THÈSE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Centre d'études biologiques de Chizé - CEBC
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac (La Rochelle)
Secteur de recherche : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Présentée par :
Stéphane Lecq

Importance de la structure des haies, des lisières, et de la disponibilité en abris sur la biodiversité, implications en termes de gestion

Directeur(s) de Thèse :
Xavier Bonnet

Soutenue le 19 décembre 2013 devant le jury

Jury :

Président	**Paco Bustamante**	Professeur des Universités, Université de La Rochelle
Rapporteur	**Alain Butet**	Chargé de recherche, CNRS, Université de Rennes
Rapporteur	**Marc Deconchat**	Directeur de recherche, INRA de Toulouse
Membre	**Xavier Bonnet**	Directeur de recherche, CNRS, Centre d'études biologiques de Chizé
Membre	**Nicolas Bech**	Maître de conférences, Université de Poitiers
Membre	**Eric Darrouzet**	Maître de conférences, Université de Tours

Pour citer cette thèse :
Stéphane Lecq. *Importance de la structure des haies, des lisières, et de la disponibilité en abris sur la biodiversité, implications en termes de gestion* [En ligne]. Thèse Biologie de l'environnement, des populations, écologie. Poitiers : Université de Poitiers, 2013. Disponible sur Internet <http://theses.univ-poitiers.fr>

THESE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale Gay Lussac, Sciences pour l'environnement

Secteur de Recherche : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Présentée par :

Stéphane LECQ

****

Importance de la structure des haies, des lisières, et de la disponibilité en abris sur la biodiversité, implications en termes de gestion

****

Directeur de Thèse : Xavier Bonnet

Soutenue le 19 décembre 2013
devant la Commission d'Examen

****

JURY

Marc Deconchat, Directeur de recherches, INRA DYNAFOR Toulouse	Rapporteur
Alain Butet, Chargé de recherches, CNRS ECOBIO Rennes	Rapporteur
Eric Darrouzet, Maitre de conférences, Université de Tours	Examinateur
Nicolas Bech, Maitre de conférences, Université de Poitiers	Examinateur
Paco Bustamante, Professeur, Université de La Rochelle	Examinateur
Xavier Bonnet, Directeur de Recherche, CNRS	Directeur de Thèse

Remerciements

Pour une fois que je m'y prends à temps pour les remerciements, partie ô combien difficile, je vais tacher de trouver les mots pour chacun de vous.

Je voudrais tout d'abord remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail : Alain Butet, Marc Deconchat (les deux rapporteurs qui ont eu la tâche ingrate de critiquer ce manuscrit), Paco Bustamante, Nicolas Bech et Eric Darrouzet.

Je remercie également Vincent Bretagnolle de m'avoir accueilli au CEBC-CNRS, lieu de travail privilégié.

Je remercie le Conseil Général des Deux Sèvres et la région Poitou Charentes qui ont financé ce travail.

Je remercie vivement les agriculteurs, Dany, Michel et Eric, de m'avoir permis de travailler sur leurs terres et lieu de travail.

Xavier Bonnet, « Grand Sachem » pour certains, « Chef » pour d'autres. Tu resteras mon mentor et je tacherai d'être digne de ton enseignement. On a bien rigolé ensemble tant sur le terrain qu'au labo voire autour d'un barbecue, d'un verre et parfois le tout en même temps. Merci de m'avoir aussi appris à me remettre perpétuellement en question, une rigueur scientifique et plein d'autres choses. Je te remercie aussi pour tes corrections et d'avoir supporté mes brouillons ou mes textes parfois écrits dans mon propre langage. Merci de m'avoir faire découvrir le terrain en Macédoine et au Maroc, on s'y est bien amusé.

Je remercie également Olivier Lourdais, alias Oli, qui sait rester « trash mais courtois ». Tu m'as permis d'arriver en stage de master 1 au labo et on a bien rigolé. J'ai toujours en mémoire les fous rires et les migraines dues à l'anesthésiant que nous avions utilisé pour équiper les couleuvres de Roger.

Je pense qu'à vous deux, vous formez une équipe imbattable pour l'apprentissage des jeux de mots pourris, de l'anti-grosse tête. On bosse super bien avec vous et en plus on se fend la poire.

Je remercie aussi tous les stagiaires qui m'ont permis de mener à bien cette thèse. Que ce soit Benoit, Donatien, Charles, Matthieu et tous les autres, merci beaucoup de l'aide apportée sur le terrain. On a passé de bonnes soirées ensemble.

Je remercie plus précisément certains d'entre eux car sinon, ils seraient capables de sortir des dossiers sur moi.
Merci à Tony, alias « Le Pécore taxidermique». Franchement, faut qu'on arrête de jouer avec les machettes et de disséquer tout ce qui bouge, ou ne bouge plus d'ailleurs. Tu as embaumé mon bureau avec tes bestioles durant ton squatte de bureau. Il reste surement des affaires à

toi dans tous les coins du labo. Faudrait que l'on retourne chercher du rakia un de ces jours à Golem' !

Merci à Jérémie, « 'Emie » pour certains, « Esclave » ou « Stagiaire à dread » pour d'autres, tu as embaumé par toi-même mon bureau, tu as fait du bruit et mit plein de poussière avec tes émetteurs, tu t'es fait arrêter par les gendarmes, tu as laissé/aidé Tony à mettre du gasoil dans la 205. Je pense qu'a vous deux vous aurez tout fait. Je te remercie encore une fois d'avoir été présent durant une semaine important pour moi, on y aura chassé le mouton, fait de la déco, conçu une « Malle à Bar » et tout plein de choses.

Merci à Ayala, « Ablabla ». Tous les matins et 10 fois par jour tu avais une question, « c'est bien » aura été la seule réponse que je t'aurai accordé. Merci de m'avoir aidé durant les derniers mois de thèse, tu as supporté mes changements de décisions intempestifs, tu as accepté de refaire je-ne-sais-pas-combien-de-fois des figures. Tu as été une assistante, un miroir à pensée, un défouloir, merci beaucoup.

Je pense qu'a vous trois, vous formez les meilleurs des stagiaires. Peut être pas les plus efficaces (n'attrapez pas la grosse tête), mais les plus agréables à côtoyer pour travailler et déconner. On en aura fait des bêtises ensembles.
Et souvenez vous : « Finesse, Subtilité, Herpétologie »

Je tiens aussi à remercier tous mes potes de fac.

Boris, je t'ai accaparé une bonne part de ton temps pour la détermination d'araignées et des appels au secours lorsque j'étais coincé en stat. On a tous profité de tes talents durant les projets communs où l'on « geekait » sur nos ordis en attendant que tu trouves une solution. En plus, tu as tellement peu de chance aux dés que ca nous permets toujours de nous moquer de toi. Merci beaucoup.

Benoit « BennyBen », ton incapacité à chuchoter nous à permis de nous faire remarquer plus d'une fois. Tes talents de MJ continuent de nous divertir, ne change pas.

NicoLAS, …*soupir*…pas facile de décrire cet énergumène que l'on adore, tu es chaotique et imprévisible mais tu es un ami fidèle. Que demander de plus ? On rigole toujours avec toi, reste comme tu es.

Clement « Clémy », tu es une radio à toi tout seul, on sait qu'il faut t'appeler quand on cherche un bon plan sur Rennes. Même s'il est interdit de rigoler de ta courte barbe, on passe forcément du bon temps en ta compagnie.

Fab, alias «druide Génépix », merci de m'avoir marié. Même s'il n'y a pas de bonnes ou de mauvaises situations. Moi, si je devais résumer ma vie aujourd'hui avec toi, je dirais que c'est d'abord des rencontres. Tu m'as tendu la main, merci. Et continue de préparer tes diverses potions magiques toutes plus bonnes les unes que les autres.

Joce, on en a passé des heures à « geeker » ensemble. En plus tu assures un super soutient logistique. Merci beaucoup

Vous êtes tous de supers potes, totalement barrés, je pense qu'on va bien ensembles.

Les amis/stagiaires du labo : Chacha, Cécille, Pierrick, Andréas et tous les autres, on rigole bien avec vous. Merci beaucoup.

Aurélien, ami depuis toujours (ou presque), on en a passé des heures à papoter de tout et de rien, que ce soit sur un canapé, sur un toit, dans une forêt, à pêcher. On ne peut avoir de meilleur ami. Je ne te remercierai jamais assez. Même si l'on ne se voit plus beaucoup, on a toujours l'impression que l'on vient de juste de se quitter.

Je remercie également aussi toute ma famille qui m'ont supporté (d'un côté, ils n'avaient pas vraiment le choix), subie toutes mes questions. En particulier mon frère et mes sœurs, à la fois, modèle, exemple, donneur de leçon, coup de pied au derrière et encore plein de chose utile pour avancer dans la vie. Merci d'avoir été là.

Elise mon amoureuse. Tu m'as apporté tant de chose dans la vie qu'il est impossible de les lister mais je les connais toutes. Je ne te remercierai jamais assez pour ton aide, ton soutien et ta présence. On a plein de projets, et je pense que c'est important pour pouvoir avancer loin. Merci tout simplement d'être là, tu es la meilleure.

And the last but not the least, Télyo, mon petit bonhomme de fils. Merci d'être aussi gentil et sage. Tu permets de relativiser grandement les petits soucis et tracas du quotidien. J'aimerai te léguer une planète en bon état.

Sommaire

Remerciements C

Liste des figures et des tableaux iii

Lexique des abréviations viii

Introduction 1

1. Cadre général 2
2. Influence de l'agriculture sur les réseaux de haies 8
3. L'importance des haies et des lisières forestières 12

    1. Définition et rôles des haies et des lisières forestières 12
    2. Biodiversité et structure des haies 16

Choix méthodologiques 21

1. Une thématique déjà étudiée ? 21
2. Différentes méthodes pour étudier la biodiversité 23

    1. Bio-indicateur 24
    2. Richesse spécifique 24
    3. Mesures neutres de la diversité 25
    4. Biodiversité fonctionnelle 26
    5. Grandes lignes du travail de terrain 31

Partie 1 : Influence de la structure de la haie sur la biodiversité 35

Article 1 37
Results 45

Aranea 55

Commentaires sur la méthode et les résultats de l'article 1 : 58

    1. Matériel 58
    2. Méthodes 58
    3. Résultats et Discussion 65

Article 2 68
Commentaires sur la méthode et les résultats de l'article 2 90

1. Méthode 90
2. Résultats 92
3. Discussion 101

Article 3 105

Modification expérimentale de la hauteur du talus sur les haies: influence sur la biodiversité animale 105

1. Introduction 106
2. Matériel & méthodes 107
3. Résultats 109
4. Discussion 113

Partie 2 : 116

Influence du traitement forestier sur les populations de serpents 116

Article 4: 119

Impact du traitement forestier sur les populations d'ophidiens 119

Partie 3 : 141

Influence de l'habitat sur la condition corporelle des tortues d'Hermann 141

Article 5 143

Discussion générale 168

1. Suivis individuels 169
2. Modifications de l'habitat et suivis de populations de reptiles 170
3. Structure des haies et biodiversité 171

Références bibliographiques 174

Annexes 186

1. Annexe 1 : carte des haies sur les communes de Chizé et d'Availles sur Chizé 187
2. Annexe 2 : carte des haies sur les communes de Villiers en Bois et de Vaubalier 188
3. Annexe 3 : carte des haies sur la commune de Dompierre sur Mer. 189

Liste des figures et des tableaux

Introduction

Figure 1: Plan général de l'introduction p 3

Figure 2: Plan de la section "Problématique" p 3

Tableau 1 : Practices of agricultural intensification on local and landscape scales, d'après Tschamtke (2005). p 10

Figure 3 : évolution du paysage agricole sur la commune de Beauvoir sur Niort entre 1984 et 2011. p 13

Figure 4: schéma d'une haie avec ses principaux constituants (talus, fossés, strate herbacée, arbustive et arborescente). p 13

Figure 5 : valeur moyenne de la vitesse du vent à l'aval d'un brise-vent, comparativement à une zone ouverte. p 14

Figure 6 : exemple de deux milieux agricoles contrastés. p 15

Figure 7 : Facteurs influençant la composition des communautés animales et végétales de la haie (d'après Baudry et Burel) p 17

Choix Méthodologiques

Figure 8 : Plan de la section "Méthodologie". p 22

Figure 9 : Richesse et régularité fonctionnelle. p 27

Figure 10 : Divergence fonctionnelle. p 29

Figure 11 : compromis entre précision des informations et nombre d'espèces étudiées. p 32

Figure 12 : plan de la partie 1 - Influence de la structure des haies sur la biodiversité p 33

Partie 1 : Influence de la structure de la haie sur la biodiversité

Article 1

Table 1: comparison between the mean number of species identified, or p 55

mean number of individuals counted, in several published studies versus current study

Figure 1: Proportion of individuals sampled regarding the major taxonomic groups observed in hedgerows using 4 protocols: Rapid Visual Transect; Focal Observations; Active Searching; and Corrugated Slabs. p 56

Figure 2 : Richness estimates provided by three main protocol types used. p 57

Commentaires sur la méthode et les résultats de l'article 1

Figure 13 : Petit-Gris (*Helix* aspersa). p 59

Figure 14 : A gauche *Melanocoryphus albomaculatus* (Héteroptère), à droite araignée de la famille des Thomises. p 59

Figure 15 : Cétoine funeste (*Oxythyrea funesta*). p 64

Figure 16 : détermination des coléoptères (Charrier, 2002) p 62

Figure 17 : schéma des protocoles réalisés le long des haies. p 63

Tableau 2 : quelques chiffres au sujet des protocoles p 65

Tableau 3 : nombre d'individus déterminés en pourcentage en fonction du degré taxonomique selon différents groupes. p 65

Tableau 4 : comparaison des protocoles en fonctions de différents indices p 66

Article 2

Figure 1. Data used to characterize hedgerows projected on the first plane. p 83

Figure 2. Co-inertia projection using both environmental and animal biodiversity data. p 84

Figure 3. Influence of hedge categories on animal biodiversity (see text for details). p 85

Figure 4. Influence of hedge categories on reptile counts (see text for details). p 86

Figure 5. Correlations between the descriptors of the hedgerow generated by PCA (X axes) and the biodiversity index (HB). p 87

ANNEXE 1: list of variables used to describe the hedgerows p 88

ANNEXE 2: list of main species observed the hedgerows p 89

Commentaires sur la méthode et les résultats de l'article 2

Figure 18 : a)nombre de reptiles en fonction de la hauteur du talus ; b) nombre de reptiles en fonction du nombre d'abris. p 93

Figure 19 : Nombre de reptiles en fonction de l'orientation des haies p 94

Tableau 5 : influences des variables physiques des haies sur le nombre de reptiles p 94

Figure 20 : nombre de morpho-espèces en fonction de a) densité des abris, b) hauteur du talus p 95

Figure 21 : Nombre de morpho-espèces en fonction de la qualité du talus p 96

Tableau 6 : influence des variables liées à la structure de la haie sur le nombre de morpho-espèces p 97

Tableau 7 : influence des variables liées à la végétation de la haie sur le nombre de morpho-espèces p 97

Tableau 8 : influence des variables liées à la végétation de la haie sur l'indice de Shannon p 98

Figure 22 : Proportion de prédateurs en fonction de la hauteur du talus p 99

Figure 23 : biomasse observée dans les haies en fonction de la hauteur du talus p 100

Figure 24 : exemple de calcul d'indice de Shannon dans 2 communautés p 103

Article 3

Figure 25 : Schéma de la réalisation des haies du terrain communal p 107

Figure 26 : Représentation schématique du terrain communal (Ensemble Studios, 1997) p 108

Figure 27 : présence de reptile en fonction du type de haie sur le terrain communal. p 109

Figure 28 : nombre d'espèces en fonction de la qualité du talus sur le terrain communal. p 110

Figure 29 : indice de Shannon en fonction des types de haies du terrain communal. p 110

Figure 30 : proportion d'espèces prédatrices en fonction du type de haie du p 111

terrain communal
Figure 31 : Biomasse en fonction du type de haie du terrain communal p 112
Figure 32 : Indice de qualité des haies en fonction du type de haies du terrain communal p 112

Partie 2 : Influence du traitement forestier sur les populations de serpents.

Article 4

Tableau 1 : Comparaison de l'état des principaux éléments de la végétation observée sur une surface de 4m² autour de chaque plaque entre les quatre zones expérimentales p 134
Tableau 2 : Comparaison des différents modèles d'estimation des paramètres d'occupation (ψ), de colonisation (γ) et d'extinction (ε). p 135
Figure 1. Exemple des quatre traitements forestiers sur une des quatre zones réplicas. p 136
Figure 2. Nombre de vipères capturées sous les plaques au cours du temps en fonction des quatre traitements expérimentaux. p 137
Figure 3. Probabilités de détection des vipères au cours du temps. p 138
Figure 4. Estimation des probabilités d'extinction et de colonisation dans chacun des quatre groupes de traitements forestiers. p 139
Figure 5. Estimation des probabilités d'occupation des sites dans chacun des quatre groupes de traitements forestiers à partir des paramètres de la figure 4 (cf. texte pour le détail des calculs). p 140

Partie 3 : Importance des abris pour les tortues d'Hermann

Article 5

Table 1. Number of tortoises observed during population surveys performed in intact and burnt areas. p 161

Table 2. Results from GLM analysis to identify the main factors influencing changes of mean body condition in tortoises measured during population surveys performed in intact and burnt areas. p 162

Figure 1: Proportion of the main types of microhabitats in the intact and burnt area (surface expressed as %) in 2009, six years after fire. p 163

Figure 2: 24h-thermal profiles recorded every 30 minutes using eight tortoise physical models respectively placed in open micro-habitat (herbaceous layer, N=4) and in closed micro-habitat (large trees, thick shrubs, N=4). p 164

Figure 3: Comparison of the mean body condition (mass scaled by size) of tortoises monitored in two areas, intact versus burnt. p 165

Figure 4: Changes in mean body condition (±SE) in control and displaced tortoises respectively monitored in intact area and burnt areas. p 166

Figure 5: Mean daily distance (±1SE) travelled by control (N=12, open bars) and displaced tortoises (N=12, hatched bars). p 167

Figure 6: proportion of main microhabitats used by control (black bars) and displaced (dark gray bars) tortoises in intact (A top graph) and burnt areas (B, bottom graph). p 167

Lexique des abréviations

ACP : Analyse en Composantes Principales

AIC : Akaike Information Criterion

AS : Active searching / RA : Recherche Active

CAH : Classification Ascendante Hiérarchique = HAC

CCA : Analyse canonique de correspondance

CEBC : Centre d'étude Biologique de Chizé

CHZ : Chizé

CMR : Capture-Marquage-Recapture

CS : Corrugated Slabs / P : Plaque

DSM : Dompierre sur Mer

FDis : Functionnal dispersion / Dispersion fonctionnelle

FDiv : Functionnal divergence / Divergence fonctionnelle

FEve : Functional eveness / Régularité fonctionnelle

FO : Focal observation / Op : Point d'observation

FRic : Functional richness / Richesse Fonctionnelle

GM : genetically modified

Hth : haies dites "talus haut"

Htm : haies dites "talus moyen"

Hp : haies dites "à plat"

Km : Kilomètre

LM : Modèle Linéaire

Op : Point d'observation = FO

ONF : Office National des Forêts

P : Plaque = S

PAC : Politique Agricole Commune

Qlt : Qualité

RBA : Rapid Biodiversity Assessment

Rec.arbus : Recouvrement par la strate arbustive

Rec.herb : Recouvrement par la strate arbustive

RVT : Rapid visual transect / T+ : transect rapide

SIG : Système d'Information Géographique

SVT : Slow visual transect / T- : transect lent

T+ : Transect rapide = RVT

T- : Transect lent = SVT

Introduction



1. *Cadre général*

La perte, la dégradation et la fragmentation d'habitats liées aux activités d'origine humaine, sont une des causes majeures de la diminution de la biodiversité et de la disparition des espèces (Griffith et al., 1989). Par exemple, l'augmentation des réseaux routiers, de l'urbanisation et la modification des pratiques agricoles ont un impact négatif majeur sur les populations animales et végétales. Les mécanismes mis en cause sont complexes, ils combinent des effets directs (déforestation, pollution…) et indirects (changements climatiques…) (Pachauri et al., 2008). Selon la sensibilité de chaque espèce, les perturbations affectent de façon plus ou moins marquée la structure et la dynamique des populations, les taux de reproduction, de recrutement et de survie. Ainsi, dans la plupart des groupes de vertébrés qui font l'objet d'études approfondies depuis plusieurs décennies, des déclins catastrophiques ont été décrits. C'est le cas chez les reptiles (Gibbon et al., 2000; Goiran and Shine, 2012; Reading et al., 2010; Winne et al., 2007), les mammifères (McLoughlin et al., 2003; Whitehead et al., 1997), les oiseaux (King et al., 2007; LaDeau et al., 2007), les amphibiens (Alford and Richards, 1999; Blaustein and Wake, 1995; Pechmann et al., 1991; Wake, 2012) et les poissons (Feyrer et al., 2007; Light and Marchetti, 2007). Les effondrements de populations précisément documentés concernent souvent quelques espèces ou groupes d'espèces, mais ils entrainent en cascade des perturbations fonctionnelles au sein des communautés (Fernández and Simonetti, 2012; Luque et al., 2013; Nordstad et al., 2012) et provoquent une accélération de la détérioration globale des écosystèmes.

