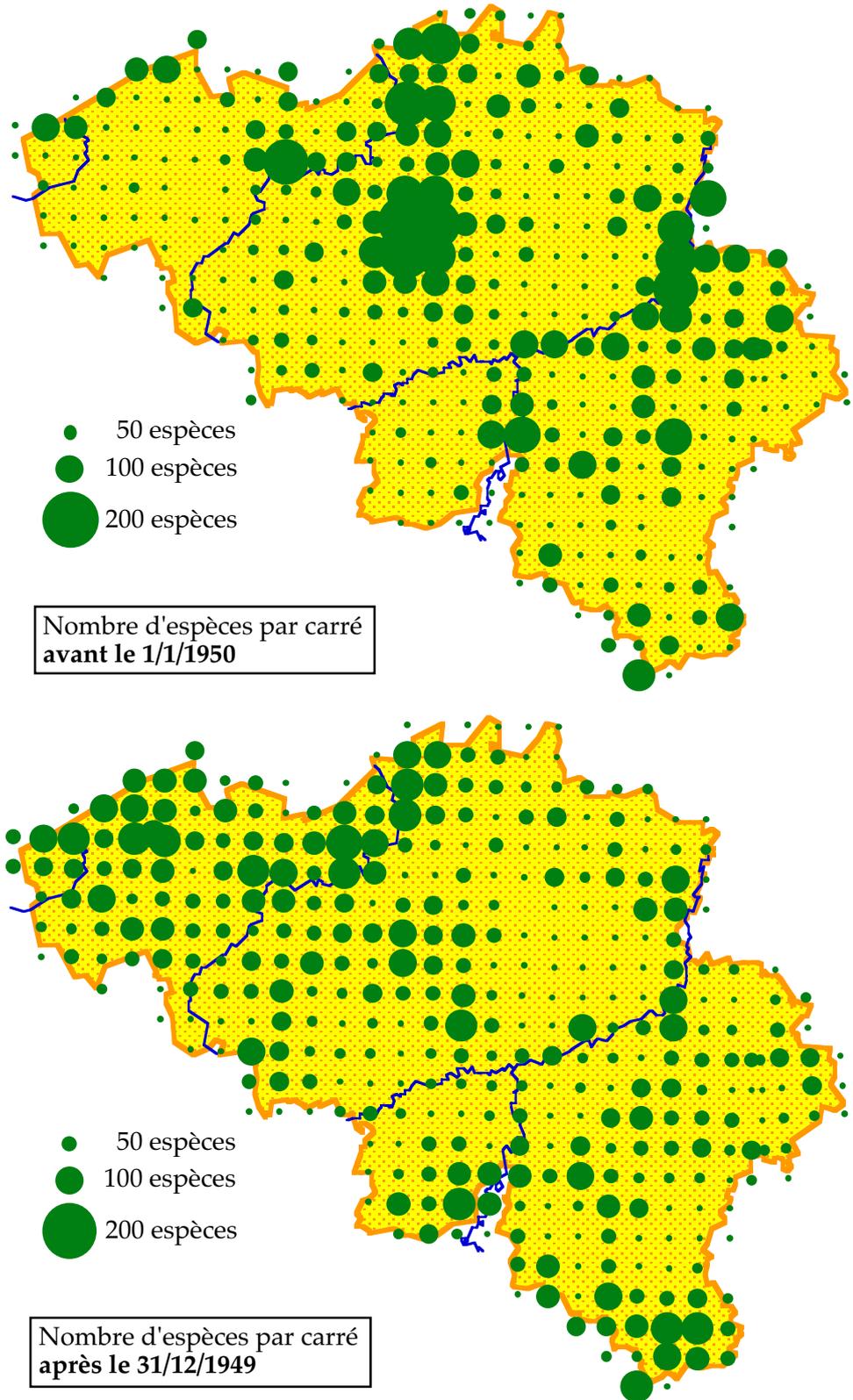


Figure I.25. Représentation du nombre d'espèces recensées par carré U.T.M. pour chacune des deux périodes. Les unités de taille des cercles sont identiques d'une période à l'autre.

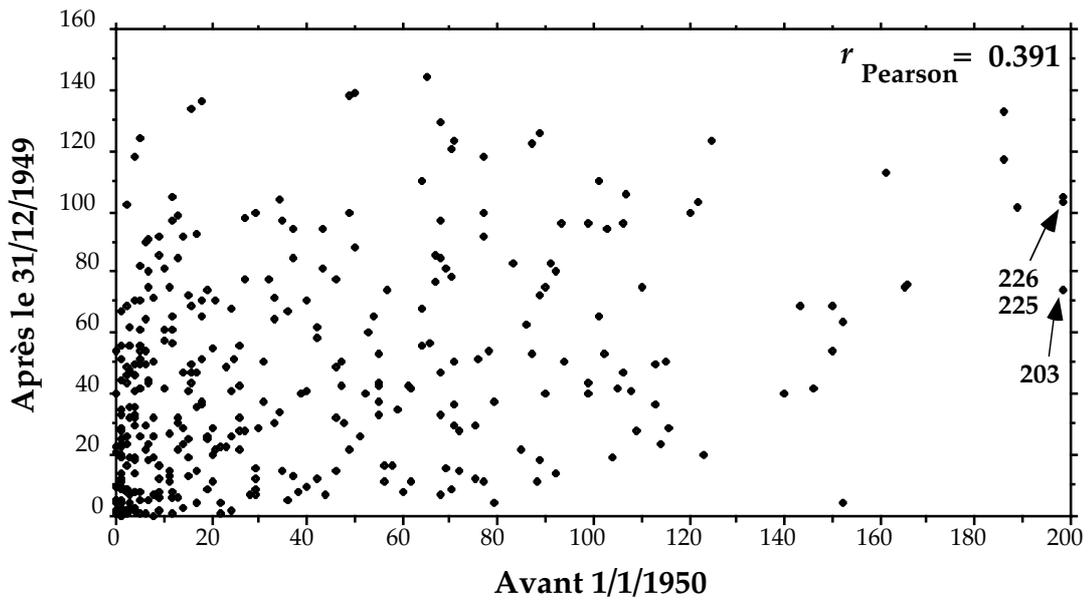


Figure I.26. Relation entre le nombre d'espèces recensées par carrés U.T.M. pour chaque période. Trois carrés U.T.M. sont caractérisés par des valeurs supérieures à 200 espèces avant 1950.

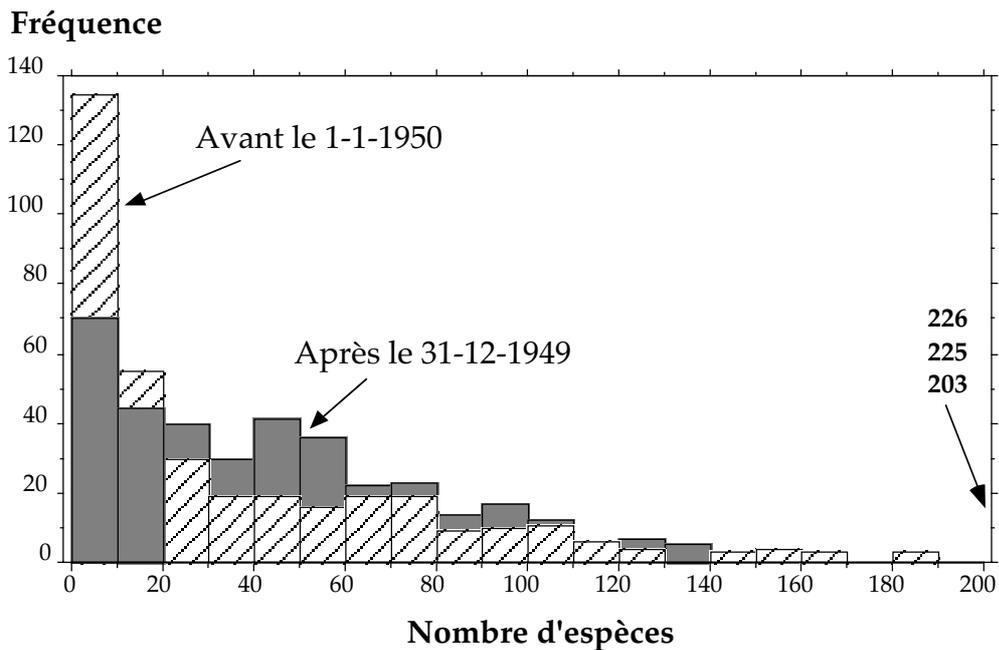


Figure I.27. Distribution des fréquences du nombre d'espèces par carré U.T.M. pour chaque période. L'ordre d'affichage des colonnes représentant les nombres d'espèces par période a été inversé de manière à bien montrer les différences entre les deux distributions. Trois carrés U.T.M. sont caractérisés par des valeurs supérieures à 200 espèces avant 1950.

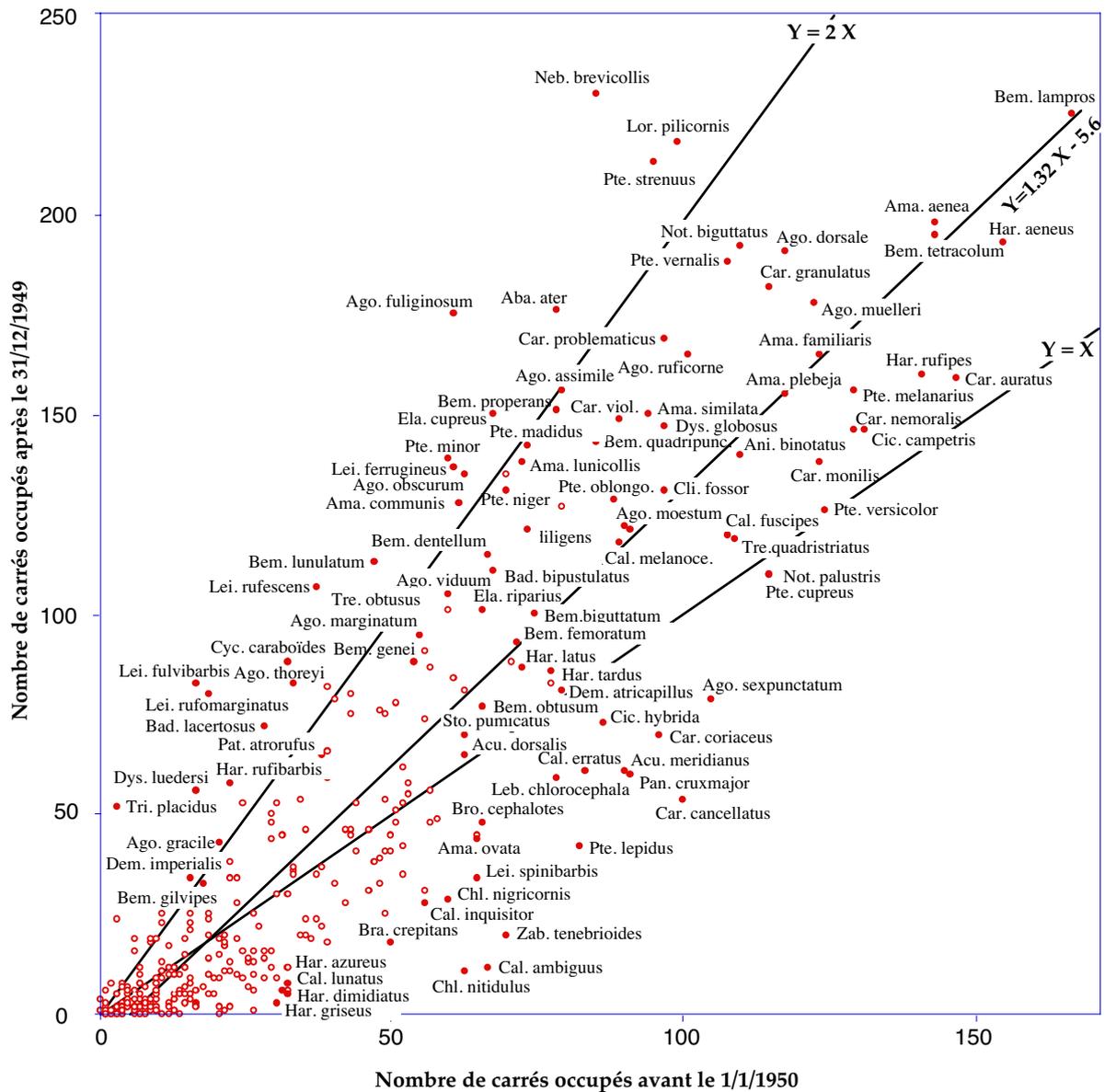


Figure I.28. Représentation de la relation entre les nombres de carrés occupés par une espèce durant les deux périodes. La ligne centrale correspond à la droite de régression. Les deux droites de part et d'autre de la droite de régression représentent l'égalité (en bas) ou le doublement de l'aire de répartition (en haut).

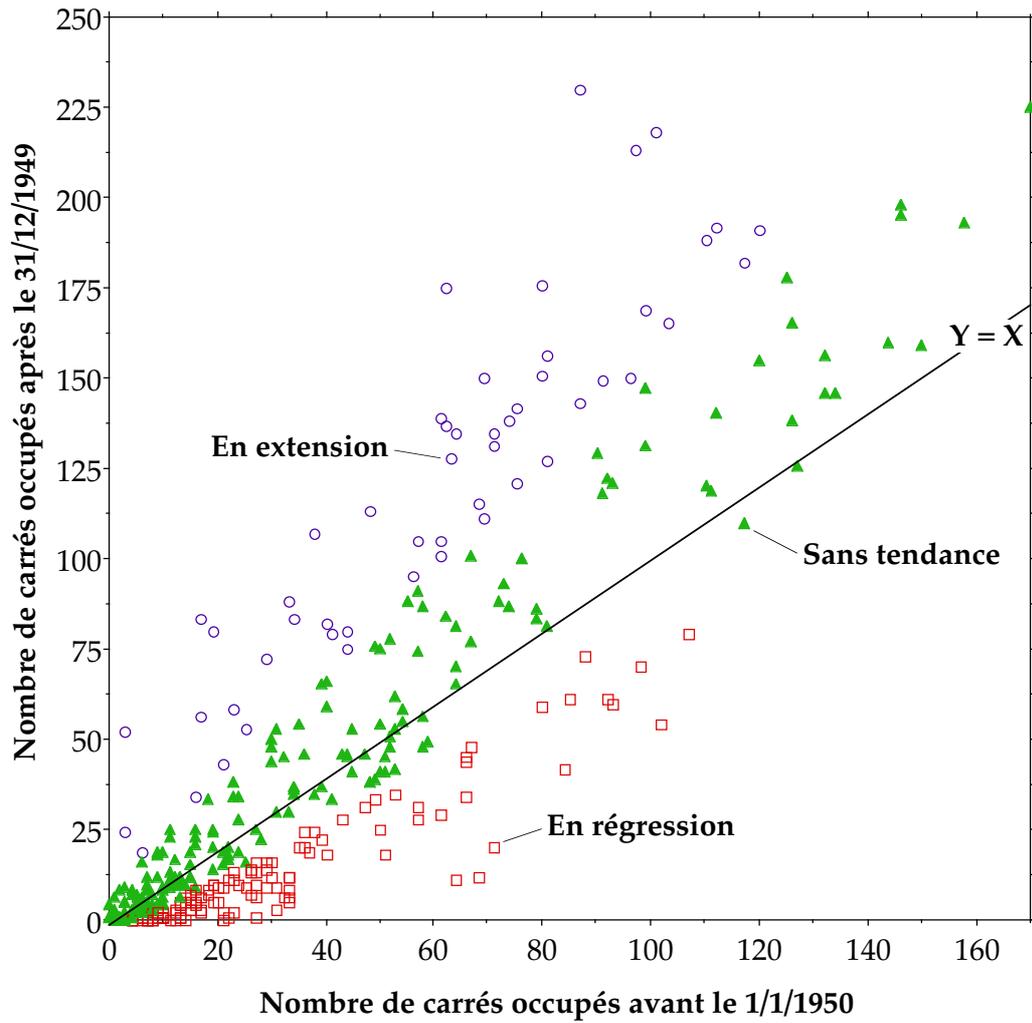


Figure I.29. Représentation de la relation entre les nombres de carrés U.T.M. occupés par une espèce durant les deux périodes et identification des classes de statut auxquelles les espèces appartiennent.

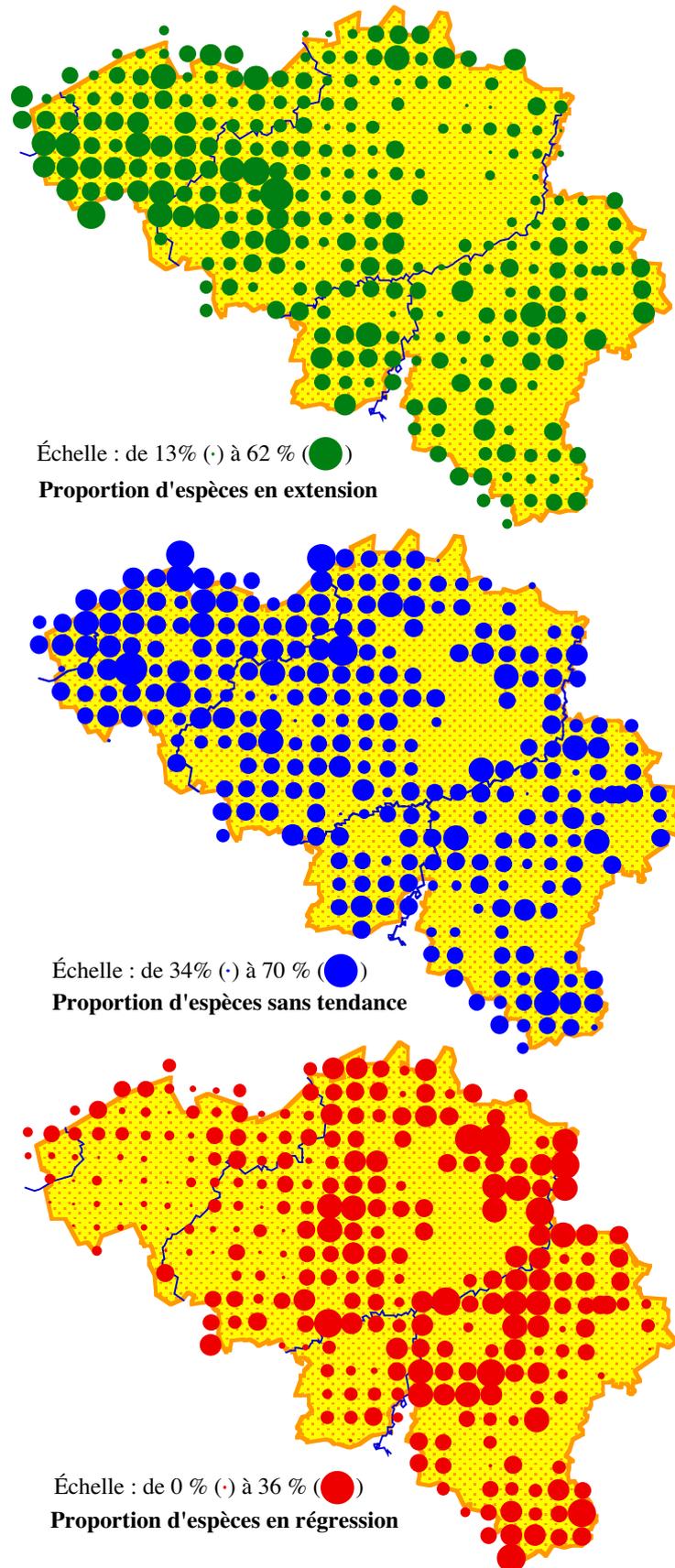


Figure I.30. Cartographie des densités régionales d'espèces appartenant aux trois classes de dynamique de la répartition. Les unités définissant la taille des cercles sont variables d'une carte à l'autre.

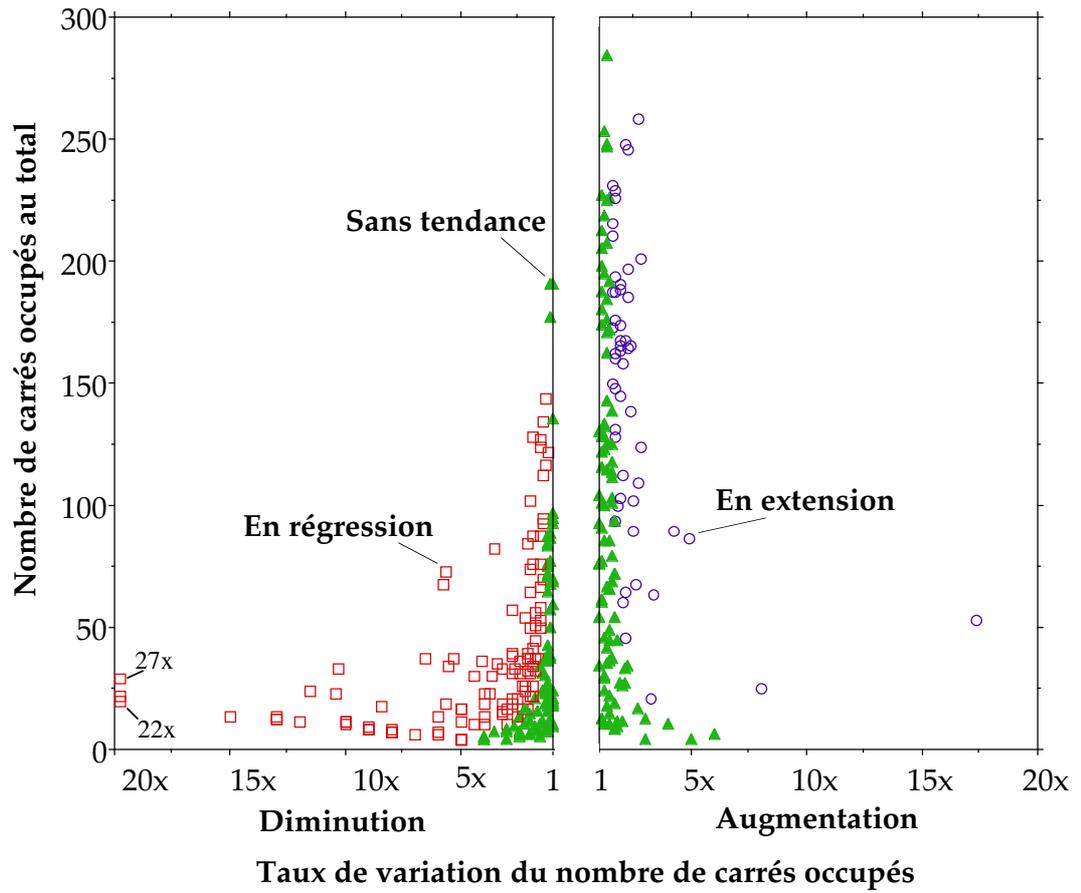


Figure I.31. Relation entre le taux de variation du nombre de carrés occupés - exprimé par le rapport du plus grand nombre sur le plus petit - et le nombre total de carrés occupés.

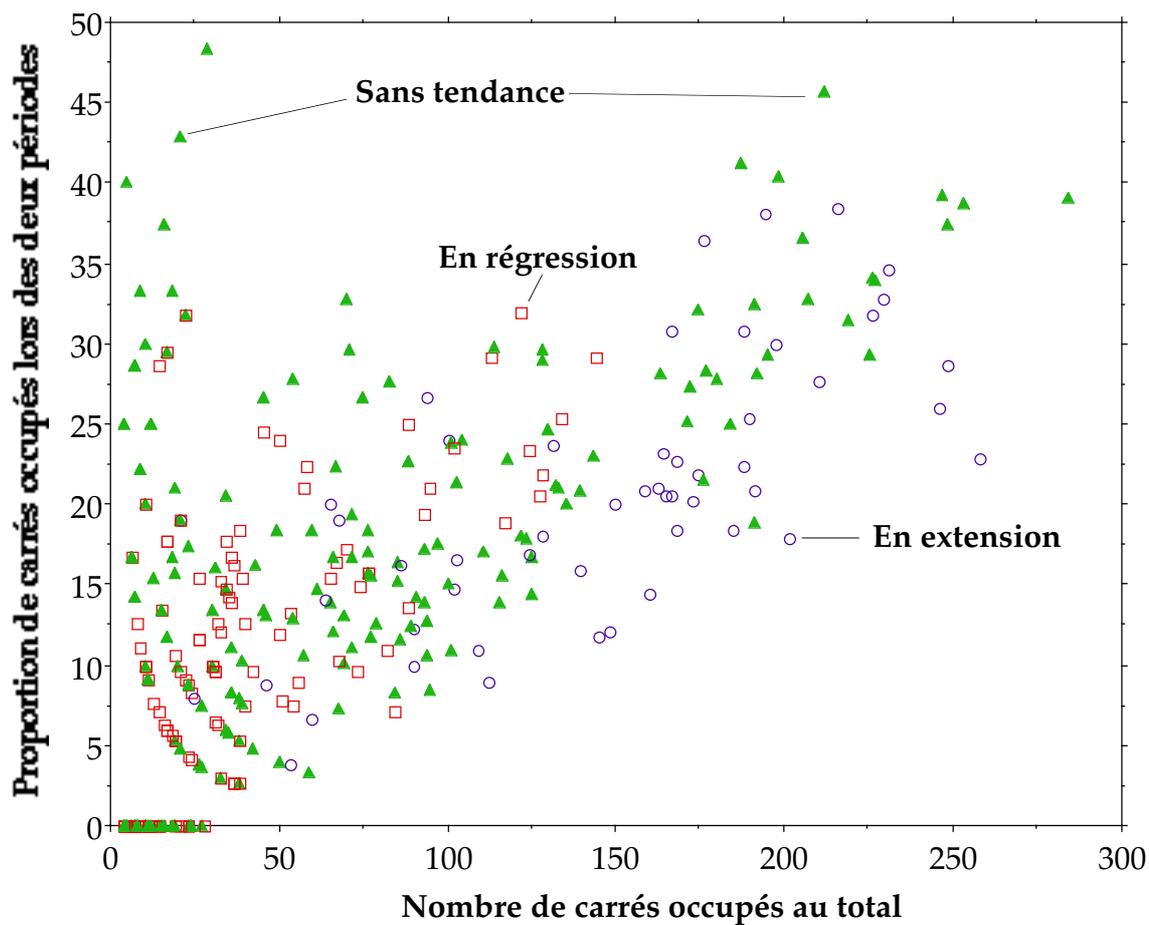


Figure I.32. Représentation de la proportion de carrés occupés aux deux périodes par rapport au nombre total de carrés en fonction des différentes classes de statut.