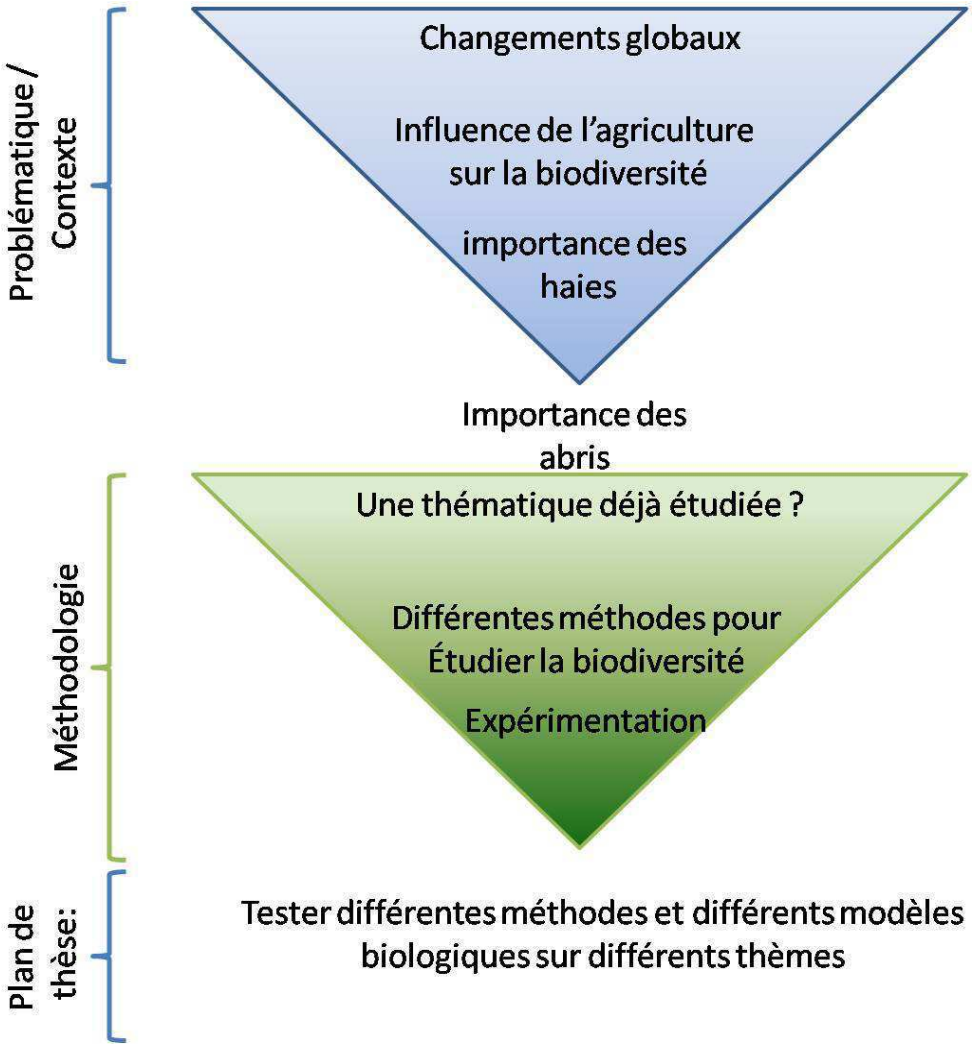


Figure 1: Plan général de l'introduction

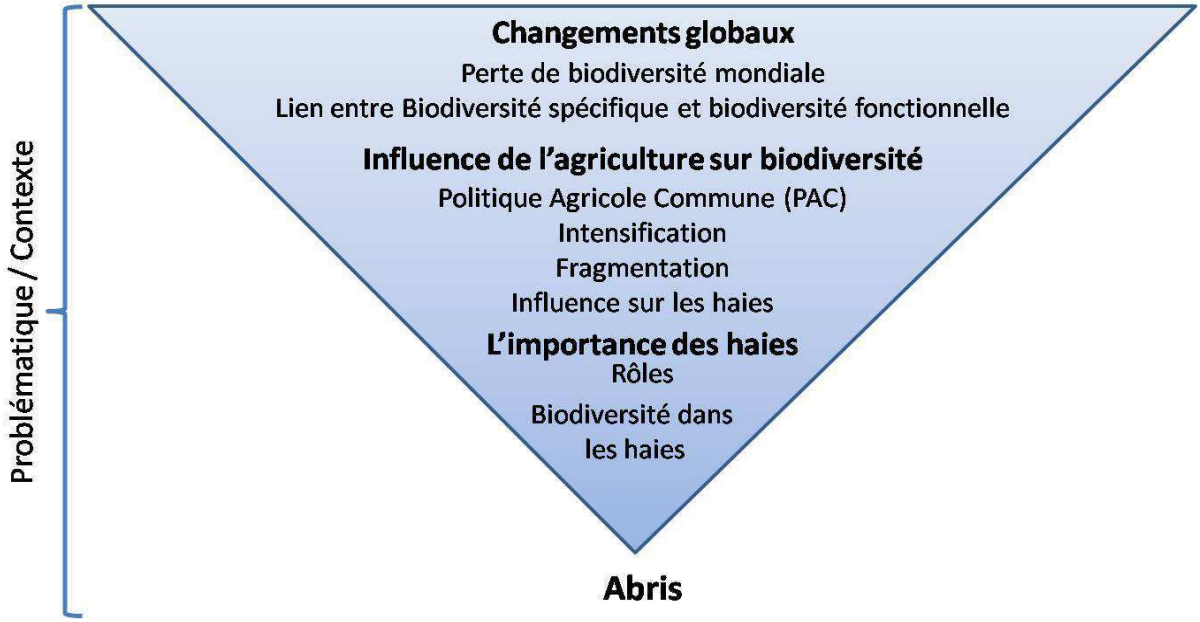


Figure 2: Plan de la section "Problématique"

En effet, la diversité fonctionnelle a été identifiée comme un composant clé du maintien et du fonctionnement des écosystèmes (Conti and Díaz, 2013; Folke et al., 2004; Hooper et al., 2005). La perte de diversité spécifique peut induire une diminution de la résilience ou de la productivité des réseaux trophiques (Hooper et al., 2005; Loreau and Hector, 2001; Petchey et al., 2004; Tilman et al., 1996). Plus généralement, la résilience écologique d'ensemble d'écosystèmes (Peterson et al., 1998) et la pérennité des services des écosystèmes (Kremen, 2005; Loreau, 2000; Loreau et al., 2003), comme la pollinisation (Kremen et al., 2007) ou le contrôle des invasions et maladies (Cardinale et al., 2003; Moonen and Bàrberi, 2008), dépendraient autant de la richesse locale en espèces que de la variabilité génétique entre les espèces (Mason et al., 2005; Obrist and Duelli, 2010). La diversité des traits fonctionnels plutôt que le seul nombre d'espèces semble être un facteur clé pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Díaz and Cabido, 2001; Hooper et al., 2005). En conséquence, l'érosion de la biodiversité due aux changements globaux et à l'utilisation des terres, entraine un risque d'altération du fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes et des services rendus aux sociétés humaines qui dépasse largement la perte patrimoniale d'espèces ou de taxons (Chapin, 2003; Costanza et al., 1998; Kremen, 2005; Watson and United Nations Environment Programme, 1995). Le maintien de la biodiversité est nécessaire au fonctionnement des écosystèmes et au maintien des services éco-systémiques, il est aussi important pour des raisons patrimoniales, et il s'inscrit dans une problématique d'actualité urgente.

Cette thèse vise un élément de cette problématique très vaste, plus particulièrement l'influence de la disponibilité des refuges terrestres des haies et des lisères forestières sur la biodiversité de la faune associée au bocage. Avant de présenter les objectifs de ce travail, il est important d'indiquer différents points méthodologiques et différentes perspectives liées à la diversité des approches abordées afin de mieux définir le cadre de cette étude et les partis pris qui s'y rattachent.

Quelle que soit l'échelle à laquelle sont examinés les problèmes liés à l'érosion de la biodiversité, caractériser la biodiversité spécifique ou fonctionnelle est une tâche

qui est particulièrement difficile (Chapin et al., 2000). Cette thèse n'a pas pour vocation de participer au débat sur les définitions ou sur l'importance de la diversité des espèces et de leurs fonctions dans un écosystème ; que ce soit dans le champ de l'écologie fondamentale, en biologie appliquée ou de la conservation. De nombreux auteurs y participent activement au travers de travaux majeurs. Dans ce paragraphe quelques éléments sont simplement soulignés afin de mieux préciser des aspects conceptuels et terminologiques qui seront utilisés. C'est notamment le cas au sujet de l'importance de la redondance des fonctions (Hector, 1999; Lawton and Brown, 1993; Lawton, 1994; Rosenfeld, 2002; Tilman, 1997; Tilman et al., 1997, 1996; Walker, 1995). Par exemple certains auteurs suggèrent que le fonctionnement des communautés et que les services éco-systémiques rendus dépendent majoritairement de la contribution des espèces dominantes par leur abondance et par leur position dans les écosystèmes (Díaz and Cabido, 2001; Grime, 1998; Hooper et al., 2005; Obrist and Duelli, 2010). Dans ce cadre, la structure fonctionnelle des communautés peut être caractérisée par le calcul d'un indice d'agrégation des traits fonctionnels parfois nommé *mass ratio* (Cortez et al., 2007; Garnier et al., 2004; Gross et al., 2008; Vile et al., 2006). Il est important de préciser que certaines études ont montré que la présence/abondance de certaines espèces dominantes plutôt qu'une diversité spécifique assure une stabilité temporelle de communautés de plantes (Sasaki and Lauenroth, 2011). D'autres auteurs mettent l'accent sur la diversité fonctionnelle sans insister sur le rôle prépondérant de quelques espèces clés (Díaz and Cabido, 2001; Mason et al., 2005, 2003; Petchey and Gaston, 2002; Petchey et al., 2004). Dans ce sens, une communauté diversifiée sur le plan fonctionnel maximiserait l'utilisation des ressources et/ou élargirait la gamme des ressources disponibles, ce qui optimiserait ensuite le fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2005; Tilman, 1997). Dans cette perspective de diversité fonctionnelle, on s'intéresse en particulier à la disparité des valeurs de traits fonctionnels (corrélée à la diversité des traits d'histoire de vie) entre les espèces d'une communauté (Leps et al., 2006). La diversité des valeurs de traits fonctionnels au sein d'une communauté peut être traduite par des indices de diversité fonctionnelle qui caractérisent l'espace fonctionnel occupé par l'assemblage d'espèces, en tenant compte (e.g. indice de Rao), ou non (e.g. indice FD de Petchey &

Gaston (2002)) des abondances relatives des espèces. Ainsi l'appellation de Biodiversité Fonctionnelle recouvre une gamme assez vaste de problématiques et de définitions ; il est possible de travailler les notions qui s'y rattachent grâce à une multitude de techniques, tels que les traceurs radioactifs pour voir les flux d'énergie dans une chaine trophique, la production de biomasse totale dans les prairies (Schumacher and Roscher, 2009) ou les océans (Link, 2005). Actuellement, pour dépasser les simples inventaires d'espèces, une grande quantité d'auteurs créent différents indices de diversité fonctionnelle en se basant sur la distance des espèces en fonction de leur traits d'histoire de vie (Ballinger and Watts, 1995; Laliberte and Legendre, 2010; Leinster and Cobbold, 2012; Link, 2005). Cette approche permet d'attribuer à chaque espèce un rôle (ou des rôles principaux) dans l'écosystème. Cependant comme le précise Link (2005), bien que les fonctions choisies (niveau trophique, diversité, etc.) soient mathématiquement liées à un processus particulier, leurs choix se révèlent souvent arbitraires et s'appuient fortement sur l'empirisme (expérimental ou d'observation/de terrain). Toujours selon Link (2005), afin d'être à même d'utiliser des indicateurs de l'état des écosystèmes pour améliorer les procédures de gestion d'un milieu ou d'un écosystème, et donc par exemple de proposer une utilisation concrète des résultats présentés dans cette thèse, il reste à relever deux défis importants. Le premier est d'identifier les (bio) indicateurs clés et d'évaluer à quel point ils représentent les effets des perturbations étudiées. Secondement, il faut intégrer, ou évaluer simultanément plusieurs indicateurs qui représentent l'ensemble des processus pertinents dans un écosystème. Cela induit par exemple l'utilisation des méthodes multi-variées pour évaluer les indicateurs multiples visés. Selon Link (2005), un des défis majeurs en écologie appliquée reste la transposition des indices de biodiversité fonctionnelle vers des outils de décision qui soient faciles à exploiter.

C'est dans ce cadre que se situe ce travail de thèse. Il est fortement axé sur des aspects méthodologiques d'échantillonnage et d'actions de terrain. C'est pourquoi nous utiliserons le terme de biodiversité fonctionnelle dans un sens très simple pour représenter la diversité des fonctions remplies par les espèces présentes au sein d'un

écosystème ou type d'habitat donné. Nous partons aussi du postulat globalement admis que plus un écosystème possède une biodiversité spécifique et fonctionnelle riche, plus il est susceptible de présenter une valeur écologique et patrimoniale élevée, tout au moins face aux conséquences négatives des altérations de l'environnement causées par les activités anthropiques (Link, 2002). Ainsi, une haie montrant un large panel d'espèces distribuées sur une large gamme de valeurs de traits écologiques (e.g. grande gamme de taille corporelle et/ou des régimes alimentaires des espèces présentes) serait plus à même d'assurer un rôle important dans les processus éco-systémiques en comparaison d'une haie monotone sur le plan de la faune qu'elle abrite. De plus, sa valeur patrimoniale et ses services rendus aux sociétés humaines seraient d'autant plus importants. En effet, des haies complexes seraient plus à même d'accueillir des espèces auxiliaires (pollinisatrices, parasitoïdes…), d'assurer des rôles multiples dans les dynamiques de métapopulations, voire de participer à la valeur esthétique des éléments des paysages.

Cette thèse est largement basée sur une approche empirique, en particulier sur la réalisation d'inventaires réalisés sur le terrain en échantillonnant une diversité de haies. Le principal avantage de cette approche est qu'elle décrit des processus complexes en conditions réalistes. Le principal inconvénient est que les résultats sont corrélatifs ; la multiplicité des facteurs impliqués empêche d'identifier de façon certaine les causalités sous-jacentes aux processus observés. C'est pourquoi l'approche expérimentale, bien que réductrice, est souhaitée. Les résultats présentés dans ce document sont aussi largement le fruit d'expérimentations conduites *in natura*. A ce sujet, on peut souligner que relativement peu d'études expérimentales ont utilisé des indices de diversité des traits fonctionnels (Mokany et al., 2008; Petchey and Gaston, 2002; Schumacher and Roscher, 2009). Pourtant, étant donné l'importance potentielle de la diversité fonctionnelle et le fait que la richesse ou la diversité spécifique sont parfois insuffisantes pour décrire la diversité fonctionnelle, des expérimentations en « plein champs » doivent être conduites (Díaz and Cabido, 2001).

Sur un autre plan, une des conséquences majeures qui est liée au fait de s'intéresser à la diversité fonctionnelle est qu'un nombre important de groupes taxonomique doit être pris en compte. De façon automatique la précision des informations collectées ou implémentées dans les analyses pour chaque espèce est relativement réduite (simplement parce qu'il n'est possible d'être exhaustif sur tous les fronts à la fois). Par exemple, les caractéristiques et histoires propres des individus recensés ne sont pas considérées. Autrement dit, en agrandissant le spectre d'espèces observées on diminue la précision d'étude spécifique. Inversement, des études spécifiques précises s'avèrent généralement incapables d'adresser des problématiques à l'échelle de l'écosystème. Pour la problématique de cette thèse, déterminer quelle est la focale la plus pertinente n'a pas été évident. Vaut-il mieux quantifier globalement la présence d'abris terrestres pour chercher des corrélations avec des indices de la diversité fonctionnelle ? Alternativement, est-il plus utile de décrire précisément les besoins en abris (nombre, taille, etc.) d'une espèce pour caractériser les capacités d'accueil d'un milieu ?

En pratique, ces éléments annoncent le plan de ce mémoire de thèse. Les premiers chapitres sont consacrés à des aspects empiriques et méthodologiques avec une forte orientation vers des indices de diversité fonctionnelle. Les chapitres suivants concernent des expérimentations associées à des campagnes de mesures dont le spectre taxonomique se restreint. Enfin, le dernier chapitre s'intéresse à une étude spécifique sur la qualité et disponibilité en abris sur des aspects éco-physiologiques.

Le plan de thèse et les éléments principaux de la démarche adoptée sont illustrés à l'aide de schémas.

2. Influence de l'agriculture sur les réseaux de haies

En Europe de l'Ouest et dans d'autres grandes régions du monde, l'usage prédominant des terres est l'agriculture ; c'est pourquoi une part importante de la biodiversité européenne est dépendante des habitats engendrés par cet usage (Baudry and Jouin, 2003; INRA et al., 1976). Dans de nombreuses régions de la planète, notamment en Europe occidentale, une des causes majeures de la

perturbation de la qualité des habitats au cours des dernières décennies est représenté par l'intensification et l'industrialisation de l'agriculture qui sont caractérisées par une augmentation des intrants et une augmentation de la taille des parcelles (Meeus, 1993; Stoate et al., 2001). La production de céréales entre 1993 et 1996 est passée de 17 à 24 tonnes/hectare en France et de 40 à 52 tonnes/hectare en Angleterre. Au Portugal, les zones agricoles de régions de montagnes sont restées relativement stables en surface totale mais l'intensification des terres arables, spécialement accompagnée par de l'irrigation, entraine une forte baisse de la gestion traditionnelle de terres (Yellachich, 1993). D'un point de vue biodiversité, il a été observé un déclin de 42% des espèces aviaires affiliées aux pratiques agricoles liée à l'intensification en Europe (Tucker and Heath, 1994). Les déclins des invertébrés a aussi été mis en évidence notamment en Angleterre où les impacts des changements agricoles ont été montrés au travers de la chaine alimentaire (Ewald and Aebischer, 1999; Potts, 2012). Ainsi, selon Bazin et Schmutz (1994) 75% du boccage a disparu en Belgique depuis un siècle. En France plus de 600 000km de haies ont été détruits entre 1960 et 1980, soit la moitié du linéaire total. Tscharntke (2005) regroupe l'intensification des pratiques agricoles sur deux échelles, l'intensification locale et l'intensification au niveau paysage (cf. tableau 1). Dans le cadre de cette thèse qui impose de limitations, l'échelle locale a été retenue, plus précisément au niveau des haies.

Tableau 1 : Practices of agricultural intensification on local and landscape scales, d'après Tscharntke (2005)

Local intensification	Landscape intensification
•Shortening crop rotation cycles. •Decreasing crop diversity (minimizing undersowings, intercropping, polycultures, catch crops, etc.). •Increasing input of mineral fertilizers. •Increasing input of pesticides (herbicides, fungicides, insecticides, plant growth regulators, etc.). •Winter, not spring sowing of cereals. •Implementation of genetically modified (GM) crops. •Deep ploughing, not minimum tillage. •Cultivating monocultures of high-yield varieties. •Increasing size of arable fields. •Machine-driven farming. •Lowering water table by drainage.	•Farmers specializing on one or few (arable) crops instead of mixed farming. •Converting perennial habitat (grassland) to arable fields. •Destroying edge habitats (hedges, field boundaries, buffer zones along creeks). •Reallocating land to increase field size and make farms more compact. •Simplifying landscapes with a spatially and temporally limited number of land-use types increasing landscape homogeneity. •Giving up traditional, low-intensity land-use management. •Avoiding set-aside fallows and cultivating formerly abandoned area (old fields, fallows). •Reducing resistance to invasion of introduced species. •Lowering landscape-wide water tables. •Fragmenting natural habitat.

Depuis la sédentarisation de l'homme (liée aux prémices de l'agriculture) la plantation de haies a été une pratique courante. Dans un premier temps ces éléments linéaires avaient apparemment un rôle de barrière face aux herbivores sauvages, puis avec la domestication du bétail celui de parquer les animaux (Pollard, 1974). Au fil des siècles, l'utilisation des haies a pris une ampleur considérable ; certaines régions ont établi leurs propres techniques de traitement des haies (plessage, boccage dense, utilisation d'épineux, etc.). La plantation de haies a été encouragée par certains gouvernements car elles apportaient une structure défensive en cas d'invasion (e.g époque romaine). De nombreux agro-écosystèmes ont donc évolué autour de ces éléments permanents ou semi-permanents et de nombreuses espèces, tant végétales qu'animales, s'y sont abritées. Puisque de nombreuses cultures se sont installées après des campagnes de déboisement qui ont permis de gagner des terres sur les

forêts, les lisières des bois ou des forêts font aussi partie des éléments traditionnels majeurs des paysages agricoles. Ces lisières représentent aussi des limites de parcelles, elles contiennent des espèces communes avec les haies et forment des ensembles qui sont souvent en continuité avec celles-ci. Toutefois, la destruction des haies et la fragmentation des habitats entrainent de plus en plus la disjonction entre les lisières forestières et les haies agricoles, particulièrement en plaine

Depuis la fin de la Seconde Guerre Mondiale, dans le but d'augmenter la productivité et la compétitivité, de grands bouleversements dans les pratiques agricoles se sont produits, notamment ceux liés à la mécanisation (Robinson and Sutherland, 2002). L'arrivée d'engins agricoles toujours plus gros et la Politique Agricole Commune (PAC, création en 1957, subventions en place depuis 1962) de l'Union Européenne ont accéléré le déclin de la diversité des paysages agricoles avec une tendance à créer des paysages moins hétérogènes (Meeus, 1993) et donc à provoquer une homogénéisation des parcelles. La PAC a favorisée la disparition des éléments non cultivés et semi-pérennes comme les haies, les bosquets et les fossés ainsi que la transformation des prairies de pâtures au profit des champs cultivés (Burel and Baudry, 1995). Cette tendance très forte a été soutenue par une politique de subvention à la destruction des haies qui étaient vues comme des obstacles à la rationalisation et à l'industrialisation de l'agriculture. Ces modifications de pratiques agricoles, et ce à l'échelle du globe, ont mené à une diminution drastique du linéaire de haies (Figure 3). Les conséquences négatives sur la biodiversité, sur la valeur esthétique des paysages, sur des aspects économiques agricoles liés à la perte de services ainsi que sur des risques environnementaux ont rapidement été mises en évidence (Grime, 1998; Hooper et al., 2005; Midgley, 2012; Tilman, 1997). Depuis quelques années, un renversement des tendances se produit ; selon les directives européennes, il est obligatoire de conserver une certaine surface en éléments semi-pérennes pour recevoir des aides. Toutefois les modalités d'application de ces directives ainsi que les critères d'appréciation de la qualité des haies sont questionnables. Il n'est par exemple jamais question de comparer une haie formée de têtards centenaires adossée à un talus et bridée par un fossé (éléments qui sont source de richesse spécifique et fonctionnelle) avec une jeune haie plantée sur films

plastiques qui restera quasiment stérile pour des pans entiers de la biodiversité durant de longues périodes. Seuls des valeurs totales de linéaires sont comptabilisées.

3. L'importance des haies et des lisières forestières

1. Définition et rôles des haies et des lisières forestières

Généralement, les haies se définissent comme une structure linéaire composée de ligneux (arbres, arbustes) (Figure 4). Elles peuvent aussi être décrites comme une forêt réduite à ses deux lisières. Il existe des haies spontanées, non plantées, comme certaines « fencerows » d'Amérique du nord (Forman and Baudry, 1984) mais la plupart du temps elles sont plantées et aménagées, elles matérialisent les frontières des propriétés individuelles. Le bocage constitue un paysage composé d'un réseau plus ou moins dense de haies et il est souvent le résultat des pratiques agricoles anciennes (e.g bocage vendéen). Les haies constituent une interface entre un milieu rapidement changeant (agricole) et un milieu davantage pérenne (forêt). Elles sont considérées comme des éléments semi-pérennes et forment des écotones qui abritent une forte biodiversité (Baker et al., 2002).

La disparité des haies varie selon les régions et leurs pratiques agricoles. D'une manière générale, les haies autours des parcelles céréalières sont réduites en longueur, largeur et hauteur, voire même absentes (*e.g* plaine de la Beauce, figure 6). En revanche, dans les régions d'élevage ou de montagne, le réseau bocager est dense avec souvent le maintien de pratiques traditionnelles autour de la haie (entretien en commun, plessage, etc.). Dans les régions de vergers, les haies sont souvent très développées pour lutter contre le vent. La diversité des haies varie aussi en fonction des strates de végétation, des essences, mais aussi par la diversité des modes de taille des arbres et arbustes (Baudry et al., 2000). Mais des effets de mode et la simplification exagérée de la gestion des haies ont par exemple conduit à l'utilisation presque exclusive – quasi dogmatique - des cyprès en Provence alors que des études

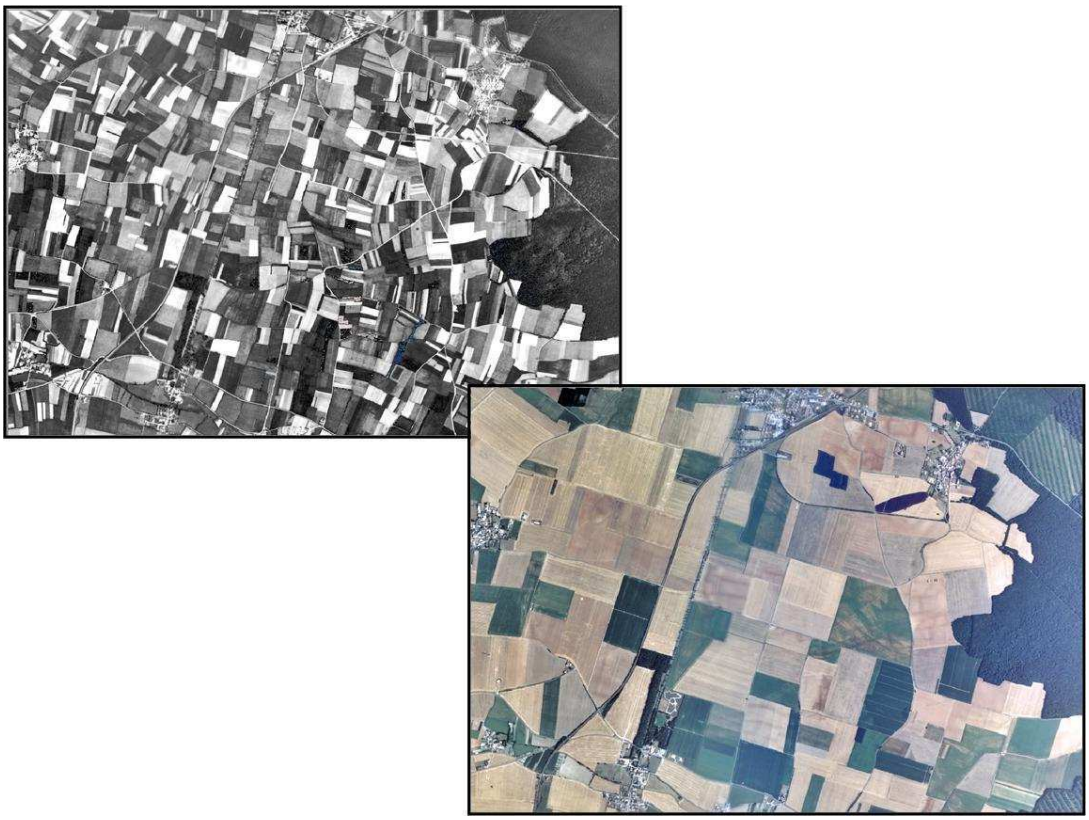


Figure 3 : évolution du paysage agricole sur la commune de Beauvoir sur Niort entre 1984 et 2011.

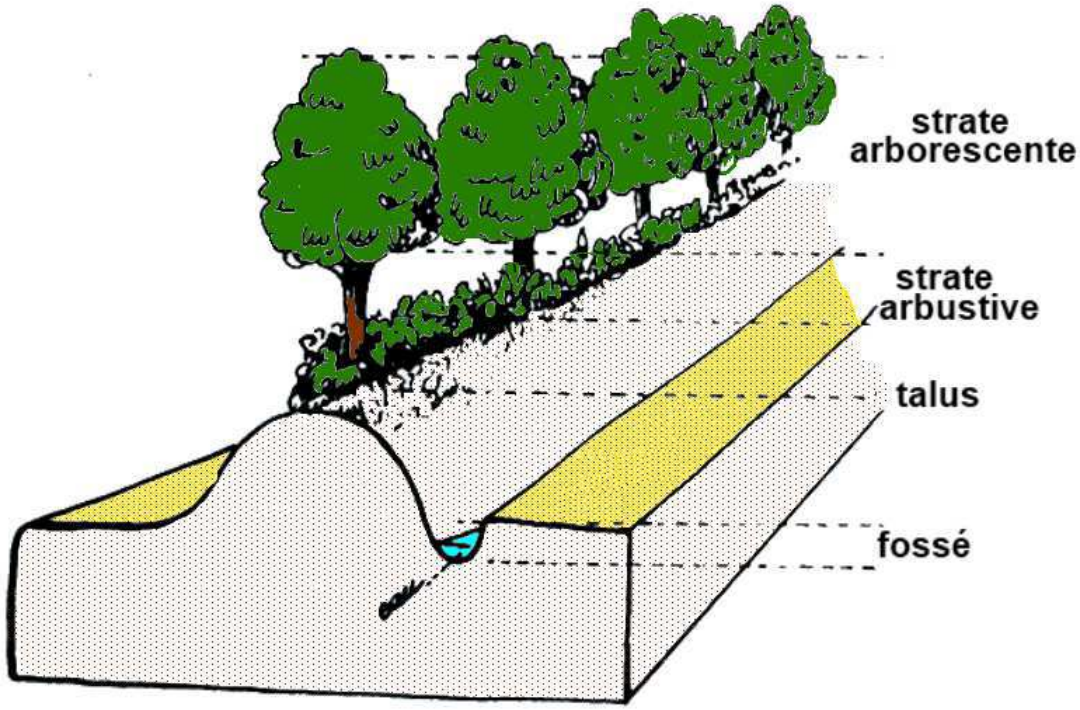


Figure 4 : schéma d'une haie avec ses principaux constituants (talus, fossés, strate herbacée, arbustive et arborescente).

récentes montrent qu'une diversité de feuillus protège tout aussi bien du vent tout en offrant des services et une résistance aux maladies bien plus fortes.

Les rôles des haies sont multiples que ce soit d'un point de vue anthropique, sociétal ou écologique. Elles jouent d'une part des fonctions physico-chimiques et d'autre part des rôles biologiques. Leur présence limite l'érosion des sols, canalise l'écoulement des eaux pluviales. Leur arrachage à outrance a pu conduire à des glissements de terrain ou des lessivages impressionnants (Liagre, 2006; Massa, 2004; Viaud, 2004). Les haies servent de réserves d'humidité et ont un effet de brise-vent bien connu (Guyot, 1997; Read, 1964)(Figure 5). Les cultures des régions exposées au Mistral sont systématiquement protégées par de hautes haies de cyprès. Elles servent de filtres biochimiques en limitant la nécessité d'utilisation d'intrants dans les cultures notamment grâce à l'utilisation d'espèces végétales pour la phyto-rémédiation (Bankston et al., 2001; Yu et al., 2005). Les haies sont aussi source de nombreux produits directement utiles à l'homme. La production de bois de chauffage (qui redevient d'actualité) ou de bois d'œuvre ainsi que la production de fruits apportent des ressources importantes, même si elles ne font pas l'objet d'un commerce officiel majeur (Millán de la Peña et al., 2003).

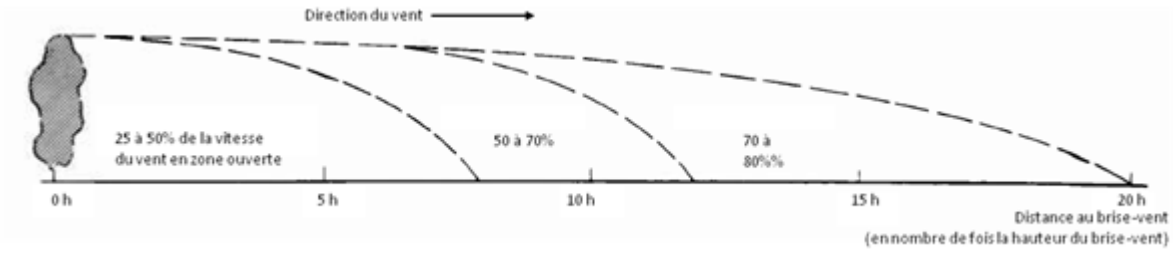


Figure 5 : valeur moyenne de la vitesse du vent à l'aval d'un brise-vent, comparativement à une zone ouverte. L'échelle verticale est exagérée. D'après Read, 1964.



a)



b)

Figure 6 : exemple de deux milieux agricoles contrastés. A) plaine de la Beauce, b) bocage autrichien.

Les rôles biologiques des haies sont complexes et leur intérêt varie pour les différentes espèces présentes. D'une manière générale elles ont un rôle de corridor écologique et sont donc un refuge pour nombre d'espèces, un lieu de vie et/ou facilitent les flux migratoires (Aviron et al., 2005; Baudry and Jouin, 2003; Millán de la Peña et al., 2003). Elles peuvent accueillir un nombre important d'espèces pouvant être des auxiliaires de culture (*i.e* des espèces reconnues pour favoriser la productivité). En effet, plusieurs études (Burel, 1991; Solagro, 2002) ont montré que les haies sont des réservoirs important d'espèces pouvant favoriser la lutte contre les ravageurs des cultures. Ainsi, un des buts de la plantation de haies est de maintenir des populations de prédateurs à proximité de la parcelle en tentant de les faire vivre et/ou hiberner dans les haies. Il est aussi important de prendre en compte le fait que certains ravageurs pourraient trouver des refuges dans les haies ; mais cet effet semble inférieur aux bénéfices biologiques des haies (Simon et al., 2010). Par ailleurs, en attirant des ravageurs tels que les pucerons dans la haies, cela permet aussi le maintient dans le temps de population de prédateurs généralistes, et surtout spécialistes, hautement intéressants sur un plan de lutte biologique (Bonnaure, 2011; Ctifl, 2012).

Si les haies sont capables d'abriter une grande gamme de taxons et d'individus, il semble logique d'étudier les causes qui vont faire varier leur capacité d'accueil. Et ce, dans le but concret de pouvoir donner des conseils précis lors de la plantation de nouvelles haies afin de favoriser un maintien de la biodiversité commune et utile en agriculture.

2. Biodiversité et structure des haies

Il existe de nombreuses études ayant porté sur la biodiversité dans les haies. La plupart sont axées sur la canopée et/ou sur les bandes enherbées et les prairies temporaires qui les bordent ; par ailleurs un assez faible nombre de groupes taxonomiques a été pris en compte, il s'agit surtout des micromammifères, oiseaux,

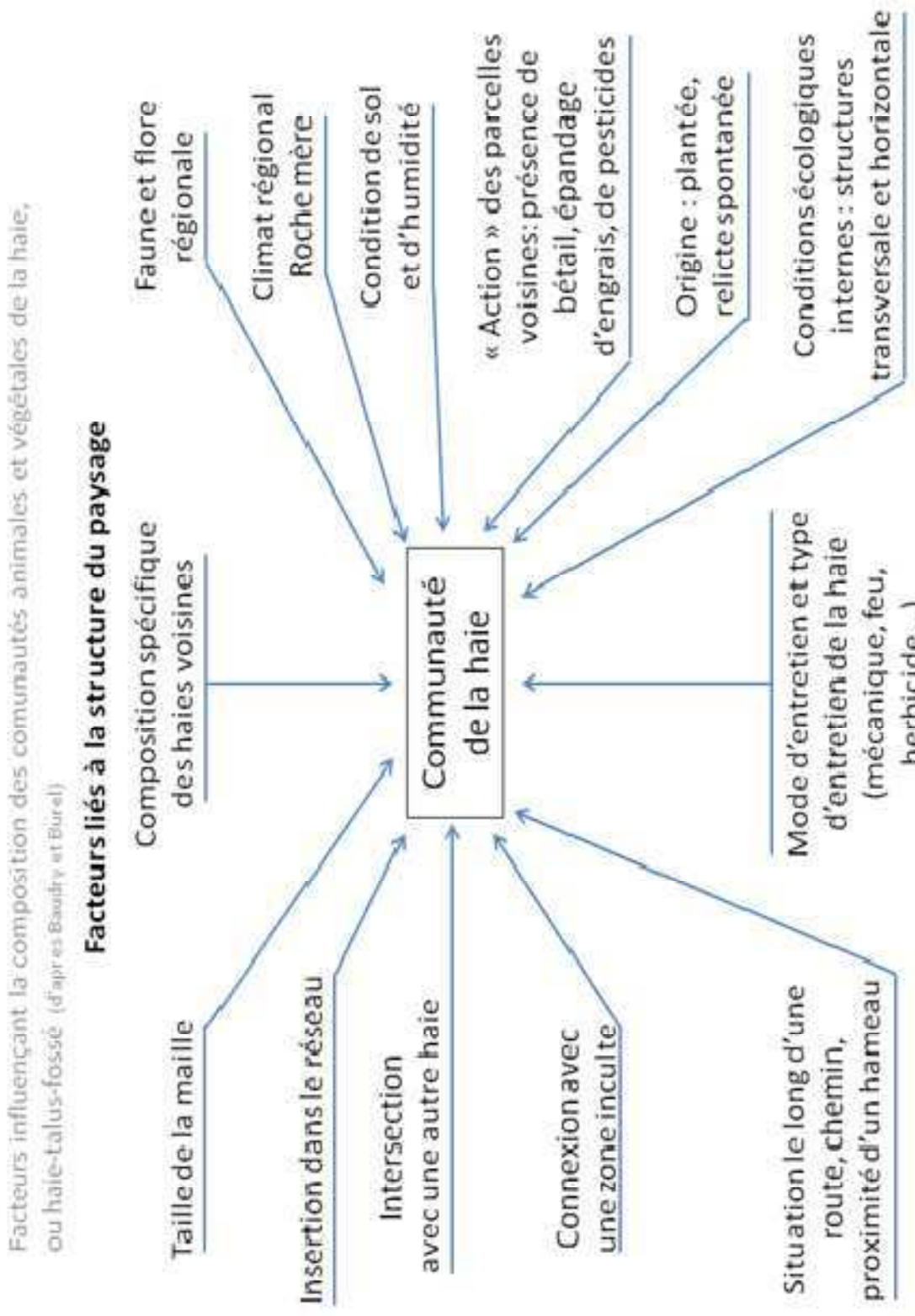


Figure 7 : Facteurs influençant la composition des communautés animales et végétales de la haie (d'après Baudry et Burel in Ctifl, 2000).

et carabes (Butet et al., 2006; Draycott et al., 2011; Michel et al., 2006). A petite échelle, il a été montré que la végétation et les conditions microclimatiques déterminent l'assemblage des communautés d'arthropodes (e.g. carabiques et criquets) et des micromammifères (Badenhausser and Cordeau, 2012; Michel et al., 2007, 2006; Millán de la Peña et al., 2003). A l'échelle du paysage, la quantité, l'arrangement spatial des éléments permanents et semi-permanents du paysage ainsi que la composition de la mosaïque de cultures influencent les espèces vivant dans les haies (Baudry and Jouin, 2003; Billeter et al., 2008; Burel and Baudry, 1995). Plusieurs auteurs ont montré qu'il existe une relation directe entre les essences végétales présentes dans la haie et la richesse de la faune qu'elle accueille. Et ce, notamment en raison des variations de complexité structurale du végétal, de son aire de distribution ou de son appartenance à une famille botanique représentée dans la région considérée (Lawton and Schroder, 1977; Lawton, 1983). Ainsi un végétal endémique d'une région réduite abrite une faune beaucoup plus limitée qu'un végétal occupant une large gamme climatique à l'échelle d'un continent. De même la grande famille des Rosacées très commune chez nous possède une faune très riche. Les éléments associés à la partie arbustive ou arborescence de la haie, comme les strates herbacées, sont aussi importants. D'une manière générale, il a été montré que les bandes enherbées qui bordent les haies et les champs apportent des refuges favorisant évidemment la diversité végétale (Le Coeur et al., 2002) mais aussi animale (Marshall, 2004). D'une façon générale, un grand nombre d'études montrent le rôle important des éléments non productifs (sur le plan culture), que sont les haies, comme refuges pour la biodiversité (Burel and Garnier, 2008; Cousins and Eriksson, n.d.; Le Roux et al., 2008; McLaughlin and Mineau, 1995).

Il est possible d'établir un schéma (Figure 7) récapitulatif représentant les différents facteurs influençant la composition des communautés des haies. Le schéma ci-dessous s'intéresse à la communauté des haies. Bien que cette thèse se focalise sur la haie plutôt que sur des ensembles de haies, ce schéma illustre un cadre plus général et de nombreux éléments sont communs aux deux niveaux d'étude.

Dans le cadre de cette thèse, nous orientons fortement notre axe de recherche sur la disponibilité en abris. En effet, certains auteurs (Bonnet et al., 2012; Cabezas et al., 2011; Klar and Crowley, 2012; Perea et al., 2011; Tsuji, 2011) ont montré l'importance de la disponibilité et de la qualité des abris pour les individus, et donc pour le maintien des populations de différentes espèces aquatiques et terrestres. Cependant, les travaux sur l'impact de disponibilité et de la qualité des refuges sur les populations animales sont encore rares et sont axés sur une ou quelques espèces. En effet, les études sur les relations entre nature et sociétés sont peu nombreuses et nécessitent une approche multidisciplinaire que ce soit pour la réalisation des mesures ou pour la communication des résultats (Alignier and Deconchat, 2013; Deconchat et al., 2007; Michon et al., 2012; Roume et al., 2011). En ce qui concerne les haies, les travaux orientés sur l'importance des abris terrestres, ceux qui se trouvent au pied des haies, font apparemment défaut. Dans le cadre de cette thèse, nous nous concentrons sur le rôle de différents abris en prenant en compte différents taxons et différentes échelles, depuis la biodiversité fonctionnelle jusqu'au niveau individuel.

Choix méthodologiques

1. *Une thématique déjà étudiée ?*

En raison du rôle crucial des haies dans le paysage européen et des changements de pratiques agricoles, un grand nombre d'études a été effectuée sur le sujet. Il a été montré que les haies au sens large sont une zone importante d'abris pour un grand nombre d'espèces et que certaines peuvent y être inféodées (e.g les vipères en paysage agricole) (Naulleau et al., 1996; Saint Girons, 1997, 1952). Ainsi la disparition actuelle des haies influence une quantité importante d'espèces de groupes taxonomiques variés.

En effectuant des recherches bibliographiques sur les thèmes de la biodiversité dans les haies, de leur gestion, de leurs rôles et des inventaires qui y sont effectués, il ressort :

- Une prédominance de certains taxons étudiés tels que les carabes, les pucerons, les micromammifères et les oiseaux. Ce biais taxonomique (Bonnet et al., 2002b) reste problématique notamment dans les études de conservation (Clark and May, 2002; Pawar, 2003).
- La majeure partie des études sont réalisées à l'échelle du paysage pour observer les influences du réseau bocager ou des parcelles adjacentes sur les haies.
- L'importance de la structure physique au niveau du pied de la haie est méconnue. En effet, outre les parties arbustives, ce sont surtout les rôles et les fonctions des bandes enherbées bordant les haies qui sont étudiés.

Il s'avère que les haies sont surtout examinées au travers des auxiliaires de cultures (*e.g* carabes) ou des ravageurs (*e.g* pucerons, micromammifères) en prenant en compte les interactions avec les bandes enherbées. Ces travaux tendent à montrer une forte influence du paysage, de la connectivité et même de la présence de certains arbres sur les communautés étudiées.

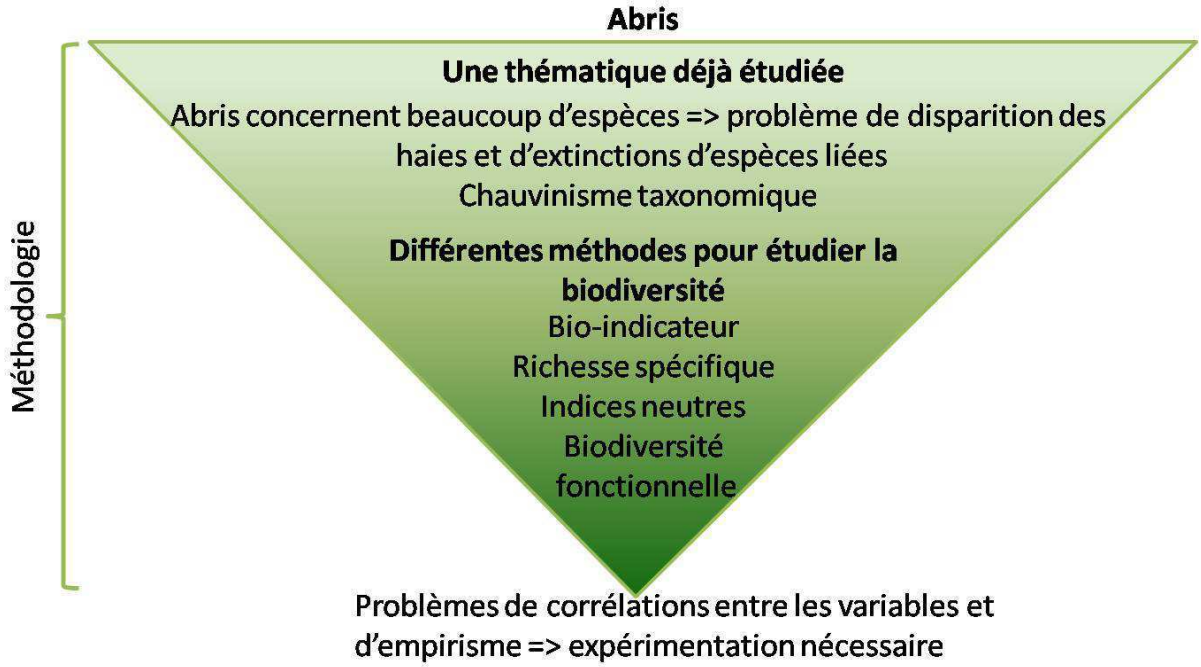


Figure 8 : Plan de la section "Méthodologie".

Même s'il est généralement admis que la présence de talus et/ou de fossés permet une diversification de la faune et de la flore (Baudry and Jouin, 2003; Ctifl, 2012; INRA et al., 1976), peu de travaux récents sont effectués sur le rôle d'abris que fournissent précisément le talus et/ou le fossé (Durner and Gates, 1993; Rosen, 1991).

Depuis les années 1980, des travaux sont effectués sur l'impact de l'intensification agricole sur le déclin de plusieurs espèces d'oiseaux (Fuller et al., 1995). La problématique reste d'actualité. Par exemple au sujet des conséquences de la diminution des ressources alimentaires, de la baisse de la disponibilité des sites de pontes, des contaminations chimiques ou de la mortalité directe engendrée par les changements des pratiques agricoles (Clere and Bretagnolle, 2001; Geiger et al., 2010; Nordstad et al., 2012; Wolff et al., 2002).
Certains taxons moins charismatiques comme les reptiles, les araignées et d'autres arthropodes sont moins ou peu étudiés. Pour avoir une vision plus complète de la biodiversité, l'utilisation d'autres espèces bio-indicatrices est souhaitée. Il est important d'élargir le spectre des espèces échantillonnées ; mais cela pose parfois des problèmes méthodologiques et techniques pour la récolte des données (Obrist and Duelli, 2010).

2. *Différentes méthodes pour étudier la biodiversité*

Estimer la biodiversité dans un environnement est complexe, d'autant plus si l'on veut prendre en compte un large nombre de taxons et leurs fonctions écologiques. Le choix de l'échelle spatiale (α, β, γ) et temporelle est important, et souvent contraint par des limites techniques (Laliberte et al., 2009; Legendre and Borcard, 2003). Même en se concentrant sur le plus précis des niveaux, α selon Fisher, et/ou sur des écosystèmes relativement simplifiés tels que les agro-écosystèmes, cela reste ardu. Par ailleurs, pour des raisons logistiques, il est important de tester des protocoles simples.

1. Bio-indicateur

L'utilisation d'indicateurs écologiques en général, et pour la biodiversité plus précisément, n'est pas un exercice aisé. Cela nécessite en théorie de satisfaire à plusieurs conditions (European Academies Science Advisory Council, 2005; McGeogh, 1998; Obrist and Duelli, 2010) qui ne peuvent pas être toutes combinées en réalité (Schmeller, 2008). En effet, Schmeller (2008) montre que sur une liste de 32 critères important pour les bio-indicateurs selon McGeogh (1998) (e.g. utilisation rentable, efficace, échantillonnage facile, gamme d'habitats, représentation de taxons parents et non parents, etc.), il est pratiquement impossible de les réunir dans un protocole donné. Il est constamment nécessaire de faire des compromis entre les estimations complexes de l'état de la biodiversité et les mesures qui sont réalisables à moindre coûts. Un ou des bio-indicateur(s) présentent toujours des limites à leur utilisation.

2. Richesse spécifique

Quelle que soit l'échelle d'observation choisie, la plus grande part de la richesse spécifique est constituée d'arthropodes (Hammond, 1992). Il est donc essentiel de ne pas faire l'impasse sur ce groupe taxonomique majeur. Mais les spécialistes pour les identifications sont rares, et pour certains taxons inexistant (Noss, 1996; Whitehead, 1990). L'utilisation de morpho-espèces, succédanée de détermination au niveau spécifique, est un bon moyen pour faciliter les inventaires. Oliver et Beattie (1996, 1993; 1996) comme Biaggini et al (2007) expliquent que selon la question posée, l'identification au niveau de l'espèce n'est pas toujours nécessaire. C'est ainsi que les principes de RBA (Rapid Biodiversity Assessment) ont vu le jour en Australie et Nouvelle-Zélande (Ward and Larivière, 2004). Les RBA suivent des protocoles de détermination rapide et parfois sommaire ; l'avantage principal est la facilité de mise en œuvre associée à un niveau d'expertise relativement faible ce qui permet d'étudier de larges spectres de taxons et de collecter des jeux de données importants. Les inconvénients inhérents aux déterminations parfois superficielles (quand les espèces sont difficiles à reconnaitre) ne gênent pas les comparaisons entre sites par exemple

(Oliver et Beattie (1996, 1993; 1996). Notre étude s'inscrit dans cette approche méthodologique émergente qui allie efficacité d'identification et faibles coûts logistiques.

Des comparaisons entre protocoles ont montré qu'il est possible d'estimer le nombre total d'espèces présentes dans un milieu en se basant sur les morpho-espèces comme sur les espèces. Les estimations fournissent alors des valeurs de la richesse spécifique, qui sont des indices de diversité simplifiés et faciles à manipuler. Dans tous les cas, les valeurs restent des indices descriptifs et assez limités dans leur pouvoir à évaluer l'état des écosystèmes visés. Par exemple, les rôles écologiques des espèces, groupes d'espèces, ou des communautés ne sont pas pris en compte. Idem en ce qui concerne l'équitabilité entre espèces, les classes de taxonomies des espèces étudiées sont considérés comme équidistantes, ce qui est une simplification assez lourde par exemple si on inclus des consommateurs et des prédateurs supérieurs dans les analyses (Marcon, 2013).

3. **Mesures neutres de la diversité**

Il est possible d'utiliser des indices classiques de diversité qui sont des mesures neutres de la diversité. Ces indices considèrent que chaque classe d'objet – les espèces - est différente des autres mais sans attribuer de caractéristique particulière. Ils ne prennent donc en compte aucun des éléments propres aux espèces (Marcon, 2013).