[file:///Utilisateurs/New Thèse/Thèse New Dessins/Figures2.doc](file:///Utilisateurs/New%20Th%C3%A8se/Th%C3%A8se%20New%20Dessins/Figures2.doc)

Figures – Partie 2

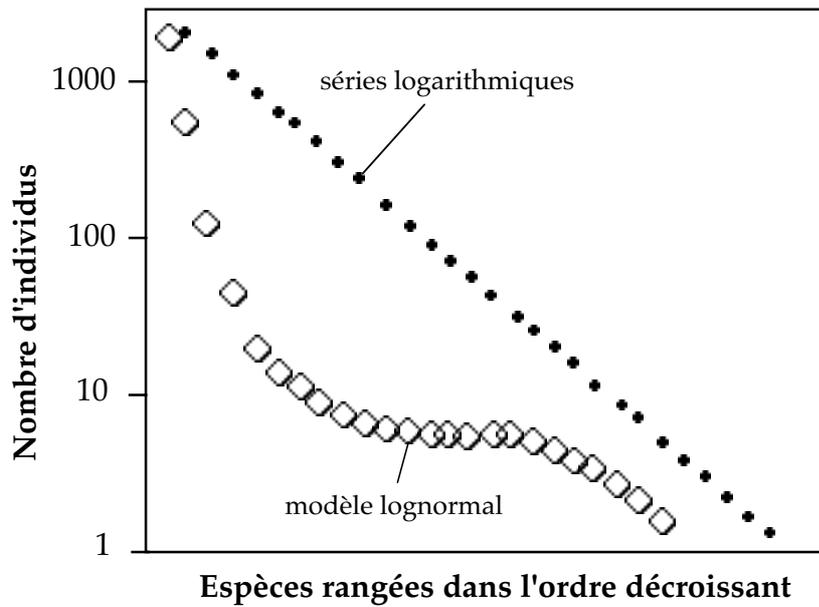


Figure II.1. Graphique de WHITTAKER montrant les relations théoriques entre le logarithme des abondances et l'ordre décroissant des espèces selon le modèle des séries logarithmiques et le modèle lognormal (d'après KREBS, 1989).

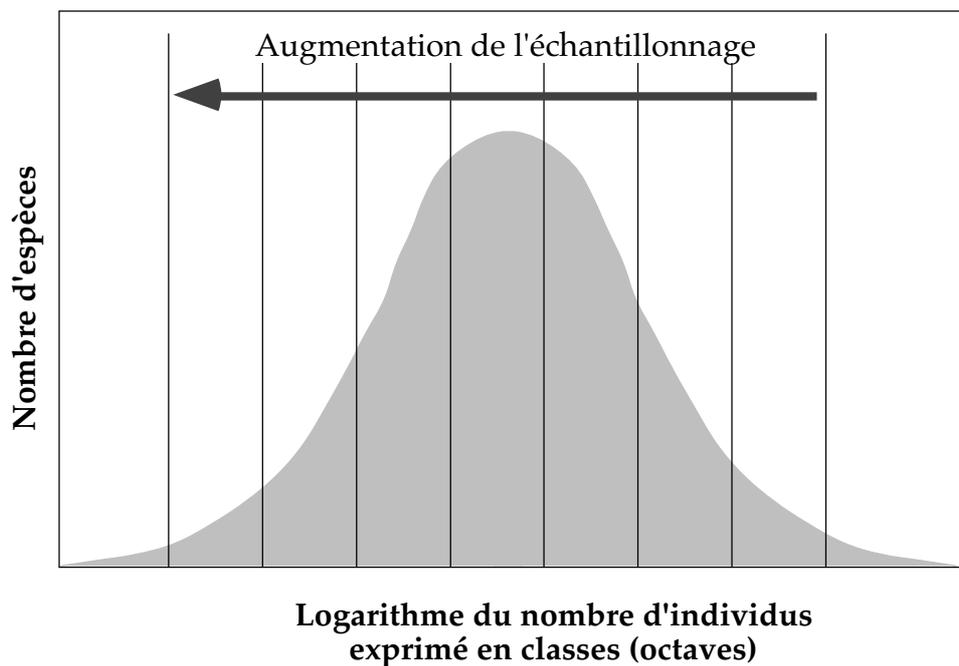


Figure II.2. Distribution de fréquence des classes du logarithme du nombre d'individus selon le modèle lognormal de PRESTON (d'après MAGURRAN, 1988). Lorsque l'échantillonnage est superficiel, seules les classes les plus à droite sont révélées. Au fur et à mesure que l'échantillonnage s'intensifie, la distribution de fréquence prend la forme d'une courbe en cloche.

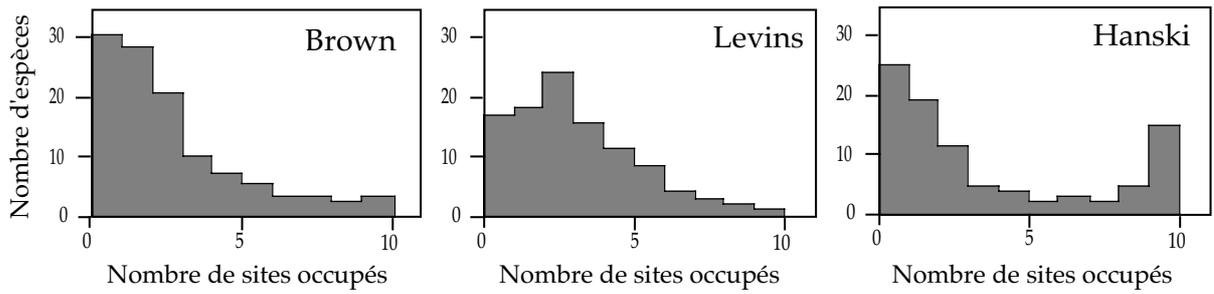


Figure II.3. Représentation schématique des prédictions des modèles de distribution régionale de BROWN (1984), de LEVINS (1969) et d'HANSKI (1982) (d'après COLLINS & GLENN, 1991).

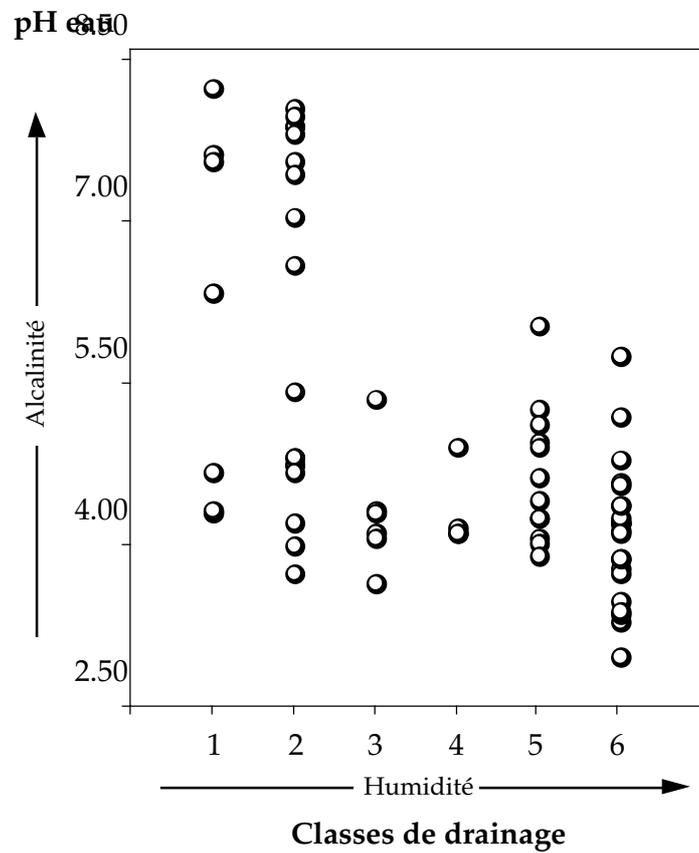


Figure II.4. Valeurs de pH et d'humidité des différentes stations après leur sélection en fonction des classes de drainage et de l'acidité du substrat.

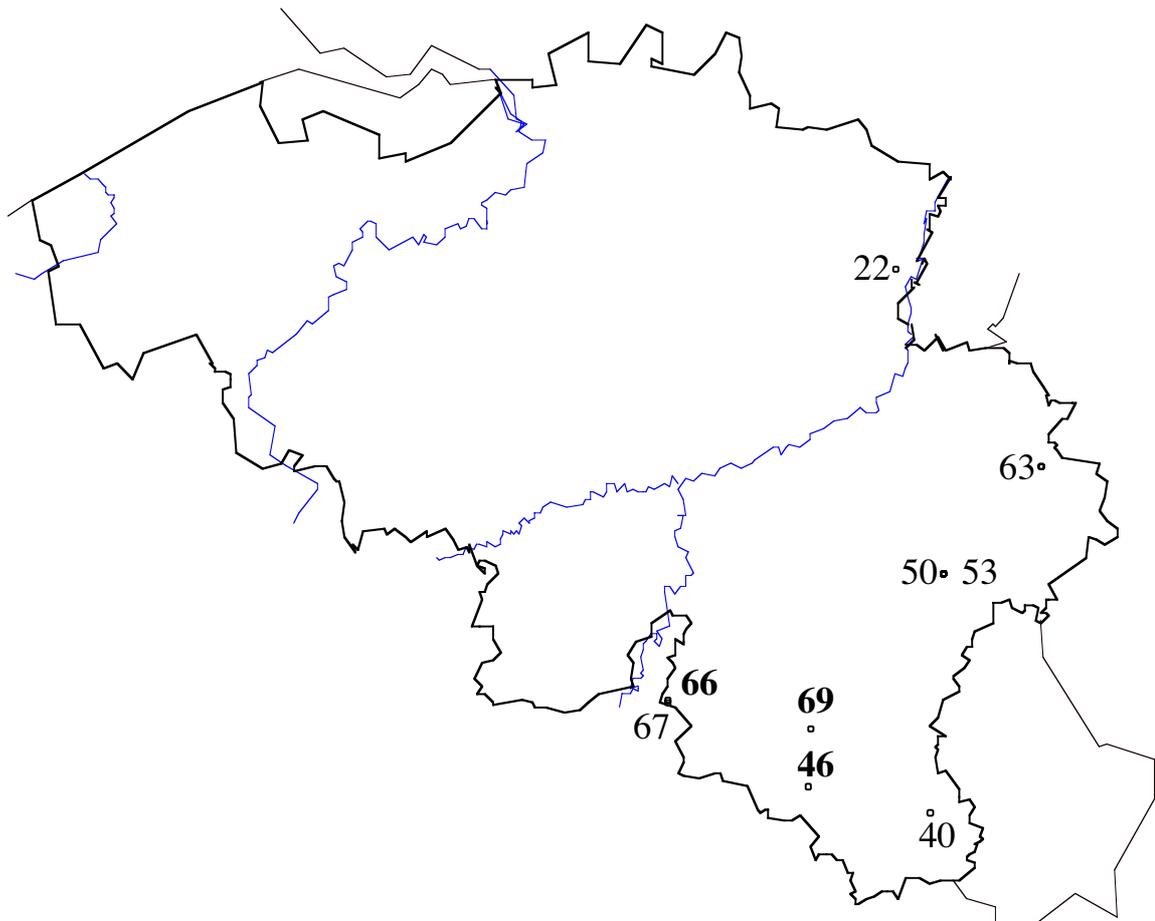
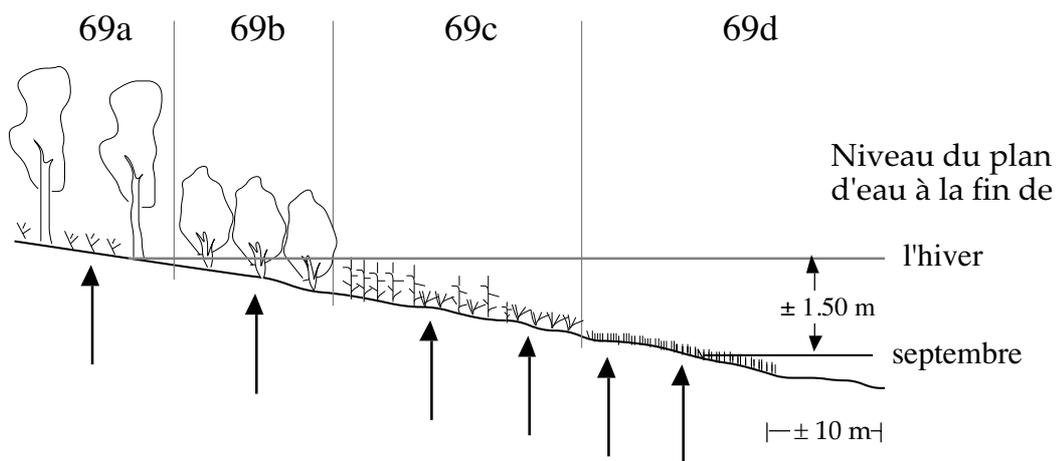


Figure II.5. Localisation des bords d'étangs (gras) et des tourbières basses.



- 69a : végétation forestière de terre ferme
- 69b : végétation ligneuse de la zone d'inondation hivernale
- 69c : végétation d'hélophytes de la zone du découvert estival prolongé
- 69d : végétation amphibie de la zone du bref découvert estival

Figure II.6. Disposition des lignes de 5 pièges au bord de l'Étang de Luchy.

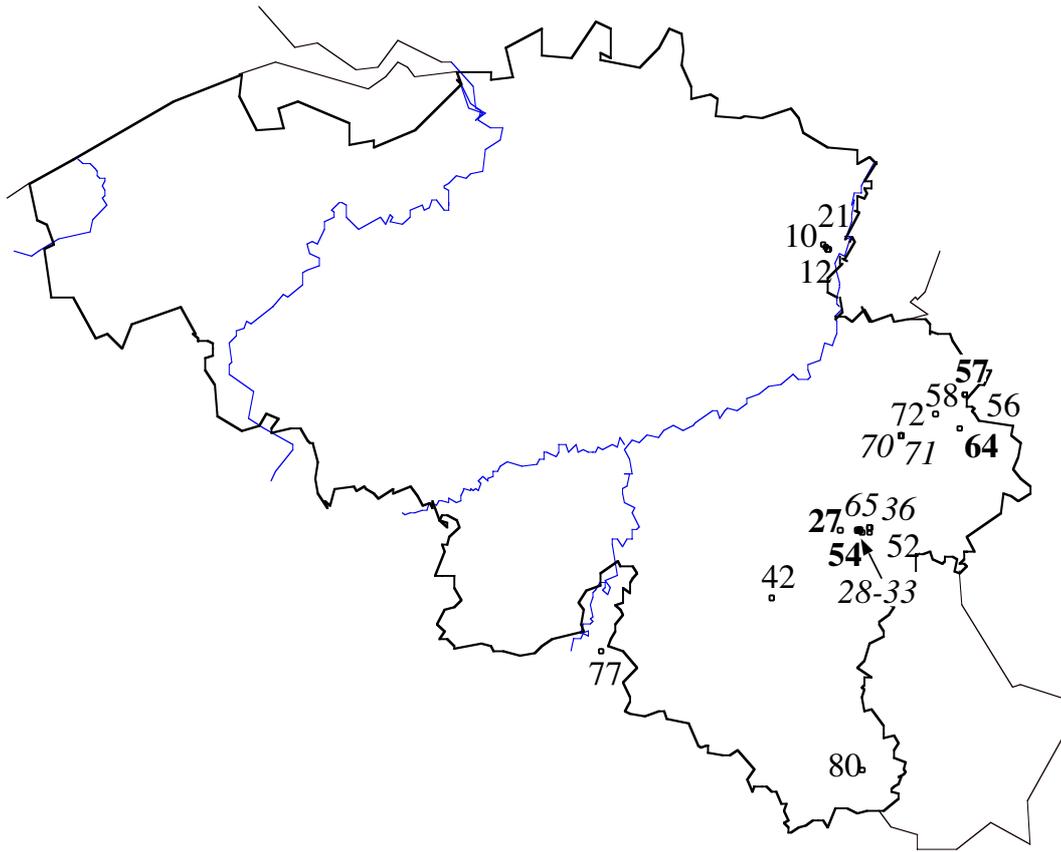


Figure II.7. Localisation des cuvettes de pales (*italique*), des tourbières hautes (**gras**) et des landes tourbeuses.

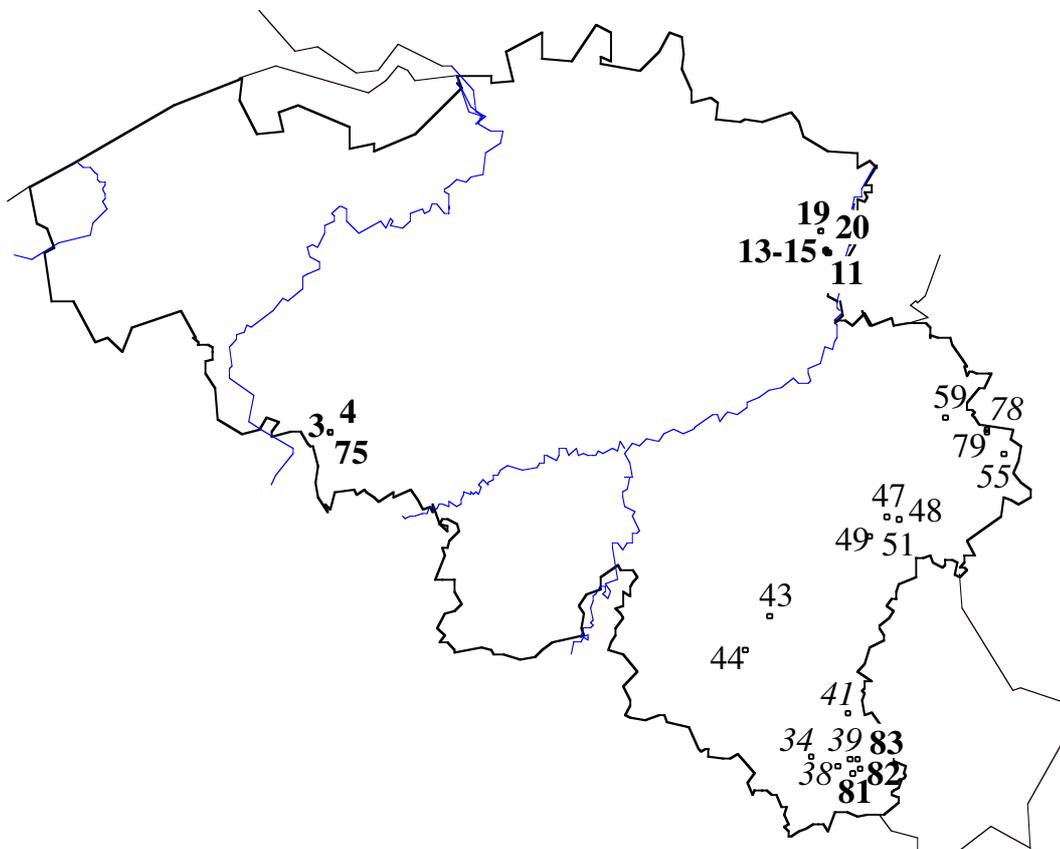


Figure II.8. Localisation des landes minérales sablonneuses (**gras**), des landes minérales limono-caillouteuses (**gras**) et des prairies alluviales (*italique*).

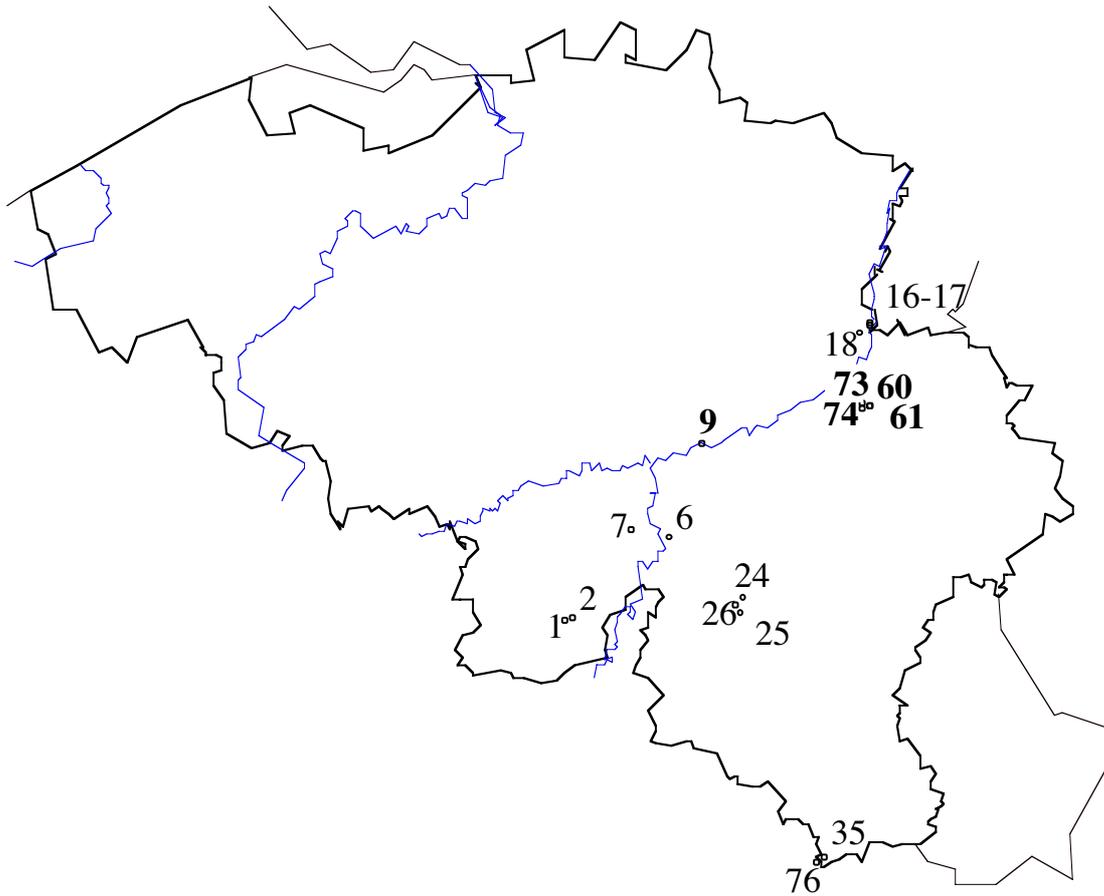


Figure II.9. Localisation des pelouses calcicoles et des pelouses calaminaires (gras).

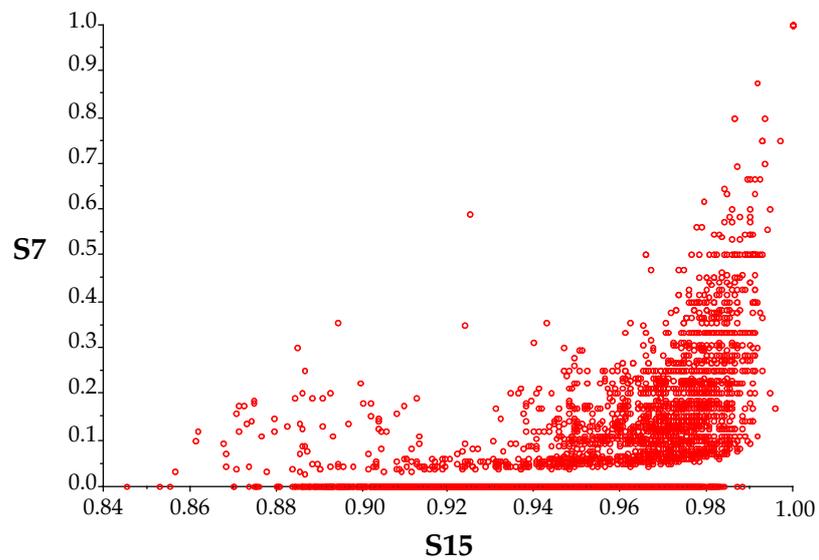


Figure II.10. Relation entre l'indice de GOWER (S15) et celui de JACCARD (S7) pour les calculs des similarités entre les stations sur base des relevés botaniques. Pour JACCARD, les données inférieures ou égales à 1 % sont supprimées.

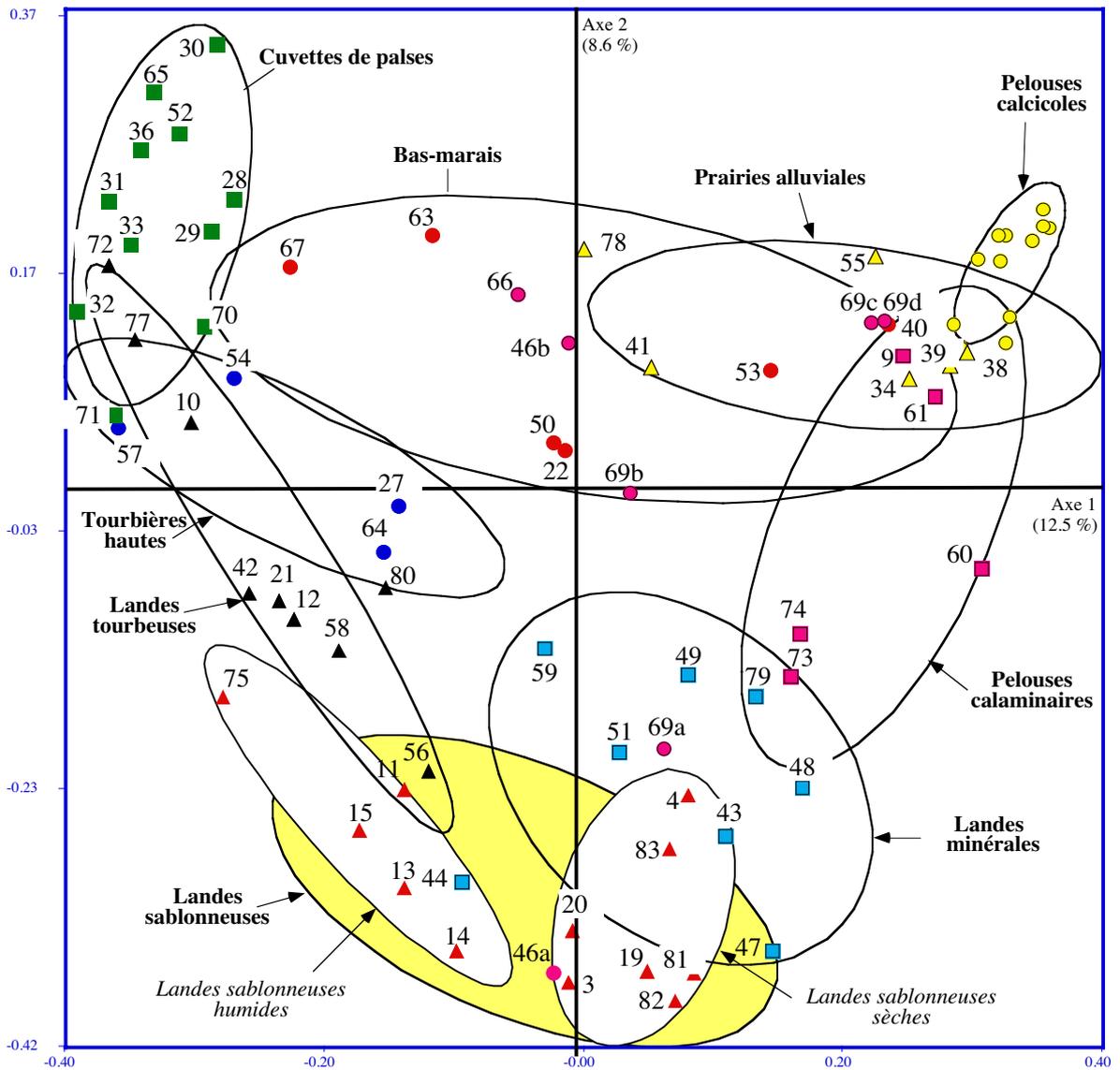


Figure II.11. Représentation des coordonnées des stations dans le plan formé par les deux premiers axes de l'analyse en coordonnées principales réalisée avec l'indice de Jaccard. Les ellipses à 80% correspondent aux différents types d'habitat. Vu l'hétérogénéité des stations placées aux bords des étangs, l'ellipse correspondante n'est pas représentée. Comme toutes les pelouses calcicoles sont contenues dans l'ellipse qui les représente, elles ne sont pas nommées individuellement. Les landes sablonneuses ont été subdivisées en deux groupes selon le degré d'hydromorphie du sol.