C'est par exemple le cas pour les indices classiques de diversité, que son l'indice de Shannon et l'indice de Simson, qui sont aussi sujets à des biais d'échantillonnage (Mouillot and Leprêtre, 1999). Le fait de ne pas compter certaines espèces entraine une sous-estimation de la valeur de l'indice, et ce d'autant plus que le nombre total d'espèces est grand mais d'autant moins que l'échantillonnage est important (Basharin, 1959). Dans notre étude sur la biodiversité dans les haies, le nombre d'espèces étudiées est important puisque l'ensemble de la biodiversité visible à l'œil nu a été pris en compte. Mais comme le nombre réel d'espèces présentes, par exemple celles qui sont cryptiques ou trop petites pour être observées, n'est pas quantifiable, le biais réel est inconnu. C'est pour tenter de pallier ces biais que

différents indices ont été mis au point en fonction des questions adressées ; quelques uns sont présentés ci-dessous.

4. Biodiversité fonctionnelle

Les indices de diversité fonctionnelle et/ou phylogénétique permettent de pondérer les valeurs relatives des espèces en fonction des questions posées et de tenir compte de leurs différences (Cousins, 1991).

Plusieurs indices ont été proposés depuis les années 2000 et certains études font la synthèse de leurs différents avantages et inconvénients (Pavoine and Bonsall, 2011; Petchey and Gaston, 2002; Petchey et al., 2004; Ricotta, 2007). Il existe aussi des controverses au sujet de leur utilisation dans les analyses statistiques, et plus important au sujet de ce qu'ils mesurent réellement (Petchey and Gaston, 2006; Ricotta, 2005).

L'approche mesurant la diversité fonctionnelle grâce à un seul indice, par exemple le FD index, basé sur la construction d'un dendrogramme (Mouchet et al., 2008; Petchey and Gaston, 2002), est peu à peu remplacée par plusieurs indices mesurant chacun une ou des facettes différentes de la diversité fonctionnelle. Ainsi Villéger et al. (2008) ont créé, en se basant sur des travaux antérieurs (Mason et al., 2003; Petchey and Gaston, 2006), 3 indices de diversité fonctionnelle : la richesse fonctionnelle ou functional richness (FRic), la régularité fonctionnelle ou functional evenness (FEve) et la divergence fonctionnelle ou functional divergence (FDiv).

La richesse fonctionnelle (FRic) représente la quantité de niches spatiales occupées par les espèces d'une communauté. La valeur de FRic, si on peut dire, est donc indépendante de l'abondance des individus. La régularité fonctionnelle (FEve) représente la régularité de la densité des espèces au sein des niches spatiales. FEve utilise seulement les distributions d'abondances au sein des niches spatiales

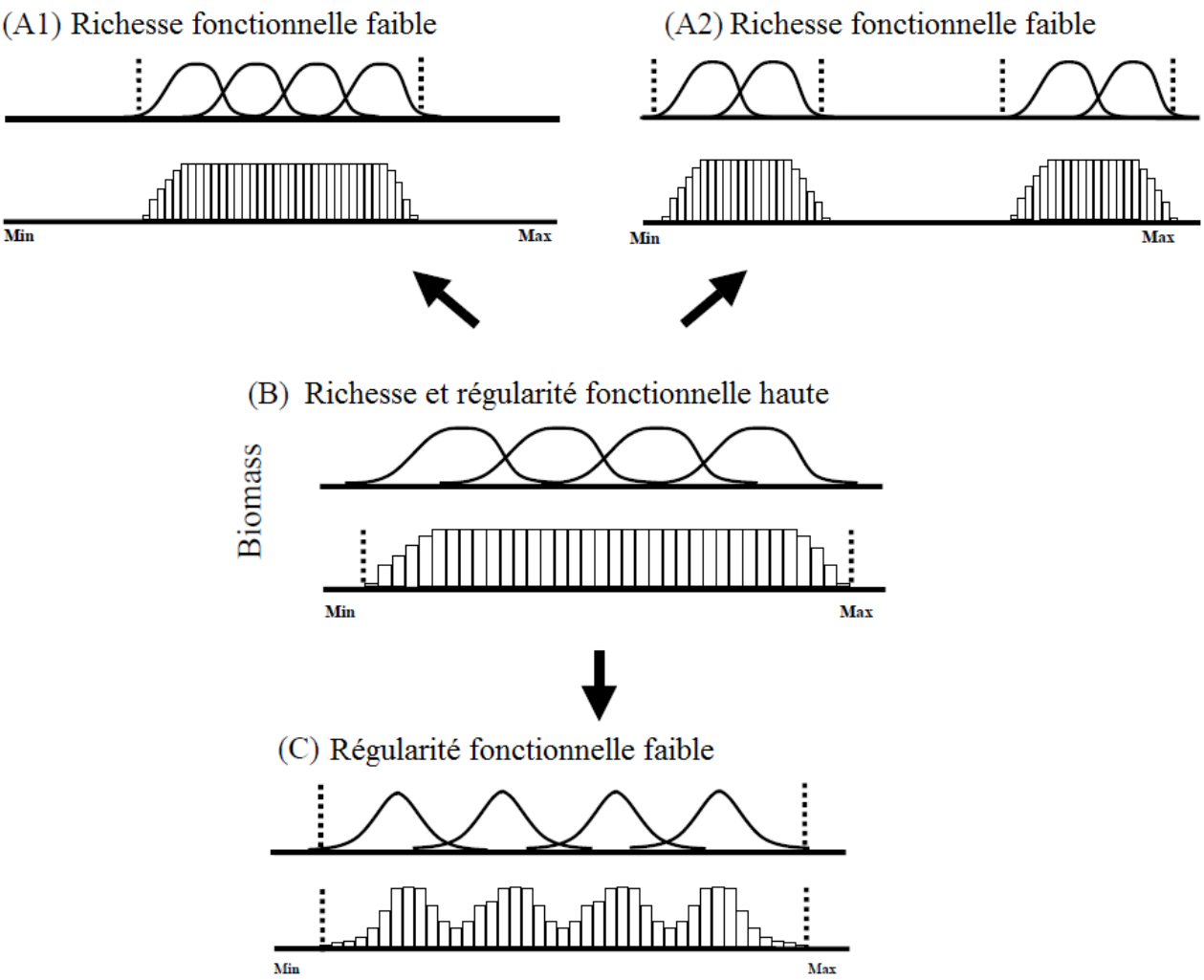


Figure 9 : Richesse et régularité fonctionnelle. Les axes verticaux représentent l'abondance (*e.g* la biomasse). Les courbes en cloches indiquent la distribution des individus des espèces dans les niches spatiales. Les histogrammes indiquent la somme des abondances des espèces présentes dans chaque catégorie de caractères fonctionnels. Les lignes pointillées verticales indiquent la quantité de niches spatiales occupées par l'ensemble des espèces. La richesse fonctionnelle peut diminuer sans entrainer un changement de la régularité fonctionnelle si la régularité de l'abondance au sein des niches est inchangée (de B vers A1). De la même manière, la régularité fonctionnelle peu diminuer sans changer la richesse fonctionnelle si la quantité de niches occupées reste inchangée (de B ver C).

occupées. Ces deux indices décrivent les mêmes entités : niches spatiales ou sections de niches spatiales (Figure 9). La divergence fonctionnelle (FDiv) représente la distribution des abondances des espèces en fonction de l'étendue des niches spatiales maximisant la variation des caractères fonctionnels au sein de la communauté (Figure 10).

On peut donc proposer une définition de la diversité fonctionnelle : la distribution des espèces d'une communauté et de leur abondance au sein d'un espace de niche, incluant :

a) La quantité de niches occupées par les espèces de la communauté (Fric)
b) La régularité de la distribution des abondances dans les niches occupées (FEve)
c) Le degré de la distribution d'abondance dans une niche spatiale qui maximise la divergence caractères fonctionnels au sein d'une communauté (FDdiv).

Laliberté et Legendre (2010) ont ensuite repris ces travaux et ont créé un nouvel indice de dispersion fonctionnelle ou functional dispersion (FDis) qui mesure la dispersion des espèces dans l'espace formé par les traits étudiés. Ce FDis, qui n'est pas affecté par la richesse spécifique, peut remplacer le FRic si l'on veut éviter que des espèces rares présentant des valeurs extrêmes de traits augmentent exagérément l'indice.

Un des problèmes majeurs de cette solution réside dans le fait que l'on obtient 3 indices différents qualifiant le même milieu, leur complexité les rend difficile à appréhender. Ils sont certes complémentaires et ne renseignent pas sur les mêmes aspects mais ils livrent des valeurs relativement abstraites qui sont complexes à manipuler. De même l'utilisation des matrices de distances des traits fonctionnels par la méthode de Leinister et Cobbold (2012) est précise et très complète, mais elle reste lourde à mettre en place (il faut une grande quantité de données), à utiliser (complexité des calculs) et à vulgariser. Un des buts de notre étude sera donc

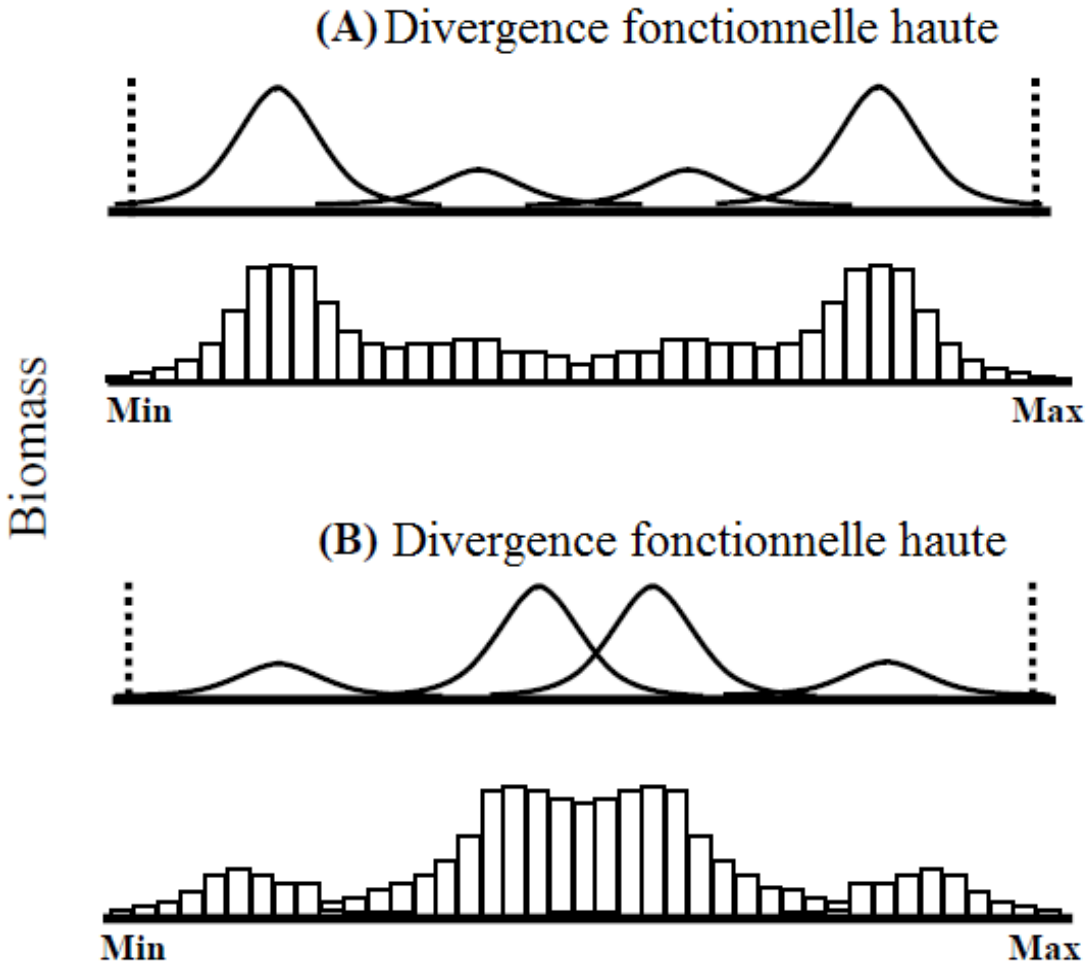


Figure 10 : Divergence fonctionnelle. Comme dans la figure 2, les courbes en cloches montrent la distribution de l'abondance des espèces (*e.g* la biomasse) dans un espace de niche (*e.g* le degré de salinité supporté) et les histogrammes montrent la somme des abondances des espèces présentes dans chaque catégorie. Les lignes pointillées verticales indiquent la quantité d'espace de la niche occupée par les espèces. (A) Une communauté avec une diversité fonctionnelle relativement haute, et un maximum d'abondance d'espèces présentes aux extrémités de la gamme du caractère fonctionnel. (B) une communauté avec relativement peu de divergence fonctionnelle, et les espèces les plus abondantes présentent vers le centre de la gamme du caractère fonctionnelle. La divergence fonctionnelle peut changer sans modification de la richesse fonctionnelle ou de la régularité fonctionnelle (de A vers B).

d’établir un indice de biodiversité fonctionnelle unique et simplifié afin de faciliter la comparaison des différents milieux (en l’occurrence les haies agricoles). Cet indice devra notamment présenter des caractéristiques intuitives ; par exemple une augmentation des valeurs d’indice devrait refléterer une augmentation du nombre de niveaux trophiques occupés par les espèces présentes.

Quelle que soit la méthode employée (bio-indicateur, nombre d'espèce, indice classique ou indice de diversité fonctionnelle) certains problèmes inhérents au travail sur le terrain subsistent. Les échantillonnages sont toujours limités par des aspects techniques. La sélection de variables parmi un trop grand nombre de variables existantes est un autre problème à prendre en compte. Tendre vers l’exhaustivité nécessiterait un coût en termes financier, humain, logistique, et en capacité de calcul trop important. Ainsi, des problèmes pratiques obligent à opérer des choix. Par ailleurs, lorsque c’est possible, des expérimentations sont aussi souhaitables afin de répondre de façon plus objective à des questions testées par une approche corrélationnelle.

5. Grandes lignes du travail de terrain

Dans le cadre de cette thèse, nous voulons donc insister sur l'importance de modes de gestion des environnements associés aux milieux de lisières et qui favorisent la biodiversité ; plus spécifiquement au sujet de l'influence de la disponibilité en abris situés au niveau du sol.

Il est possible de travailler sur la problématique de l'importance des abris à différentes échelles et sur différents modèles biologiques. Comme l'illustre la figure 11, il est possible d'étudier un grand nombre de groupes taxonomiques en obtenant des informations superficielles sur l'utilisation et l'importance des abris, ou bien de travailler sur un groupe taxonomique restreint (e.g. quelques reptiles) avec des protocoles plus poussés (Capture-Marquage-Recapture), mais aussi de se focaliser sur une seule espèce (e.g. la tortue d'Hermann) en déployant des efforts plus grands (suivi télémétrique avec étude des micro-habitats) et d'obtenir des informations très précises. Cependant, en focalisant les efforts sur un nombre de plus en plus réduit d'espèces, on réduit forcément les possibilités d'étudier la biodiversité. En fait ces approches se complètent, les leçons tirées sur des études précises et concernant peu d'espèces peuvent être en partie transférées en partie sur un plus grand nombre d'espèces. Par exemple, l'importance de la disponibilité en abris mise en évidence pour une espèce souvent observée dans des refuges est probablement valable pour d'autres espèces dont l'écologie est moins connue mais qui sont aussi souvent cachées dans des refuges.

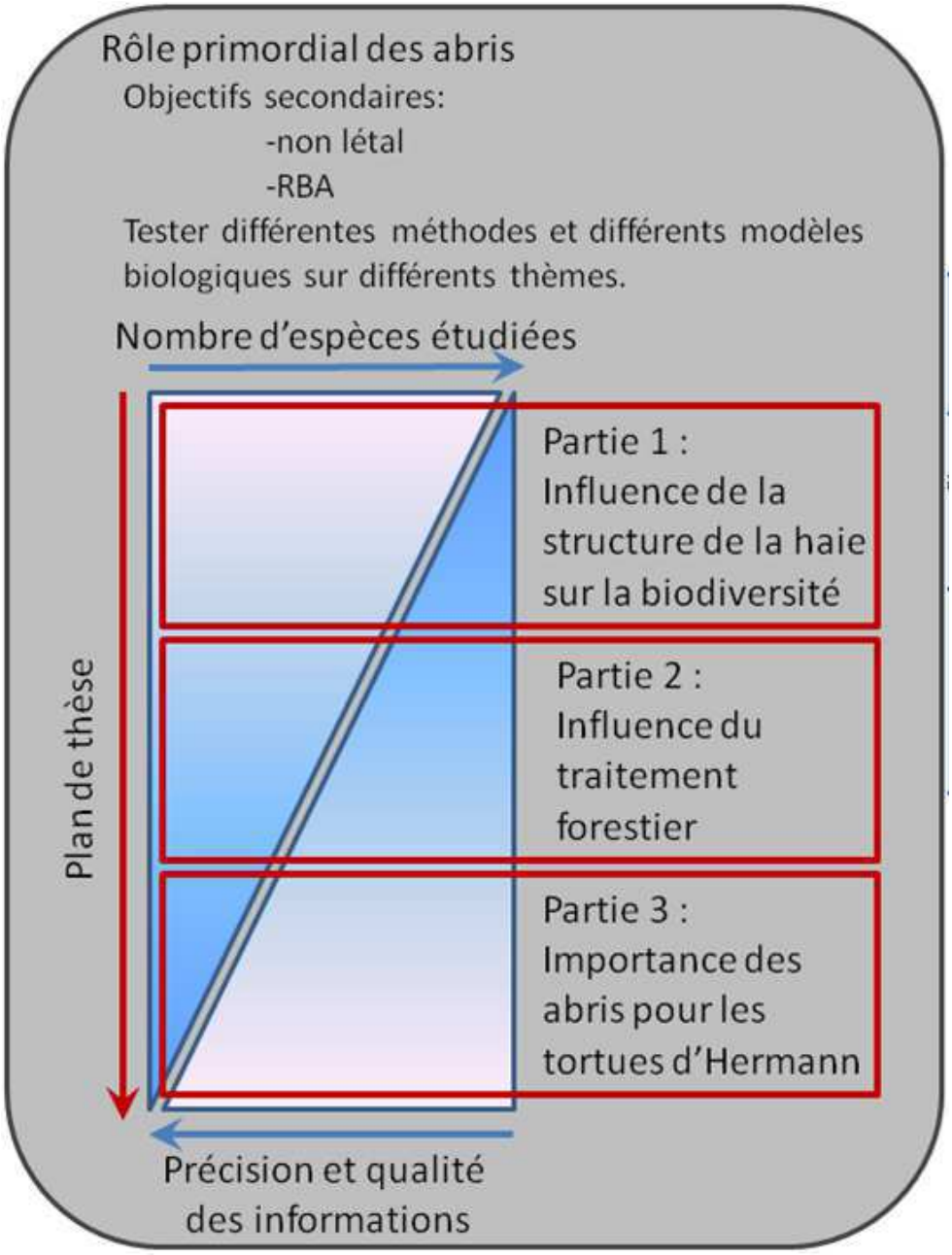


Figure 11: compromis entre précision des informations et nombre d'espèces étudiées.

Nous avons décidé d'employer préférentiellement les reptiles comme bio-indicateurs. En effet, dans nos régions ces organismes ectothermes sont fortement dépendants de la présence d'abris et des milieux de lisières dans lesquels s'expriment une grande variété de conditions climatiques (température, exposition, humidité, etc.) (Lecq et al., n.d.; Lelièvre, 2010; Seebacher and Alford, 2002). D'une façon générale, les organismes ectothermes regroupent la majorité des espèces ; leur diversité est immensément plus grande que celle des organismes endothermes. Par

ailleurs, les reptiles sont souvent des prédateurs supérieurs, de niveau trophique élevé et qui dépendent donc des niveaux trophiques sous-jacents, ce qui en fait des bio-indicateurs intéressants (Lambert, 1997; Marsili et al., 2009).

Mais en raison des limites des bio-indicateur pour caractériser un milieu (Obrist and Duelli, 2010; Schmeller, 2008), nous avons aussi utilisé un gamme étendue d'organismes pour certaines questions.

La première partie de cette thèse qui est aussi la plus importante s'intéresse à l'influence de la structure des haies sur la biodiversité animale (Figure 12). Pour cela, une étude de terrain a été réalisée en examinant une gamme de haies. En parallèle, une zone expérimentale (terrain communal de Chizé) a été mise en place afin de limiter les problèmes de corrélation entre les variables physiques des haies.

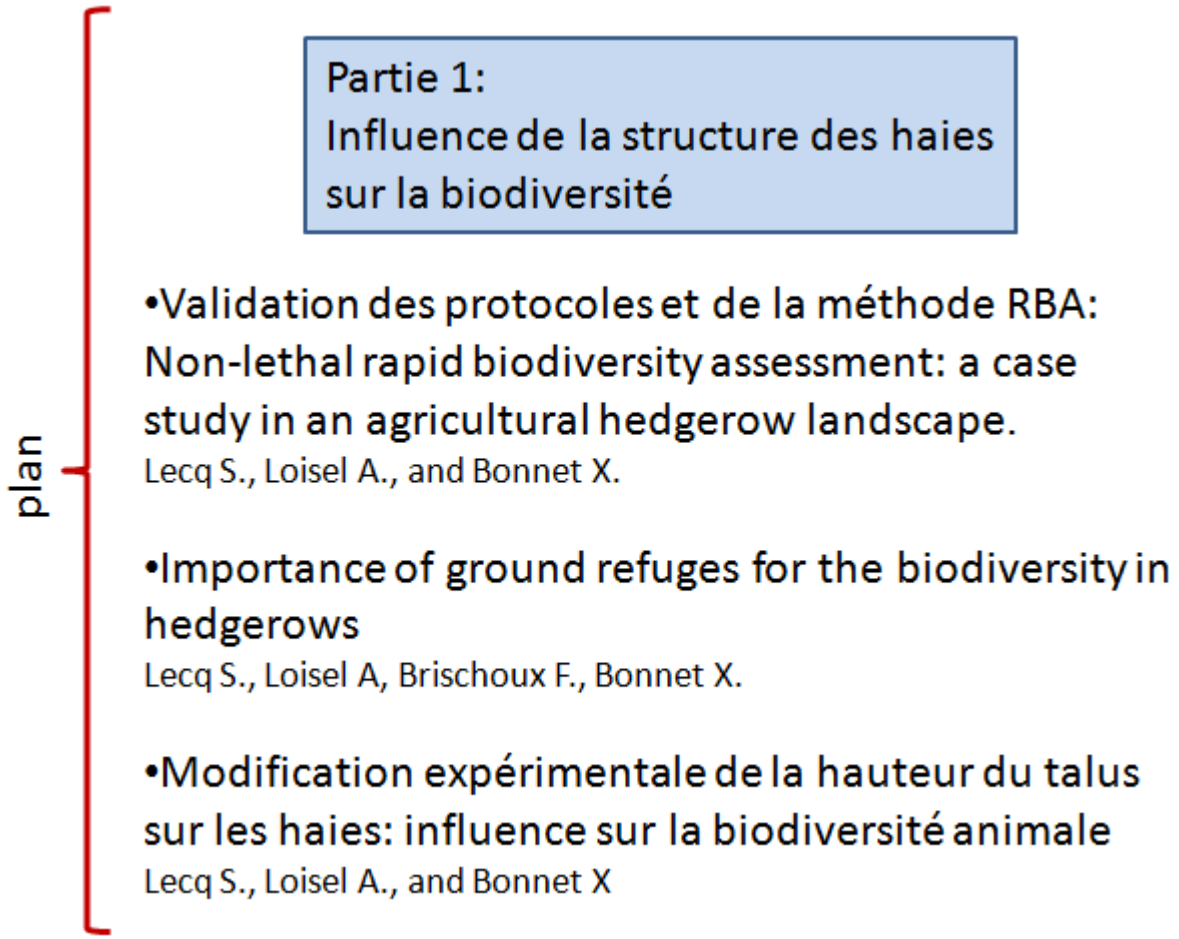


Figure 12 : plan de la partie 1 - Influence de la structure des haies sur la biodiversité

En deuxième partie, en travaillant en partenariat avec l'ONF du Mans dans le domaine de l'Arche de la Nature, nous étudions l'influence du traitement forestier sur les populations de serpents. Ce vaste espace semi-naturel représentatif des principaux paysages de la Sarthe permet aux visiteurs de découvrir la rivière, la forêt et le bocage. En réhabilitant les ronciers et broussailles, le but est de favoriser les populations d'ophidiens tant en conservant un large accès au public.