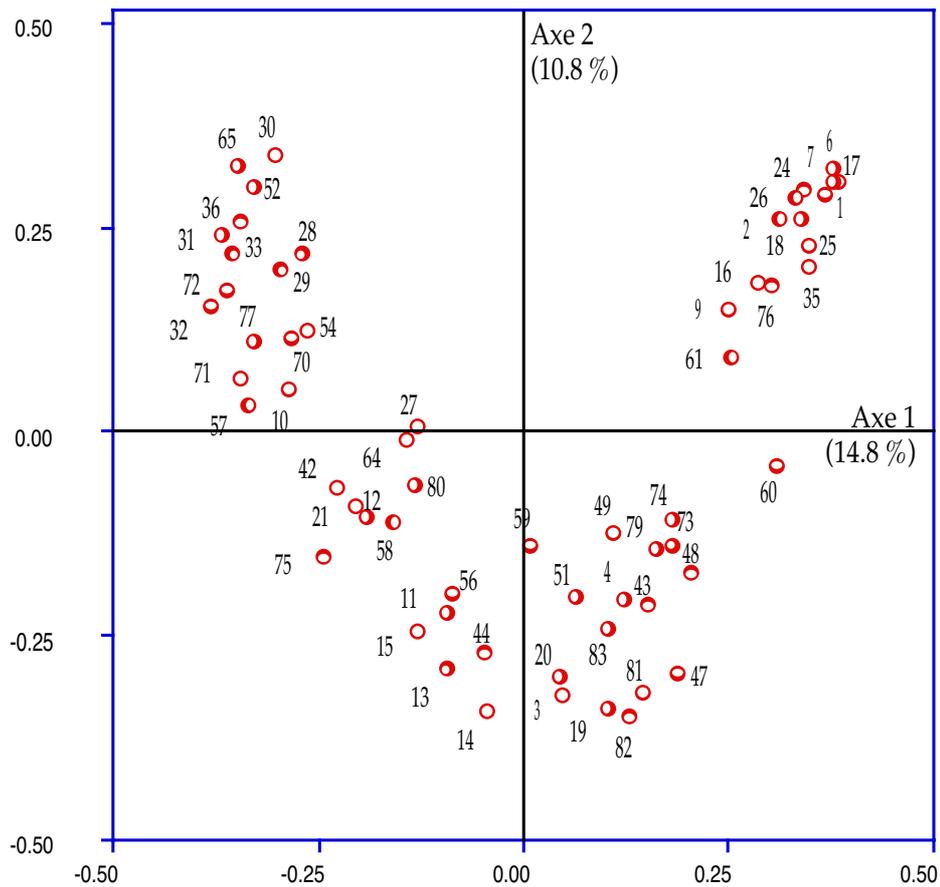


Figure II.12. Représentation des coordonnées des stations dans le plan formé par les deux premiers axes de l'analyse en coordonnées principales réalisée avec l'indice de JACCARD mais en supprimant de la matrice de données les relevés botaniques des bords d'étangs, des bas-marais et des prairies alluviales.

2	3	4	5	6	7	8	9	10	Station	Habitat
A	A	A	A	A	B	B	B	B	28	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	29	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	30	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	31	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	32	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	33	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	36	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	52	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	B	B	B	B	65	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	A	G	A	A	63	Bas-marais
A	A	A	A	A	A	G	A	A	67	Bas-marais
A	A	A	A	A	A	A	A	A	70	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	71	Cuvette de palse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	42	Landé tourbeuse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	56	Landé tourbeuse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	58	Landé tourbeuse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	72	Landé tourbeuse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	77	Landé tourbeuse
A	A	A	A	A	A	A	A	A	27	Tourbière haute
A	A	A	A	A	A	A	A	A	54	Tourbière haute
A	A	A	A	A	A	A	A	A	57	Tourbière haute
A	A	A	A	A	A	A	A	A	64	Tourbière haute
A	C	C	C	D	D	D	D	D	11	Landé sablonneuse
A	C	C	C	D	D	D	D	D	13	Landé sablonneuse
A	C	C	C	D	D	D	D	D	14	Landé sablonneuse
A	C	C	C	D	D	D	D	D	15	Landé sablonneuse
A	C	C	C	D	D	D	D	D	75	Landé sablonneuse
A	A	A	A	D	D	D	D	D	10	Landé tourbeuse
A	C	C	C	D	D	D	D	D	12	Landé tourbeuse
A	C	C	C	D	D	D	D	D	21	Landé tourbeuse
I	C	C	C	C	C	C	C	C	69a	Bord d'étang
I	C	F	F	F	F	G	C	C	69b	Bord d'étang
A	C	C	C	C	C	C	C	C	44	Landé minérale
I	C	C	C	C	C	C	C	C	47	Landé minérale
I	C	C	C	C	C	C	C	C	48	Landé minérale
I	C	F	F	C	C	C	C	C	49	Landé minérale
I	C	F	F	C	C	C	C	C	51	Landé minérale
I	C	F	F	C	C	G	C	C	59	Landé minérale
I	C	F	F	C	C	C	C	C	79	Landé minérale
I	C	C	C	C	C	C	C	C	19	Landé sablonneuse
I	C	C	C	C	C	C	E	E	46a	Bord d'étang
I	C	C	C	C	C	C	E	E	43	Landé minérale
I	C	C	C	C	C	C	E	E	3	Landé sablonneuse
I	C	C	C	C	C	C	E	E	4	Landé sablonneuse
I	C	C	C	C	C	C	E	E	20	Landé sablonneuse
I	C	C	C	C	C	C	E	E	81	Landé sablonneuse
I	C	C	C	C	C	C	E	E	82	Landé sablonneuse
I	C	C	C	C	C	C	E	E	83	Landé sablonneuse
A	C	C	C	A	A	C	E	E	80	Landé tourbeuse
I	I	F	F	F	F	F	F	F	40	Bas-marais
I	C	F	F	F	F	F	F	F	50	Bas-marais
I	I	F	F	F	F	F	F	F	53	Bas-marais
I	I	F	F	F	F	F	F	F	34	Prairie alluviale
I	I	F	F	F	F	F	F	F	38	Prairie alluviale
I	I	F	F	F	F	F	F	F	41	Prairie alluviale
I	I	F	F	F	F	F	F	F	55	Prairie alluviale
I	I	F	F	F	F	F	F	F	78	Prairie alluviale
A	C	F	F	E	E	G	G	G	22	Bas-marais
I	C	F	F	F	F	G	G	G	46b	Bord d'étang
I	C	F	F	F	F	G	G	G	66	Bord d'étang
I	I	F	F	F	F	G	G	G	69c	Bord d'étang
I	I	F	F	F	F	G	G	G	69d	Bord d'étang
I	I	F	H	H	H	H	H	H	60	Pelouse calaminaire
I	I	F	H	H	H	H	H	H	61	Pelouse calaminaire
I	C	F	H	H	H	H	H	H	73	Pelouse calaminaire
I	C	F	H	H	H	H	H	H	74	Pelouse calaminaire
I	I	F	H	H	H	H	H	H	39	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	I	I	I	I	1	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	I	2	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	I	6	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	I	7	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	I	24	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	I	25	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	I	26	Pelouse calcicole
I	I	F	I	I	I	I	I	J	9	Pelouse calaminaire
I	I	I	I	I	I	I	I	J	16	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	J	17	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	J	18	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	J	35	Pelouse calcicole
I	I	I	I	I	I	I	I	J	76	Pelouse calcicole

Figure II.13. Résultats de la classification des stations par la méthode *k*-means sur base de leurs coordonnées dans les 20 premiers axes d'une analyse en coordonnées principales sur une matrice de similarité de JACCARD établie avec les relevés de la végétation.

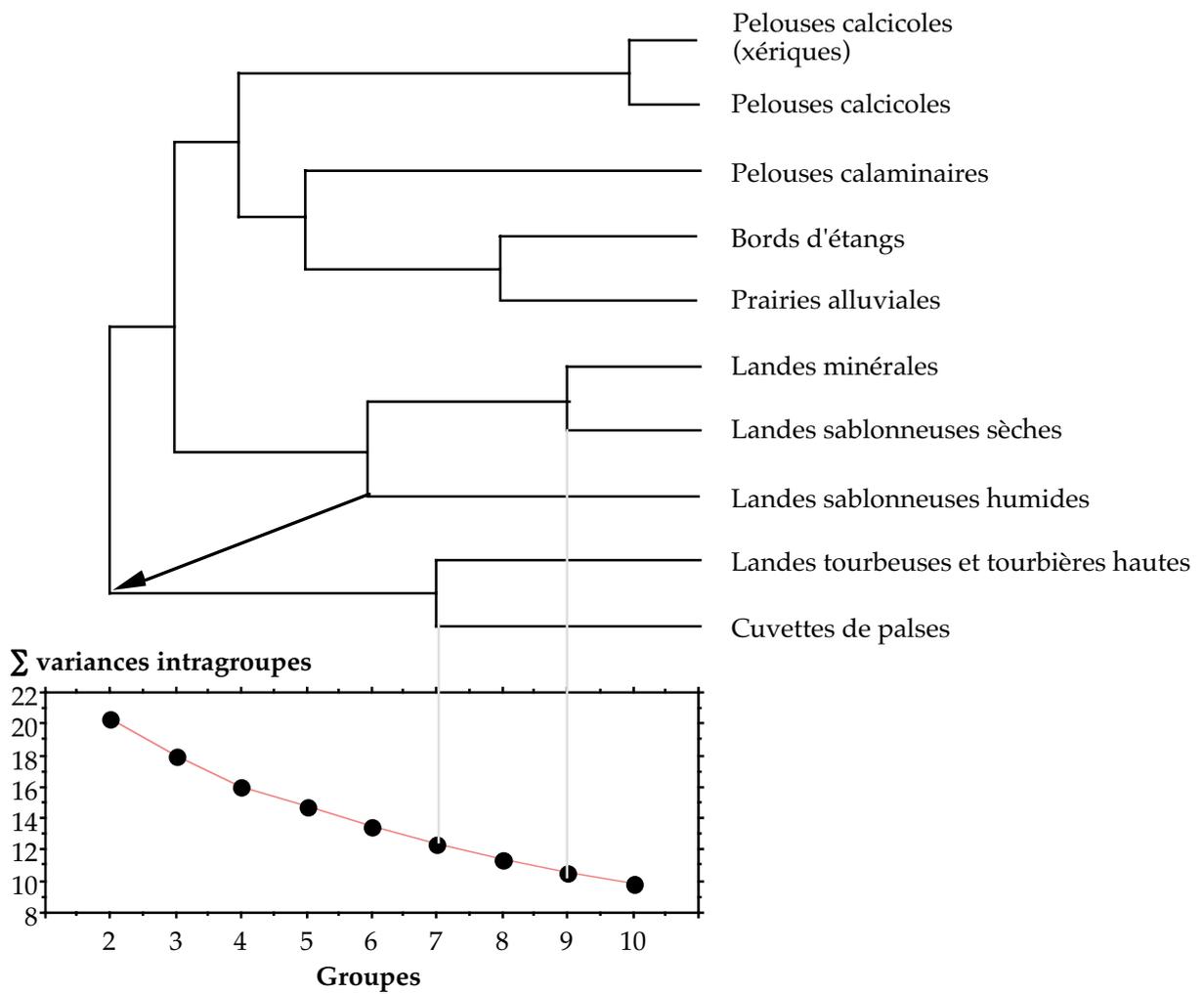


Figure II.14. Structure hiérarchique entre les groupes de stations obtenus par la méthode *k*-means sur la végétation. Cette structure est établie à partir de l'examen de la Figure II.13 où les appartenances de chaque station à un groupe sont détaillées. Le graphique du bas montre l'évolution de la somme des variances intragroupes, mesure de l'efficacité du groupement, en fonction des étapes du groupement.

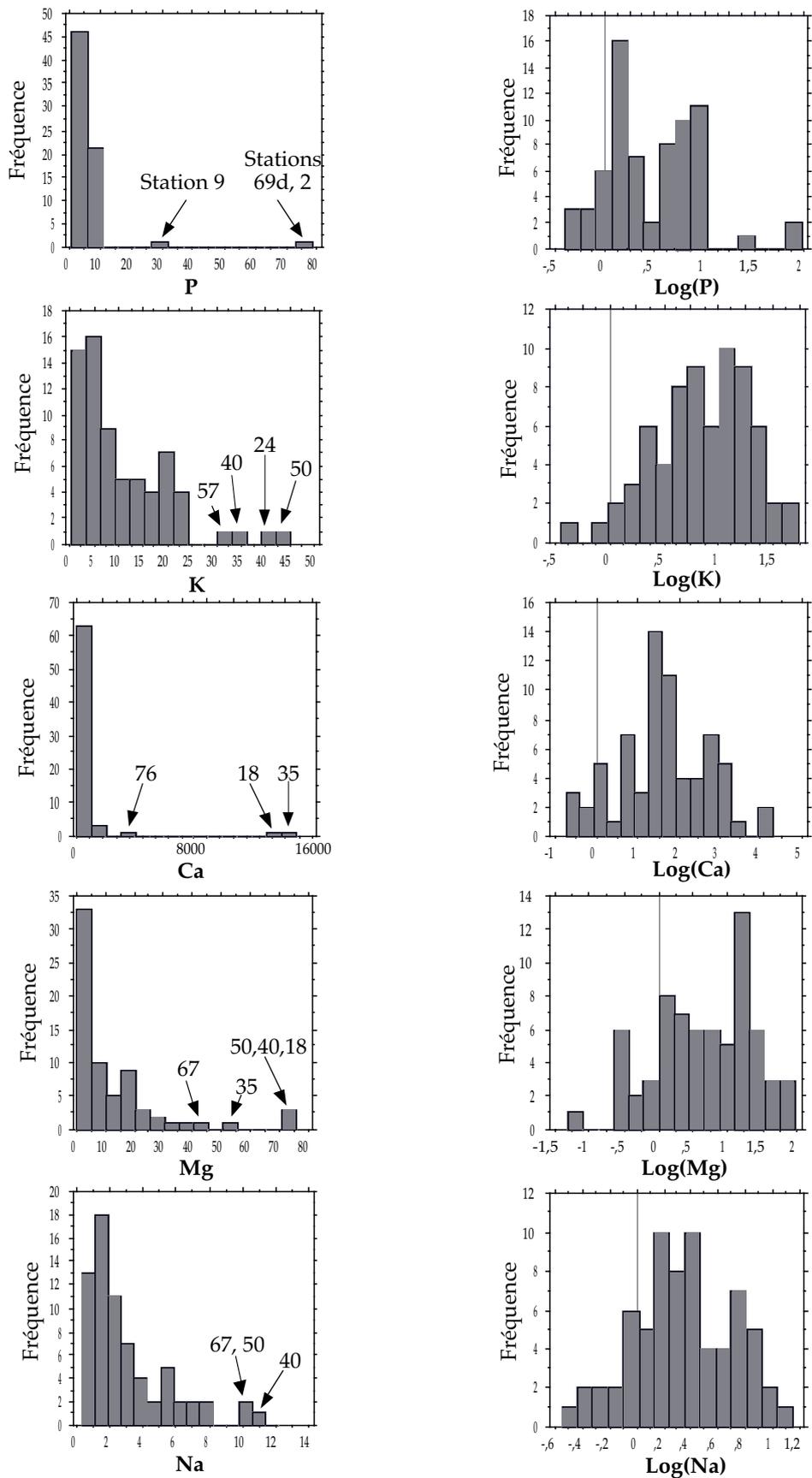
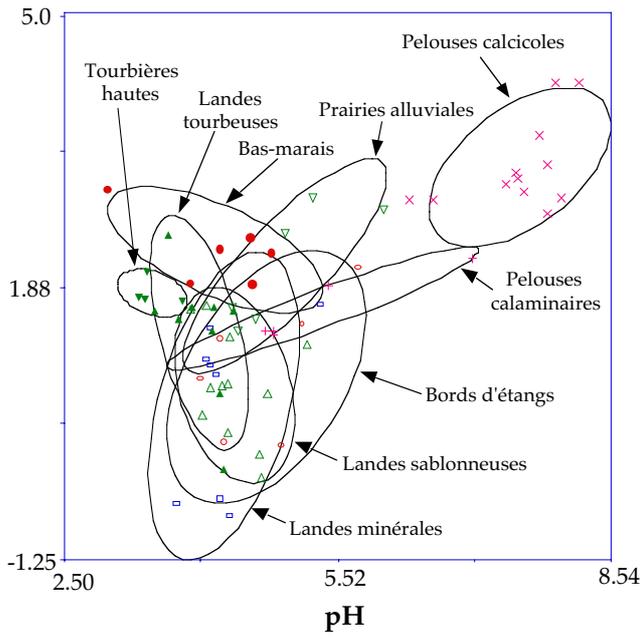
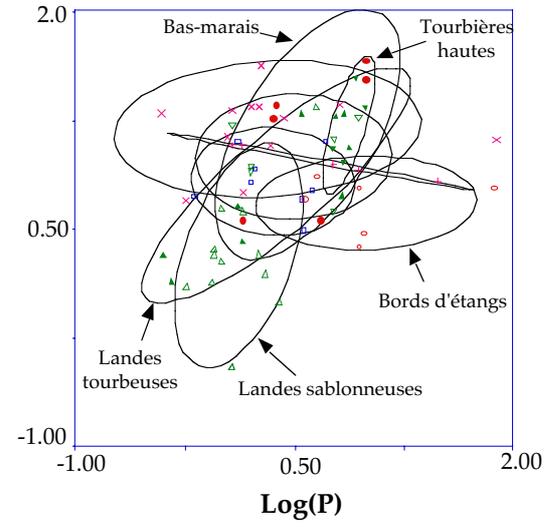


Figure II.15. Distribution de fréquence de valeurs de mesures de la chimie du sol, avant transformation (colonne de gauche; unités = mg/100 gr) et après une transformation logarithmique (colonne de droite). Les codes des stations caractérisées par des valeurs extrêmes de concentration en minéraux sont indiqués dans les schémas de la colonne de gauche.

Log(Ca)



Log(K)



Log(Na)

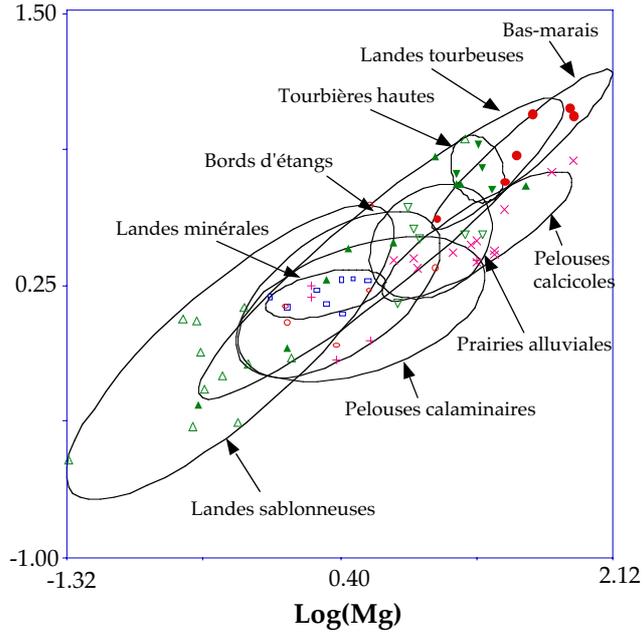


Figure II.16. Position des ellipses d'habitat dans les plans formés par le pH et le calcium (en haut, à gauche), par le potassium et le phosphore (en haut, à droite) et par le magnésium et le sodium (en bas).

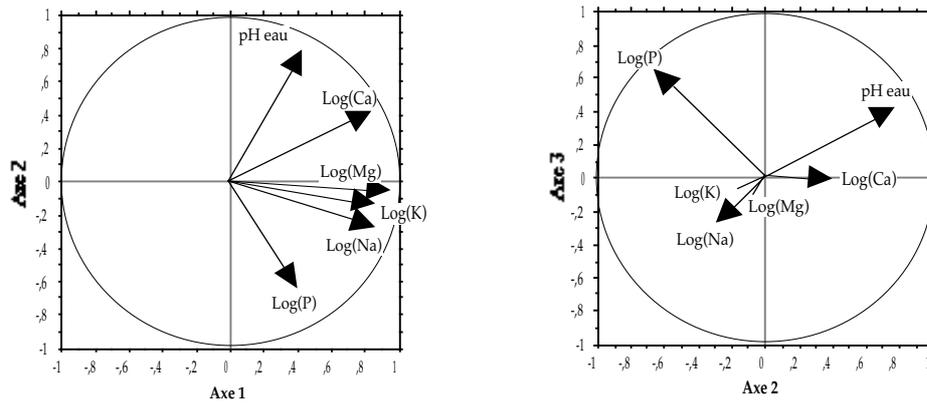


Figure II.17. Cercles de corrélation des variables chimiques avec les trois premiers axes d'une analyse en composantes principales.

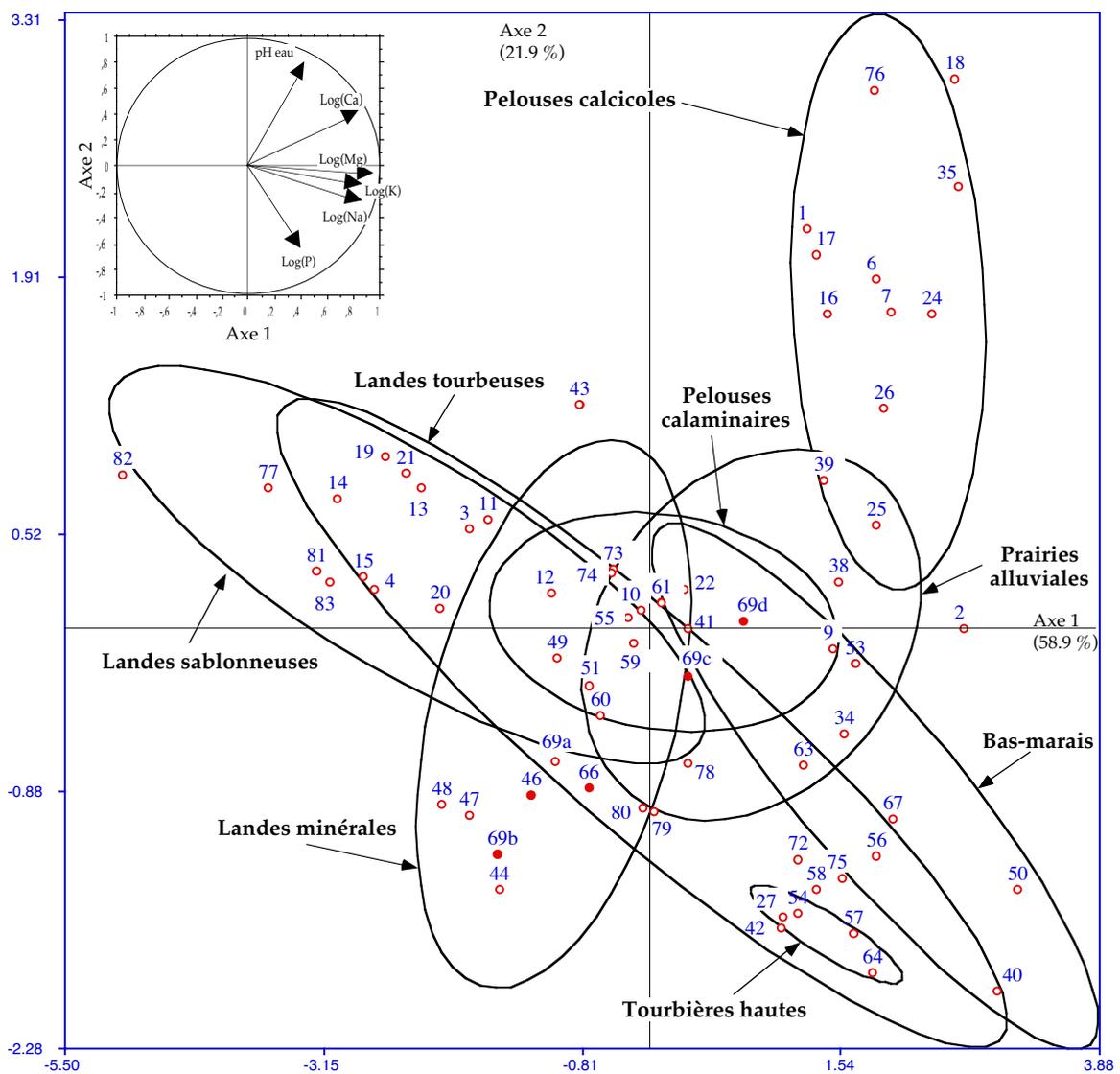


Figure II.18. Position des stations dans l'espace formé par les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales des variables chimiques.

2	3	4	5	6	7	8	Station	Habitat
A	A	A	A	A	A	A	03	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	04	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	11	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	13	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	14	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	15	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	19	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	20	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	81	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	82	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	83	Lande sablonneuse
A	A	A	A	A	A	A	21	Lande tourbeuse
A	A	A	A	A	A	A	77	Lande tourbeuse
A	A	C	C	C	C	C	43	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	49	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	51	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	59	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	10	Lande tourbeuse
A	A	C	C	C	C	C	12	Lande tourbeuse
A	A	C	C	C	C	C	73	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	C	C	74	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	C	C	55	Prairie alluviale
F	B	C	C	C	C	C	41	Prairie alluviale
F	B	C	C	C	C	C	22	Bas-marais
A	A	C	C	D	D	D	46a	Bord d'étang
A	A	C	C	D	D	D	46b	Bord d'étang
A	A	C	C	D	D	D	69b	Bord d'étang
A	A	C	C	D	D	D	44	Lande minérale
A	A	C	C	D	D	D	47	Lande minérale
A	A	C	C	D	D	D	48	Lande minérale
A	A	C	C	D	E	E	66	Bord d'étang
A	A	C	C	D	E	E	69a	Bord d'étang
A	A	C	C	D	E	E	60	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	E	E	79	Lande minérale
A	A	C	C	C	E	E	80	Lande tourbeuse
A	A	C	C	C	E	E	61	Pelouse calaminaire
F	B	C	C	C	E	E	69c	Bord d'étang
F	B	C	G	G	E	E	69d	Bord d'étang
F	B	C	C	C	E	E	78	Prairie alluviale
F	B	B	B	B	B	B	40	Bas-marais
F	B	B	B	B	B	B	50	Bas-marais
F	B	B	B	B	B	B	53	Bas-marais
F	B	B	B	B	B	B	63	Bas-marais
F	B	B	B	B	B	B	67	Bas-marais
F	B	B	B	B	B	B	75	Lande sablonneuse
F	B	B	B	B	B	B	42	Lande tourbeuse
F	B	B	B	B	B	B	56	Lande tourbeuse
F	B	B	B	B	B	B	58	Lande tourbeuse
F	B	B	B	B	B	B	72	Lande tourbeuse
F	B	B	G	G	B	B	34	Prairie alluviale
F	B	B	B	B	B	B	27	Tourbière haute
F	B	B	B	B	B	B	54	Tourbière haute
F	B	B	B	B	B	B	57	Tourbière haute
F	B	B	B	B	B	B	64	Tourbière haute
F	F	F	F	F	F	F	01	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	F	06	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	F	07	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	F	16	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	F	17	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	F	24	Pelouse calcicole
F	F	F	G	G	G	F	25	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	F	26	Pelouse calcicole
F	F	F	G	G	G	F	38	Prairie alluviale
F	F	F	F	F	F	F	39	Prairie alluviale
F	F	F	F	F	F	H	18	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	H	35	Pelouse calcicole
F	F	F	F	F	F	H	76	Pelouse calcicole
F	F	F	G	G	G	G	09	Pelouse calaminaire
F	F	F	G	G	G	G	02	Pelouse calcicole

Figure II.19. Résultats de la classification des stations par la méthode *k*-means sur base de leurs coordonnées dans les 20 premiers axes d'une analyse en coordonnées principales d'une matrice de similarité de GOWER des variables édaphiques.