En troisième partie nous montrons l'importance des abris pour les tortues d'Hermann dans un milieu fortement anthropisé et soumis à des incendies. Pour cela, nous comparons les comportements de sélection d'habitat et la condition corporelle chez des individus de deux zones contrastées. L'un a subi un épisode d'incendie en 2003 et l'autre est intact. Nous avons aussi réalisé la translocation de certaines tortues afin de tester quelques unes de nos conclusions.

Partie 1 :

Influence de la structure de la haie sur la biodiversité



Ce manuscrit de thèse repose en partie sur la rédaction d'articles que nous avons incorporés au texte en suivant l'ordre présenté plus haut. Dans cette première partie des résultats, le premier article illustre la mise au point d'un protocole d'échantillonnage de la biodiversité ; le deuxième traite des résultats obtenus à l'aide de ce protocole. A la suite de chaque article, des compléments d'information sont donnés ; en effet le format assez concis des articles oblige à faire des choix tandis que celui du manuscrit de thèse autorise davantage de liberté. Les différents articles insérés dans ce mémoire sont à différents stades d'avancement. Certains sont soumis d'autres sont en préparation.

Article 1

Non-lethal rapid biodiversity assessment: a case study in an agricultural hedgerow landscape

Lecq S., Loisel A., and Bonnet X.

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

Correspondence: Stéphane Lecq; Tel +33 549 097 879; Fax +33 549 096 111 ; email lecq@cebc.cnrs.fr

Submitted for consideration in Biodiversity and Conservation

Short title: Non-lethal rapid biodiversity assessment

Key words: arthropods; morphospecies; richness estimates; sampling technique; survey

Abstract

For several animal taxa, simple non-lethal techniques are available to assess local biodiversity: e.g. point counts in birds, anurans, or bats. However, for most species linear trap systems must be set up to collect individuals that are later identified in the laboratory (e.g. Carabids). Bar-coding provides an efficient alternative but requires important technical and laboratory logistics, and thus entails significant costs. Further, this method is not yet appropriate to estimate individual numbers. Therefore, rapid biodiversity assessments (RBA), derived from classical trap surveys, but based on less accurate identifications (morphospecies instead of species) have been developed. The aim of this study was to combine non-lethal and RBA approaches for logistical, ethical, and educational reasons. Because individuals are not collected, non-lethal surveys may suffer from potential taxonomic biases and identification errors. To examine these issues we tested five protocols of non-lethal RBA based on visual identifications to survey the fauna of hedgerows. Depending upon taxonomic lineage, large numbers of individuals were identified with an accuracy ranging from family to species levels. Error rate varied with taxonomic accuracy and lineages, but remained low at the morphospecies level considered. Overall, non-lethal RBA represents a complementary method potentially useful to address specific questions, for instance to compare the impact of farming practices on local biodiversity in agricultural landscapes.

Introduction

Ideally, biodiversity assessments should encompass a wide range of organisms (Haila and Margules 1996; Van Jaarsveld et al. 1998). In practice, gathering comprehensive lists of animal species living in a given environment is a complex, arduous, and often unrealistic task. Indeed, taxonomic diversity and variations in life history traits (e.g. body size, life style) preclude the use of a single inventory technique. Therefore, biodiversity surveys frequently focus on a limited number of well-studied taxa (e.g. birds) (Lawton et al. 1998, Clark and May 2002). Different approaches have been proposed to palliate these limitations. For example, broad biodiversity can be inferred from the compilation of complementary data sets; however this method is applicable in the few ecosystems where sufficient information is available (Billeter et al. 2008; Jennings and Pocock 2009). Alternatively, it has been suggested that species richness estimated in a given taxon can be used as a surrogate for others; this assumption has been validated in different ecosystems (Pearce and Venier 2006; Ruzicka et al. 2010; Bennett et al. 2013). Although very useful, these approaches are not free from methodological and ethical complications however.

Performing multiple group surveys to gather complementary data requires important research efforts, is time consuming, expensive and thus not always applicable. On the other hand, relying on few zoological groups as surrogates for general biodiversity is a strong shortcoming. Indeed, despite possible positive correlations among taxa in terms of species richness, studies that incorporated a wide range of taxa (e.g. vertebrates, insects and plants) failed to support the surrogacy principle; multiple surveys are thus preferable (Jaarsveld et al. 1998). Most surveys focusing on small organisms (e.g. small invertebrates and vertebrates) were based on lethal techniques (e.g. pitfall traps); and large numbers of individuals are killed. This raises conservation, media, educational, and ethical concerns. Notably because recent researches demonstrated that both vertebrates and "invertebrates" are subjected to pain (Sneddon 2004; Elwood 2011; Magee and Elwood 2013). Furthermore, large numbers of individuals belonging to non-targeted species are accidentally killed (by catch) including protected species (Pearce et al. 2012). More constraining ethical regulations including invertebrates are expected in the future. Testing the usefulness of alternative non-lethal (or less destructive) methods to sample biodiversity is thus timely.

Point counts and visual sampling to monitor birds, anurans, and different insect species are powerful techniques that benefited from continuous methodological improvements. For instance, using mark-recapture approach, key factors such as detectability, time and observer heterogeneities

can be taken into account to provide robust species richness and abundance estimates (Williams et al. 2002). However, these techniques are currently limited to several conspicuous or easily sampled taxa and to particular periods: breeding anurans, birds, and diurnal butterflies notably. They remain inapplicable for the far more diverse array of cryptic (and often neglected) organisms represented by many insects, arachnids, crustaceans, annelids or secretive vertebrates for instance. Bar-coding is an alternate and promising technique that considerably increased the efficiency of field surveys (Hebert et al. 2003; Hajibabaei et al. 2007). However, although highly effective in identifying species from potentially any taxonomic group, this technique mainly offers presence/absence information (i.e. mitochondrial CO1 gene is poorly variable at the species level) and thus cannot provide reliable estimates of individual numbers or any data about individual status (e.g. body size). Further, the application of bar-coding necessitates complex validation procedures to obtain DNA-reference; it also necessitates important laboratory work, and thus requires substantial funds and access to sophisticated technical resources. In addition, although vertebrate species are often accurately identified, name/species assignment is more problematical in other taxonomic groups (Funk and Omland 2003; Meyer and Paulay 2005). Thus, bar-coding is currently considered as complementary to other classical approaches (DeSalle 2006; Hajibabaei et al. 2007; Valentini et al. 2009). Overall, there is no ideal sampling method, there is no reliable surrogate species to estimate whole local biodiversity, and killing is often inevitable for accurate species or individual identification.

Different studies demonstrated that, depending upon the question addressed, identification at the species level is not always compulsory (Oliver and Beattie 1993, 1996; Biaggini et al. 2007). Rapid biodiversity assessment (RBA) based on non exhaustive inventories have been successfully used in different systems (Ward and Larivière 2004; Obrist and Duelli 2010; Braga et al. 2013). These protocols are less accurate in terms of taxonomic information compared to classical methods; they nonetheless provide useful data to picture biodiversity (Cardoso et al. 2004) and are also less constraining. The major advantages of RBA are represented by the high cost/efficiency ratio and the relatively low level of expertise required: identifying individuals at the family level is for instance usually easier than at the species level.

The main goal of this study was to extend RBA as possible tools to monitor local biodiversity using non-lethal procedures. We tested 5 different versions of RBA to survey the fauna in a key habitat of European agro-ecosystems: the hedgerows of cultivated fields (Baudry and Jouin. 2003, Midgley 2012; Hooper et al. 2005). We notably used

corrugated concrete slabs positioned in the field under which elusive animals often shelter (Bonnet et al. 1999; Ballouard et al. 2013); but we also explored natural refuges (e.g. stones) and performed visual transects using different walking speeds. In all cases, we relied on visual determinations directly in the field without capture. Importantly, we did not focus specifically on the most conspicuous components of the fauna such as diurnal butterflies or birds for instance. Instead we attempted to also include cryptic groups of the macro-fauna in the surveys, notably species that are generally sheltered into their refuge (e.g. many arachnids and reptiles). To examine the usefulness of this non-lethal approach several methodological issues were assessed.

1) Do non-lethal RBA allow observing important numbers of morphospecies and individuals? Comparisons with previous studies were used to address this question.
2) Do different versions of non-lethal RBA (e.g. corrugated slabs versus visual transect) generate contrasted pictures of local biodiversity? Richness estimators were used to examine this issue.
3) Are taxonomic accuracy and identification errors associated with visual sampling acceptable? We used digital pictures and multiple assessments to evaluate these potential problems.

Materiel & Methods

Study site

We sampled different hedgerows in two agro-ecosystems in central-western France, respectively situated near Chizé (CHZ, Deux-Sevres 79-District, the main study site; 46°06'59.4"N, 0°21'01.0"W) and near Dompierre-Sur-Mer (DSM, Charente 16-District; 46°10'34.6"N, 1°03'07.2"W). In both areas, fields are traditionally bordered by a network of hedgerows made of native trees and shrubs sometimes associated to small stone walls and/or earth banks. However, during the past decades a brutal shift in cultural practices entailed a wide scale destruction of field hedges (Burel and Baudry 1995). The consecutive loss of habitats is assumed to be a major cause of biodiversity decline in European landscapes as assessed using bird, butterfly and micro-mammal fauna (Griffith et al. 1989; Baudry and Jouin 2003). However, most animal taxa have been neglected and information about possible population collapse in most lineages is lacking.

The two study sites are representative of intermediate stages of hedge destruction as revealed by the mixture of hedges and ghosts of hedges visible on satellite images (e.g. using “Chize, France” as searching entry in Google earth). We selected 69 hedges (61 in CHZ and 8 in DSM) to encompass a wide gradient of hedge types and situations: some hedges have

been damaged and were residual (both vegetal cover and bank erased) whereas others where intact and thus included abundant vegetal cover and large banks; most hedges exhibited an intermediate status. We also included different type of crops (meadow, fallow, corn, etc.), agricultural practices (e.g. in terms of pesticide uses, organic versus classical practices), or connectivity (dense hedge network versus isolated hedge). In the current study we did not aim to examine the consequences of this hedge diversity (hedge type and situation) on the observed biodiversity; instead we aimed to test the usefulness of simple protocols. Therefore, for the purpose of the current study, the information gathered in the 69 hedges was pooled and we focused on the accuracy and cost/efficiency aspects of the protocols.

Non lethal protocols

The 5 tested non-lethal protocols were derived from rapid biodiversity assessments (RBA). In RBA quick and sometimes taxonomically imprecise identification is preferred over fastidious accurate specific determination (Ward and Larivière 2004). In addition, we used non-lethal techniques and did not collect individuals. We also implemented a technique designed to study cryptic (and often neglected) components of the fauna such as snakes for instance (e.g. Bonnet et al. 1999). The five protocols were based on visual identifications. The first three protocols were relatively similar as they all relied on visual searching of the fauna without exploring shelters; the two others attempted to target cryptic components of the fauna as explained below.

1) Rapid visual transect (RVT). The observer walked along the side of the hedge most exposed to the sun (i.e. south in our study area) and attempted to identify the animals observed. Walking speed was approximately set at $1m.s^{-1}$ on a standardized 40m distance. This method was expected to target relatively mobile and colourful animals, notably large flying insects (Dennis et al. 2006). The surface surveyed per hedge represented approximately $100m^2$.
2) Slow Visual Transect (SVT). Walking speed was approximately set at $0.2m.s^{-1}$ (slow walking allure) on a standardized 20m distance. The observer scrutinized the ground in front of him. In comparison to the RVT, this protocol was assumed to improve the observation of less conspicuous species.
3) Focal Observation (FO). The observer stopped at a random point of the hedge, remained immobile during 1 min and recorded all animals visible. When no animal was observed, the observation ceased (e.g. under cool windy conditions). When at least one animal was observed, the observation period was extended to five minutes.

4) Active Searching (AS). The observer randomly selected a point of the hedge and actively explored the vegetation and shelters (e.g. lifting stones, small logs) during 1min (corresponding approximately to 10m of hedge). As above, when at least one animal was observed, the searching period was extended to five minutes. This protocol was designed to find cryptic individuals sheltered in small refuges (e.g. small stones).
5) Corrugated Slabs (CS). In each hedge, 3 fibrocement corrugated slabs (1.25mx1.00m, corrugation wave 15x10cm) were placed using a 20m interval. The slabs were lifted and the observer attempted to identify and count all the animals under cover. This protocol was specifically designed to observe a wide range of cryptic species, including small and relatively large organisms (e.g. woodlouses, snakes). The surface surveyed per hedge was limited to approximately 4m².

Field effort

Field sessions (N=92) were carried out from Mars to September during two years 2011 and 2012, at daytime and under various climatic conditions (air temperature ranging between 15°C and 32°C) except during rainfalls. The different protocols were run in a random order. Different observers were involved in the surveys (N=8). One was experimented the others not; therefore, the later received a 4 days training before field surveys, specifically focused on the fauna of the area under focus. On average 2-3 peoples were involved during each survey, and each observer participated to 21 days of field work. Cumulated field effort represented 226 days (number of days x number of observers) representing a total of 550 hours working in the field. Each protocol was tested between 5 and 11 times in each given hedgerow (mean = 6.95±0.74). In total, the observers surveyed 2,760m of hedge during rapid visual transects and 1,380m during slow visual transects; focal observations required 34h00 of field work; active searching required 36h30; finally 201 slabs [2 hedge were not fitted with slabs] were lifted 7 times (mean 7.44±0.16).

Taxonomic identification

Individuals were identified by the observer directly in the field to the finest taxonomic level possible. This rapid identification was based on simple criteria: broad morphology, body size, colour, peculiarities. For various reasons, taxonomic accuracy varied greatly. For instance, as only one species of hedgehog occurs in our study area, all individuals could be accurately described at the species level. Similarly, many remarkable species belonging to different taxa were easily determined (e.g. Iphiclides podalirius, Argiope bruennichi, all

reptiles). Yet, many individuals were described at a broad taxonomic level: for instance many spiders were identified at the family or genus level. Due to inherent RBA constraints, we disregarded these taxonomic complications and used the term morphospecies (e.g. individuals indentified at the species or family level were considered as a morphospecies) (Oliver and Beattie 1996).

In practice, most individuals were easily assigned to a morphospecies (see results); and individuals that could not be allocated into at least a brad taxonomic group (e.g. very small flying insects) were discarded from analyses. Indeed, one of the main goals of this study was to test simple and fast protocols. However, in case of uncertain identification (e.g. hesitation between families, or between species), the observer photographed the individual with a digital camera for later identification. A total of 5,976 pictures were collected in the field. Identifications based on pictures were performed in the laboratory using different image sources such a field guides or internet data bases (e.g. Jones et al. 1990; http://www.galerie-insecte.org/galerie/; http://arachno.piwigo.com/); a method employed in previous studies (Oliver and Beattie 1993, 1996; Kerr et al. 2000; Cardoso et al. 2004; Biaggini et al. 2007). If the identification problem persisted, pictures were sent to specialists (notably spiders). Henceforth, individuals not easily identified in the field were referenced as problematical morphospecies.

The visual method we used was potentially subjected to important identification mistakes. In order to limit identification errors, each observer could use a set of colour plates with the most common morphospecies found in our study area. In addition, to better gauge identification error rate we randomly pictured 100 individuals in the field and compared the identification provided by the observer in the field against careful photo-identification performed independently in the laboratory by well-trained observers. To assess more specifically the identification error of the problematical morphospecies, we performed three independent identifications on 456 randomly selected photographs of such problematical cases.

We compared the biodiversity sampled by each protocol with Chao richness estimators (Jari Oksanen et al., 2010). For that, we considered that each survey performed in a given hedge using a given protocol represented a searching session. Because each protocol was tested repeatedly on each hedge was, several individuals may have been observed more than once. Our protocol does not permit to take into account such effect. However, this bias was likely limited because the time elapsed between two surveys in a given hedge was generally greater than one month. Finally, predators are considered as key species and useful bio-indicators (Burger 2006: Sergio et al. 2009);

therefore we examined the proportion of predators along with the proportion of vertebrates because they belong to larger species. Analyses were performed with R (R Development Core Team, 2012).

Results

Numbers of individuals and morphospecies

A total of 62,382 individuals were observed and classified into 521 morphospecies. Whatever the protocol employed, most of the morphospecies and individuals sampled belonged to arthropod lineages (89.4%) with an overwhelming proportion of insects and spiders (Figure 1). Insects provided 31,722 individuals (50.9% of the total) and 388 morphospecies (74.3% of the total); spiders provided 8,382 individuals (13.4%) and 63 morphospecies (6.9%). Vertebrates provided 1,318 individuals (2.1%) and 40 morphospecies (7.7%). For several other lineages (e.g. annelids) low numbers of contact occurred and therefore were not further considered.

Several groups of arthropods have been frequently sampled in previous studies (e.g. Carabids), providing a fulcrum for comparisons with the current study. Table 1 presents a comparison between current versus randomly selected studies. Focusing on the (morpho-) species retained in this comparison, non-lethal RBA enabled us to observe 467 arthropods morphospecies versus 406 species on average (range 49-789) using other inventory techniques. We counted 46,690 individuals versus 40,778 individuals on average (range 901-112,238) in previous studies (see references in Table 1).

Taxonomic accuracy and identification errors

The efficiency and taxonomic accuracy associated with morphospecies assignment were variable. Most of the individuals were easily assigned to a morphospecies (N=59,469; 95.4%); the number of problematical individuals that required picture identification in the laboratory was thus relatively low (N=2,902; 4.6%).

In the easily identified group, 44.5% of individuals were determined to species level, 23.1% to genus level, 28.0% to family level and 3.7% to order level. A small proportion of individuals (0.7%) could only be assigned to a very broad group (e.g. ‘spiders’). Considering that 95.4% of the individuals were easily identified, approximately 42.4% of all the individuals could be (rapidly) described to species level (0.445x0.954), 22.0% to genus level, 26.7% to family level, and 3.5% to order level.

In easily identified morphospecies, identifications performed directly in the field versus in the laboratory using randomly selected pictures (N=100) revealed that 6% of the identifications were incorrect to species level. Error rate decreased with relaxed taxonomic accuracy: 0% of the identifications

were incorrect to genus or family levels (a fortiori 0% for higher taxonomic levels). In the problematical group specifically, the three independent identifications procedure revealed substantial error rates that increased with taxonomic accuracy: the error rate was of 33.3% to species level, 11.4% to genus, 4.4%to family, and 0.7% to order levels (0.4% undetermined). However, these errors impacted only a small proportion of the total number of individuals sampled (<5%).

Overall, taking into account both easily identified and problematical morphospecies, the identification error rate associated with the assignment of individuals to a morphospecies was lower than 1% (0.6%). This low error rate reflects the fact that the observers did not overestimate their discrimination capacity. For example they prudently determined less than 50% of the individuals to species level and often retained genus or family levels to assign individuals to a given morphospecies.

Richness estimates

The specific richness estimate provided by the protocol based on rapid visual transect (RVT) did not reach a plateau (Figure 2). For the other protocols, slow visual transect (SVT), focal observation (FO), active searching and corrugated slabs (AS and CS), specific richness estimates tended to reach a plateau (Figure 2). CS-estimate provided the greatest absolute number of morphospecies (~430) and the highest maximal richness. This later value was approximately 500, and thus was close to the actual total number of morphospecies observed combined the results from the five protocols (Figure 2).

Proportion of predators

The proportion of predators sampled by each protocol varied significantly (χ^2=18.07, df=4, P <0.001). The protocols based on visual transect and focal observation sampled approximately 27.6% of predators (respectively 25.7% for RVT, 29.8% for SVT, and 26.9% for FO). The two other protocols sampled a greater proportion of predators: 35.4% for AS and 42.4% for CS.

Proportion of vertebrate predators

The proportion of vertebrates sampled by each protocol varied significantly (χ^2=13.39, df=4, P <0.001). The protocols based on visual transect and focal observation sampled approximately 38.5% of vertebrate predators (respectively 34.3% for RVT, 44.8% for SVT, and 36.5% for FO). The two other protocols sampled a greater proportion of vertebrate predators: 70.7% for AS and 51.4% for CS.

Discussion

The non-lethal RBA we tested presented both advantages and limitations. The major benefits were represented by the non-lethal procedure, the simplicity and rapidity to perform

inventories in the field, and the light logistical support required (e.g. no vials, chemicals, no collection to care and no fastidious laboratory work). The main limitations were represented by the taxonomic imprecision and biases associated with visual searching. Inevitably, the quality of our data set was limited by these biases; for instance these protocols cannot be used to identify threatened species. However a close inspection of our results suggests that non-lethal RBA could be useful to address particular questions regarding local biodiversity. Below we review the main advantages/benefits of non-lethal RBA.

Combining five protocols we obtained more than 500 morphospecies. The term morphospecies has little taxonomic accuracy; however it can be used as surrogates for species in biodiversity assessments (Cardoso et al. 2004; Biaggini et al. 2007; Braga et al. 2013). Mixing species, genus and family levels is indeed a routinely accepted method to assign individuals to morphospecies (Cardoso et al. 2004). Using different taxonomic levels (mostly species-genus-family levels in this study) to characterise morphospecies was conservative as this procedure underestimate the real total number of species observed. Arthropods for instance present an immense taxonomic diversity and there is currently no technique capable to assess it precisely. Non-lethal RBA provide a biased subsample of the fauna that merely reflects the limits of any rapid visual assessments. Notably, our sampling targeted only individuals visible during daytime. Thus, we ignored many inconspicuous animals like xylophageous or extremely small species for instance. However these limitations apply to any protocol and there is currently no comprehensive technique to assess whole biodiversity. By contrast, we sampled most of the reptilian diversity (only one semi-aquatic snake species present in the surveyed area was not observed).

Owing to the simplicity to perform RBA, our sample size was large enough to perform robust analyses (N>60,000 observations). The combination of large sample size with a wide taxonomic diversity allowed comparisons between the five protocols. Considering each protocol separately, the number of morphospecies actually identified ranged from 245 to 309. A crude comparison suggests that these values are representative of the range of species numbers documented in other studies (Table 1). However, the mean number of morphospecies per taxonomic group (e.g. spiders) was generally lower (Table 1). For example, in this study 64 spider morphospecies were identified whereas the mean number of spider species identified in previous studies was 133. Yet, the number of Hemiptera morphospecies observed (N=82) was greater compared to the mean number found in published studies (N≈59). Noticeably, the tested protocols were particularly inefficient to discriminate *Apoidea* species or annelids for instance (Table 1 and Figure 1). Nonetheless,

because this study did not focus on a single taxonomic group (i.e. a single family of arthropods) the taxonomic diversity obtained compensated for the lack of accuracy and of discrimination power in certain groups: indeed, non-lethal RBA provided a relatively elevated broad diversity in the habitats sampled (467 morphospecies, Table 1). This diversity recorded in a single type of habitat (field hedges) and in a limited geographic area represents an interesting substrate for biodiversity assessments.

As expected the five protocols yielded partly different results. Focal observation (FO) and transects (RVT & SVT) were derived from classical protocols to assess species and populations status (Laake et al. 2004). They mostly allowed identifying conspicuous organisms such as diurnal butterflies, wolf spiders or large mammals for example; they all provided similar values in terms of specific richness. RVT protocol was not appropriate to focus on the fauna that typically characterize hedgerows (e.g. reptiles; Figure 1). Instead, (morpho-) species transitorily present in the hedges but that actually use other habitats were recorded: for instance roe-deer resting in the hedges during daytime. Consequently, this protocol incorporated species from various habitats (hedges, fields, forests…) and richness estimators failed to reach a plateau and to provide reliable estimates (Figure 2). Two less classical protocols (Active Searching, AS and Corrugated Slab, CS) were more efficient to detect species living in the hedges; richness estimators plateaued and provided both useful estimates and associated required sampling effort. They notably allowed observing hidden species (sheltered in their refuges) and revealed and important proportion of predators. Predators are interesting because they depend on underlying trophic levels of the food web and are thus generally considered as important biodiversity and functional indicators (Sergio et al. 2009).

The use of (morpho-) species belonging to a wide taxonomic range (e.g. insect versus mammals) entails analytical difficulties and can generate spurious results (e.g. the respective taxonomic diversity of arthropods and vertebrates are not easily comparable). This issue was not a major problem in our study for different reasons. The vast majority of morphospecies and individuals sampled belonged to several insect and spider lineages and thus provided somehow classical type of data to assess the biodiversity in agricultural systems for example (Table 1). More importantly, sampling a wide range of lineages does not mean that all species must be retained simultaneously in the analyses. For instance, reptiles and spiders could be treated separately as important predators; providing multiple assessments of selected habitats as strongly recommended (Jaarsveld et al. 1998).