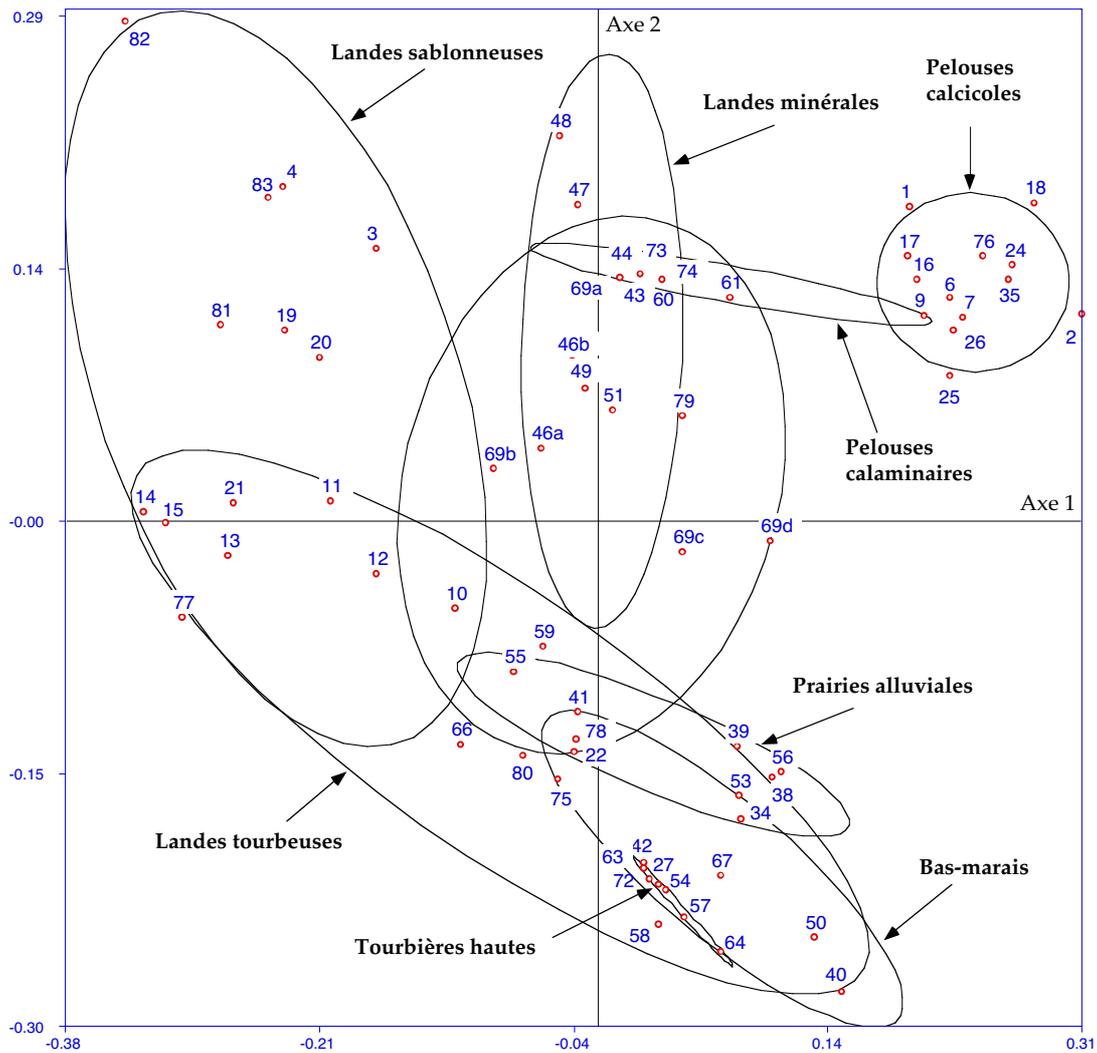


Fig.II.20. Localisation des stations dans l'espace formé par les deux premiers axes d'une analyse en coordonnées principales réalisées sur la matrice de similarité établie sur les variables chimiques, le drainage et la texture.

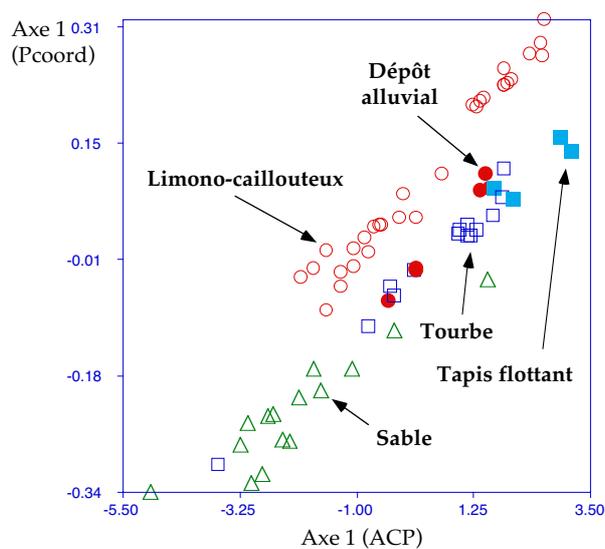


Fig.II.21. Représentation des différences de la localisation des stations sur les premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP : Figure II.18) et de l'analyse en coordonnées principales (Pcoord : Figure II.20). Les symboles correspondent à des classes de texture.

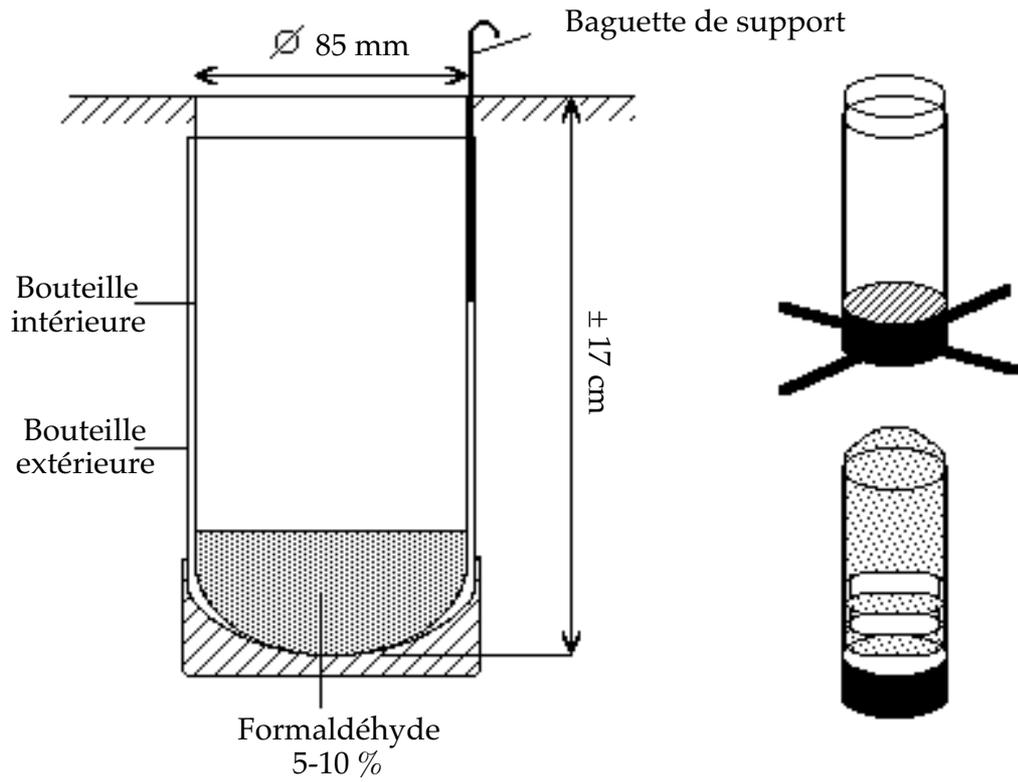


Figure II.22. Dessin du piège à fosse composé de deux bouteilles emboîtées l'une dans l'autre. La présence d'un fond amovible sur la bouteille externe permet éventuellement d'y glisser des morceaux de fil métallique qui garantiront sa stabilité dans les biotopes inondables. Une autre application est la possibilité d'inventorier la faune endogée à des hauteurs variables.

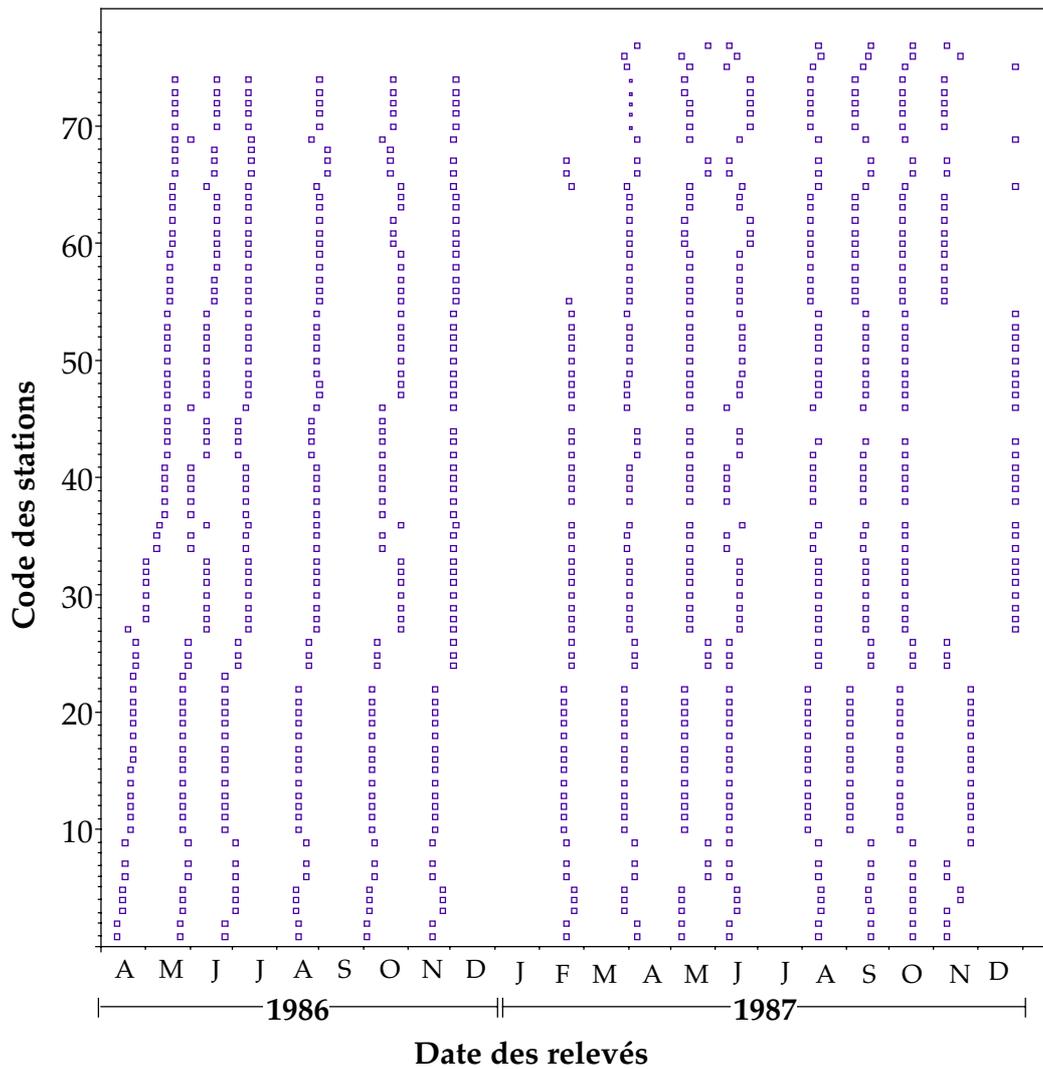


Figure II.23 Date de placement et de relevés des pièges dans les 74 stations échantillonnées en 1986 et/ou 1987. 65 stations ont fait l'objet de piégeage durant les deux années. Le premier cycle annuel de capture comprend les six premiers relevés; le second cycle annuel débute en février 1987.

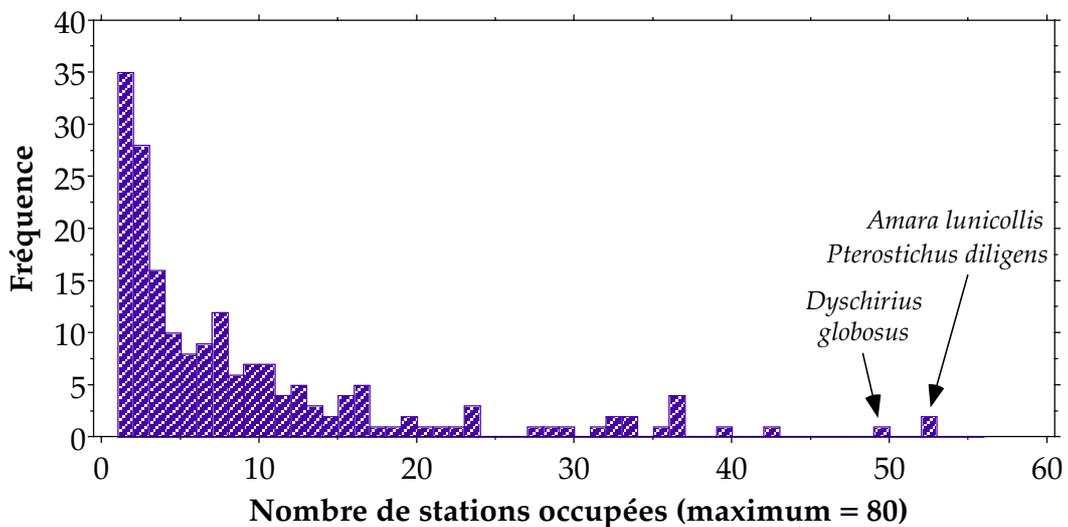


Figure II.24. Distribution de fréquence du nombre de stations occupées par les 190 espèces de Carabides recensées dans les 80 stations.

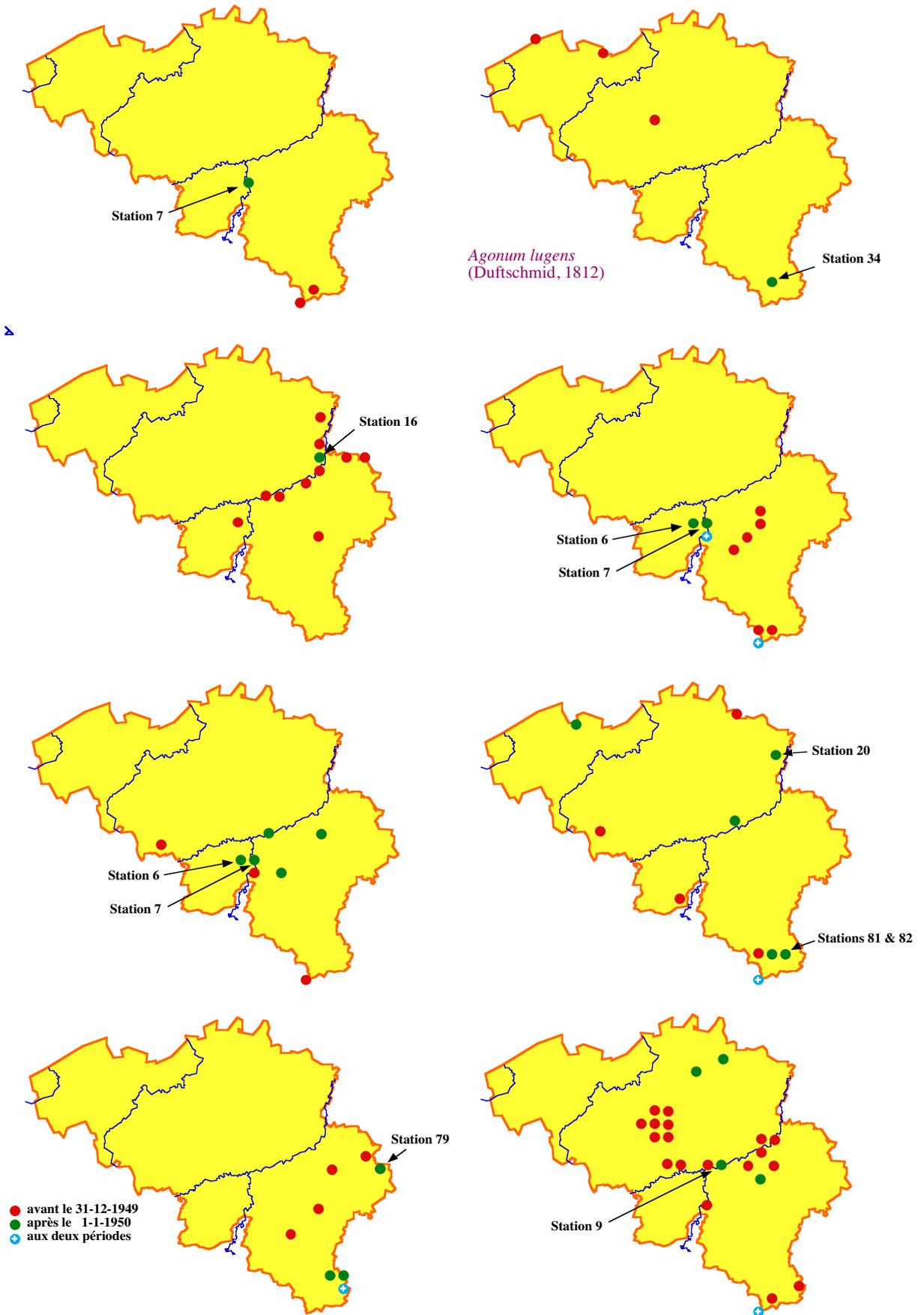


Figure II.25. Cartes de distribution des espèces remarquables de Carabides

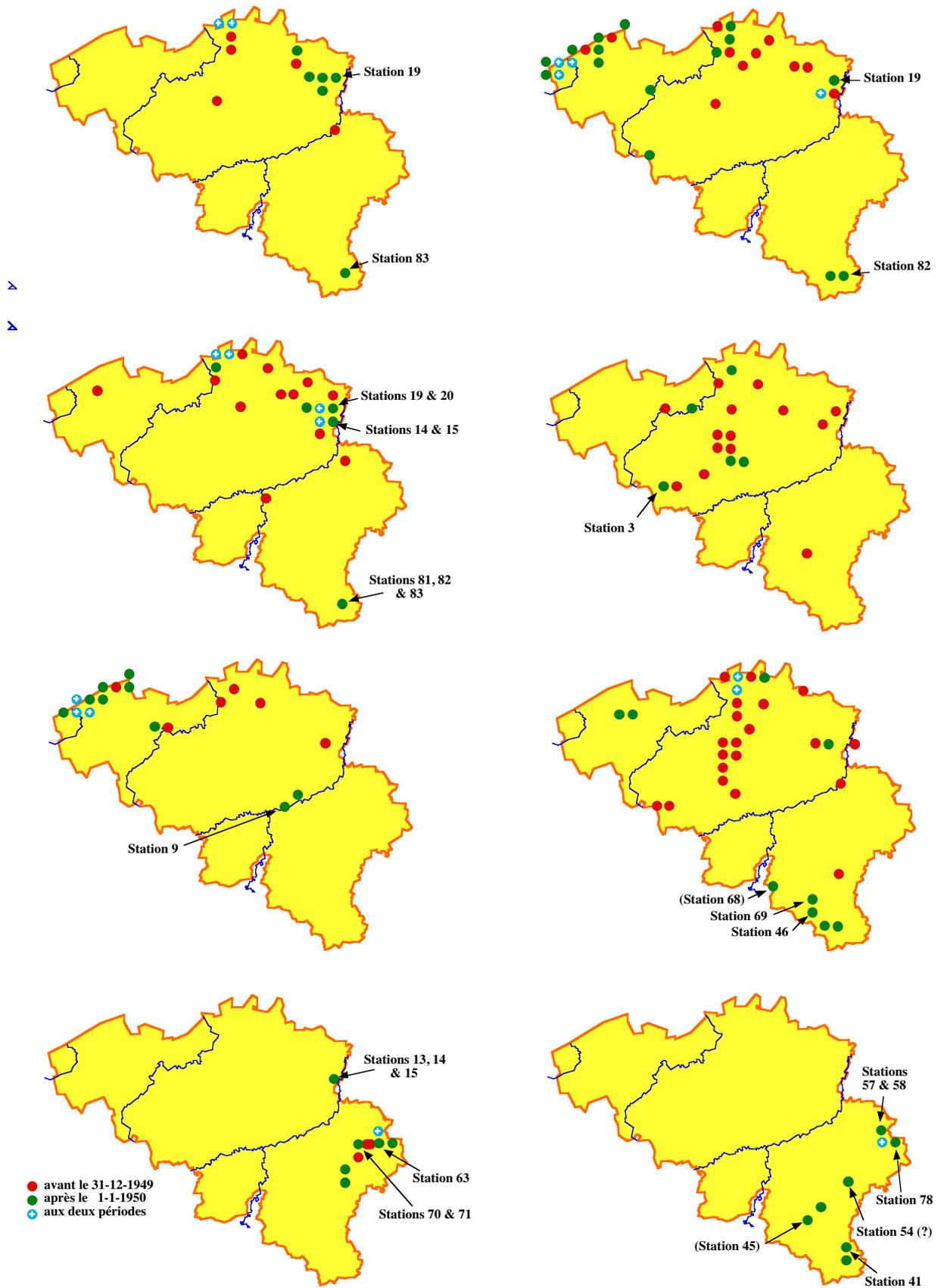


Figure II.26. Cartes de distribution des espèces remarquables de Carabides

Nombre d'espèces par station

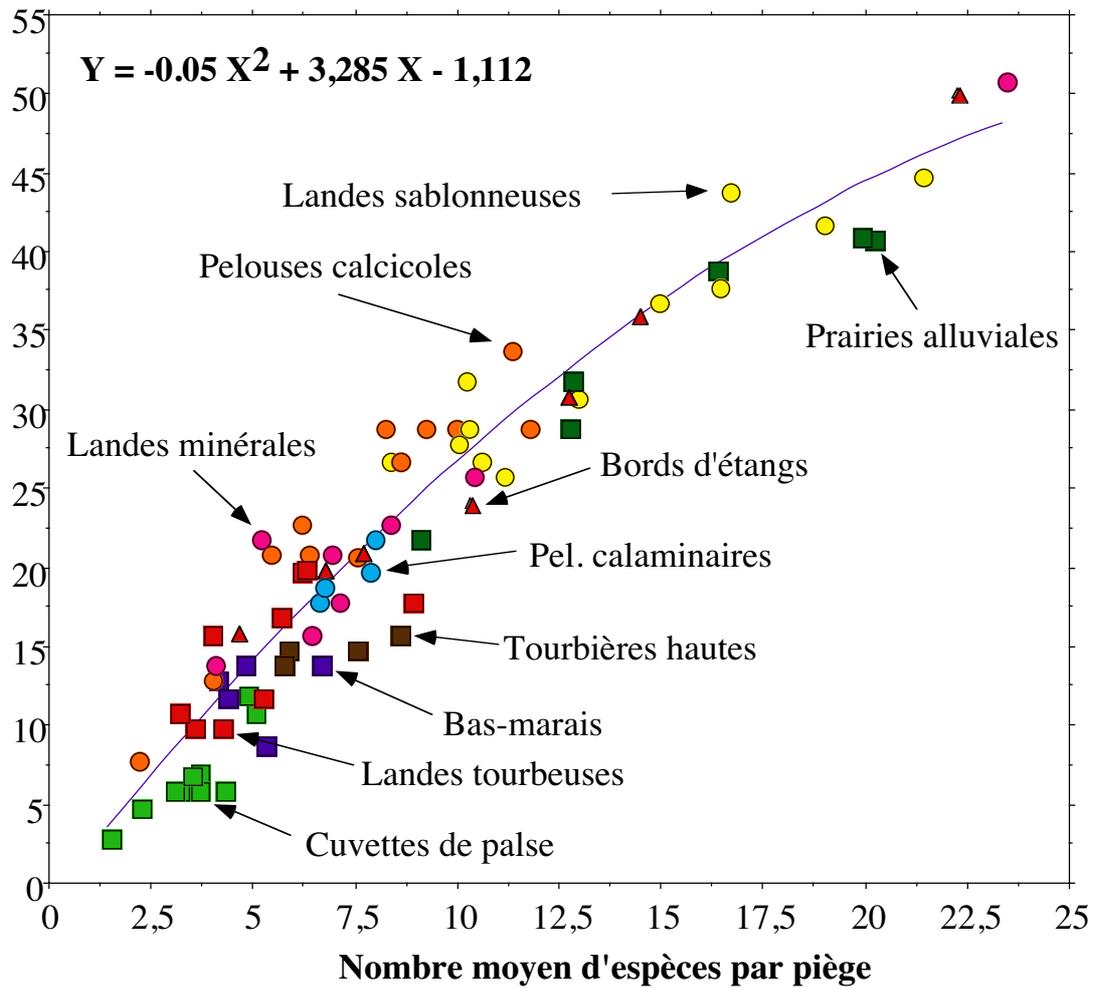


Figure II.27. Relation entre le nombre moyen d'espèces par piège (richesse moyenne ponctuelle) et le nombre d'espèces de la station. Les stations sèches sont représentées par des cercles, les stations humides par des carrés et les bords d'étang par des triangles

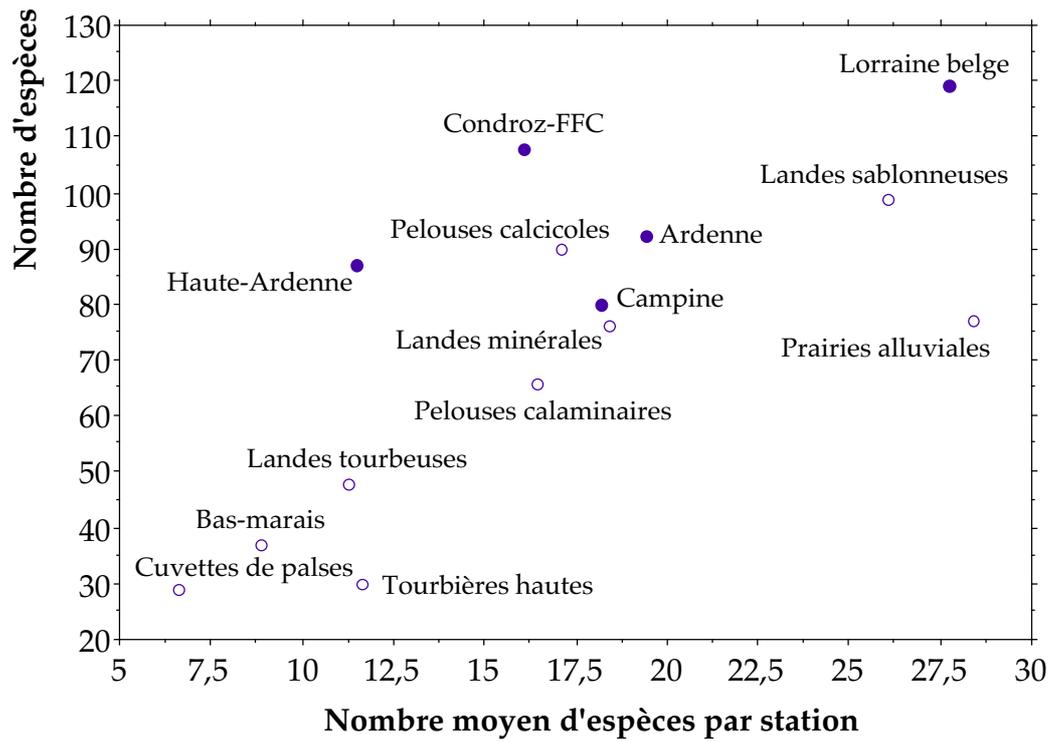


Figure II.28. Représentation du nombre moyen d'espèces par station et du nombre d'espèces total pour les habitats et les régions.