Because observers did not overestimated their capacities and did not attempt to systematically identify each individual to

species level, identification error rate was low as suggested by random comparisons using photographs and multiple identifications. Error rate was notably low at the family or genus levels; likely because it is relatively easy to discriminate individuals of the macro-fauna to these taxonomic levels using broad morphological criteria (Biaggini et al. 2007; Gaston and Williams, 1993).

Lifting corrugated slabs (CS) was a highly standardized and fast method that focused on small areas (25x smaller compared to RVT) but that nonetheless provided the greatest absolute taxonomic diversity including a high proportion of top predators. In addition to easily observed species (i.e. butterflies resting on the slab), this methods allowed to detect secretive species (i.e. snakes). Because CS protocol samples secretive species, it provides complementary data to other non-lethal protocols that rather target conspicuous species such as birds and butterflies (Roy & Sparks 2000). Further, identifications were facilitated through slab lifting because individuals generally remained motionless for a brief period before fleeing away. Moreover, corrugated slabs target very precise areas and thus precise habitats, and consequently they are particularly well-designed to setup occupancy modelling studies that represent a very powerful approach to assess the impact of agricultural practices on populations (Nichols et al. 2007). Therefore we suggest that CS-protocol is the most standardized and useful protocol among the five tested.

The aim of this study was to assess the usefulness of simple non-lethal RBA. We carefully maintain interpretations in the boundaries of the accuracy of the protocols used. We notably acknowledge that simple non-lethal RBA do not provide comprehensive estimates. Anyway, most animals are cryptic to human observers and/or not easily recognised at the species level in the field. Thus trapping and killing animals is often inevitable for identification and to address important questions. However, using non-lethal RBA, current results show that several lineages were relatively well sampled or at least provided sufficient information for comparisons among habitats or areas (unpublished). For example, non-lethal RBA are suitable to examine the influence of refuge availability on local biodiversity in different types of hedgerows or to compare the impact of agricultural practices (e.g. pesticide use) on major components of local biodiversity (e.g. spiders, insects and reptiles). Indeed populations of many species depend on refuge availability and quality (Grillet et al. 2010; Bonnet et al. 2013). Finally, observing and picturing animals do not often require specific permits and is likely to be approved by ethic committees and by the public. Non-lethal RBA can thus be easily performed for scientific and educational purposes, protocols based on the use of

corrugated slabs being particularly promising in this endeavour.

Acknowledgements. We warmly thank the students and volunteers recruited to perform the RBA along with the specialists who offered a very valuable help during determinations. We also thank D. Blondio, M. Neau, and E. Boulerne for allowing us to working their fields and hedgerows.

References

Azeria, E. T., Ibarzabal, J., Boucher, J., Hébert, C., 2012. Differential Effects of Post-Fire Habitat Legacies on Beta Diversity Patterns of Saproxylic Beetles in the Boreal Forest. Ecoscience 19:316–327.

Bambaradeniya, C. N. B., Edirisinghe, J. P., 2008. Composition, structure and dynamics of arthropod communities in a rice agro-ecosystem. Ceylon Journal of Science (Biological Sciences) 37:23–48.

Banaszak-Cibicka, W., Żmihorski, M., 2011. Wild bees along an urban gradient: winners and losers. Journal of Insect Conservation 16:331–343.

Ballouard JM., Caron S., Lafon T., Servant L., Devaux B., Bonnet X., 2013. Fibrocement slabs as useful tools to monitor juvenile reptiles: a study in a tortoise species. Amphibia-Reptilia 34:1-10.

Baudry, J., Jouin; A., 2003. De la haie aux bocages: organisation, dynamique et gestion. Institut national de la recherche agronomique, Paris.

Bennett, V. A., Doerr, V. A. J., Doerr, E. D., Manning, A. D., Lindenmayer, D. B., Yoon, H.-J., 2013. Habitat Selection and Behaviour of a Reintroduced Passerine: Linking Experimental Restoration, Behaviour and Habitat Ecology. Plos One 8(1): e54539.

Biaggini, M., Consorti, R., Dapporto, L., Dellacasa, M., Paggetti, E., Corti, C., 2007. The taxonomic level order as a possible tool for rapid assessment of Arthropod diversity in agricultural landscapes. Agriculture, Ecosystems & Environment 122: 183–191.

Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekotter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog,V, Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W., Zobel, M., Edwards, P. J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. Journal of Applied Ecology 45: 141–150.

Bird, S., Coulson, R. N., Crossley, D., 2000. Impacts of silvicultural practices on soil and litter arthropod diversity in a Texas pine plantation. Forest Ecology and Management 131:65–80.

Bonnet X, Naulleau, G., Shine R., 1999. The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. Biological Conservation 89: 39-50

Bonnet X., Fizesan, A., Michel, C. L., 2013. Shelter availability, stress level, and digestive

performance in the aspic viper. Journal of Experimental Biology 216: 815-822

Braga, R. F., Korasaki, V., Andresen, E., Louzada, J., 2013. Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: A rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. Plos One 8(2): e57786.

Burel, F., Baudry, J., 1995. Species biodiversity in changing agricultural landscapes: A case study in the Pays d'Auge, France. Agriculture, Ecosystems & Environment 55: 193–200.

Burger J., 2006. Bioindicators: a review of their use in the environmental literature 1970-2005. Environ Bioindicators 1: 136-44.

Cardoso, P., Silva, I., de Oliveira, N. G., Serrano, A. R., 2004. Higher taxa surrogates of spider (Araneae) diversity and their efficiency in conservation. Biological Conservation 117: 453–459.

Clark, J. A., 2002. Taxonomic Bias in Conservation Research. Science 297: 191b–192.

Dennis, R. L. H., Shreeve, T. G., Isaac, N. J. B., Roy, D. B., Hardy, P. B., Fox, R., Asher, J. 2006. The effects of visual apparency on bias in butterfly recording and monitoring. Biological Conservation 128: 486-492.

DeSalle, R., 2006. Species Discovery versus Species Identification in DNA Barcoding Efforts: Response to Rubinoff. Conservation Biology 20: 1545–1547.

Dippenaar-Schoeman, A. S., Van den Berg, A., Prendini, L., 2009. Spiders and Scorpions (Arachnida: Araneae, Scorpiones) of the Nylsvley Nature Reserve, South Africa. Koedoe - African Protected Area Conservation and Science 51.

Duelli, P., Obrist, M. K., Schmatz, D. R., 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. Agriculture, Ecosystems & Environment 74:33–64.

Elwood, R. W., 2011. Pain and suffering in invertebrates? ILAR Journal 52.

Funk, D. J., Omland, K. E., 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, Causes, and Consequences, with Insights from Animal Mitochondrial DNA. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34: 397–423.

Fauvel, G., 1999. Diversity of Heteroptera in agroecosystems: role of sustainability and bioindication. Agriculture, Ecosystems & Environment 74:275–303.

Galle, R., Torma, A., Koermoeczi, L., 2010. Small-scale effect of habitat heterogeneity on invertebrate assemblages in sandy grasslands (Hungarian Great Plain). Polish Journal of Ecology 58:333–346.

Gaston, K.J., Williams, P.H., 1993. Mapping the world's species—the higher taxon approach. Biodiversity Letters 1: 2–8.

Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., Reed, C., 1989. Translocation as a species conservation tool - Status and strategy. Science 245: 477–480.

Grillet, P., Cheylan, M., Thirion, J.M., Doré, F., Bonnet, X., Dauge, C., Chollet, S., Marchand, M.A., 2010. Rabbit burrows or artificial refuges are a critical habitat component for the threatened lizard, Timon lepidus (Sauria, Lacertidae). Biodiversity and Conservation 19: 2039-2051

Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J. M. H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity

and shifts trophic structure. Ecology Letters 12:1029–1039.

Haila, Y., & Margules, C. R. (1996). Survey research in conservation biology. Ecography, 19: 323-331

Hajibabaei, M., Singer, G. A. C., Hebert, P. D. N., Hickey D. A., 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. Trends in Genetics 23: 167–172.

Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., deWaard, J. R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 270: 313–321.

Helden, A. J., Stamp, G. C., Leather, S. R., 2012. Urban biodiversity: comparison of insect assemblages on native and non-native trees. Urban Ecosystems 15:611–624.

Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological monographs 75: 3–35.

Hostetler, N. E., McIntyre, M. E., 2001. Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. Basic and Applied Ecology 2:209–218.

Jari Oksanen, Blanchet, F.G., Kindt, R ., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R. B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H., 2012. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-5.

Jennings, N., Pocock, M. J. O., 2009. Relationships between Sensitivity to Agricultural Intensification and Ecological Traits of Insectivorous Mammals and Arthropods. Conservation Biology 23: 1195–1203.

Jones, D., Ledoux, J.-C., M. Emerit., M., 1990. Guide des araignées et des opilions d'Europe. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

Kerr, J. T., Sugar, A., Packer, L., 2000. Indicator Taxa, Rapid Biodiversity Assessment, and Nestedness in an Endangered Ecosystem. Conservation Biology. 14: 1726–1734.

Khruleva, O. A., Vinokurov, N. N., 2007. Terrestrial bugs (Heteroptera) in high mountains of the Suntar-Khayata Range (Eastern Yakutia). Entomological Review 87:1126–1141.

Koivula, M., 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). Forest Ecology and Management 167:103–121.

Laake, J. L., Borchers, D. L., Thomas, L., 2004. Advanced distance sampling: estimating abundance of biological populations. S. T. Buckland, D. R. Anderson, & K. P. Burnham (Eds.). Oxford: Oxford University Press.

Laamari, M., Jousselin, E., Cœur d'acier, A., 2009. Assessment of aphid diversity (Hemiptera: Aphididae) in Algeria: a fourteen-year investigation. Entomologie faunistique - Faunistic Entomology 62:73–87.

Lawton, J. H., Bignell, D. E. , Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E., Srivastava, D. S., Watt, A. D., 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature 391: 72–76.

Magagula, C. N., 2003. Changes in carabid beetle diversity within a fragmented agricultural landscape. African Journal of Ecology 41:23–30.

Magee, B., Elwood, R. W., 2013. Shock avoidance by discrimination learning in the shore crab (Carcinus maenas) is consistent with a key criterion for pain. Journal of Experimental Biology 216: 353–358.

Meyer, C. P., Paulay, G., 2005. DNA Barcoding: Error Rates Based on Comprehensive Sampling. PLoS Biology. 3: e422.

Midgley, G. F., 2012. Biodiversity and Ecosystem Function . Science 335: 174□175.

Ngo, H. T., Gibbs, J., Griswold, T., Packer, L., 2013. Evaluating bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity using Malaise traps in coffee landscapes of Costa Rica. The Canadian Entomologist 145:435–453.

Nichols, J. D., Hines, J. E., Mackenzie, D. I., Seamans, M. E., Gutierrez, R. J., 2007. Occupancy estimation and modeling with multiple states and state uncertainty. Ecology 88: 1395-1400.

Obrist, M. K., Duelli, P., 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. Biodiversity and Conservation 19: 2201–2220.

Oliver, I., Beattie, A. J., 1993. A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. Conservation Biology 7: 562–568.

Oliver, I., Beattie, A. J., 1996. Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. Conservation Biology 10: 99–109.

Patiny, S., Michez, D., 2007. Biogeography of bees (Hymenoptera, Apoidea) in Sahara and the Arabian deserts. Insect Systematics & Evolution 38:19–34.

Pearce, J. L., Schuurman, D., Barber, K. N., Larrivée, M., Venier,V, McKee, J., McKenney, D., 2012. Pitfall trap designs to maximize invertebrate captures and minimize captures of nontarget vertebrates. The Canadian Entomologist 137: 233–250.

Perfecto, I., Vandermeer, J., Hanson, V, Cartín, V., 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. Biodiversity & Conservation 6:935–945.

R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rataux, A., Carlos, C. , Goncalves, F. , Aranha, J., Guenser, J., Alves, F., Van Helden, M., 2011. Monitoring arthropod diversity in Douro wine region vineyards. BioDiVine.

Richard, E., 2004. Réponse des communautés de Coléoptères carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. CEMAGREF, Paris.

Richman, D. B., O'Keefe, W., 2012. Life on a High Isolated Mountain: the Arthropod Fauna of Mt. Taylor, Cibola County, New Mexico. Zoological Studies 51:793–803.

Roy, D. B., Sparks, T. H., 2000. Phenology of British butterflies and climate change. Global change biology 6: 407-416.

Rudgers, J. A., Clay, K., 2008. An invasive plantfungal mutualism reduces arthropod diversity. Ecology Letters 11:831–840.

Ruzicka, V., Mlejnek, R., Smilauer,P., 2010. Local diversity versus geographical distribution of arthropods occuring in a sandstone rock

labyrinth. Polish Journal of Ecology 58: 533–544.

Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh , K., Hiraldo, F., 2009. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions and efficacy. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 39: 1-19

Sneddon, L. U., 2004. Evolution of nociception in vertebrates: comparative analysis of lower vertebrates. Brain Research Reviews 46: 123–130.

Symstad, A. J., Siemann, E., Haarstad, J., 2000. An experimental test of the effect of plant functional group diversity on arthropod diversity. Oikos 89:243–253.

Valentini, A., Pompanon, F., Taberlet, P., 2009. DNA barcoding for ecologists. Trends in Ecology & Evolution 24: 110–117.

Van Jaarsveld, A. S., Freitag, S., Chown, S. L., Muller, C., Koch, S., Hull, H., ... & Scholtz, C. H. (1998). Biodiversity assessment and conservation strategies. Science, 279: 2106-2108.

Ward, D. F., Larivière, M.-C., 2004. Terrestrial invertebrate surveys and rapid biodiversity assessment in New Zealand: lessons from Australia. New Zealand Journal of Ecology 28: 151–159.

Wardhaugh, C. W., Stork, N. E., Edwards, W., 2012. Feeding guild structure of beetles on Australian tropical rainforest trees reflects microhabitat resource availability. The Journal of animal ecology 81:1086–1094.

Williams, B. K., Nichols, J. D., Conroy, M. J., 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. Academic Press, San Diego.

Table 1: comparison between the mean number of species identified, or mean number of individuals counted, in several published studies versus current study (range indicated in brackets). In the current study, morphospecies were used whereas other studies characterised individuals to the species level. The taxonomic groups retained in this table correspond to the most commonly sampled arthropods using barber traps, spiders and several insect families. Sources: 1: Dippenaar-Schoeman et al. 2009, 2: Duelli et al. 1999, 3: Galle et al. 2010, 4: Richman and O'Keefe 2012, 5: Banaszak-Cibicka and Żmihorski 2011, 6: Hostetler and McIntyre 2001, 7: Ngo et al. 2013, 8: Patiny and Michez 2007, 9: Koivula 2002, 10: Richard 2004, 11: Azeria et al. 2012, 12: Magagula 2003, 13: Wardhaugh et al. 2012, 14: Helden et al. 2012, 15: Laamari et al. 2009, 16: Fauvel 1999, 17:Khruleva and Vinokurov 2007., 18: Bambaradeniya and Edirisinghe 2008, 19: Bird et al. 2000, 20: Haddad et al. 2009, 21: Perfecto et al. 1997, 22: Rataux et al., 23: Rudgers and Clay 2008, 24: Symstad et al. 2000.

Taxonomic group	**Mean number of (morpho) species identified**		**Mean number of individuals counted**		**Source**
	Other studies	This study	Other studies	This study	
Aranea	133.3 (20-412)	64	7,518 (1,599-16,951)	8,382	1-4
Apoidea	97.2 (54-164)	9	1,553.2 (677-1,871)	2,201	5-8
Carabidae	57.6 (25-108)	42	5351.8 (330-17,720	502	2, 9, 10
Coleoptera	116.7 (35-372)	111	23,366.3 (320-81,171)	3,365	4, 11-13
Hemiptera	58.6 (18-120)	82	449.5 (223-667)	3,607	4, 14, 15
Heteroptera	99.2 (29-225)	72	3,135 (893-5,389)	2,097	3, 16, 17
Arthropod	406 (49-789)	467	40,778 (901- 112,238)	46,690	4, 18-24

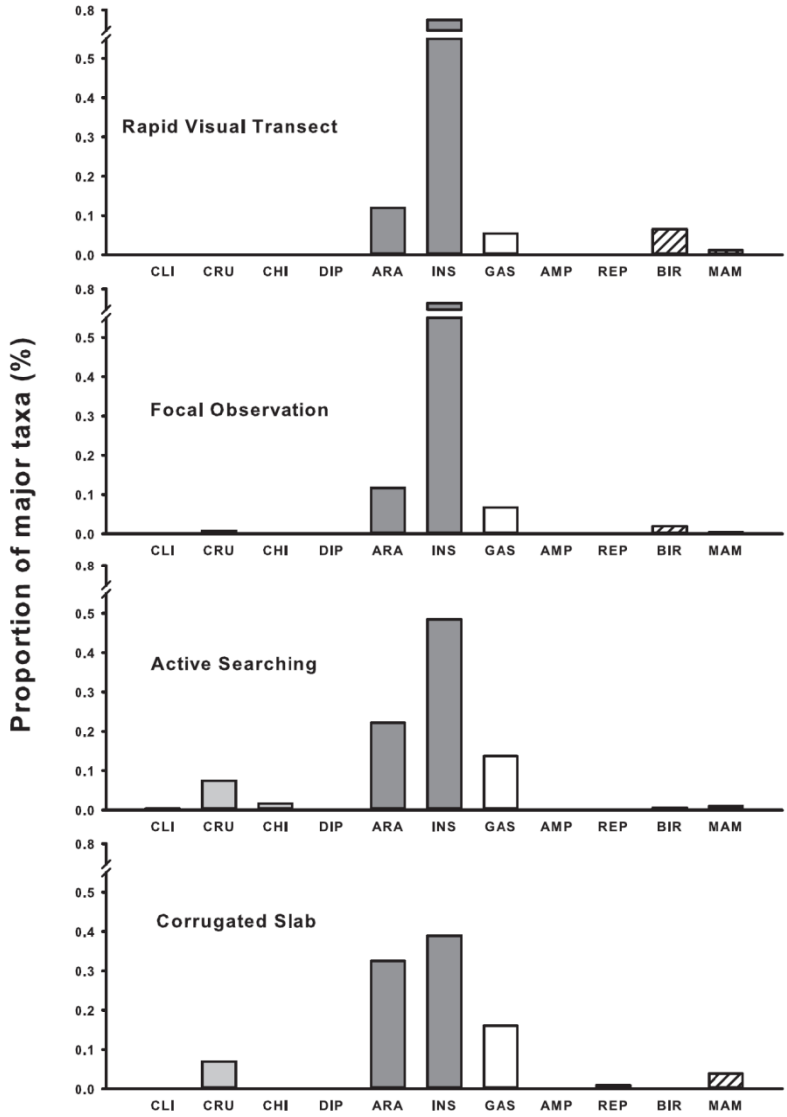


Figure 1: Proportion of individuals sampled regarding the major taxonomic groups observed in hedgerows using 4 protocols: Rapid Visual Transect; Focal Observations; Active Searching; and Corrugated Slabs, see text for details (note: data from Slow Visual Transect were very similar to Rapid Visual Transect and hence are not displayed for clarity). CLI= Clitellata ; CRU=Crustaceans; CHI=Chilopods; DIP=Diplopods (all these groups are indicated with light grey bars); Ara=Archanids (dark grey bars); INS=Insects (dark grey bars); GAS=Gasteropods (white bars); AMP=Amphibians; REP=Reptiles; BIR=Birds; MAM=Mammals (all vertebrates are indicated with hatched bars).

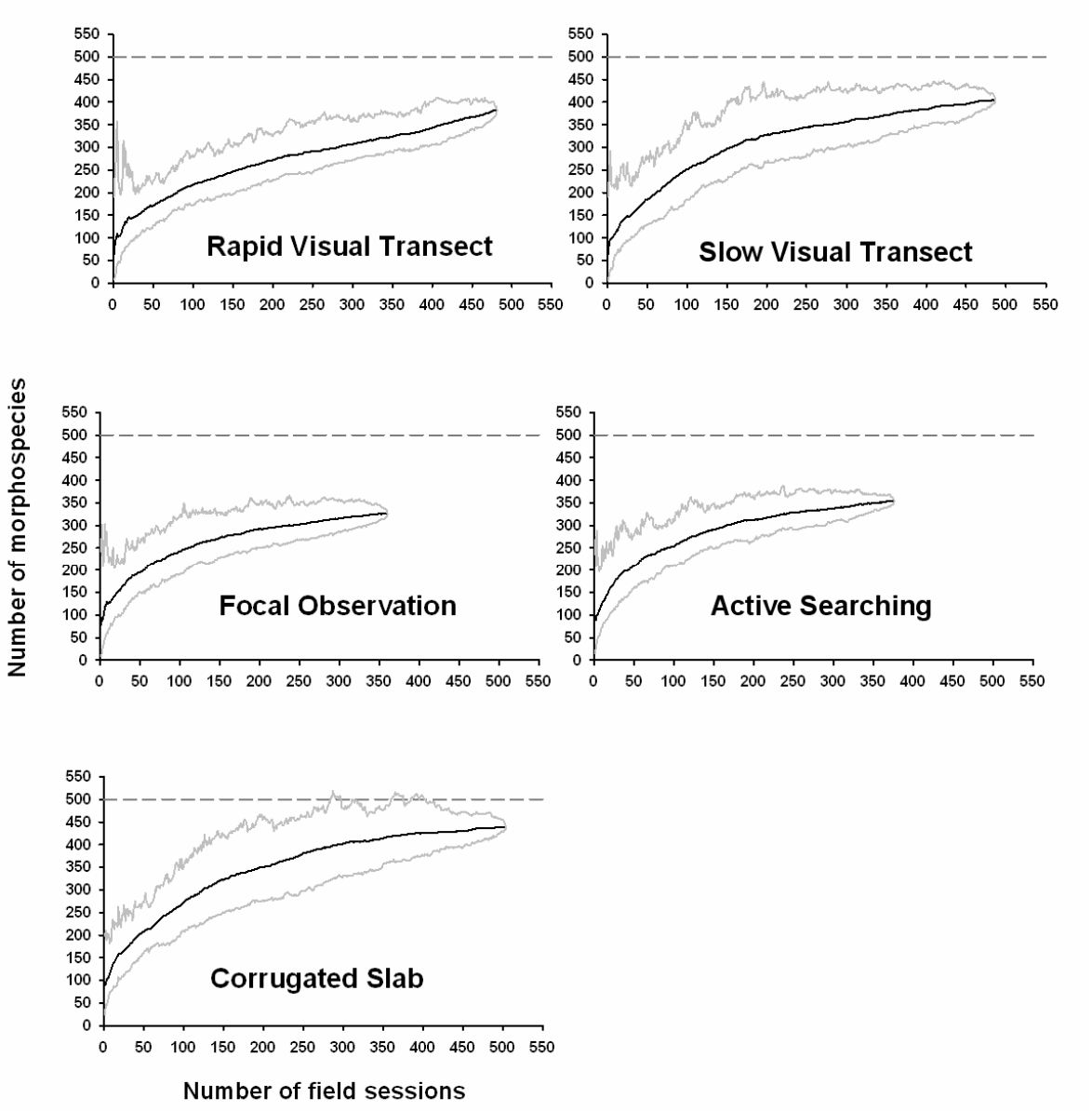


Figure 2: Richness estimates provided by three main protocol types used. Three protocols (RVT, SVT, FO) were relatively similar as they all relied on visual searching of the fauna without exploring shelters. Active searching (AS) and Corrugated Slabs (CS) targeted cryptic fauna searching under natural shelter (AS) or using artificial shelters (CS). Each curve represents the estimated number of morphospecies (continuous black line) influenced by the number of surveys (X axis) with 95% confidence interval (grey lines). The grey dashed line provides a reference. Richness estimates were performed using Chao with Vegan package (Jari Oksanen et al., 2010) implemented in R (R Development Core Team, 2012). The number of field sessions represents the cumulative number of times each protocol was performed in each hedgerow (*e.g* each of the 69 hedgerows was sampled 5.25 times using focal observation in the course of the two years study).

Commentaires sur la méthode et les résultats de l'article 1 :

1. Matériel

Paysage agricole

La majorité des haies étudiées sont d'anciennes structures ayant survécu au remembrement incité par la PAC et la plupart sont sur les terres de deux exploitations agricoles. Les propriétaires ont accepté la mise en place de l'étude et le passage des observateurs.

Une première visite avec les propriétaires permet de voir l'ensemble des linéaires, d'avoir quelques informations sur l'historique des parcelles et d'effectuer une première sélection. Ensuite, un passage le long des haies est effectué en identifiant au moyen de rubalise le futur emplacement des plaques de fibrociment. Les propriétaires ont ainsi la possibilité d'éliminer les emplacements pouvant gêner les machines agricoles. Les plaques sont ensuite déposées le long des haies et leur position GPS enregistrées (Garmin Etrex).

Une seconde sélection de haies est effectuée en parcourant la campagne en quête de linéaires bien particuliers. Le but est d'avoir un panel varié sur les critères suivant: présence/absence de talus et/ou de fossé, largeur et hauteur de la haie, mode de traitement, densité en abris au sol et position dans la matrice paysagère. Lors de la deuxième année, le nombre de haies a été augmenté afin d'incorporer une grande gamme de haies. Nous avons ainsi sélectionné 60 haies inscrites dans le paysage agricole (cf annexe 1, 2 et 3 : cartes des haies).

2. Méthodes

Détermination

Afin d'illustrer les différents cas de détermination, une série de photographies est présentée dans la figure 13. Elle représente un petit-gris (*Helix aspersa*), espèce très facilement reconnaissable sur le terrain. La figure suivante, 14, représente un cas plus compliqué.



Figure 13 : Petit-Gris (*Helix* aspersa).



Figure 14 : A gauche *Melanocoryphus albomaculatus* (Hétéroptère), à droite araignée de la famille des Thomises.

L'araignée est indiscutablement une Thomise (Thomisidae) mais une détermination plus précise serait hasardeuse sans loupe binoculaire. Pour un néophyte, l'hétéroptère pourrait être confondu avec un « gendarme » *(Pyrrhocoris apterus*) de la famille des Pyrrhocoridae alors que c'est un *Melanocoryphus albomaculatus* de la famille des Lygaeidae. La figure 15 illustre un problème régulier avec les photographies prises à partir d'un appareil dit *compact* (à l'inverse des *Reflex* et *Bridge* permettant une meilleur qualité de photo) : le flou. Si dans le cas présent, il est possible de deviner sans grand risque de se tromper une Cétoine funeste (*Oxythyrea funesta*), la majeure partie des photos floues sont inutilisables. C'est pour cela qu'il est conseillé de prendre un minimum de 2-3 photos par individu afin d'augmenter les possibilités d'identification.

Dans le but d'augmenter le nombre d'individus identifiés directement sur le terrain (gain de temps ultérieur) et de réduire le taux d'erreur, des « aides mémoires » sont conçus. Ces fiches sont réalisées avec des photographies précédemment prises ou illustrations disponibles et représentant les espèces les plus courantes et/ou problématiques (pouvant être confondu avec d'autres espèces). Ces fiches sont classées par groupes ou familles afin de faciliter la navigation entre elles. La figure 16 représente un exemple de fiche qui porte sur une partie des coléoptères.

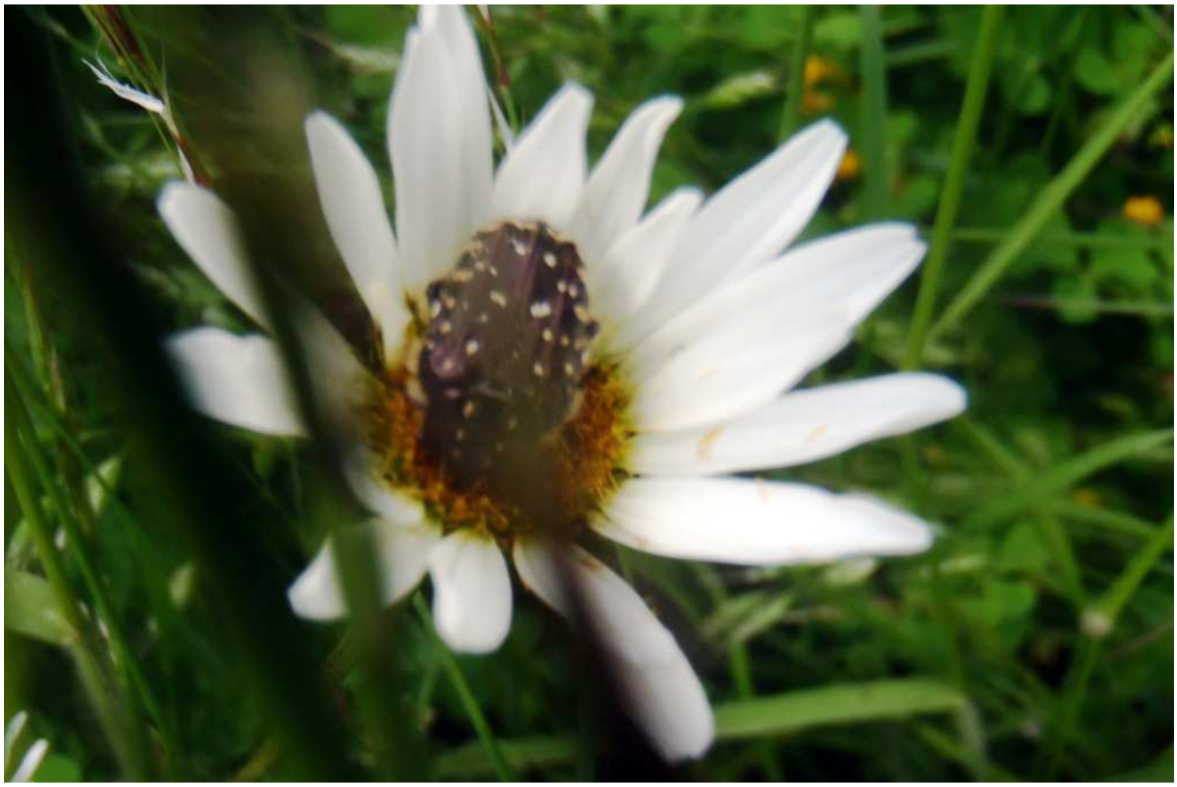


Figure 15 : Cétoine funeste (*Oxythyrea funesta*).

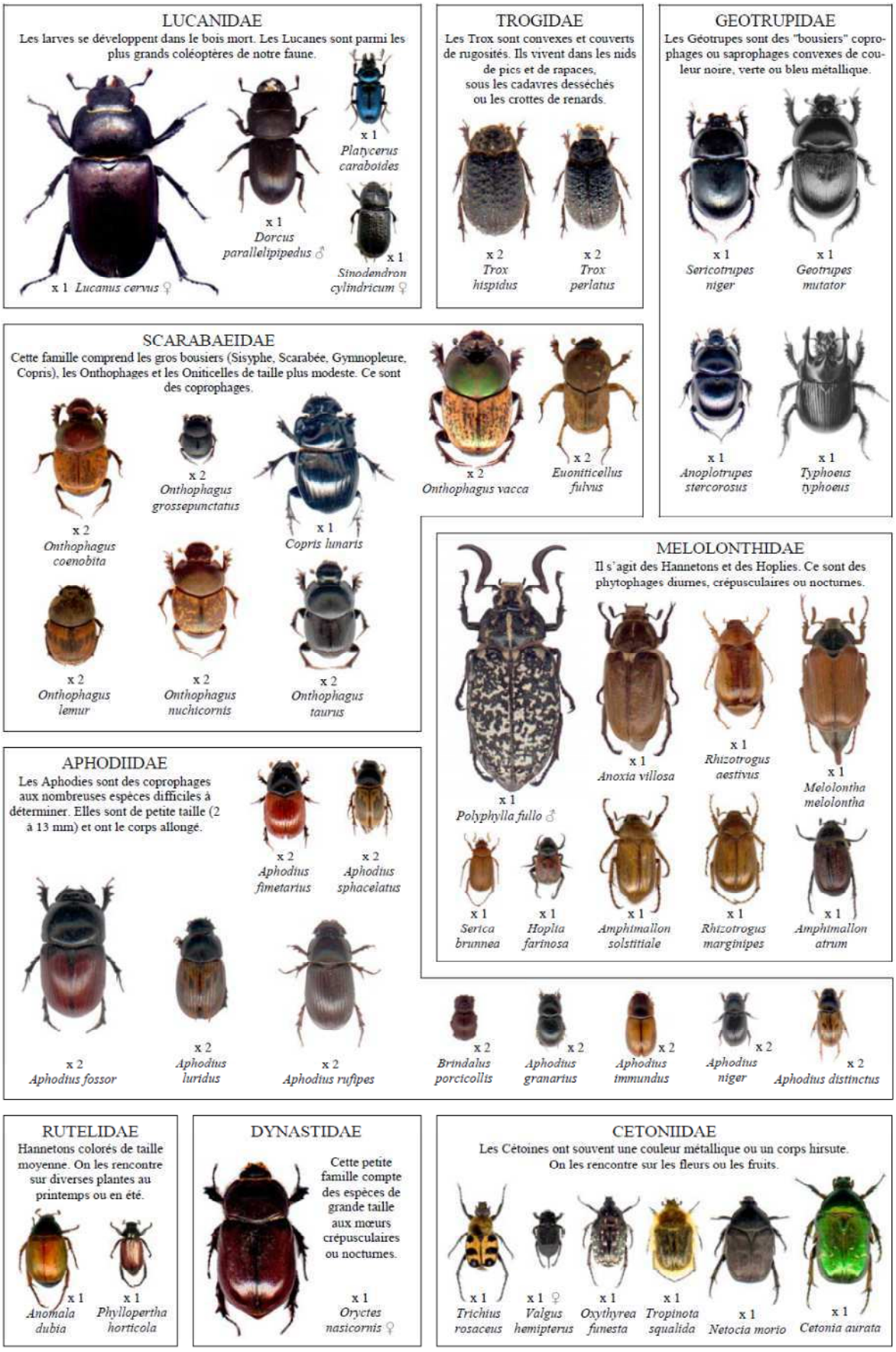


Figure 16 : détermination des coléoptères (Charrier, 2002)

Protocoles

La première année, les haies sont observées de mars à septembre 2011. Les conditions météorologiques de cette année (printemps très chaud et sec, été humide) induisent une période intensive de terrain d'avril à juin. La deuxième session de terrain se déroule de mars 2012 à septembre 2012. Afin d'observer le maximum d'animaux, les prospections ont lieu de 9h à 17h avec un décalage en cas de température trop chaude (8h à 18h).

Le but de cette étude étant d'observer un grand nombre de taxons différents ayant des écologies différentes, plusieurs protocoles complémentaires sont utilisés de manière systématique.

Les 5 protocoles testés sont non létaux, faciles à mettre en place, et dérivés des « rapid biodiversity assessment » (RBA) qui ont été testés avec succès lorsque la rapidité et parfois une identification taxonomique imprécise sont préférées à une détermination fastidieuse à l'espèce (Ward and Larivière, 2004). Nous avons aussi développé des méthodes particulières destinées à l'observation des espèces cryptiques et négligées de la faune comme les serpents et certains arthropodes (Bonnet et al., 2002b; Clark and May, 2002; Pawar, 2003).

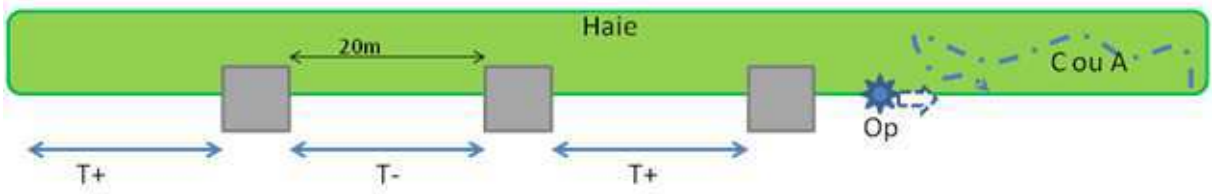


Figure 17: schéma des protocoles réalisés le long des haies, avec T+ représentant Transect Rapide, T- Transect Lent, Op Point d'Observation et A pour Recherche Active.

Afin de s'simplifier la lecture, le nom des protocoles ont été traduits en français dans cette thèse. Ainsi Rapide Visual Transect (RVT) et Slow Visual Transect (SVT) deviennent Transect Rapide (T+) et Transect lent (T-), Focal Observation (FO) est Point d'Observation (Op), Concret Slabs (CS) est Plaque (P) et Active Searching (AS) est Recherche Active (RA).

Les protocoles sont effectués dans un ordre aléatoire et parfois simultanément selon le nombre d'équipes employées. La plupart du temps (98%), les protocoles sont suivis par deux personnes. La première identifie et compte les individus pendant que le deuxième prend note et photographie si besoin. Pour chaque protocole, tous les animaux vus sont identifiés et comptés en notant leur activité en fonction des classes suivantes :

- parade/reproduction : individus en cours de parade sexuelle ou en accouplement;
- alimentation : individus en train de s'alimenter ou de s'abreuver;
- croissance : individus juvéniles ou en stade de croissance (e.g. nymphose) observés;
- soins parentaux: individus en train d'accomplir des soins parentaux (couvaison, protection des œufs/cocon, etc.).

Différents observateurs sont impliqués dans les observations (N=8). Au départ, seulement un observateur est expérimenté dans la détermination d'arthropodes, les autres ne sont pas encore entrainés à accomplir des observations de terrain ou des identifications visuelles rapides. Ils reçoivent une formation de 4 jours avant de commencer les observations.

3. Résultats et Discussion

Quelques chiffres

Au cours de cette thèse 62.382 individus ont été observés et identifiés et 5.976 photos (15.5Go) ont été prises.

Tableau 2: quelques chiffres au sujet des protocoles

Nombre de plaques relevées	Distance parcourue en transects lents	Distance parcourue en transect rapide	Nombre de points d'observation	Nombre de recherche active
1 518	20,5km	10,3km	411 (≈25h)	439 (≈26h)

Précision taxonomique et erreurs d'identification

L'évaluation de la précision de la détermination est une part importante de ce travail. Comme précisé dans l'article le degré de précision varie selon les groupes taxonomiques, les capacités de locomotions des espèces et le stade des individus (adultes *versus* juvéniles).

Tableau 3 : proportion du nombre d'individus déterminés (exprimée en pourcentage du total par groupe) en fonction du degré de précision taxonomique atteint selon différents groupes.

Groupe	Espèce (%)	Genre (%)
Aranea	12.9	30.0
Hymenoptère	58.5	62.3
Coléoptère	41.0	66.2
Hétéroptère	77.2	86.2
Lepidoptère	20.1	59.0
Squamate	96.1	96.1
Rodentia	36.7	100
Carnivora	100	100
Artiodactyla	100	100

Il n'est pas étonnant de réussir à identifier des espèces peu mobiles car d'une part, les protocoles se concentrent sur elles puisqu'elles sont nos cibles de recherches, mais d'autre part, du fait de leur faible vitesse de déplacement il est plus facile de les observer (identifications directes) ou de les prendre en photo (identifications ultérieures). Pour les « gros » animaux assez mobiles comme les vertébrés, en règle générale ils sont relativement aisés à identifier. Notre étude ne se basant pas sur les oiseaux, aucune compétence ornithologique n'était demandée, mais si les observateurs avaient été compétents dans ce domaine, le taux d'espèces identifiées aurait être largement amélioré notamment chez les passereaux. Dans la classe des arthropodes, un certain nombre de groupes taxonomiques présente des difficultés d'identification. Cependant, pour un grand nombre d'entre eux tels que les araignées ou les lépidoptères, toutes leurs espèces présentent le même régime alimentaire et souvent une masse moyenne proche, ce qui permet de leur donner un score pour les intégrer sans problèmes dans notre indice de qualité des haies comme cela est expliqué dans l'article suivant.

Comparaison des protocoles

Tableau 4 : comparaison des protocoles en fonctions de différents indices écologiques. * : cf. article suivant.

Indices	Plaque	Transect rapide	Transect lent	Observation passive	Recherche active
Nombre d'espèces	303	238	261	239	259
Indice de Shannon	3.52	3.60	3.83	4.08	4.10
Indice de Simpson	0.94	0.94	0.96	0.97	0.97
Proportion de prédateur *	42.4	25.7	29.8	26.9	35.4
Biomasse *	160.9	68.1	62.9	35.5	55.3
Score *	133.8	41.6	36.9	41.1	72.6

Il est possible de comparer les résultats des différents protocoles au travers de divers indices. Suivant le tableau 4, les protocoles Plaque, Transect lent et Recherche active sont ceux qui permettent d'observer le plus d'espèces. Les plaques fournissent un abri pour un grand nombre d'animaux de groupes taxonomiques variés. Les transects lents et les recherches actives se concentrent essentiellement sur la microfaune (arthropodes) permettant ainsi d'observer un nombre important

d'espèces. Si le nombre d'espèces est un critère aisé à appréhender pour comparer les protocoles, certains autres sont plus complexes. Comme expliquer (plus bas dans la partie résultats) les faibles performances des indices de Shannon et Simpson qui ne se prêtent pas vraiment à notre étude (association de groupes taxonomiques très différents). En tirer des conclusions en comparant les protocoles serait hasardeux. Les plaques et la recherche active permettent d'observer le plus de prédateur (en %). Cela peut s'expliquer par l'écologie des espèces prédatrices, un certain nombre d'entre elles chasse activement le jour, et sont donc visibles par les autres protocoles. Cependant, un nombre important de prédateurs chasse la nuit ou à l'affut et sont donc repérables seulement, ou presque, grâce à ces protocoles (e.g. serpents, nombreuses araignées). Pour la biomasse, encore une fois le protocole Plaque semble le plus efficace, mais c'est également le cas des transects rapides qui permettent d'observer des animaux de grandes tailles, et donc de fortes masses. En utilisant notre Score donné à chaque espèce (voir article suivant), les Plaques et la Recherche Active sont les protocoles donnant un score maximal d'espèces. Ces méthodes permettent donc d'échantillonner des espèces cruciales et révélatrices de l'état de santé des écosystèmes haies.

On peut donc conclure d'après ces données que : a) les protocoles se complètent les uns les autres, b) les nouveaux protocoles que nous avons établis Plaque et Recherche Active permettent d'observer des espèces importantes pour la caractérisation d'un milieu bien délimité de type « haie » ou « lisière », notamment des proportions importantes de prédateurs. Ces protocoles pourraient être conseillés dans les plans de suivi de certains écosystèmes.

Article 2

Importance of ground refuges for the biodiversity in hedgerows

Lecq S., Loisel A, Brischoux F., Bonnet X.

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

Correspondence: Stéphane Lecq; Tel +33 549 097 879; Fax +33 549 096 111 ; email lecq@cebc.cnrs.fr

Keywords: agricultural landscapes, bank, habitat management, rapid biodiversity assessment (RBA), reptiles

En cours de rédaction

Abstract

Hedgerows offer key habitats and represent essential refuges to a wide array of bird and insect species in many European agro-ecosystems. Unfortunately, large scale destruction of hedgerow networks occurred. In France for instance, more than 700,000 km of hedgerows have been erased during the last five decades, and this catastrophic trend is still not reversed. Nonetheless, various replanting programs have been set up to re-establish networks of hedgerows and to maintain functional connectivity among patches. However, current technical recommendations overlook one component of the hedgerows: the terrestrial microhabitats found at the base of the hedges, while these structures (e.g., banks, stones and logs) provide refuges to many cryptic animal species. The aim of this study was to examine the influence of ground refuge availability on macroscopic fauna diversity in hedgerows. Non lethal rapid biodiversity assessments (RBA) were performed in 69 hedges varying in the degree of plant coverage and ground refuge availability. A functional index of biodiversity taking into account key life history traits (body mass, diet, metabolic mode) was implemented in several analyses. Principal component analyses, analyses of variance, and the use of top-predator reptiles as bio-indicators provided convergent results. Bank size and stone abundance (two indexes of refuges availability) were positively associated with biodiversity. Therefore, habitat management policies (i.e., planting recommendations) should promote ground refuges by retaining extracted materials (stones, earth…) to build or reinforce banks at the base of the hedges.

Keywords: agricultural landscapes, bank, habitat management, rapid biodiversity assessment (RBA), reptiles

Introduction

Hedgerows, hedges of shrubs or trees are major components of many agro-ecosystems (Baudry et al. 2000). Primary used to delimit fields and to protect crops and livestock, hedgerows play various additional agricultural and ecological roles. For instance, they provide different services to farmers and livestock (e.g. fodder, fruits, wood, favour pollinators); they also shelter most of the biodiversity found in agro-ecosystems, and offer dispersal corridors to many species (Batary et al., n.d.; Millán de la Peña et al., 2003). In Europe notably, dense networks of hedgerows have been managed by farmers for thousands of years (Baudry et al., 2000; Lofti et al. 2010). However, during the last decades drastic changes occurred in agricultural practices (Le Coeur et al. 2002; Baudry and Jouin, 2003). Large scale industrialisation and intensification of agriculture, especially cereal farming, led to the destruction of huge quantities of hedgerows associated with a strong homogenisation of the habitats (INRA et al., 1976). For example, in France, more than 700,000 km of hedgerows have been destroyed in less than 50 years. This drastic modification of agricultural landscapes is considered as one of the principal causes of the massive decline of biodiversity (Stoate et al., 2001; Burel et al. 2013).

The consequences of the disappearance of hedgerows have been well documented in birds, bats, rodents, carabids, and aphids (Donald et al. 2001; Aviron et al. 2005). Studying these taxa is important because they have an economic interest, either positive or negative (e.g. predators, parasitoids, pests), or because they contain emblematic species (Kromp, 1999). It has been clearly demonstrated that animal species associated with hedgerows depend on the composition, density and structure of shrubs, trees, and herbaceous strips that constitute or border the hedges. These factors influence the availability and quality of shelters, nesting sites, feeding resources, and dispersal corridors; inevitably the destruction of hedgerows entails population collapses (Aviron et al., 2005; Butet et al., 2010; Michel et al., 2006; Millán de la Peña et al., 2003). Hedgerows may provide another type of important albeit overlooked benefit to many animal species: the complex ground structures represented by roots, stones, logs, and banks offer a wide variety of potential microhabitats. Many animal species are cryptic and the persistence of their populations depends on the presence of appropriate shelters (Lampo 1994; Murdoch et al. 1996). The ground refuges represented by the microhabitats found at the base of hedgerows are relatively long-lasting structures; they may offer exclusive refuges to many species (e.g., during hibernation or during field ploughing episodes).

In the current study we assessed the influence of ground refuge availability on animal biodiversity in the hedgerows in agricultural

landscapes. In this endeavour, we used recently developed non-lethal Rapid Biodiversity Assessment (Lecq et al. unpublished). Rapid Biodiversity Assessments (RBA) are useful tools to monitor biodiversity, especially regarding arthropods (Hammond 1992; Oliver and Beattie 1993, 1996a,b). RBA rely on simple and rapid sight identifications of easily recognised morphospecies instead of accurate albeit fastidious identification at the species level performed in the laboratory (Oliver and Beattie, 1993, 1996; Obrist and Duelli, 2010). Because strong taxonomic accuracy is not compulsory to estimate local biodiversity level using RBA, it has been further proposed that collecting and killing individuals through pit-trap sampling for example might not be necessary: non-lethal RBA rely on visual and photo identifications performed in the field (Lecq et al. unpublished). The main advantage of non-lethal RBA is the represented by the possibility to sample a wide taxonomic diversity, including arthropods, vertebrates, protected and endangered species for instance (Schmeller, 2008).

Lists of species or morphospecies and individual numbers represented the raw data for richness biodiversity assessments; however this offers limited information regarding important aspects of functional biodiversity (Swift et al., 1996; Moonen and Bàrberi, 2008). Trophic level in the food web, different ecological characteristics, life history traits (and genetic traits) of the sampled (morpho) species should be taken into account to examine the relationships between habitats and biodiversity (Swift et al., 1996; Duffy 2003; Folke et al., 2004). In agricultural landscapes, habitats that are suitable for top predators are expected to display additional characteristics compared to habitats that shelter only plant consumers (e.g., large trees are important for owls that feed on voles). Further, due to important energy loss during biomass conversion across trophic levels, sustaining predators is ecologically more demanding compared to supporting low level consumers (Duffy 2003; Duffy et al. 2007). Body size or metabolic modes are also key factors that should be considered (Woodward, et al. 2005). On average, large endothermic species require important amounts of resources (Pough 1980). Overall, in agricultural landscapes, large predators situated at the apex of trophic webs and that depend on relatively large shelters are likely to be highly vulnerable to the destruction of hedgerows (Cardinale et al. 2006). Therefore, to assess the influence of ground refuges in hedgerows on biodiversity we considered the trophic level, metabolic mode and the body size of the morphospecies sampled.