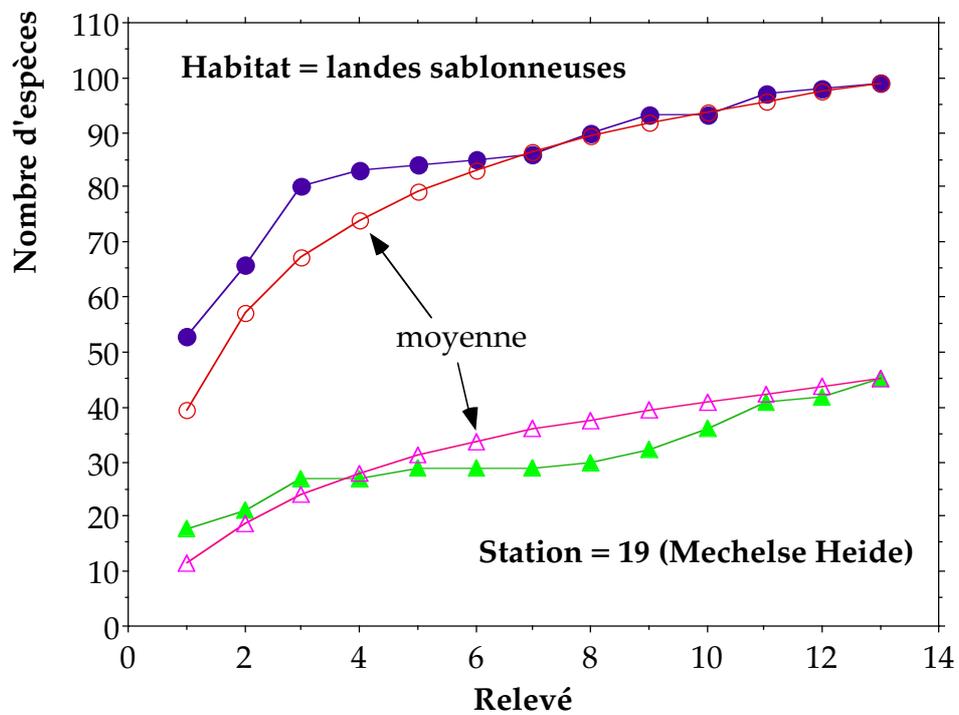


Figure II.29. Courbe cumulée du nombre d'espèces observées au cours des treize relevés et moyenne obtenue par permutation.

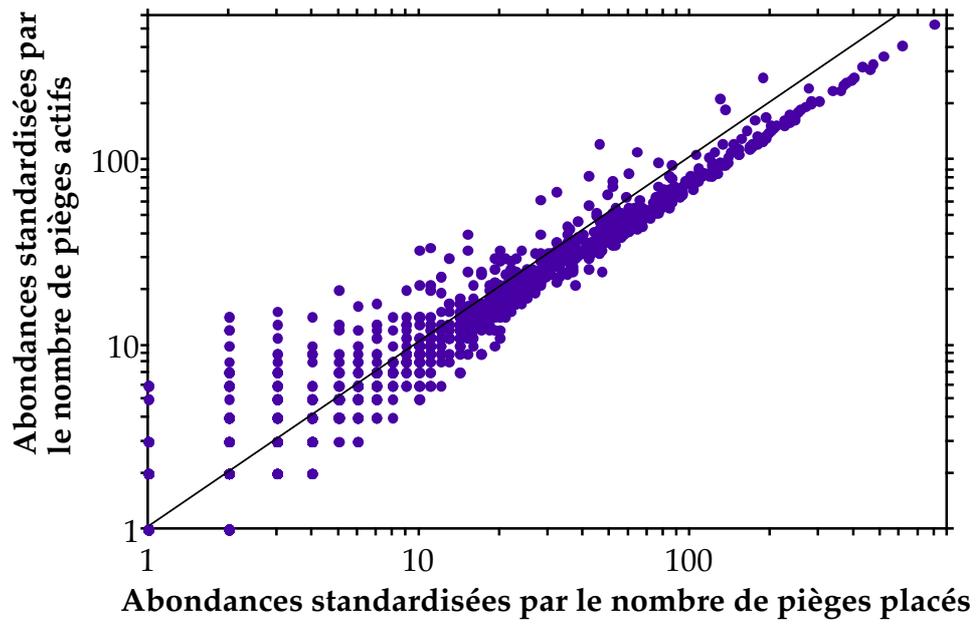


Figure II.30. Comparaison des abondances (espèces par cycle annuel) standardisées par le nombre de pièges placés et par le nombre de pièges actifs.

Nombre d'espèces

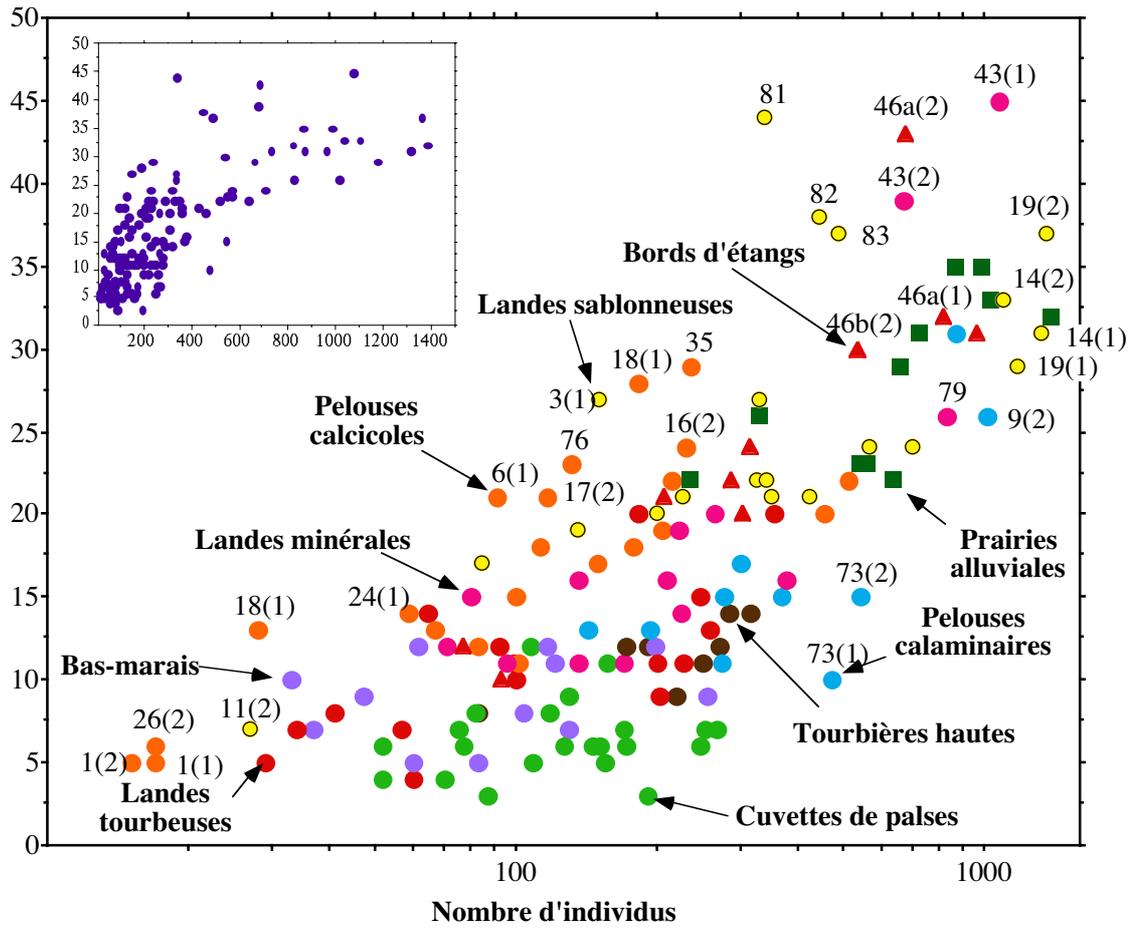


Figure II.31. Relation entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces pour chaque cycle annuel de capture. Les chiffres correspondent aux codes des stations et à l'année de piégeage lorsque les stations sont échantillonnées durant deux années.

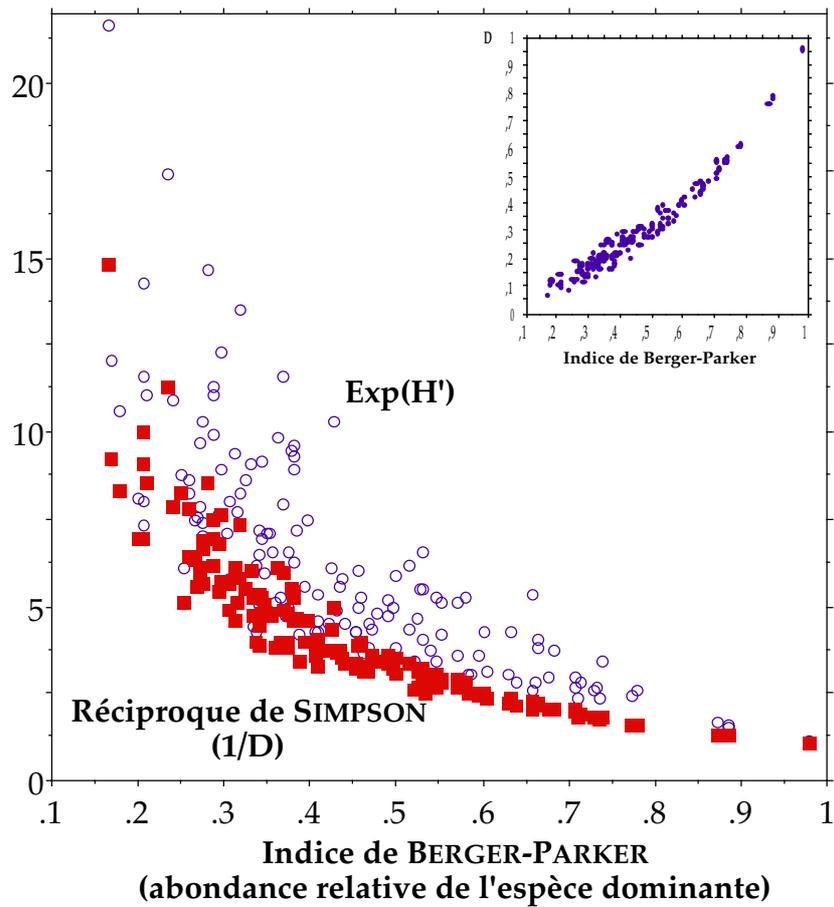


Figure II. 32. Relation entre l'abondance relative de l'espèce dominante et en ordonnée, l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER et la réciproque de l'indice de SIMPSON. L'encart représente l'étroite relation qui unit l'indice de SIMPSON (D) à l'indice de BERGER-PARKER.

Exp(H')

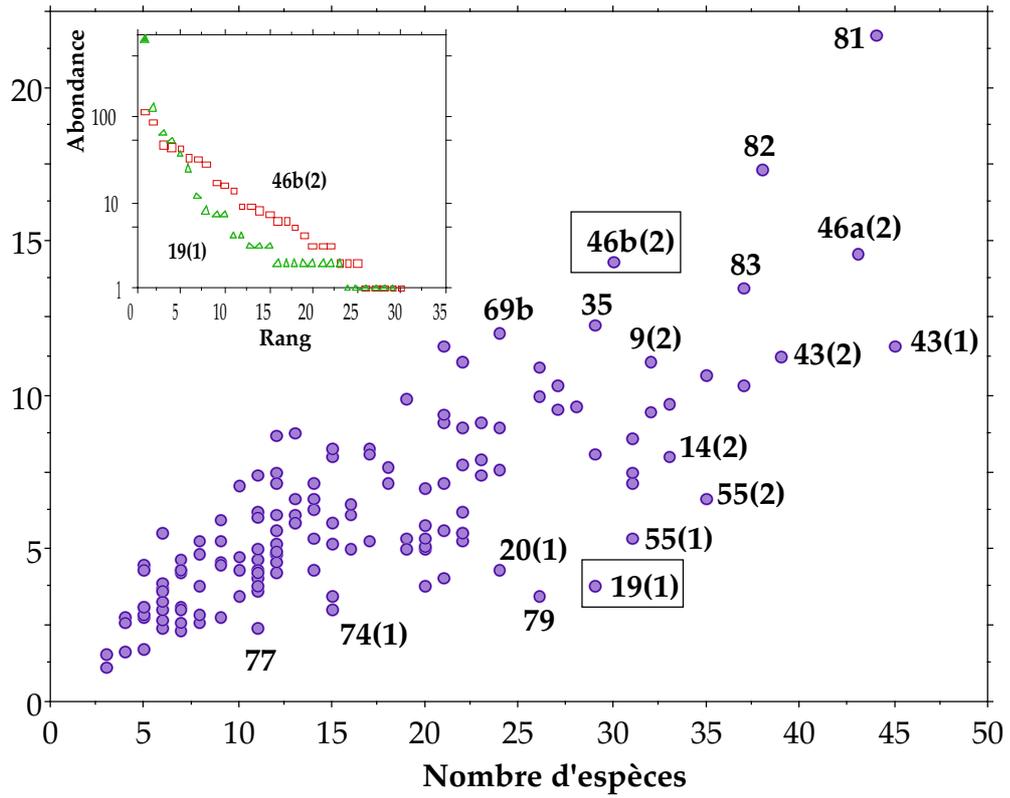


Figure II. 33. Relation entre le nombre d'espèces et l'exponentielle de l'indice de SHANNON-WIENER. L'encart représente des diagrammes de WHITTAKER, c'est-à-dire la distribution des logarithmes des abondances, pour deux stations caractérisées par des nombres d'espèces similaires mais des valeurs de diversité très différentes.

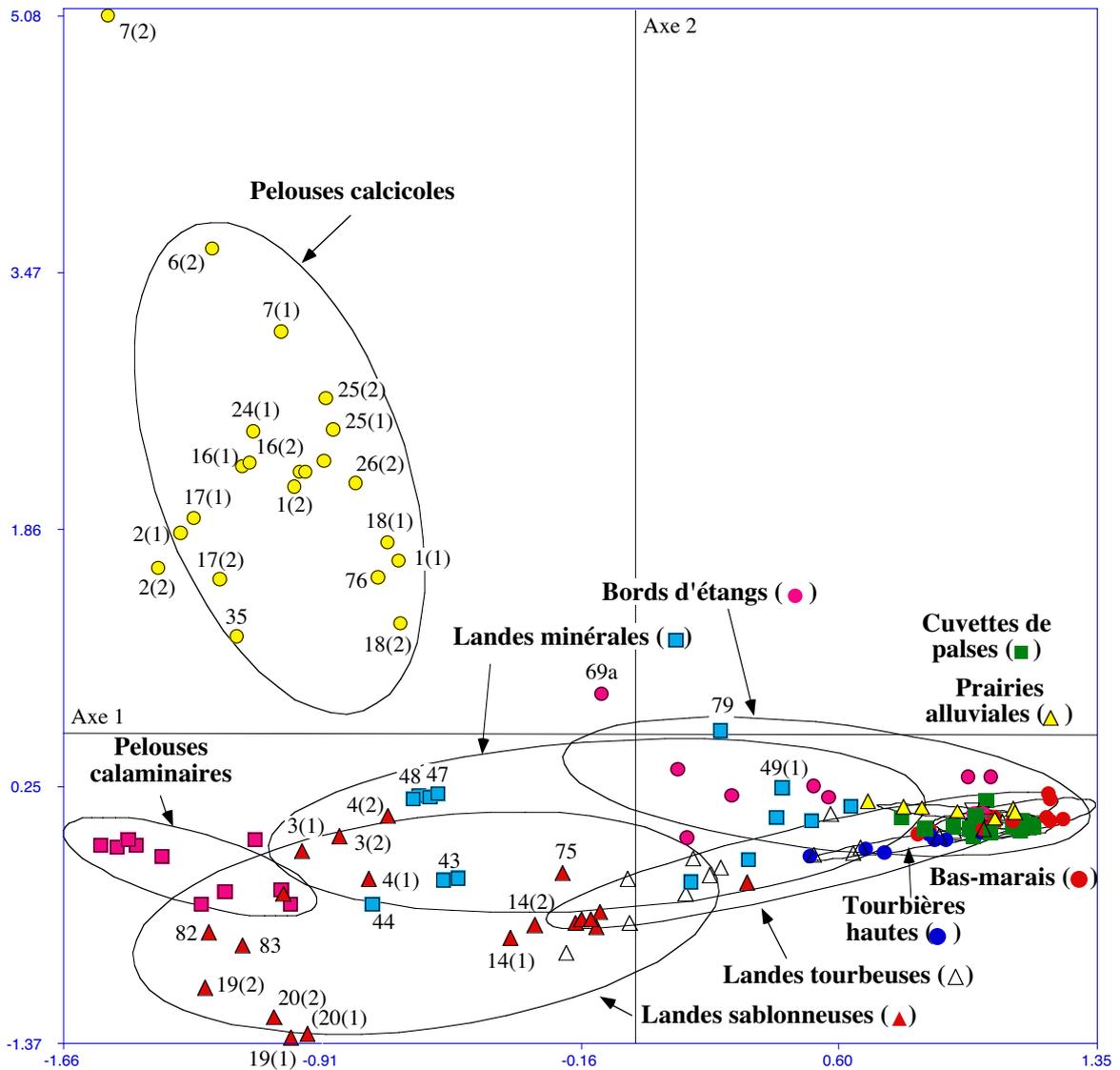


Figure II.34. Représentation des cycles annuels de capture dans l'espace des deux premiers axes d'une analyse factorielle des correspondances. La position des habitats est illustrée par des ellipses de dispersion à 80%.

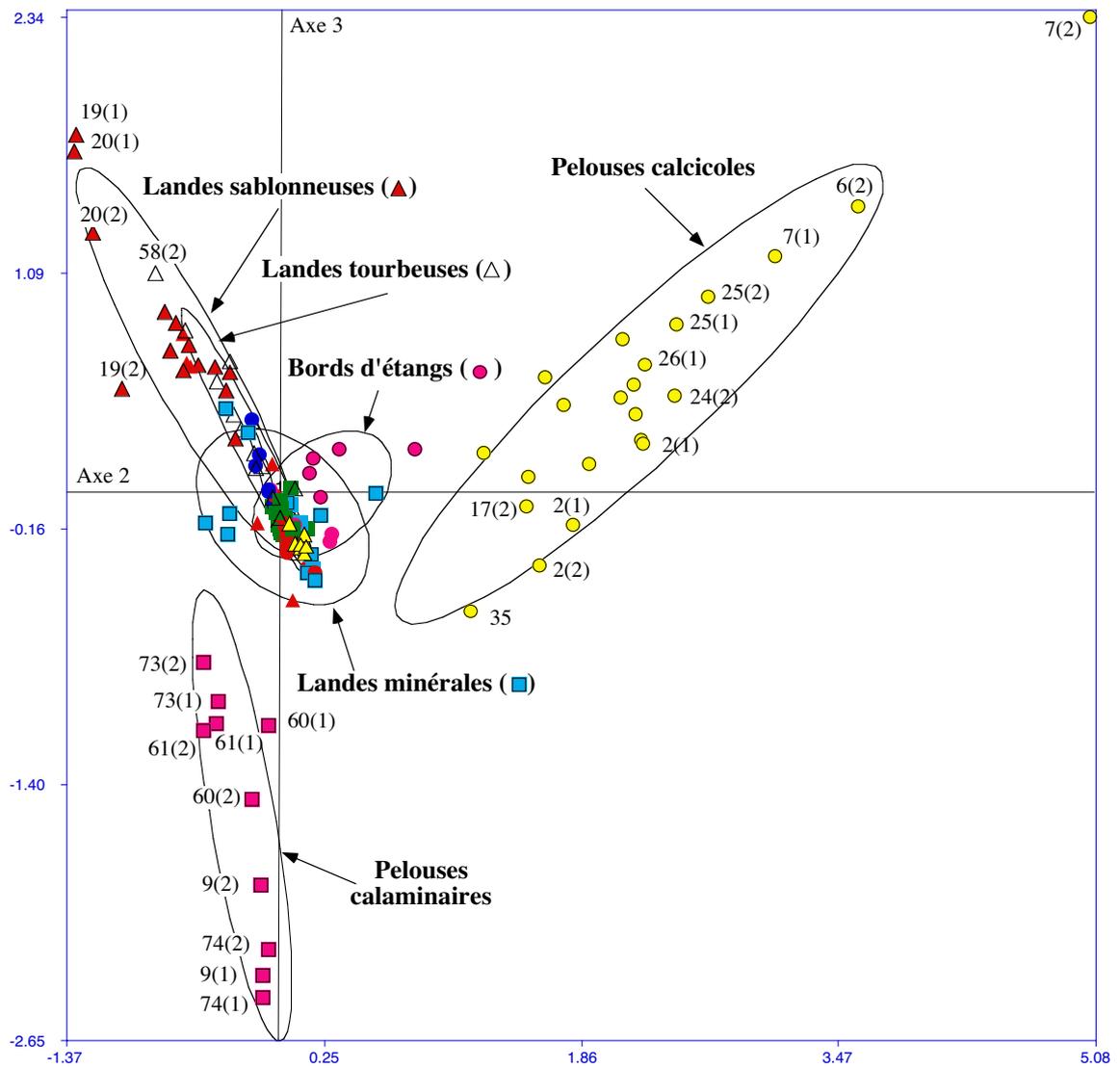


Figure II.35. Représentation des cycles annuels de capture dans l'espace des deuxième et troisième axes d'une analyse factorielle des correspondances. La position des habitats est illustrée par des ellipses de dispersion à 80%.

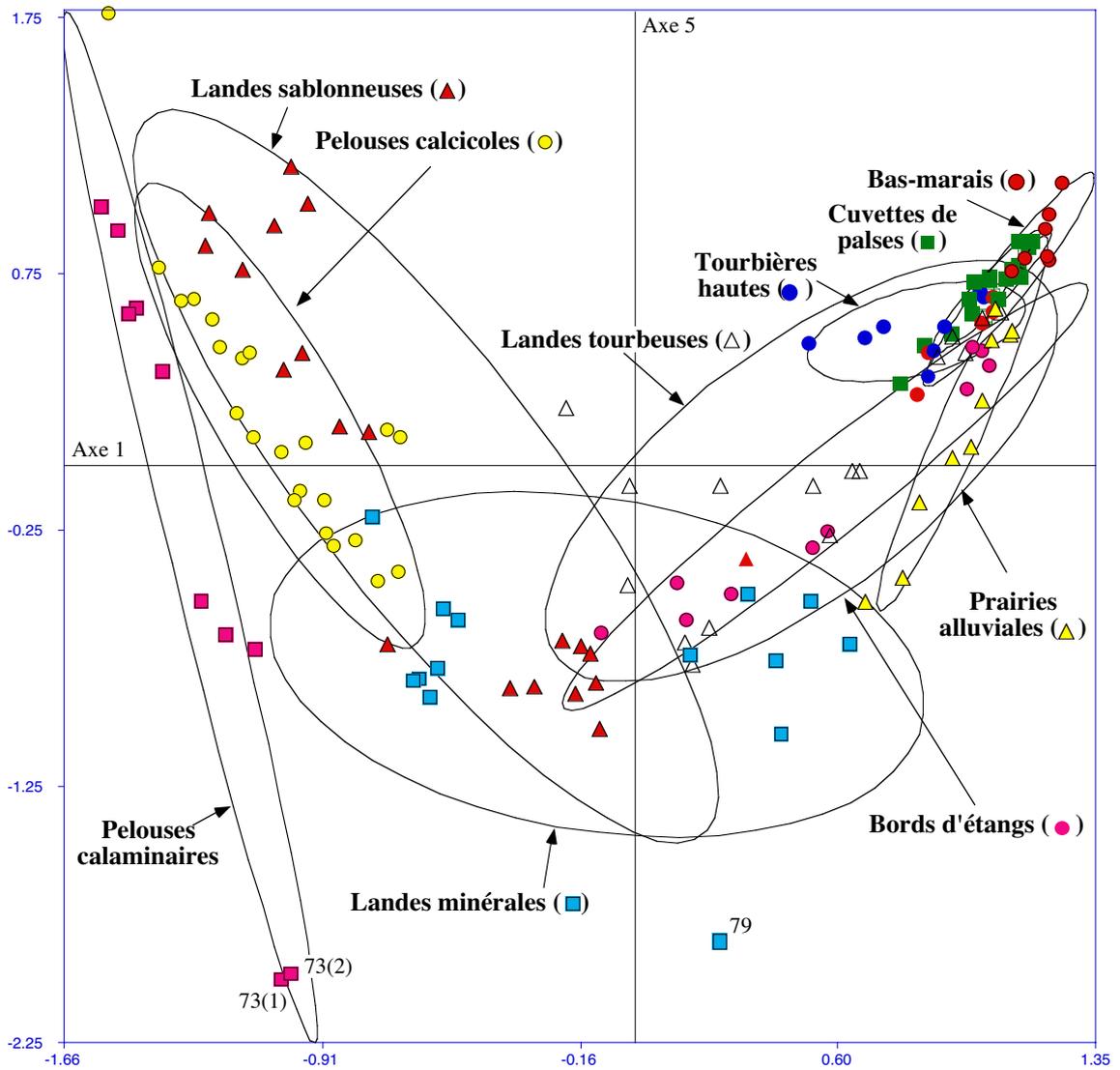


Figure II.36. Représentation des cycles annuels de capture dans l'espace du premier et du cinquième axes d'une analyse factorielle des correspondances montrant l'effet d'arche. La position des habitats est illustrée par des ellipses de dispersion à 80%.

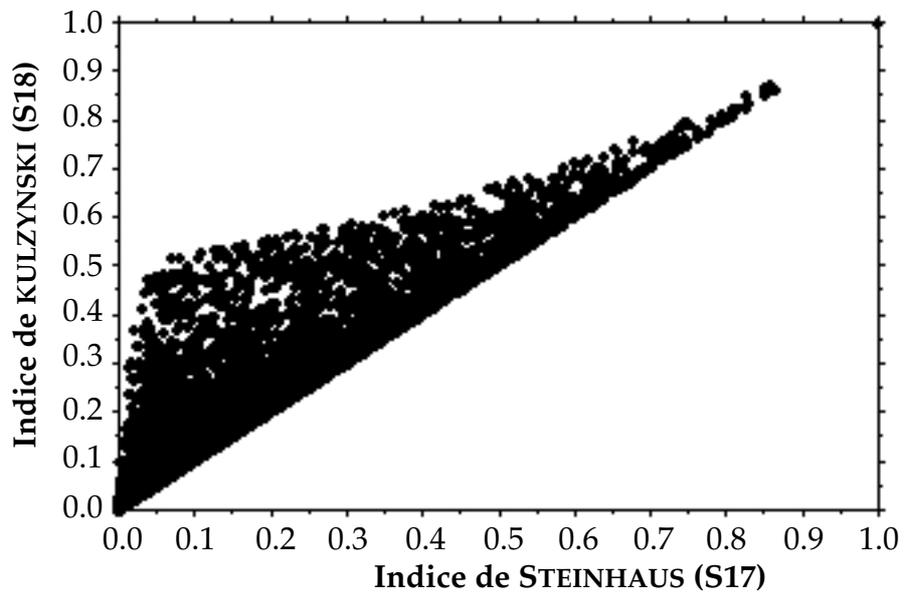
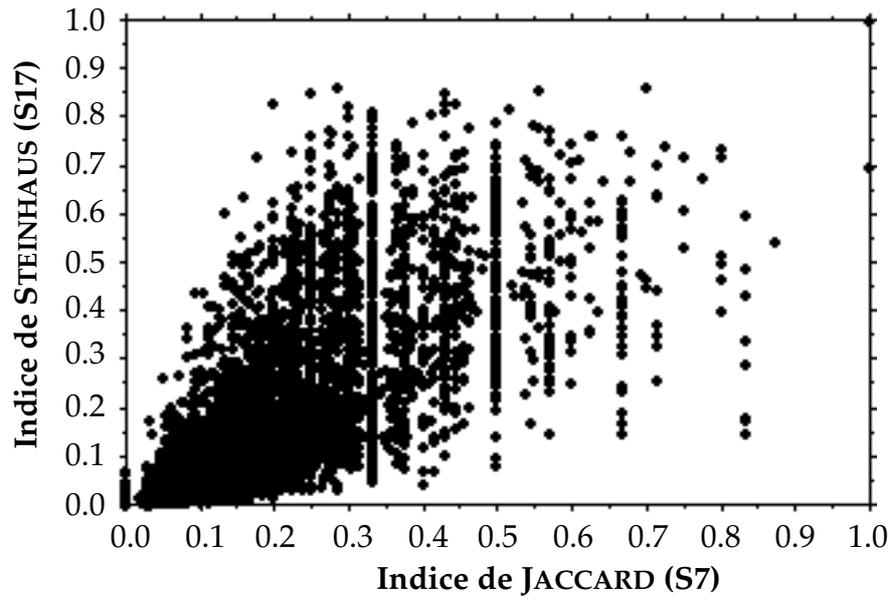


Figure.II.37. Comparaison des différentes valeurs de la similarité calculée entre les 145 cycles.

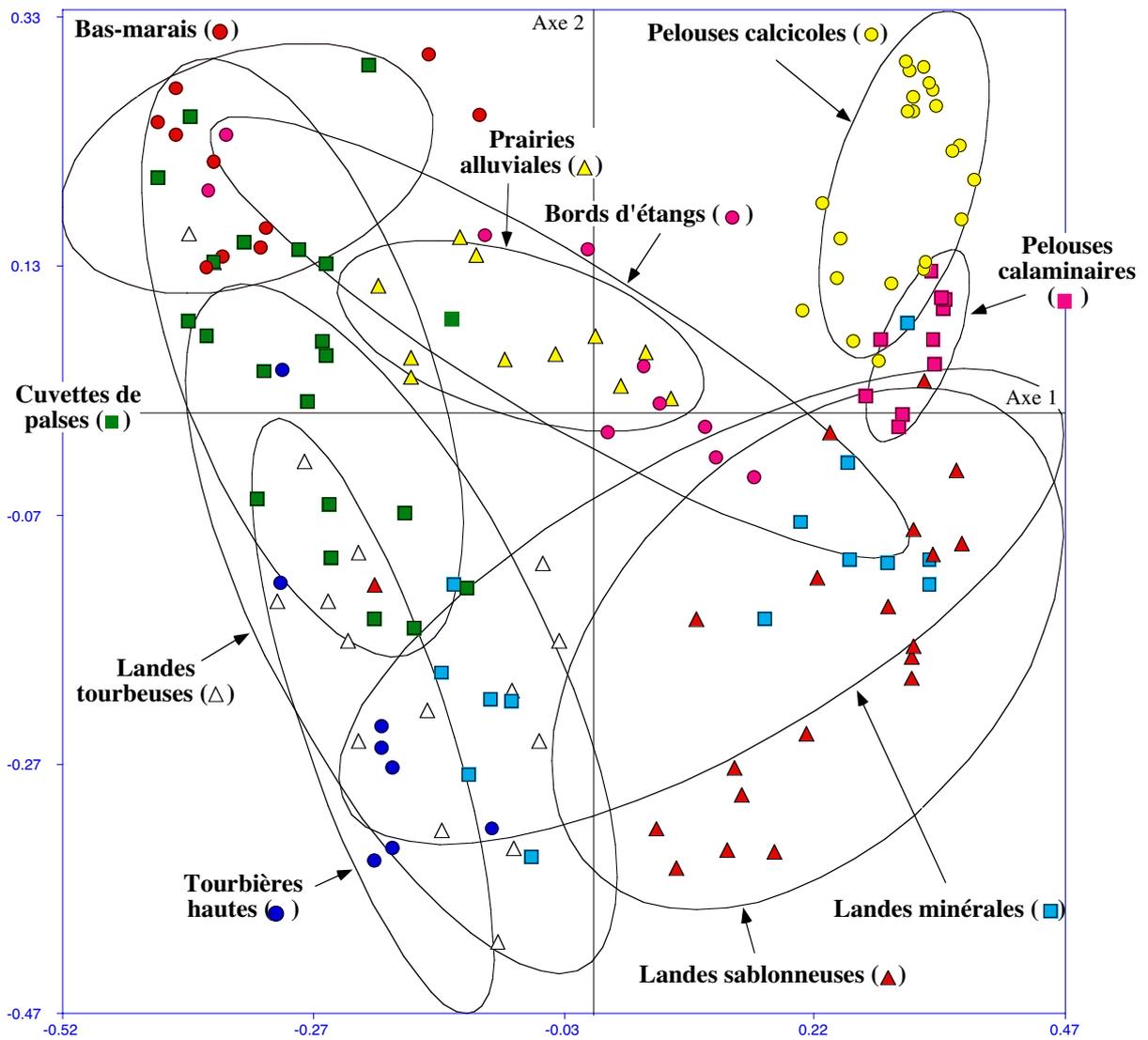


Figure II.38. Représentation des cycles annuels de capture dans l'espace du premier et du deuxième axes d'une analyse en coordonnées principales effectuée sur une matrice de similarité basée sur l'indice de JACCARD montrant un effet d'arche caractéristique avec des groupes de stations en position intermédiaire. La position des habitats est illustrée par des ellipses de dispersion à 80%.

2	3	4	5	6	7	8	9	Cycles	Habitat
A	A	A	A	A	A	A	A	01(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	01(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	02(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	02(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	06(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	06(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	07(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	07(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	24(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	24(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	25(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	25(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	26(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	26(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	35	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	A	76	<u>Pelouse calcicole</u>
A	A	A	A	A	A	A	B	16(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	B	16(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	B	17(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	B	17(2)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	B	18(1)	Pelouse calcicole
A	A	A	A	A	A	A	B	18(2)	<u>Pelouse calcicole</u>
A	A	C	C	C	C	C	C	47(1)	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	C	47(2)	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	C	48(1)	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	C	48(2)	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	C	C	04(2)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	C	C	C	C	73(1)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	C	C	C	73(2)	<u>Pelouse calaminaire</u>
A	A	C	C	C	C	D	D	09(1)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	C	D	D	09(2)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	C	D	D	74(1)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	C	C	D	D	74(2)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	E	E	D	D	60(1)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	E	E	D	D	60(2)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	E	E	D	D	61(1)	Pelouse calaminaire
A	A	C	C	E	E	D	D	61(2)	<u>Pelouse calaminaire</u>
A	A	C	C	F	F	F	E	43(1)	Lande minérale
A	A	C	C	F	F	F	E	43(2)	Lande minérale
A	A	C	C	C	C	E	E	03(1)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	C	C	E	E	03(2)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	C	C	E	E	04(1)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	44	Lande minérale
A	A	C	C	E	E	E	E	19(1)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	19(2)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	20(1)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	20(2)	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	81	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	82	Lande sablonneuse
A	A	C	C	E	E	E	E	83	Lande sablonneuse

Figure II.39a. Résultat du groupement des cycles annuels par la méthode de réallocation *k*-means. Les chiffres entre parenthèses indiquent la première ou la deuxième année de piégeage.

2	3	4	5	6	7	8	9	Cycles	Habitat
A	F	F	F	F	F	F	F	59(1)	Lande minérale
A	F	F	F	F	F	F	F	59(2)	Lande minérale
A	F	F	F	F	F	F	F	11(1)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	13(1)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	13(2)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	14(1)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	14(2)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	15(1)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	15(2)	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	75	Lande sablonneuse
A	F	F	F	F	F	F	F	12(1)	Lande tourbeuse
A	F	F	F	F	F	F	F	21(1)	Lande tourbeuse
A	F	F	F	F	F	F	F	21(2)	Lande tourbeuse
A	F	F	F	F	F	F	F	42(1)	Lande tourbeuse
I	F	F	F	F	F	F	F	56(1)	Lande tourbeuse
A	F	F	F	F	F	F	F	58(1)	Lande tourbeuse
A	F	F	F	F	F	F	F	58(2)	Lande tourbeuse
I	F	F	G	G	G	G	G	22(2)	Bas-marais
A	F	F	G	G	G	G	G	46a(1)	Bord d'étang
A	F	F	G	G	G	G	G	46a(2)	Bord d'étang
A	F	F	G	G	G	G	G	46b(1)	Bord d'étang
A	F	F	G	G	G	G	G	46b(2)	Bord d'étang
A	A	A	G	G	G	G	G	69a	Bord d'étang
A	F	F	G	G	G	G	G	69b	Bord d'étang
A	F	F	G	G	G	G	G	49(1)	Lande minérale
A	F	F	G	G	G	G	G	49(2)	Lande minérale
A	F	F	G	G	G	G	G	51(1)	Lande minérale
A	F	F	G	G	G	G	G	51(2)	Lande minérale
A	A	F	G	G	G	G	G	79	Lande minérale
I	F	F	G	G	G	G	G	11(2)	Lande sablonneuse
I	F	F	G	G	G	G	G	12(2)	Lande tourbeuse
I	F	F	G	G	G	G	G	42(2)	Lande tourbeuse
I	F	F	G	G	G	G	G	56(2)	Lande tourbeuse
A	F	F	G	G	G	G	G	55(1)	Prairie alluviale
A	F	F	G	G	G	G	G	55(2)	Prairie alluviale
A	F	F	G	G	H	H	H	69c	Bord d'étang
A	A	F	G	G	H	H	H	69d	Bord d'étang
A	A	I	G	G	H	H	H	40(2)	Bas-marais
I	I	I	G	G	H	H	H	66(1)	Bord d'étang
I	I	I	G	G	H	H	H	66(2)	Bord d'étang
I	I	I	G	G	H	H	H	22(1)	Bas-marais
I	I	I	G	G	H	H	H	40(1)	Bas-marais
I	I	I	G	G	H	H	H	34(2)	Prairie alluviale
I	I	I	G	G	H	H	H	39(2)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	H	H	H	53(1)	Bas-marais
I	I	I	I	I	H	H	H	53(2)	Bas-marais
I	I	I	I	I	H	H	H	63(1)	Bas-marais
I	I	I	I	I	H	H	H	63(2)	Bas-marais
I	I	I	I	I	H	H	H	67(1)	Bas-marais
I	I	I	I	I	H	H	H	67(2)	Bas-marais

Figure II.39b. Résultat du groupement des cycles annuels par la méthode de réallocation *k*-means. Les chiffres entre parenthèses indiquent la première ou la deuxième année de piégeage (suite).

2	3	4	5	6	7	8	9	Cycles	Habitat
I	I	I	I	I	H	H	H	29(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	H	H	H	29(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	H	H	H	10(1)	Lande tourbeuse
I	I	I	I	I	H	H	H	10(2)	Lande tourbeuse
I	I	I	I	I	H	H	H	34(1)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	H	H	H	38(1)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	H	H	H	38(2)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	H	H	H	39(1)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	H	H	H	41(1)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	H	H	H	41(2)	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	I	I	I	50(1)	Bas-marais
I	I	I	I	I	I	I	I	50(2)	Bas-marais
I	I	I	I	I	I	I	I	28(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	28(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	30(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	30(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	31(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	31(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	32(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	32(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	33(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	33(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	36(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	36(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	52(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	52(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	65(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	65(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	70(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	70(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	71(1)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	71(2)	Cuvette de palse
I	I	I	I	I	I	I	I	72(1)	Lande tourbeuse
I	I	I	I	I	I	I	I	72(2)	Lande tourbeuse
I	I	I	I	I	I	I	I	77	Lande tourbeuse
I	I	I	I	I	I	I	I	80	Lande tourbeuse
I	I	I	I	I	I	I	I	78	Prairie alluviale
I	I	I	I	I	I	I	I	27(1)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	27(2)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	54(1)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	54(2)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	57(1)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	57(2)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	64(1)	Tourbière haute
I	I	I	I	I	I	I	I	64(2)	Tourbière haute

Figure II.39c. Résultat du groupement des cycles annuels par la méthode de réallocation *k*-means. Les chiffres entre parenthèses indiquent la première ou la deuxième année de piégeage (suite et fin).

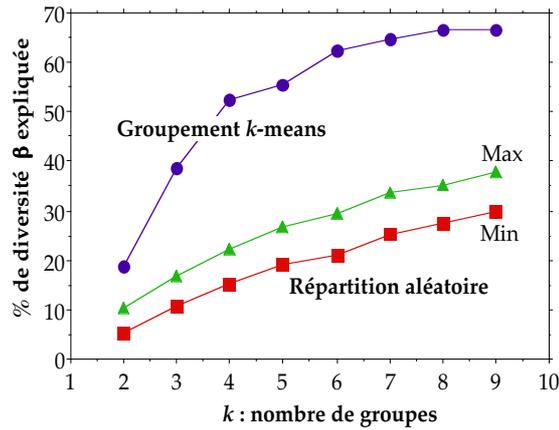


Figure II.40. Évolution de la diversité β expliquée au cours du groupement. Les deux courbes du bas correspondent aux bornes de l'intervalle de confiance obtenu avec 500 répartitions au hasard des stations dans les groupes.

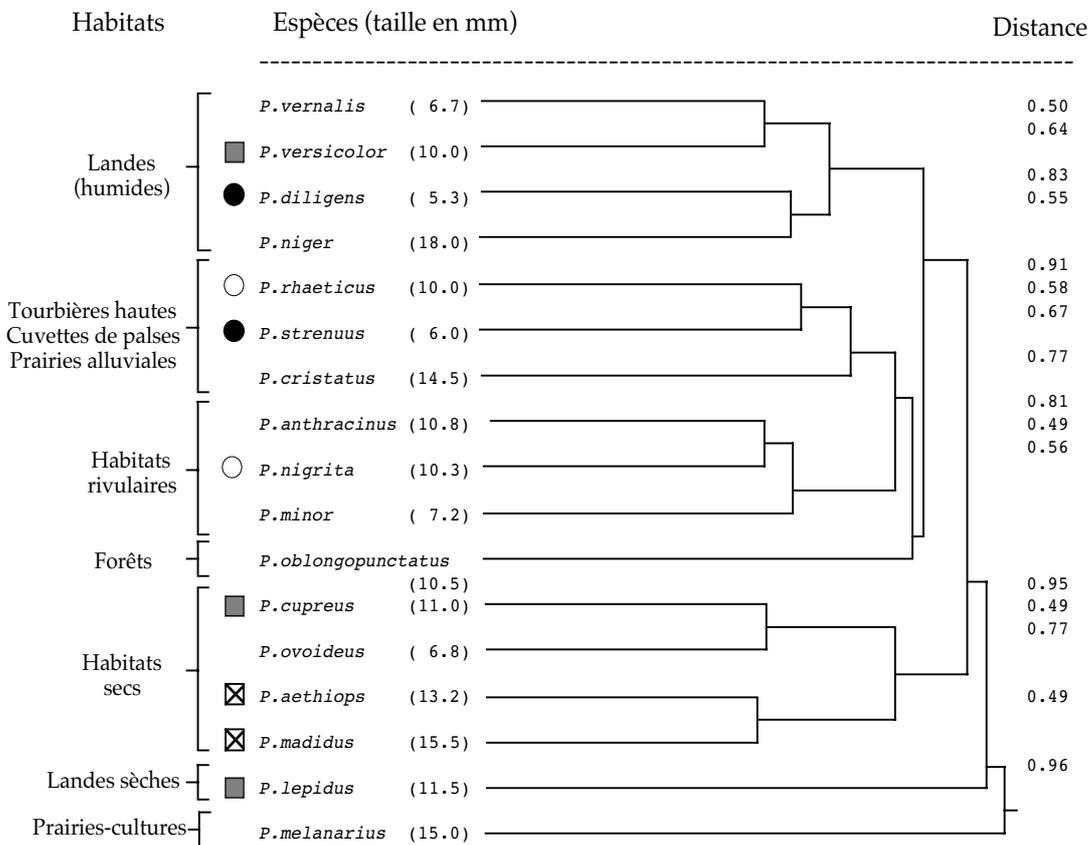


Figure II.41. Dendrogramme des espèces du genre *Pterostichus* montrant son hétérogénéité et les différences entre les préférences d'habitat des espèces taxonomiquement très proches, identifiées par des symboles. Ce dendrogramme résulte de l'application de la méthode de l'association moyenne à une matrice de similarité établie avec l'indice de KULZYNSKI (S18). Les nombres à droite du schéma correspondent à la mesure de la distance à laquelle s'est réalisée une fusion.

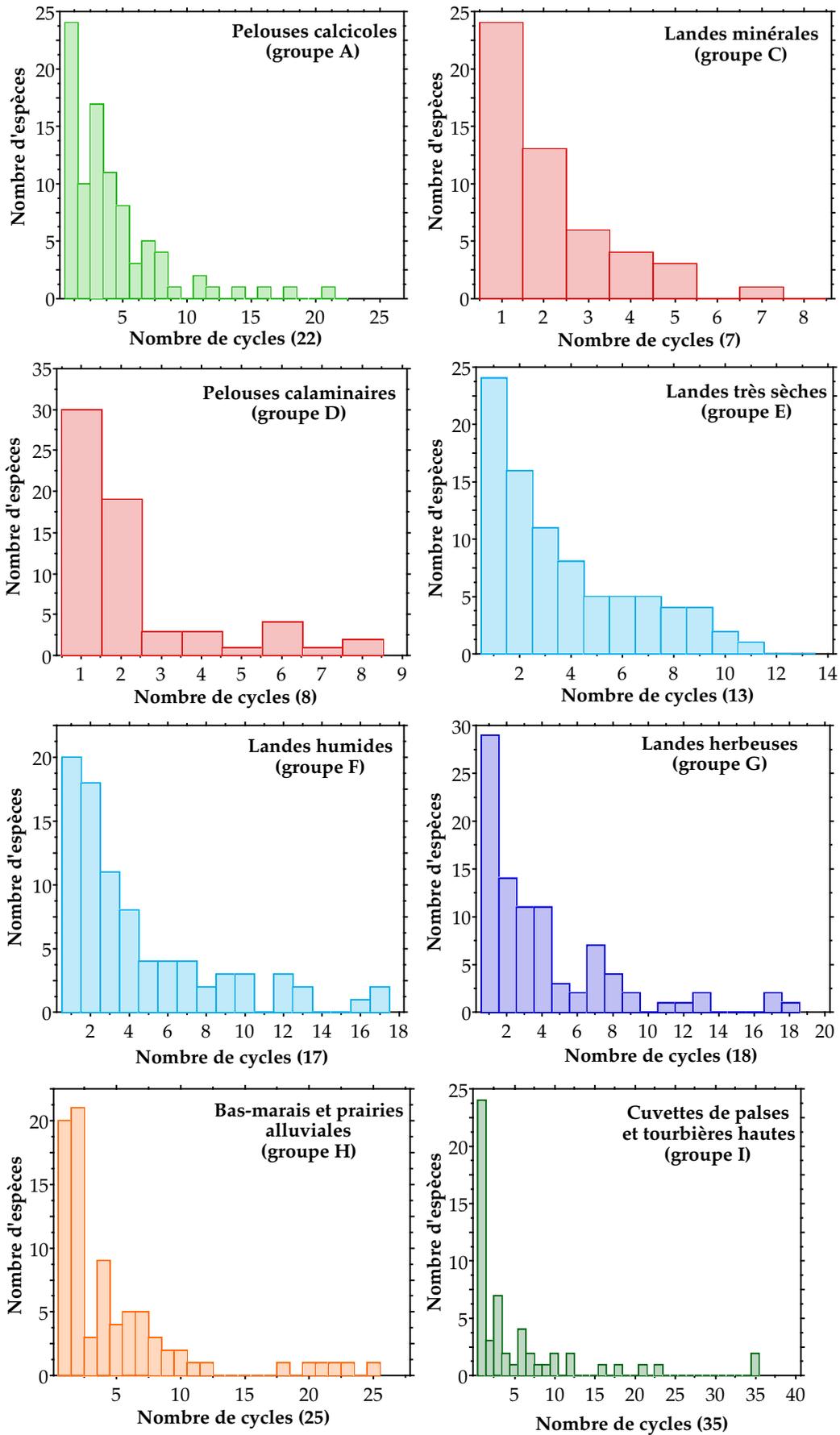


Figure II.42. Diagramme de la distribution régionale des espèces dans les 8 types d'assemblages reconnus par la méthode *k*-means.

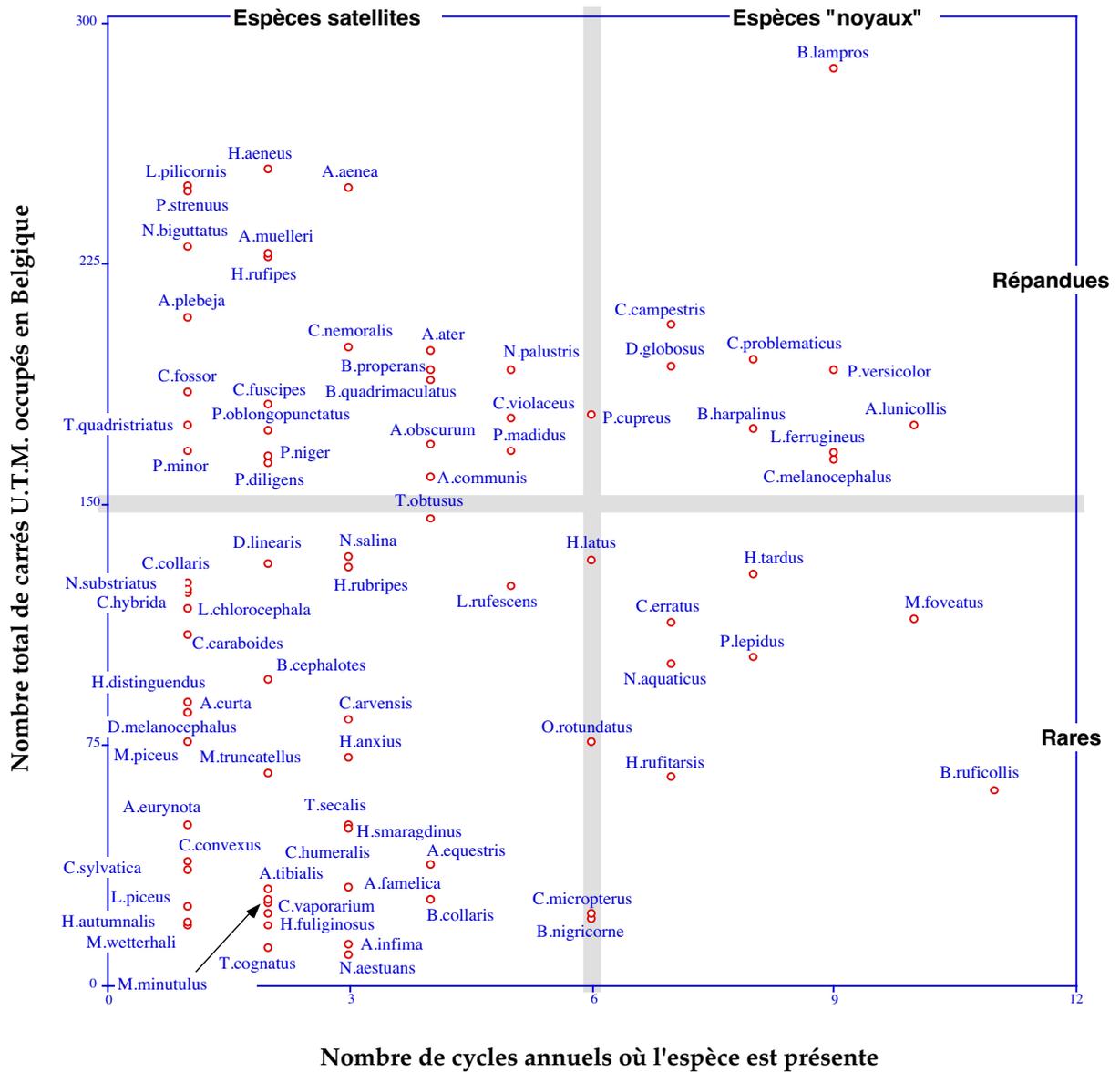


Figure II.43. Représentation du nombre de sites occupés par rapport à la taille de la distribution des espèces en Belgique pour les assemblages des landes très sèches.

Annexes

Annexe 1 : Liste des classes des facteurs écologiques caractérisant les OGU.

1. Nombre de jours sans gel

- 1.1 plus de 220 jours
- 1.2 de 210 à 220 jours
- 1.3 de 200 à 210 jours
- 1.4 de 190 à 200 jours
- 1.5 de 180 à 190 jours
- 1.6 de 170 à 180 jours
- 1.7 de 160 à 170 jours
- 1.8 de 150 à 160 jours
- 1.9 de 140 à 150 jours
- 1.10 moins de 140 jours

2. Date des premières gelées

- 2.1 après le 5/11
- 2.2 du 30/10 au 5/11
- 2.3 du 20/10 au 30/10
- 2.4 du 10/10 au 20/10
- 2.5 avant le 10/10

3. Date des dernières gelées

- 3.1 avant le 10/4
- 3.2 du 10/4 au 20/4
- 3.3 du 20/4 au 30/4
- 3.4 du 30/4 au 10/5
- 3.5 du 10/5 au 20/5
- 3.6 après le 20/5

4. Nombre de jours sans gel

- 4.1 moins que 50 jours
- 4.2 de 50 à 60 jours
- 4.3 de 60 à 70 jours
- 4.4 de 70 à 80 jours
- 4.5 de 80 à 90 jours
- 4.6 de 90 à 100 jours
- 4.7 de 100 à 110 jours
- 4.8 de 110 à 120 jours
- 4.9 plus de 120 jours

5. Température moyenne

- 5.1 moins que 7 C°
- 5.2 de 7 à 8 C°
- 5.3 de 8 à 9 C°
- 5.4 de 9 à 10 C°
- 5.5 plus de 10 C°

6. Précipitations moyennes annuelles

- 6.1 moins de 800 mm
- 6.2 de 800 à 900 mm
- 6.3 de 900 à 1000 mm

6.4 de 1000 à 1100 mm

6.5 de 1100 à 1200 mm

6.6 de 1200 à 1300 mm

6.7 de 1300 à 1400 mm

6.8 plus de 1400 mm

7. Nombre de jours pluvieux

7.1 moins de 160 jours

7.2 de 160 à 180 jours

7.3 de 180 à 200 jours

7.4 plus de 200 jours

8. Pédologie

8.1 dunes

8.2 polders jeunes

8.3 polders moyens

8.4 polders anciens

8.5 moeres

8.6 Pleistocène recouvert

8.7 sols sablonneux

8.8 sols limoneux

8.9 sols sablo-limoneux et limoneux

8.10 sols tourbeux

8.11 */9-inclusions de sols tourbeux

8.12 sols limono-sableux

8.13 pentes fortes

8.14 sols argileux

9. Géologie

9.1 Holocène

9.2 Pleistocène

9.3 Pliocène

9.4 Miocène

9.5 Oligocène

9.6 Éocène

9.7 Crétacé

9.8 Oolithique

9.9 Liasique

9.10 Triasique

9.11 Permien

9.12 Carbonifère

9.13 Dinantien

9.14 Néo-méso Dévonien

9.15 Éodévonien

9.16 Silurien

9.17 Cambrien

10. Lithologie

10.1 alluvions récentes

10.2 cône alluvial de la Meuse

10.3 sables cénozoïques

10.4 sables et grès

mésozoïques

10.5 poudingue de Malmédy

10.6 grès et psammites néodévonien

10.7 argile des polders

10.8 argiles cénozoïques

10.9 argiles et schistes mésozoïques

10.10 schistes dévonien

10.11 schistes siluriens

10.12 marnes céno- et mésozoïques

10.13 craies et calcaires grossiers

10.14 calcaires jurassiques

10.15 calcaires paléozoïques

10.16 schistes et grès houillers

10.17 schistes cambrien et éodévonien

11. Altitude

11.1 plus de 600 m

11.2 de 500 à 600 m

11.3 de 400 à 500 m

11.4 de 300 à 400 m

11.5 de 200 à 300 m

11.6 de 150 à 200 m

11.7 de 100 à 150 m

11.8 de 50 à 100 m

11.9 de 20 à 50 m

11.10 de 10 à 20 m

11.11 de 5 à 10 m

11.12 de 0 à 5 m

11.13 estran

11.14 mer

Annexe 2 : Liste des types de distribution des espèces belges établis par les deux versions de l'analyse du groupement (*k*-means sur 20 ou sur 19 axes principaux) et présentation du groupement finalement retenu. Nombre de carrés U.T.M. occupés avant le 1/1/1950; après le 31/12/1949 et nombre total (UTM) et évaluation de la tendance de la dynamique de la répartition. Les espèces sont classées par le type retenu de la distribution et par ordre alphabétique.

Espèces	<i>k</i> -means 20 axes	<i>k</i> -means 19 axes	Groupes retenus	< 50	> 49	UTM	Tendance de la répartition
<i>Aba. ater</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	197	80	176	extension
<i>Aba. ovalis</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	67	36	46	sans tendance
<i>Aba. parallelus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	103	50	75	sans tendance
<i>Ago. ericeti</i>	rare	Ardenne	Ardenne	11	4	8	sans tendance
<i>Ago. micans</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	72	30	50	sans tendance
<i>Ago. scitulum</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	24	11	13	sans tendance
<i>Ama. aulica</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	93	54	55	sans tendance
<i>Ama. montivaga</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	40	29	14	régression
<i>Bem. bruxellense</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	111	52	78	sans tendance
<i>Bem. nitidulum</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	118	58	87	sans tendance
<i>Bem. stephensi</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	57	33	30	sans tendance
<i>Bem. tibiale</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	70	47	46	sans tendance
<i>Bem. unicolor</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	77	45	41	sans tendance
<i>Bra. collaris</i>	rare	Ardenne	Ardenne	27	15	12	sans tendance
<i>Car. arvensis</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	83	58	48	sans tendance
<i>Car. auronitens</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	94	44	75	extension
<i>Car. cancellatus</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	128	102	54	régression
<i>Car. convexus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	39	33	12	régression
<i>Car. coriaceus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	134	98	70	régression
<i>Car. intricatus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	34	25	16	sans tendance
<i>Car. nemoralis</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	198	132	146	sans tendance
<i>Car. problematicus</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	194	99	169	extension
<i>Car. violaceus</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	176	91	149	extension
<i>Cic. campestris</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	205	134	146	sans tendance
<i>Cyc. attenuatus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	45	23	34	sans tendance
<i>Cyc. caraboides</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	109	33	88	extension
<i>Dia. germanus</i>	Ardenne	rare	Ardenne	34	26	14	régression
<i>Dro. fenestratus</i>	rare	Ardenne	Ardenne	24	18	8	régression
<i>Har. latus</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	132	72	88	sans tendance
<i>Har. quadripunctatus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	23	13	12	sans tendance
<i>Leb. chlorocephala</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	117	80	59	régression
<i>Lei. piceus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	25	3	24	extension
<i>Mol. piceus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	76	53	35	régression
<i>Pat. atrorufus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	94	39	65	sans tendance
<i>Per. nigriceps</i>	rare	Ardenne	Ardenne	11	4	7	sans tendance
<i>Pte. aethiops</i>	rare	Ardenne	Ardenne	9	6	5	sans tendance
<i>Pte. cristatus</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	101	49	76	sans tendance
<i>Pte. madidus</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	166	75	142	extension
<i>Pte. oblongopunctatus</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	172	90	129	sans tendance
<i>Pte. versicolor</i>	répandue	Ardenne	Ardenne	191	127	126	sans tendance

<i>Tre. rubens</i>	rare	Ardenne	Ardenne	23	13	12	sans tendance
<i>Tre. secalis</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	49	24	34	sans tendance
<i>Tri. laevicollis</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	72	31	53	sans tendance
<i>Tri. nitens</i>	Ardenne	Ardenne	Ardenne	65	25	53	extension
<i>Ago. viridicupreum</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	42	19	25	sans tendance
<i>Ama. convexior</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	70	49	33	régression
<i>Ama. cursitans</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	11	10	1	régression
<i>Ama. curta</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	85	45	53	sans tendance
<i>Ama. equestris</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	38	26	13	régression
<i>Ama. eurynota</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	50	37	19	régression
<i>Ama. nitida</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	6	4	2	sans tendance
<i>Ama. ovata</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	93	66	45	régression
<i>Bem. atrocoeruleum</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	30	19	14	sans tendance
<i>Bem. decorum</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	58	43	28	régression
<i>Bem. elongatum</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	16	13	4	régression
<i>Bem. fluviatile</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	8	5	3	sans tendance
<i>Bem. milleri</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	24	14	10	sans tendance
<i>Bem. monticola</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	31	24	10	régression
<i>Bem. prasinum</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	10	8	2	régression
<i>Bem. punctulatum</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	26	21	9	régression
<i>Bem. quadripustulatum</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	50	27	25	sans tendance
<i>Bem. testaceum</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	11	10	2	régression
<i>Bra. crepitans</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	57	51	18	régression
<i>Bra. explodens</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	31	25	9	régression
<i>Bra. sclopetata</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	12	12	0	régression
<i>Cal. inquisitor</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	74	57	28	régression
<i>Cal. lunatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	34	33	6	régression
<i>Chl. nitidulus</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	68	64	11	régression
<i>Chl. variegatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	7	7	0	régression
<i>Cic. germanica</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	23	19	5	régression
<i>Cym. axillaris</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	17	14	6	régression
<i>Har. ardiosacus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	22	16	8	régression
<i>Har. atratus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	37	27	16	régression
<i>Har. azureus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	36	33	8	régression
<i>Har. cordatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	13	13	1	régression
<i>Har. dimidiatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	37	33	5	régression
<i>Har. honestus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	39	22	20	sans tendance
<i>Har. parallelus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	10	9	4	sans tendance
<i>Har. punctatulus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	21	21	0	régression
<i>Har. puncticeps</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	72	48	38	sans tendance
<i>Har. puncticollis</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	45	36	20	régression
<i>Har. rubripes</i>	répandue	rég. calcaires	rég. calcaires	130	79	83	sans tendance
<i>Har. rupicola</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	19	16	4	régression
<i>Har. sabulicola</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	10	10	1	régression
<i>Har. tenebrosus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	8	3	5	sans tendance
<i>Leb. cruxminor</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	33	27	10	régression
<i>Leb. cyanocephala</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	8	8	0	régression
<i>Lio. quadrillum</i>	rég. calcaires	rare	rég. calcaires	15	10	5	sans tendance
<i>Mic. maurus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	33	29	9	régression
<i>Pan. bipustulatus</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	77	43	46	sans tendance

<i>Pan. cruxmajor</i>	répandue	rég. calcaires	rég. calcaires	127	93	60	régression
<i>Par. maculicornis</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	21	17	6	régression
<i>Per. areolatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	17	15	5	régression
<i>Pte. ovoideus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	32	23	11	régression
<i>Sph. leucophthalmus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	18	10	8	sans tendance
<i>Tac. bistriatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	30	26	7	régression
<i>Tac. bisulcatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	16	10	6	sans tendance
<i>Tac. micros</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	21	18	7	régression
<i>Tac. parvulus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	38	27	13	régression
<i>Tac. quadrisignatus</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	10	9	2	régression
<i>Tha. longicornis</i>	rég. calcaires	rég. calcaires	rég. calcaires	8	6	2	sans tendance
<i>Zab. tenebrioides</i>	Ardenne	rég. calcaires	rég. calcaires	82	71	20	régression
<i>Acu. brunnipes</i>	plaine	Campine	Campine	40	33	12	régression
<i>Ago. gracile</i>	plaine	Campine	Campine	60	21	43	extension
<i>Ago. sexpunctatum</i>	répandue	Campine	Campine	144	107	79	régression
<i>Ago. versutum</i>	Campine	Campine	Campine	31	22	11	régression
<i>Ama. consularis</i>	plaine	Campine	Campine	51	35	20	régression
<i>Ama. famelica</i>	Campine	Campine	Campine	31	21	15	sans tendance
<i>Ama. fulva</i>	plaine	Campine	Campine	75	53	42	sans tendance
<i>Ama. infima</i>	Campine	Campine	Campine	13	7	8	sans tendance
<i>Ama. kulti</i>	Campine	Campine	Campine	14	10	4	sans tendance
<i>Ama. praetermissa</i>	Campine	Campine	Campine	32	23	13	régression
<i>Ama. quenseli</i>	Campine	Campine	Campine	14	13	1	régression
<i>Ani. nemorivagus</i>	Campine	Campine	Campine	23	21	2	régression
<i>Bem. humerale</i>	Campine	Campine	Campine	11	8	4	sans tendance
<i>Bem. nigricorne</i>	Campine	Campine	Campine	21	16	9	sans tendance
<i>Bem. obliquum</i>	Ardenne	Campine	Campine	69	39	37	sans tendance
<i>Ble. multipunctata</i>	Campine	Campine	Campine	30	27	6	régression
<i>Bra. ruficollis</i>	Campine	Campine	Campine	61	34	36	sans tendance
<i>Bro. cephalotes</i>	plaine	Campine	Campine	95	67	48	régression
<i>Cal. ambiguus</i>	plaine	Campine	Campine	73	68	12	régression
<i>Cal. erratus</i>	plaine	Campine	Campine	113	85	61	régression
<i>Cal. erythroderus</i>	plaine	Campine	Campine	54	40	18	régression
<i>Cal. micropterus</i>	Campine	Campine	Campine	23	15	12	sans tendance
<i>Cal. sycophanta</i>	Campine	Campine	Campine	33	31	3	régression
<i>Car. clathratus</i>	Campine	Campine	Campine	22	19	10	régression
<i>Car. nitens</i>	Campine	Campine	Campine	35	31	9	régression
<i>Cic. hybrida</i>	plaine	Campine	Campine	122	88	73	régression
<i>Cic. sylvatica</i>	Campine	Campine	Campine	36	30	12	régression
<i>Cym. humeralis</i>	Campine	Campine	Campine	26	19	10	régression
<i>Cym. macularis</i>	Campine	Campine	Campine	9	6	6	sans tendance
<i>Cym. vaporariorum</i>	Campine	Campine	Campine	23	20	5	régression
<i>Dro. agilis</i>	plaine	Campine	Campine	84	50	41	sans tendance
<i>Dys. angustatus</i>	Campine	Campine	Campine	15	7	10	sans tendance
<i>Har. anxius</i>	plaine	Campine	Campine	71	51	41	sans tendance
<i>Har. autumnalis</i>	Campine	rare	Campine	19	14	5	régression
<i>Har. distinguendus</i>	plaine	Campine	Campine	88	59	49	sans tendance
<i>Har. flavescens</i>	Campine	Campine	Campine	10	9	3	régression
<i>Har. froelichi</i>	Campine	Campine	Campine	14	12	3	régression
<i>Har. fuliginosus</i>	Campine	Campine	Campine	19	17	3	régression

<i>Har. griseus</i>	plaine	Campine	Campine	37	32	6	régression
<i>Har. modestus</i>	Campine	Campine	Campine	17	15	3	régression
<i>Har. neglectus</i>	Campine	Campine	Campine	18	17	2	régression
<i>Har. rufitarsis</i>	Ardenne	Campine	Campine	65	50	25	régression
<i>Har. smaragdinus</i>	Campine	Campine	Campine	50	38	24	régression
<i>Har. tardus</i>	répandue	Campine	Campine	128	79	86	sans tendance
<i>Har. vernalis</i>	Campine	Campine	Campine	14	12	2	régression
<i>Lei. spinibarbis</i>	Ardenne	Campine	Campine	88	66	34	régression
<i>Met. foveatus</i>	plaine	Campine	Campine	114	57	91	sans tendance
<i>Mic. minutulus</i>	Campine	Campine	Campine	27	9	19	sans tendance
<i>Neb. salina</i>	répandue	Campine	Campine	133	74	87	sans tendance
<i>Not. aquaticus</i>	plaine	Campine	Campine	100	53	62	sans tendance
<i>Not. germinyi</i>	Campine	Campine	Campine	36	16	23	sans tendance
<i>Not. rufipes</i>	plaine	Campine	Campine	76	44	45	sans tendance
<i>Oli. rotundatus</i>	Ardenne	Campine	Campine	76	57	31	régression
<i>Omo. limbatum</i>	plaine	Campine	Campine	46	24	28	sans tendance
<i>Pri. terricola</i>	plaine	Campine	Campine	36	22	17	sans tendance
<i>Pte. angustatus</i>	Campine	Campine	Campine	43	28	22	sans tendance
<i>Pte. aterrimus</i>	Campine	Campine	Campine	9	8	3	sans tendance
<i>Pte. kugelanni</i>	Campine	Campine	Campine	28	27	1	régression
<i>Pte. lepidus</i>	plaine	Campine	Campine	102	84	42	régression
<i>Tri. cognatus</i>	Campine	Campine	Campine	12	3	9	sans tendance
<i>Ama. convexiuscula</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	21	6	19	extension
<i>Ama. lucida</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	18	9	12	sans tendance
<i>Ama. tibialis</i>	Campine	Côte (sl)	Côte (sl)	30	15	19	sans tendance
<i>Bem. aeneum</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	9	7	4	sans tendance
<i>Bem. fumigatum</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	26	9	18	sans tendance
<i>Bem. iricolor</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	18	12	12	sans tendance
<i>Bem. laterale</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	6	5	2	sans tendance
<i>Bem. maritimum</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	15	13	4	régression
<i>Bem. minimum</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	29	19	24	sans tendance
<i>Bem. normannum</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	10	5	7	sans tendance
<i>Bem. tenellum</i>	Côte (sl)	répandue	Côte (sl)	4	4	0	régression
<i>Bra. csikii</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	3	1	2	sans tendance
<i>Bra. distinctus</i>	Côte (st)	Côte (sl)	Côte (sl)	7	5	4	sans tendance
<i>Cal. mollis</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	22	12	17	sans tendance
<i>Cic. maritima</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	19	16	5	régression
<i>Dem. monostigma</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	17	6	16	sans tendance
<i>Dic. gustavii</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	16	12	10	sans tendance
<i>Dic. obsoletus</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	12	7	8	sans tendance
<i>Dro. notatus</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	9	4	7	sans tendance
<i>Dys. salinus</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	12	8	7	sans tendance
<i>Har. attenuatus</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	27	10	19	sans tendance
<i>Har. serripes</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	14	13	5	régression
<i>Har. servus</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	21	15	15	sans tendance
<i>Mas. wetterhalli</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	20	11	11	sans tendance
<i>Pog. chalceus</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	17	15	7	régression
<i>Pte. macer</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	17	13	6	sans tendance
<i>Tac. scutellaris</i>	Côte (sl)	Côte (sl)	Côte (sl)	4	1	3	sans tendance
<i>Ani. poeciloides</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	6	6	0	régression

<i>Bem. ephippium</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	7	7	2	sans tendance
<i>Bem. pallidipenne</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	4	4	0	régression
<i>Dys. chalcus</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	4	4	1	sans tendance
<i>Dys. extensus</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	1	1	0	sans tendance
<i>Dys. impunctipennis</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	2	2	0	sans tendance
<i>Dys. obscurus</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	5	5	2	sans tendance
<i>Har. melancholicus</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	3	3	0	sans tendance
<i>Neb. livida</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	1	1	0	sans tendance
<i>Pog. litoralis</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	4	4	1	sans tendance
<i>Pog. luridipennis</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	5	4	1	sans tendance
<i>Pte. longicollis</i>	Côte (st)	Côte (st)	Côte (st)	7	7	0	régression
<i>Acu. consputus</i>	plaine	plaine	plaine	53	36	24	régression
<i>Acu. dorsalis</i>	plaine	plaine	plaine	104	64	65	sans tendance
<i>Acu. dubius</i>	plaine	plaine	plaine	69	30	48	sans tendance
<i>Acu. flavicollis</i>	plaine	plaine	plaine	94	40	66	sans tendance
<i>Acu. meridianus</i>	répandue	plaine	plaine	124	92	61	régression
<i>Ago. livens</i>	Ardenne	plaine	plaine	38	22	17	sans tendance
<i>Ago. marginatum</i>	plaine	plaine	plaine	128	56	95	extension
<i>Ago. nigrum</i>	plaine	plaine	plaine	38	21	19	sans tendance
<i>Ago. piceum</i>	rare	plaine	plaine	23	13	10	sans tendance
<i>Ago. thoreyi</i>	plaine	plaine	plaine	102	34	83	extension
<i>Ama. anthobia</i>	plaine	plaine	plaine	67	47	31	régression
<i>Ama. apricaria</i>	plaine	plaine	plaine	91	50	54	sans tendance
<i>Ama. bifrons</i>	plaine	plaine	plaine	76	49	39	sans tendance
<i>Ama. spreta</i>	plaine	plaine	plaine	88	66	44	régression
<i>Bad. anomalus</i>	rare	plaine	plaine	19	7	12	sans tendance
<i>Bad. dilatatus</i>	plaine	plaine	plaine	35	16	21	sans tendance
<i>Bad. lacertosus</i>	plaine	plaine	plaine	90	29	72	extension
<i>Bad. sodalis</i>	plaine	plaine	plaine	79	35	54	sans tendance
<i>Bad. unipustulatus</i>	plaine	plaine	plaine	34	19	20	sans tendance
<i>Bem. argenteolum</i>	Côte (sl)	plaine	plaine	19	11	9	sans tendance
<i>Bem. assimile</i>	plaine	plaine	plaine	100	44	80	extension
<i>Bem. biguttatum</i>	répandue	plaine	plaine	143	76	100	sans tendance
<i>Bem. bipunctatum</i>	Côte (sl)	plaine	plaine	19	11	11	sans tendance
<i>Bem. doris</i>	plaine	plaine	plaine	68	38	35	sans tendance
<i>Bem. femoratum</i>	plaine	plaine	plaine	128	73	93	sans tendance
<i>Bem. genei</i>	répandue	plaine	plaine	125	55	88	sans tendance
<i>Bem. gilvipes</i>	plaine	plaine	plaine	45	18	33	sans tendance
<i>Bem. guttula</i>	répandue	plaine	plaine	115	57	74	sans tendance
<i>Bem. harpaloides</i>	plaine	plaine	plaine	59	31	30	sans tendance
<i>Bem. lunulatum</i>	répandue	plaine	plaine	139	48	113	extension
<i>Bem. obtusum</i>	répandue	plaine	plaine	122	67	77	sans tendance
<i>Bem. octomaculatum</i>	plaine	plaine	plaine	33	11	23	sans tendance
<i>Bem. quinquestratum</i>	plaine	plaine	plaine	39	24	19	sans tendance
<i>Bem. semipunctatum</i>	plaine	plaine	plaine	56	39	22	régression
<i>Bem. varium</i>	plaine	plaine	plaine	76	44	46	sans tendance
<i>Bra. sharpi</i>	plaine	plaine	plaine	38	16	25	sans tendance
<i>Bra. verbasci</i>	plaine	plaine	plaine	112	40	82	extension
<i>Cal. piceus</i>	plaine	plaine	plaine	66	32	45	sans tendance
<i>Chl. nigricornis</i>	Ardenne	plaine	plaine	84	61	29	régression

<i>Chl. vestitus</i>	plaine	plaine	plaine	65	41	33	sans tendance
<i>Cli. collaris</i>	répandue	plaine	plaine	125	62	84	sans tendance
<i>Dem. atricapillus</i>	répandue	plaine	plaine	135	81	81	sans tendance
<i>Dem. imperialis</i>	plaine	plaine	plaine	46	16	34	extension
<i>Dro. angustus</i>	rég. calcaires	plaine	plaine	24	12	12	sans tendance
<i>Dro. linearis</i>	répandue	plaine	plaine	131	61	101	extension
<i>Dro. melanocephalus</i>	plaine	plaine	plaine	85	40	59	sans tendance
<i>Dro. meridionalis</i>	rare	plaine	plaine	8	3	5	sans tendance
<i>Dro. quadrimaculatus</i>	plaine	plaine	plaine	101	54	58	sans tendance
<i>Dro. quadrinotatus</i>	plaine	plaine	plaine	86	51	45	sans tendance
<i>Dys. aeneus</i>	plaine	plaine	plaine	93	53	53	sans tendance
<i>Dys. luedersi</i>	plaine	plaine	plaine	64	17	56	extension
<i>Dys. politus</i>	plaine	plaine	plaine	38	29	16	régression
<i>Dys. thoracicus</i>	plaine	plaine	plaine	54	34	35	sans tendance
<i>Ela. riparius</i>	répandue	plaine	plaine	139	67	101	sans tendance
<i>Ela. uliginosus</i>	plaine	plaine	plaine	42	30	16	régression
<i>Har. rufibarbis</i>	plaine	plaine	plaine	68	23	58	extension
<i>Lei. fulvibarbis</i>	plaine	plaine	plaine	86	17	83	extension
<i>Lei. rufomarginatus</i>	plaine	plaine	plaine	90	19	80	extension
<i>Met. truncatellus</i>	plaine	plaine	plaine	66	30	44	sans tendance
<i>Not. quadripunctatus</i>	rare	plaine	plaine	21	11	11	sans tendance
<i>Not. substriatus</i>	plaine	plaine	plaine	123	64	81	sans tendance
<i>Oda. melanura</i>	plaine	plaine	plaine	60	34	37	sans tendance
<i>Ood. helopioides</i>	plaine	plaine	plaine	89	52	48	sans tendance
<i>Pte. anthracinus</i>	plaine	plaine	plaine	97	58	56	sans tendance
<i>Pte. gracilis</i>	plaine	plaine	plaine	36	22	18	sans tendance
<i>Ste. mixtus</i>	plaine	plaine	plaine	103	41	79	extension
<i>Ste. skrimshiranus</i>	plaine	plaine	plaine	26	20	9	régression
<i>Sto. pumicatus</i>	répandue	plaine	plaine	116	64	70	sans tendance
<i>Syn. nivalis</i>	plaine	plaine	plaine	95	52	51	sans tendance
<i>Tre. discus</i>	plaine	plaine	plaine	34	11	25	sans tendance
<i>Tre. micros</i>	plaine	plaine	plaine	54	23	38	sans tendance
<i>Tri. placidus</i>	plaine	plaine	plaine	53	3	52	extension
<i>Aba. carinatus</i>	rare	répandue	rare	8	8	1	régression
<i>Acu. exiguus</i>	rare	rare	rare	19	10	9	sans tendance
<i>Acu. transversalis</i>	rare	rare	rare	1	1	0	sans tendance
<i>Ago. dolens</i>	rare	répandue	rare	1	1	0	sans tendance
<i>Ago. gracilipes</i>	rare	répandue	rare	7	4	3	sans tendance
<i>Ago. lugens</i>	rare	répandue	rare	4	3	1	sans tendance
<i>Ama. concinna</i>	rare	répandue	rare	3	3	0	sans tendance
<i>Ama. crenata</i>	rare	répandue	rare	2	2	0	sans tendance
<i>Ama. fulvipes</i>	rare	répandue	rare	1	1	0	sans tendance
<i>Ama. municipalis</i>	rare	répandue	rare	7	5	2	sans tendance
<i>Ama. strenua</i>	rare	répandue	rare	4	4	0	régression
<i>Ama. tricuspadata</i>	rare	rare	rare	23	22	1	régression
<i>Ani. caecus</i>	rare	rare	rare	2	2	0	extension
<i>Ani. signatus</i>	rare	répandue	rare	8	5	3	sans tendance
<i>Bad. peltatus</i>	rare	rare	rare	5	3	2	sans tendance
<i>Bem. ascendens</i>	rare	répandue	rare	6	6	1	régression
<i>Bem. clarki</i>	rare	répandue	rare	10	2	8	sans tendance

<i>Bem. inustum</i>	rare	répandue	rare	1	0	1	sans tendance
<i>Bem. litorale</i>	rare	rare	rare	24	23	2	régression
<i>Bem. lunatum</i>	rare	répandue	rare	10	6	4	sans tendance
<i>Bem. millerianum</i>	rare	répandue	rare	6	4	2	sans tendance
<i>Bem. modestum</i>	rare	répandue	rare	1	1	0	sans tendance
<i>Bem. stomoides</i>	rare	répandue	rare	10	5	5	sans tendance
<i>Bem. velox</i>	rare	répandue	rare	7	5	2	sans tendance
<i>Cal. auropunctatum</i>	rare	répandue	rare	7	7	0	régression
<i>Cal. reticulatum</i>	rare	répandue	rare	1	1	0	sans tendance
<i>Car. glabratus</i>	rare	répandue	rare	2	2	0	sans tendance
<i>Car. irregularis</i>	rare	répandue	rare	1	1	0	sans tendance
<i>Chl. sulcicollis</i>	rare	répandue	rare	3	3	0	sans tendance
<i>Chl. tristis</i>	rare	rare	rare	11	10	1	régression
<i>Cic. silvicola</i>	rare	répandue	rare	4	0	4	sans tendance
<i>Dro. longiceps</i>	rare	répandue	rare	1	0	1	sans tendance
<i>Dro. sigma</i>	rare	rare	rare	9	9	1	régression
<i>Dys. intermedius</i>	rare	rare	rare	17	15	3	régression
<i>Dys. laeviusculus</i>	rare	répandue	rare	2	2	0	sans tendance
<i>Dys. nitidus</i>	rare	rare	rare	11	11	0	régression
<i>Dys. semistriatus</i>	rare	répandue	rare	5	4	1	sans tendance
<i>Ela. aureus</i>	rare	répandue	rare	7	6	1	régression
<i>Har. calceatus</i>	rare	répandue	rare	4	4	0	régression
<i>Har. luteicornis</i>	rare	rare	rare	11	7	5	sans tendance
<i>Har. melleti</i>	rare	répandue	rare	2	1	1	sans tendance
<i>Har. obscurus</i>	rare	répandue	rare	3	3	0	sans tendance
<i>Har. schaubergerianus</i>	rare	répandue	rare	3	2	1	sans tendance
<i>Har. signaticornis</i>	rare	rare	rare	8	8	0	régression
<i>Leb. marginata</i>	rare	répandue	rare	11	10	1	régression
<i>Lic. depressus</i>	rare	répandue	rare	19	13	10	sans tendance
<i>Lic. hoffmannseggi</i>	rare	répandue	rare	7	5	3	sans tendance
<i>Lic. punctatulus</i>	rare	répandue	rare	7	6	2	sans tendance
<i>Lic. silphoides</i>	rare	répandue	rare	3	3	0	sans tendance
<i>Not. aestuans</i>	rare	répandue	rare	10	5	6	sans tendance
<i>Pte. punctulatus</i>	rare	rare	rare	14	14	0	régression
<i>Som. elevatus</i>	rare	répandue	rare	1	1	0	extension
<i>Tac. nana</i>	rare	rare	rare	3	2	1	sans tendance
<i>Tre. rivularis</i>	rare	répandue	rare	6	1	6	sans tendance
<i>Ago. assimile</i>	répandue	répandue	répandue	189	81	156	extension
<i>Ago. dorsale</i>	répandue	répandue	répandue	231	120	191	extension
<i>Ago. fuliginosum</i>	répandue	répandue	répandue	201	62	175	extension
<i>Ago. moestum</i>	répandue	répandue	répandue	171	93	121	sans tendance
<i>Ago. muelleri</i>	répandue	répandue	répandue	226	125	178	sans tendance
<i>Ago. obscurum</i>	répandue	répandue	répandue	168	64	135	extension
<i>Ago. ruficorne</i>	répandue	répandue	répandue	210	103	165	extension
<i>Ago. viduum</i>	répandue	répandue	répandue	148	61	105	extension
<i>Ama. aenea</i>	répandue	répandue	répandue	247	146	198	sans tendance
<i>Ama. communis</i>	répandue	répandue	répandue	158	63	128	extension
<i>Ama. familiaris</i>	répandue	répandue	répandue	225	126	165	sans tendance
<i>Ama. lunicollis</i>	répandue	répandue	répandue	174	74	138	extension
<i>Ama. plebeja</i>	répandue	répandue	répandue	207	120	155	sans tendance

<i>Ama. similata</i>	répandue	répandue	répandue	188	96	150	extension
<i>Ani. binotatus</i>	répandue	répandue	répandue	195	112	140	sans tendance
<i>Bad. bipustulatus</i>	répandue	répandue	répandue	150	69	111	extension
<i>Bem. articulatum</i>	répandue	répandue	répandue	176	92	122	sans tendance
<i>Bem. dentellum</i>	répandue	répandue	répandue	160	68	115	extension
<i>Bem. lampros</i>	répandue	répandue	répandue	284	170	225	sans tendance
<i>Bem. properans</i>	répandue	répandue	répandue	191	80	151	extension
<i>Bem. quadrimaculatum</i>	répandue	répandue	répandue	188	87	143	extension
<i>Bem. tetracolum</i>	répandue	répandue	répandue	248	146	195	sans tendance
<i>Bra. harpalinus</i>	répandue	répandue	répandue	173	81	127	extension
<i>Cal. fuscipes</i>	répandue	répandue	répandue	180	110	120	sans tendance
<i>Cal. melanocephalus</i>	répandue	répandue	répandue	163	91	118	sans tendance
<i>Car. auratus</i>	répandue	répandue	répandue	212	150	159	sans tendance
<i>Car. granulatus</i>	répandue	répandue	répandue	216	117	182	extension
<i>Car. monilis</i>	répandue	répandue	répandue	187	126	138	sans tendance
<i>Cli. fossor</i>	répandue	répandue	répandue	184	99	131	sans tendance
<i>Dys. globosus</i>	répandue	répandue	répandue	192	99	147	sans tendance
<i>Ela. cupreus</i>	répandue	répandue	répandue	185	69	150	extension
<i>Har. aeneus</i>	répandue	répandue	répandue	253	158	193	sans tendance
<i>Har. rufipes</i>	répandue	répandue	répandue	227	144	160	sans tendance
<i>Lei. ferrugineus</i>	répandue	répandue	répandue	165	62	137	extension
<i>Lei. rufescens</i>	répandue	répandue	répandue	124	38	107	extension
<i>Lor. pilicornis</i>	répandue	répandue	répandue	248	101	218	extension
<i>Neb. brevicollis</i>	répandue	répandue	répandue	258	87	230	extension
<i>Not. biguttatus</i>	répandue	répandue	répandue	229	112	192	extension
<i>Not. palustris</i>	répandue	répandue	répandue	191	117	110	sans tendance
<i>Pte. cupreus</i>	répandue	répandue	répandue	177	117	110	sans tendance
<i>Pte. diligens</i>	répandue	répandue	répandue	162	75	121	extension
<i>Pte. melanarius</i>	répandue	répandue	répandue	219	132	156	sans tendance
<i>Pte. minor</i>	répandue	répandue	répandue	166	61	139	extension
<i>Pte. niger</i>	répandue	répandue	répandue	164	71	131	extension
<i>Pte. strenuus</i>	répandue	répandue	répandue	246	97	213	extension
<i>Pte. vernalis</i>	répandue	répandue	répandue	226	110	188	extension
<i>Ste. teutonius</i>	répandue	répandue	répandue	168	71	135	extension
<i>Tre. obtusus</i>	répandue	répandue	répandue	145	57	105	extension
<i>Tre. quadristriatus</i>	répandue	répandue	répandue	174	111	119	sans tendance

Annexe 3 : Liste et caractéristiques des stations d'échantillonnage.

Sta	Toponyme	Région biogéographique	UTM	Alt.	Habitat
01	TIENE BREUMONT	Fagne-Famenne-Calestienne	FR105485	200	Pelouse calcicole
02	ROCHE A LHOMME	Fagne-Famenne-Calestienne	FR122496	220	Pelouse calcicole
03	MER DE SABLE	Région limoneuse	ER515942	65	Lande sablonneuse
04	MER DE SABLE	Région limoneuse	ER514941	67	Lande sablonneuse
06	FONDS DE LESSE	Condroz	FR372715	170	Pelouse calcicole
07	RANZINELLE	Condroz	FR270733	180	Pelouse calcicole
09	SCLAIGNEAU	Sillon sambro-mosan	FR456963	130	Pelouse calaminaire
10	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS864456	50	Lande tourbeuse
11	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS862454	50	Lande sablonneuse
12	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS863455	50	Lande tourbeuse
13	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS859461	48	Lande sablonneuse
14	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS857462	48	Lande sablonneuse
15	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS861463	45	Lande sablonneuse
16	MTGNE ST PIERRE	Sillon sambro-mosan	FS892291	115	Pelouse calcicole
17	MTGNE ST PIERRE	Sillon sambro-mosan	FS889287	115	Pelouse calcicole
18	TUNNEL DU GEER	Sillon sambro-mosan	FS863267	105	Pelouse calcicole
19	MEHELSE HEIDE	Campine	FS850515	90	Lande sablonneuse
20	MEHELSE HEIDE	Campine	FS849516	90	Lande sablonneuse
21	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS859466	45	Lande tourbeuse
22	VALLEI VAN ZIJPBEEK	Campine	FS863457	50	Bas-marais
24	BELVEDERE	Fagne-Famenne-Calestienne	FR573560	220	Pelouse calcicole
25	LES PREALES	Fagne-Famenne-Calestienne	FR562522	245	Pelouse calcicole
26	LES GRIGNAUX	Fagne-Famenne-Calestienne	FR552540	200	Pelouse calcicole
27	LA FAGNE DES MOCHETTES	Haute-Ardenne (> 500 m)	FS896680	600	Tourbière haute
28	MASSOTAIS	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR967685	610	Cuvette de palse
29	MASSOTAIS	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR968685	610	Cuvette de palse
30	MASSOTAIS	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR967683	605	Cuvette de palse
31	MASSOTAIS	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR966683	605	Cuvette de palse
32	MASSOTAIS	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR965685	605	Cuvette de palse
33	MASSOTAIS	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR964685	603	Cuvette de palse
34	LES ABATTIS	Lorraine belge	FR845072	333	Prairie alluviale
35	RESERVE NATURELLE RAYMOND MAYNE	Lorraine belge	FQ797873	300	Pelouse calcicole
36	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR991691	560	Cuvette de palse
38	LES MOUTES	Lorraine belge	FR919042	339	Prairie alluviale
39	MARAIS DE SAMPONT	Lorraine belge	FR951068	343	Prairie alluviale
40	LES MARAIS DE HEINSCH	Lorraine belge	FR969086	348	Bas-marais
41	VALLEE DE LA RULLE	Ardenne	FR943193	434	Prairie alluviale
42	ROUGE PONCEAU	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR731494	553	Lande tourbeuse
43	HURTEBISE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR728452	565	Lande minérale
44	LES ANCIENNES TROUFFERIES	Ardenne	FR659361	428	Lande minérale
46a	LES EPLATTIS	Ardenne	FR663148	385	Bord d'étang
46b	LES EPLATTIS	Ardenne	FR663148	385	Bord d'étang
47	TIER DU MONT	Ardenne	GR043735	495	Lande minérale
48	BEC DU CORBEAU	Ardenne	GR074729	390	Lande minérale

49	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR991691	560	Lande minérale
50	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR991691	559	Bas-marais
51	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR992691	558	Lande minérale
52	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR992691	558	Cuvette de palse
53	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR991691	561	Bas-marais
54	GRAND PASSAGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR972678	608	Tourbière haute
55	VALLEE DE LA HOLZWARCHE	Haute-Ardenne (> 500 m)	LA093893	585	Prairie alluviale
56	IM PLATTEN VENN	Haute-Ardenne (> 500 m)	KB996052	620	Lande tourbeuse
57	IM PLATTEN VENN	Haute-Ardenne (> 500 m)	KB997054	620	Tourbière haute
58	BARAQUE MICHEL	Haute-Ardenne (> 500 m)	KB914009	665	Lande tourbeuse
59	DRELO	Haute-Ardenne (> 500 m)	KA944999	635	Lande minérale
60	LES PRAYONS	Condroz	FS896073	130	Pelouse calaminaire

61	LES PRAYONS	Condroz	FS893073	120	Pelouse calaminaire
63	RURHOF	Haute-Ardenne (> 500 m)	KA980959	555	Bas-marais
64	RURHOF	Haute-Ardenne (> 500 m)	KA982957	558	Tourbière haute
65	LA GRANDE FANGE	Haute-Ardenne (> 500 m)	FR992679	560	Cuvette de palse
66	MAROTELLE	Ardenne	FR305358	383	Bord d'étang
67	LA FAGNE DE L'ABIME	Ardenne	FR308352	445	Bas-marais
69a	ETANG DE LUCHY	Ardenne	FR665290	450	Bord d'étang
69b	ETANG DE LUCHY	Ardenne	FR665290	450	Bord d'étang
69c	ETANG DE LUCHY	Ardenne	FR665290	450	Bord d'étang
69d	ETANG DE LUCHY	Ardenne	FR665290	450	Bord d'étang
70	FAGNE DE MALCHAMPS	Haute-Ardenne (> 500 m)	GR074946	575	Cuvette de palse
71	FAGNE DE MALCHAMPS	Haute-Ardenne (> 500 m)	GR074946	575	Cuvette de palse
72	FAGNE DE MALCHAMPS	Haute-Ardenne (> 500 m)	GR071945	573	Lande tourbeuse
73	BOIS-LES-DAMES	Condroz	FS878064	200	Pelouse calaminaire
74	BOIS DE LA ROCHETTE	Condroz	FS869077	160	Pelouse calaminaire
75	MER DE SABLE	Région limoneuse	ER516943	66	Lande sablonneuse
76	LA RAMONETTE	Lorraine belge	FQ777858	300	Pelouse calcicole
77	MARAIS DES HAUTS BUTTES	Ardenne	FR269338	440	Lande tourbeuse
78	ROBENDELL	Haute-Ardenne (> 500 m)	LA053963	535	Prairie alluviale
79	ROBENDELL	Haute-Ardenne (> 500 m)	LA051962	550	Lande minérale
80	BOIS BRULE	Lorraine belge	FR963025	350	Lande tourbeuse
81	BOIS BRULE	Lorraine belge	FR961025	355	Lande sablonneuse
82	CAMP DE LAGLAND	Lorraine belge	FR980039	380	Lande sablonneuse
83	MONTAGNE DE STOCKEM	Lorraine belge	FR977066	400	Lande sablonneuse

Annexe 4 : Liste des espèces, des nombres d'individus et des nombres de cycles annuels où elles ont été observées.

Espèces	Nombre d'individus				Nombre de cycles annuels			
	1986	1987	1990	Total	1986	1987	1990	Total
<i>Abax ater</i>	117	182	140	439	21	21	8	39
<i>Abax ovalis</i>	34	27	2	63	3	2	1	4
<i>Abax parallelus</i>	2	2	5	9	2	2	2	5
<i>Acupalpus dorsalis</i>	.	.	1	1	.	.	1	1
<i>Acupalpus dubius</i>	5	.	2	7	3	.	1	4
<i>Acupalpus flavicollis</i>	.	1	2	3	.	1	2	3
<i>Acupalpus meridianus</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Agonum assimile</i>	1	4	3	8	1	4	2	6
<i>Agonum dorsale</i>	.	3	.	3	.	2	.	2
<i>Agonum ericeti</i>	192	397	.	589	15	17	.	19
<i>Agonum fuliginosum</i>	567	269	86	922	28	23	5	36
<i>Agonum gracile</i>	171	78	21	270	9	10	1	15
<i>Agonum livens</i>	1	1	.	2	1	1	.	1
<i>Agonum lugens</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Agonum marginatum</i>	5	1	.	6	4	1	.	5
<i>Agonum micans</i>	.	2	10	12	.	1	2	3
<i>Agonum moestum</i>	30	27	2	59	6	5	1	8
<i>Agonum muelleri</i>	30	44	5	79	11	15	4	23
<i>Agonum obscurum</i>	345	151	7	503	6	6	2	10
<i>Agonum piceum</i>	.	.	1	1	.	.	1	1
<i>Agonum ruficorne</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Agonum sexpunctatum</i>	21	55	40	116	9	7	1	12
<i>Agonum thoreyi</i>	11	3	.	14	2	2	.	3
<i>Agonum versutum</i>	148	17	121	286	2	2	4	6
<i>Agonum viduum</i>	16	47	10	73	5	5	3	11
<i>Agonum viridicupreum</i>	3	6	1	10	2	1	1	3
<i>Amara aenea</i>	52	81	12	145	8	10	5	20
<i>Amara aulica</i>	14	8	.	22	2	2	.	2
<i>Amara communis</i>	173	178	637	988	23	17	7	35
<i>Amara convexior</i>	4	6	10	20	2	3	2	7
<i>Amara cursitans</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Amara curta</i>	79	132	.	211	6	4	.	6
<i>Amara equestris</i>	150	150	16	316	5	6	3	9
<i>Amara eurynota</i>	7	28	1	36	7	7	1	12
<i>Amara famelica</i>	2	2	1	5	1	1	1	2
<i>Amara familiaris</i>	5	8	39	52	4	6	3	13
<i>Amara infima</i>	12	8	8	28	1	1	1	2
<i>Amara lucida</i>	10	9	.	19	1	1	.	1
<i>Amara lunicollis</i>	639	605	85	1329	37	30	8	52
<i>Amara ovata</i>	5	.	1	6	5	.	1	6
<i>Amara plebeja</i>	6	6	.	12	5	5	.	9
<i>Amara praetermissa</i>	1	26	.	27	1	2	.	2
<i>Amara similata</i>	357	333	7	697	5	6	2	10
<i>Amara tibialis</i>	.	1	3	4	.	1	1	2

<i>Anisodactylus binotatus</i>	61	56	4	121	4	8	2	11
<i>Asaphidion flavipes</i>	3	4	.	7	3	1	.	3
<i>Badister bipustulatus</i>	14	18	1	33	6	6	1	10
<i>Badister dilatatus</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Badister lacertosus</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Badister sodalis</i>	2	1	3	6	1	1	2	4
<i>Bembidion articulatum</i>	2	.	.	2	2	.	.	2
<i>Bembidion assimile</i>	.	2	39	41	.	1	2	3
<i>Bembidion biguttatum</i>	2	3	.	5	2	2	.	3
<i>Bembidion bruxellense</i>	4	1	.	5	2	1	.	3
<i>Bembidion dentellum</i>	8	13	240	261	3	1	4	7
<i>Bembidion doris</i>	21	33	24	78	3	2	2	5
<i>Bembidion guttula</i>	4	8	.	12	3	5	.	7
<i>Bembidion lampros</i>	478	338	42	858	22	26	9	42
<i>Bembidion lunulatum</i>	5	10	2	17	5	3	1	7
<i>Bembidion nigricorne</i>	136	8	71	215	3	4	3	7
<i>Bembidion nitidulum</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Bembidion obliquum</i>	.	1	28	29	.	1	3	4
<i>Bembidion obtusum</i>	6	8	.	14	4	3	.	4
<i>Bembidion properans</i>	103	56	2	161	2	8	2	10
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	64	14	4	82	3	8	3	12
<i>Bembidion stephensi</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Bembidion tetracolum</i>	1	3	.	4	1	2	.	2
<i>Bembidion unicolor</i>	266	276	6	548	9	9	3	15
<i>Bradycellus collaris</i>	5	3	30	38	2	3	4	8
<i>Bradycellus harpalinus</i>	38	38	15	91	19	14	4	28
<i>Bradycellus ruficollis</i>	1384	393	82	1859	23	21	5	33
<i>Bradycellus verbasci</i>	.	3	.	3	.	1	.	1
<i>Broscus cephalotes</i>	2	.	11	13	1	.	1	2
<i>Calathus ambiguus</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Calathus erratus</i>	10	26	300	336	2	2	3	6
<i>Calathus fuscipes</i>	564	385	2	951	5	7	1	8
<i>Calathus melanocephalus</i>	213	453	26	692	8	9	4	14
<i>Calathus micropterus</i>	71	58	17	146	4	5	2	8
<i>Calathus piceus</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Callistus lunatus</i>	.	.	28	28	.	.	1	1
<i>Carabus arvensis</i>	44	6	28	78	6	5	4	12
<i>Carabus auratus</i>	91	111	27	229	2	2	2	4
<i>Carabus auronitens</i>	.	.	4	4	.	.	2	2
<i>Carabus cancellatus</i>	.	6	.	6	.	1	.	1
<i>Carabus convexus</i>	.	1	16	17	.	1	3	4
<i>Carabus coriaceus</i>	7	3	43	53	4	2	4	8
<i>Carabus granulatus</i>	292	391	9	692	3	7	3	10
<i>Carabus intricatus</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Carabus monilis</i>	2	7	1	10	2	6	1	8
<i>Carabus nemoralis</i>	9	33	59	101	5	8	5	16
<i>Carabus problematicus</i>	105	235	31	371	14	21	8	32
<i>Carabus violaceus</i>	117	84	23	224	19	15	5	27
<i>Chlaenius nigricornis</i>	4	4	.	8	4	3	.	6
<i>Chlaenius vestitus</i>	1	.	.	1	1	.	.	1

<i>Cicindela campestris</i>	108	369	92	569	11	15	6	23
<i>Cicindela germanica</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Cicindela hybrida</i>	.	.	2	2	.	.	1	1
<i>Cicindela sylvatica</i>	.	.	1	1	.	.	1	1
<i>Clivina collaris</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Clivina fossor</i>	104	105	11	220	7	6	4	13
<i>Cychrus attenuatus</i>	.	1	6	7	.	1	1	2
<i>Cychrus caraboides</i>	45	13	1	59	19	10	1	23
<i>Cymindis axillaris</i>	8	14	.	22	2	3	.	3
<i>Cymindis humeralis</i>	7	12	.	19	3	3	.	4
<i>Cymindis vaporariorum</i>	2	.	2	4	2	.	2	4
<i>Demetrias atricapillus</i>	.	2	.	2	.	1	.	1
<i>Demetrias monostigma</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Dromius linearis</i>	3	5	5	13	3	2	3	7
<i>Dromius melanocephalus</i>	1	.	1	2	1	.	1	2
<i>Dyschirius aeneus</i>	1	.	1	2	1	.	1	2
<i>Dyschirius globosus</i>	1704	1013	310	3027	34	30	12	49
<i>Dyschirius luedersi</i>	.	.	1	1	.	.	1	1
<i>Elaphrus cupreus</i>	7	6	11	24	3	3	3	7
<i>Harpalus aeneus</i>	7	5	7	19	3	3	2	6
<i>Harpalus anxius</i>	1	6	36	43	1	3	2	5
<i>Harpalus atratus</i>	13	11	.	24	3	2	.	3
<i>Harpalus attenuatus</i>	2	.	.	2	1	.	.	1
<i>Harpalus autumnalis</i>	2	.	.	2	1	.	.	1
<i>Harpalus azureus</i>	2	1	.	3	2	1	.	2
<i>Harpalus distinguendus</i>	1	1	.	2	1	1	.	2
<i>Harpalus fuliginosus</i>	.	1	1	2	.	1	1	2
<i>Harpalus honestus</i>	.	8	.	8	.	5	.	5
<i>Harpalus latus</i>	19	4	29	52	9	4	5	15
<i>Harpalus parallelus</i>	12	142	.	154	1	2	.	2
<i>Harpalus puncticeps</i>	2	.	.	2	1	.	.	1
<i>Harpalus puncticollis</i>	15	13	2	30	5	2	1	7
<i>Harpalus rubripes</i>	161	185	15	361	11	13	3	18
<i>Harpalus rufipes</i>	7	25	2	34	6	7	2	13
<i>Harpalus rufitarsis</i>	10	383	24	417	6	6	3	11
<i>Harpalus schaubergerianus</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Harpalus smaragdinus</i>	2	40	41	83	2	1	2	5
<i>Harpalus tardus</i>	49	58	49	156	12	5	3	16
<i>Harpalus tenebrosus</i>	1	21	.	22	1	2	.	2
<i>Lebia chlorocephala</i>	1	1	.	2	1	1	.	2
<i>Lebia cruxminor</i>	1	.	.	1	1	.	.	1
<i>Leistus ferrugineus</i>	78	76	7	161	6	7	3	11
<i>Leistus piceus</i>	1	.	1	2	1	.	1	2
<i>Leistus rufescens</i>	52	46	4	102	14	9	3	21
<i>Leistus spinibarbis</i>	12	5	.	17	3	2	.	3
<i>Loricera pilicornis</i>	138	86	105	329	23	20	5	36
<i>Masoreus wetterhalli</i>	.	1	.	1	.	1	.	1
<i>Metabletus foveatus</i>	105	112	62	279	7	10	3	14
<i>Metabletus truncatellus</i>	.	.	4	4	.	.	2	2
<i>Microlestes maurus</i>	1	.	1	2	1	.	1	2

<i>Microlestes minutulus</i>	50	37	7	94	4	4	3	9
<i>Molops piceus</i>	12	20	1	33	3	3	1	6
<i>Nebria brevicollis</i>	43	12	6	61	16	8	4	22
<i>Nebria salina</i>	274	147	2	423	6	3	2	9
<i>Notiophilus aestuans</i>	1	.	2	3	1	.	2	3
<i>Notiophilus aquaticus</i>	17	80	87	184	5	8	5	15
<i>Notiophilus biguttatus</i>	2	.	1	3	1	.	1	2
<i>Notiophilus germinyi</i>	11	30	.	41	4	1	.	4
<i>Notiophilus palustris</i>	12	32	27	71	5	10	6	16
<i>Notiophilus substriatus</i>	.	2	.	2	.	2	.	2
<i>Olisthopus rotundatus</i>	32	56	7	95	5	4	3	9
<i>Oodes helopioides</i>	53	47	.	100	6	6	.	7
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	3	7	3	13	2	4	2	7
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	.	5	.	5	.	1	.	1
<i>Parophonus maculicornis</i>	3	5	.	8	2	2	.	3
<i>Patrobis atrorufus</i>	319	528	1	848	6	5	1	7
<i>Pristonychus terricola</i>	5	7	.	12	2	2	.	2
<i>Pterostichus aethiops</i>	.	.	19	19	.	.	1	1
<i>Pterostichus anthracinus</i>	.	.	9	9	.	.	3	3
<i>Pterostichus cristatus</i>	4	6	.	10	3	3	.	5
<i>Pterostichus cupreus</i>	429	283	98	810	17	21	9	31
<i>Pterostichus diligens</i>	1355	1447	259	3061	44	42	8	52
<i>Pterostichus lepidus</i>	207	496	117	820	8	6	4	12
<i>Pterostichus madidus</i>	440	466	70	976	22	17	10	33
<i>Pterostichus melanarius</i>	29	46	.	75	5	9	.	10
<i>Pterostichus minor</i>	594	444	268	1306	23	20	6	32
<i>Pterostichus niger</i>	85	35	13	133	12	8	7	19
<i>Pterostichus nigrita</i>	84	81	524	689	22	20	6	36
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	35	37	43	115	7	7	4	16
<i>Pterostichus ovoideus</i>	.	.	1	1	.	.	1	1
<i>Pterostichus rhaeticus</i>	2723	2001	675	5399	41	43	12	56
<i>Pterostichus strenuus</i>	154	242	5	401	10	11	3	17
<i>Pterostichus vernalis</i>	60	51	1	112	12	10	1	16
<i>Pterostichus versicolor</i>	844	1001	205	2050	26	17	9	36
<i>Stenolophus teutonius</i>	2	2	.	4	1	1	.	2
<i>Stomis pumicatus</i>	3	1	.	4	1	1	.	2
<i>Synuchus nivalis</i>	1	1	1	3	1	1	1	3
<i>Trechus obtusus</i>	5	9	8	22	2	3	3	7
<i>Trechus quadristriatus</i>	8	23	1	32	5	7	1	10
<i>Trechus rivularis</i>	15	29	14	58	3	5	1	6
<i>Trechus rubens</i>	.	2	.	2	.	2	.	2
<i>Trechus secalis</i>	867	1268	134	2269	17	15	10	29
<i>Trichocellus cognatus</i>	297	72	.	369	7	6	.	9
<i>Trichocellus placidus</i>	9	19	.	28	4	5	.	5
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	14	31	7	52	3	3	4	9
<i>Trichotichnus nitens</i>	4	2	.	6	2	1	.	3