More precisely, we examined the relationship between the physical structure of hedgerows (e.g. height, width of shrubs and trees, bank dimensions, ground shelters availability) and biodiversity focusing mainly on terrestrial animals (e.g. many arthropods, molluscs, reptiles). Our goal was thus to

provide complementary data to previous surveys that focused on species that depend on the part of the hedgerows situated above ground (e.g. many birds, bats) or that live in the fields bordered by hedgerows (e.g. aphids, grasshoppers). Finally, we used snakes as bio-indicators. Indeed, these predators use hedgerows to shelter and they mostly feed on endothermic preys (e.g. micro-mammals). During the last decades, ophidian populations collapsed in agricultural landscapes where the network of hedges has been severely reduced (Reading et al. 2010). Gathering complementary data is important to better assess the ecological roles of hedgerows in agricultural landscape and to propose conservation and restoration measures.

Materiel & Methods

Study areas

The study areas are situated in a typical bocage agricultural landscape of western central France where traditional farming (e.g. market garden production, cattle-farming) has been rapidly replaced by intensive cereal farming (e.g. maize, sunflower) during the last decades (Meeus, 1993). We selected 69 field hedges in the Deux-Sevres-79 (N=61 hedges, Chizé; 46°06'58.4N, 0°20'59"3W) and Charente-16 districts (N=8 hedges, Dompierre-Sur-Mer; 46°10'36.9"N, 1°03'12.3"W). Both areas were historically characterised by an important network of hedgerows (approximately 70% of the hedges have been destroyed during the 50 years; unpublished).

Habitat characteristics

Hedgerows description

Hedgerows are characterised by their vegetal cover and the dimension of the bank (base) over which they grow. In our area, banks are often made of stones removed from cultivated fields, and are generally associated with one or two ditches; theoretically larger and higher banks should provide more shelters. The 69 hedges selected for this study encompassed a large gradient of vegetal cover (no cover - trees taller than >15m) and bank quality (0 - 2m high bank). For each hedge we measured the broad dimensions of the trees and shrubs (e.g. height and width), the characteristics of the bank (height, width), the ditch (height, width, depth), and the bordering herbaceous strips (width) using a flexible decametre. The main plant species or families and the relative ground surface covered were recorded (e.g. proportion of the bank covered by grass [poace], bramble [Rubus fruticosus], tree-roots [e.g. Acer campestris]). Shelter availability was estimated as the number of stones or logs larger than 10cm in diameter in 3 randomly selected quadrats of 0.25m² in each hedge. To limit variations in these measurements/estimates, all these descriptive data were collected by the same person (SL).

Analytical descriptors

A total of 33 variables were recorded to describe each hedgerow (Annexe 1). These data were associated with three main types of elements: 1) vegetation represented by trees and shrubs, 2) base of the hedgerow (e.g. bank, stones), and 3) bordering elements such as herbaceous strips or ditches. These variables were sometimes correlated (e.g. height of trees and canopy width); thus principal component analyses were used to provide integrative descriptors.

However principal components are sensitive to the scaling of initial variables and they provide sometimes complex information (combining very different variables). Thus, to assess more distinctly the influence of ground refuges versus trees and shrubs on biodiversity, simple and intuitive descriptors were needed. Therefore, we used hierarchical ascendant classification to select the most important variables (Leroy 2013). For that we followed two steps:

1) To identify groups of intercorrelated variables we first calculated Pearson's correlation coefficients (r) among the 33 variables, and we then computed the following distance among them: d = 1-r. On the basis of these distances, we constructed a hierarchical ascendant classification. Variables that were intercorrelated at a threshold of 0.7 (i.e. distance<0.3) were grouped. Eleven groups of variables were identified (Annexe 2). The arborescence suggested that the groups of variables associated with the base of the hedgerows (e.g. bank size, abundance of ground shelters) were separated from the groups of variables associated with the trees and shrubs, and from the elements that border the hedge (herbaceous strip, ditch).
2) We performed a set of preliminary analyses (Anovas and AIC selection, not presented) to identify the variables or groups of variables with the highest biological importance, notably to identify the variables that contributed the most to biodiversity indexes (see below). For instance, variables associated with bordering elements (e.g. herbaceous trip, ditch) did not significantly contribute to the variation of the sampled biodiversity; therefore we decided to discard them from further analyses. Ultimately, the selected variables were respectively bank height and the number of ground shelters (describing the base of hedgerows) versus the size and proportion of trees and shrubs and canopy width (describing the above vegetation). For simplicity, we simply added the value of these variables to generate two integrative variables. First, shelter quality (bank height + number of shelters, [SQ] provides an index of the quality and quantity of shelters at the base of each hedgerow. Second, vegetation quality (hedge height + ground surface of trees + canopy width, [VQ] provides an index of the quality and quantity of trees and shrubs. Each hedgerow

was thus characterised by [SQ] and [VQ] values. We finally classified the hedgerows in three categories (low, medium and high SQ or VQ) following the methodology of Marti (1990).

Biodiversity characteristics

We used recently developed non-lethal-RBA (unpublished). Non-lethal-RBA do not require capturing individuals but rely on visual/photo identifications. Consequently, only the macro-fauna is sampled. Surveys are performed during the day and excluding rainy periods. This approach is not limited to any particular lineage and therefore non-lethal-RBA can take into account a wide range of taxa as recommended (Haila & Margules 1996; Van Jaarsveld et al. 1998). All visible animals are recorded, including molluscs, arthropods or vertebrates for instance. In practice, most individuals (□90%) are identified to the species (42.4%), genus (22.0%), or family (26.7%) level; for simplicity they are all assigned to a morpho-species (Oliver et Beattie 1993, 1996; Kerr, Sugar and Packer 2000; Cardoso et al. 2004; Biaggini et al. 2007). The remaining 10%... Identification errors are relatively low: <7% at species level and less for higher taxonomic level (<1%). The majority of individuals (N=41,934) and morphospecies (N=455) were represented by insects and spiders; vertebrates contributed only to 2.1% of individuals and 1.3% of morphospecies.

Biodiversity indices

To take into account ecological characteristics and life history traits of morphospecies, we developed a simple index that should reflect the ecological "value" of the species in the hedgerow ecosystem. For that, we calculated an integrative score combining body size, diet, and metabolic mode.

Body size: We used body mass as a proxy of body size. For each morphospecies, mean values were obtained using published literature and/or measurements in the field.. Because the data set involved a wide range of body mass (0.001g - >10kg), we log-transformed the data in order to obtain a linear scale of body size variations (all values were kept positive for simplicity).

Diet: Diet was determined considering main feeding sources of each morphospecies and discarding anecdotal observations. This information was available in the literature. The trophic level of each morphospecies was ranked as follow: 1=phytophagous, 2=necrophagous, 3=omnivorous, 4=invertebrate predator feeding on invertebrates, 5=vertebrate predator feeding on invertebrates, 6=vertebrate predator feeding on ectothermic vertebrates, 7=vertebrate predator feeding on endotherms. The rationale for this ranking was to take into account the fact that ecological conditions required to sustain vertebrate predators and/or endothermic species are usually more demanding compared to invertebrate predators and/or ectothermic organisms. This unit-incremental procedure

was conservative as biomass conversion rates across tropic levels are relatively low (<50%) and endothermic prey are usually larger, faster and thus more difficult to subdue compared to ecthermic prey (thereby entailing further energy expenditure during capture).

Metabolic mode: The metabolic mode was ranked as 1 for ectothermic species versus 2 for endothermic species. The average mass specific metabolism of endotherms is 10 times greater compared to ectothermic species (Pough 1980); consequently the ranking procedures and the log-transformation of body mass were conservative.

Overall, the relative weight of larger species, predators, or endothermic species compared to small herbivorous ectotherms was taken into account but minimized in the analyses.

For each morphospecies we calculated a score by multiplying the value of the three key variables described above (Score=log(body mass) x trophic level x metabolic mode). The resulting range of scores varied from 1 to ~108. For instance, we attributed a score of 108.4 to the largest endothermic predator, the red fox, whereas a very small beetle (e.g. Pyrochroa serraticornis <0.01g) received a score ~1. It is likely that a fox requires at least 100 times more energy per unit of time compared to a very small beetle, and thus that the involved underlying trophic/ecological structures to sustain foxes are also more important. For each hedgerow we simply calculated the sum of the score of each morphospecies observed divided by the number of time the hedgerow was sampled. Each morphospecies was counted only once, although taking into account the total number of individuals observed did not change significantly the results. For simplicity, we considered that this sum of scores provided an index of hedgerow biodiversity (HB): hedgerows sheltering many predators belonging to various trophic levels and to a wide array of taxonomic lineages achieved higher scores.

Analyses of the influence of hedgerow quality on biodiversity

different approaches, co-inertia analyses and analyses of variance.

Following the methodology of Aviron (2005), Le Cœur (2002), Millan de la Peña (2003) or Butet (2006), co-inertia analyses were used to examine the influence of hedgerow characteristics on biodiversity. This procedure is suitable when analyses include very different types of elements such as fauna inventories, biodiversity indexes, or environmental features for instance (Dolédec and Chessel, 1994). Data analyses were performed in three steps: 1- Principal component analyses (PCA) on quantitative environmental data allowed to class hedgerows along integrative axes; 2- a second PCA on the abundance of each morphospecies per hedgerow permitted to group morphospecies in communities; 3- Co-inertia analyses allowed to project the two previous principal component analyses

(environment x species) into the same co-inertia space. Co-inertia analyses provided useful information to visualise the interdependence between the structural characteristics of the hedgerows and the biodiversity they shelter. The statistical significance of the relationship between the characteristics of the hedgerows and biodiversity obtained from the co-inertia analyses was tested using Monte-Carlo random permutation tests (Dolédec et al., 1997).

The influence of the categories of hedgerows (low, medium and high [SQ] or [VQ]) on biodiversity was tested using ANOVAs with the sum of the biodiversity scores [HB] as the dependent variable (the distribution of the score values did not deviate from normality, Shapiro-Wilk test W=0.978, P=0.260). Because the biodiversity scores [HB] we calculated may require further validation, we re-performed analyses using exclusively the number of reptiles counted per hedgerows (N=103 reptiles in total; mostly snakes); thereby limiting analytical complications associated with the use of morphospecies belonging to a very wide range of taxa, exhibiting contrasted body sizes, and extremely different life history traits. Top-predators such as the reptile species observed in our study area are considered as pertinent bio-indicators (Sergio et al. 2008). Further, they are sedentary, thus the total number of individuals counted in each hedgerow likely reflects their relative spatial abundance, and their low mobility is an important characteristic regarding their sensitivity to habitat loss (Tscharntke et al. 2005). Finally, a recent review suggested that reptiles represent the most efficient taxon to estimate local biodiversity (Lewandowski et al. 2010). Although reptilian morphospecies were included in other analyses (i.e. PCA), their relatively low number compared to arthropods means that their contribution was limited. Thus we considered that this later index (number of reptiles) was relatively independent.

All analyses were performed with R (R Development Core Team, 2010) and ADE4 package (Dray and Dufour, 2007, p. 4).

Results

Co-inertia analyses

(i.e. main characteristics of hedgerows) accounted for 41.1% of the total inertia. On the X-axis, variables associated with the trees and shrubs were opposed to variables associated with open habitats such as grass or bare soil for example. This principal component axis clearly suggested that the gradient of habitat openness was a major factor describing the overall structure of hedgerows. On the Y-axis, the variables retained in the analysis were associated with bank and stones, suggesting that this axis was related to a gradient of shelter availability.

The second analysis was performed by implementing the relative abundance of

morphospecies. The first factorial plane accounted for 14.1% of the total inertia. As reflected by the projection onto the first co-inertia plane (Figure 1B), the first factorial axis (X-axis) was mainly defined by the morphospecies that where observed in open areas (e.g. prey mantis Mantis religiosa [Mare]) versus morphospecies observed in bushy habitats (e.g. stick insect, Bacillus rossius [Baro], red fox, Vulpes vulpes [Vuvu]). On the Y-axis, morphospecies that depend on specific shelters found in large tree roots, stones, crevices, (e.g. wall lizard Podarcis muralis [Pomu], or house spider Tegenaria sp. [Tege]) were opposed to a set of morphospecies usually found in open habitats (micro-mammals such voles microtus sp. [vole]). Focusing on reptiles (shaded boxes in Figure 1B), most species (mainly snakes, e.g. Vipera aspis [Vias], Zamenis longissimus [Zamelong]) were situated in the same quarter of the figure 1B than the morphospecies observed semi-open habitats provided with shelters. One species, the wall lizard Podarcis muralis [Pomu] was situated with other morphospecies that are restricted to peculiar habitats with abundant shelters (stones, large roots).

Monte-Carlo simulations suggested that the association between environmental (hedgerow characteristics) and biodiversity (morphospecies abundance) variables obtained with the co-inertia analysis was statistically significant ($P<0.001$). Both X-axes and Y-axis of the respective PCA were almost superimposed in the final co-inertia projection as revealed by the relatively short arrows (Figure 2). Overall, the gradients associated with habitat openness and shelter availability obtained with structural and biodiversity factors were convergent and relatively well superimposed in the co-inertia projection.

A close examination of the co-inertia plane (Figure 2), suggested that three main groups of hedgerow/biodiversity associations were identified. A first group was positioned in open habitats with low shelter availability. These hedges (e.g., 18, 52, 61, 70, 71, 72.) were all situated in areas where very intensive farming occurs. Another group of hedges was characterised by large banks but only limited tree and shrub coverage (e.g. A1-A3, B1-B3,). The last main group was represented by hedgerows well covered by trees and shrubs and with highly variable shelter availability (e.g. , 36, 50, 53, 78).

Main hedgerow categories and biodiversity

The categories of hedgerows identified using hierarchical ascendant classification (high, medium and low quality of shelter or vegetation indexes) were significantly different in terms of biodiversity. The integrative index of shelter quality (SQ) that takes into account bank size and shelter abundance positively influenced the index of hedgerow biodiversity (ANOVA with HB as the dependent variable and SQ as the factor: $F_{2, 66}=10.86$, $P<0.001$; Figure 3A). Tukey's post-hoc tests suggested that the low

SQ group differed from the two others ($0.001<P<0.011$) whereas the high and medium SQ groups were marginally different ($P=0.161$).

The integrative index of the main elements of hedge vegetation (trees and shrubs; VQ) also influenced positively HB (same design ANOVA: $F2, 66=5.26$, $P<0.008$; Figure 3B). Tukey's post-hoc tests suggested that the low VQ group differed from the two high VQ group ($P<0.01$), marginally from the medium SQ ($P=0.057$), whereas the high and medium VQ groups were not different ($P=0.860$).

Focusing on reptiles (hence avoiding possible caveats associated to HB calculations) provided similar trends for SQ with a decrease in reptile abundance in the hedgerow with low shelter availability (Kruskal-Wallis $\chi^2=17.04$, df=2, $P<0.001$; Figure 4A). However, using vegetation quality VQ as the independent variable provided non-significant results (Kruskal-Wallis $\chi^2= 0.65$, , df=2, $P=0.724$; Figure 4B).

Do PCA projections and HB scores provide convergent results?

In PCA, all morphospecies had a similar weigh and all individuals were taken into account. Conversely, for HB a specific weigh was attributed to each morphospecies and the total number of individuals observed was not taken into account. Therefore, two different approaches were used to describe the biodiversity observed in each hedgerow. Each hedgerow was characterised by different values respectively obtained from principal component analyses (X and Y axis) and using HB. [HB] positively correlated with the values provided by the first PCA axis (i.e. degree of vegetation openness) (Adj-$R^2=0.40$, F1, 67=12.73, $P<0.001$, N=69, Figure 5A) and with the second axis (i.e. shelter availability) (Adj-$R^2=0.52$, F1, 67=25.04, $P<0.001$, N=69, Figure 5B). A stepwise regression analysis with HB as the dependent variable suggested that including the two sets of values that describe hedgerows (X and Y axis) significantly improved the model (Adj-$R^2=0.64$, F2, 66=23.00, $P<0.001$, N=69), explaining 41% of HB variability.

Discussion

The main results of this study suggest that the base of hedgerows is important for biodiversity in agricultural landscapes. Notably, the size of the bank and the availability of shelters positively influenced different indexes of biodiversity: a) the distribution of the total number of morphospecies (N>500 morphospecies, N>60,000 individuals), b) the distribution and range of key life history traits exhibited by the morphospecies (body size, trophic level, metabolic mode), and c) the abundance of reptiles (bio-indicators species). These results were expected, albeit not yet documented to our knowledge, as many species, notably major predators such as large

spiders, lizards or snakes depend on the availability of shelters and are relatively sedentary. The limited mobility of these species means that individuals will preferably settle in the hedgerows provided with abundant stones, logs, crevices, etc. and thus where large banks offer a wide range of microhabitats. This study emphasizes that although the structures represented by the trees, shrubs and herbaceous strips are essential for many animal species, the structures situated at the base of hedgerows should also be considered.

It is widely acknowledged that the persistence of a wide range of predators (e.g. arthropods, vertebrates) is essential for the functioning of agricultural ecosystems (Finke & Denno 2004). For this reason, the influence of networks and quality of hedgerows on bats, birds and many parasitoid arthropods has been studied (Baudry et al. 2000; Burel et al. 2013). Most research efforts focused on connectivity aspects and on the roles plants (e.g. trees) per se. Consequently, practical actions and management recommendations to favour populations of bird, bats and several insect species have been proposed, notably mixing different tree species in hedgerows, keeping minimal width and elevation of the trees and shrubs, and maintaining an important connectivity in the network of hedges (Batáry et al. 2010). The results from the current study clearly suggest that the base of the hedgerows also requires particular actions. In France at least, all technical notes regarding hedgerow planting neglect the role of shelter availability and the potential importance of bank on biodiversity. Moreover, the base of newly planted hedgerows is systematically cleaned and regularly covered with geo-textile films.

Further studies are needed to accurately assess the role of the ground refuges for important components of the biodiversity associated to hedgerows in different agricultural conditions and landscapes. However, it is likely that maintaining a great diversity of terrestrial microhabitats and substantial shelter availability at the base of hedgerows instead of cleaning or homogenizing it will benefit to a wide array of animal species. Shifting away from current over-cleaning practices to the promotion of diverse microhabitats requires essentially a change of perspective in terms of managements. For example, raw materials extracted by diggers to prepare trenches before tree plantation should be carefully kept and re-used to form a bank at the base or near the base of the hedges. Technically, this would save time and energy as removing the excess of materials (earth, stones…) from the site is no more necessary. Maintaining suitable microhabitats at the base of hedgerows might also be crucial for dispersal of cryptic and secretive species that avoid displacements in the open (Tscharntke et al. 2010). Field and experimental studies are required to examine possible roles of bank size and shelter availability on overlooked species. Indeed, amphibians, reptiles, insectivorous terrestrial

mammals, myriapods, and many spider species are typical inhabitants of hedgerows in agricultural landscapes that intensively use ground refuges rather than the foliage of the trees and shrubs.

Acknowledgements

We warmly thank the students and volunteers recruited to perform the RBA along with the specialists who offered a very valuable help during determinations. We also thank D. Blondio, M. Neau, and E. Boulerne for allowing us to working their fields and hedgerows.

References

Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. Agric. Ecosyst. Environ. 108, 205–217.

Batary, P., Matthiesen, T., Tscharntke, T., 2010. Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. conventional croplands and grasslands. Biol. Conserv. 143, 2020–2027.

Baudry, J., Bunce, R.G.., Burel, F., 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. Journal of Environmental Management 60, 7–22.

Baudry, J. & Jouin, A. 2003. De la haie aux bocages: organisation, dynamique et gestion. Institut national de la recherche agronomique, Paris.

Burel, F., Aviron, S., Baudry, J., Le Féon, V., & Vasseur, C. (2013). The Structure and Dynamics of Agricultural Landscapes as Drivers of Biodiversity. In Landscape Ecology for Sustainable Environment and Culture (pp. 285-308). Springer Netherlands.

Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Comor, V., Hubert-Moy, L., Nabucet, J., Delettre, Y., 2010. Agriculture, Ecosystems and Environment. Elsevier 138, 152–159.

Butet, A., Paillat, G., Delettre, Y., 2006. Seasonal changes in small mammal assemblages from field boundaries in an agricultural landscape of western France. Agric. Ecosyst. Environ. 113, 364–369.

Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. Nature, 443(7114), 989-992.

Dolédec, S., Chessel, D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. Freshwater Biology 31, 277–294.

Dolédec, S., Chessel, D., Mercier, P., 1997. Ecological data analysis: exploratory and euclidean methods in environmental sciences. Topics documentation 4: Coupling and constraints. Ecological profiles and Co-Inertia Analysis.

Donald P. F., Green R. E., Heath M. F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc. R. Soc. Lond. B. 268: 25–29.

Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software 22, 1–20.

Duffy, J. E. (2003). Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. Ecology Letters, 6(8), 680-687.

Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. Ecology Letters, 10(6), 522-538.

Finke, D. L., & Denno, R. F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. Nature, 429(6990), 407-410.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35, 557–581.

Haila, Y., & Margules, C. R. (1996). Survey research in conservation biology. Ecography, 19(3), 323-331.

INRA, ENSA, CNRS, 1976. Les Bocages: histoire, écologie, économie. E.D.I.F.A.T. - O.P.I.D.A.

Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. Agriculture, Ecosystems & Environment 74, 187–228.

Lampo, M. (1994). The importance of refuges in the interaction between Contarinia sorghicola and its parasitic wasp Aprostocetus diplosidis. Journal of animal ecology, 63(1), 176-186.

Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. Agriculture, Ecosystems & Environment 89, 23–40.

Le Du-Blayo, L., Le Coeur, D., Thenail, C. T., Burel, F., & Baudry, J. (2007). Evaluation de la qualité écologique et de l'entretien des nouvelles haies des programmes de replantation dans les exploitations agricoles. Paysages: de la connaissance à l'action.

Leroy, B., Paschetta, M., Canard, A., Bakkenes, M., Isaia, M., Ysnel, F., 2013. First assessment of effects of global change on threatened spiders: Potential impacts on Dolomedes plantarius (Clerck) and its conservation plans. Biological Conservation 161, 155–163.

Lewandowski, A. S., Noss, R. F., & Parsons, D. R. (2010). The effectiveness of surrogate taxa for the representation of biodiversity. Conservation Biology, 24(5), 1367-1377.

Lotfi, A., Javelle, A., Baudry, J., & Burel, F. (2010). Interdisciplinary Analysis of Hedgerow Network Landscapes' Sustainability. Landscape Research, 35(4), 415-426.

Meeus, J.H.., 1993. The transformation of agricultural landscapes in Western Europe. Science of The Total Environment 129, 171–190.

Michel, N., Burel, F., Butet, A., 2006. How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? Acta Oecol.-Int. J. Ecol. 30, 11–20.

Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P., Burel, F., 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. Agriculture, Ecosystems & Environment 94, 59–72.

Moonen, A.-C., Bàrberi, P., 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. Agriculture, Ecosystems & Environment 127, 7–21.

Murdoch, W. W., Swarbrick, S. L., Luck, R. F., Walde, S., & Yu, D. S. (1996). Refuge dynamics and metapopulation dynamics: an experimental test. American Naturalist, 424-444.

Obrist, M.K., Duelli, P., 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. Biodiversity and Conservation 19, 2201–2220.

Oliver, I., Beattie, A.J., 1993. A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. Conservation Biology 7, 562–568.

Oliver, Beattie, A.J., 1996a. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. Ecol. Appl. 6, 594–607.

Oliver, I., Beattie, A.J., 1996b. Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. Conservation Biology 10, 99–109.

Pough, F. H. (1980). The advantages of ectothermy for tetrapods. American Naturalist, 92-112.

Reading, C. J., Luiselli, L. M., Akani, G. C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J. M., ... & Rugiero, L. (2010). Are snake populations in widespread decline?. Biology Letters, 6(6), 777-780.

R Development Core Team, 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., ... & Hiraldo, F. (2008). Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. Annual review of ecology, evolution, and systematics, 39, 1-19.

Schmeller, D.S., 2008. European species and habitat monitoring: where are we now? Biodiversity and Conservation 17, 3321–3326.

Stoate, C., Boatman, N.., Borralho, R.., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. Journal of Environmental Management 63, 337–365.

Swift, M.J., Vandermeer, J., Ramakrishnan, P.S., Anderson, J.M., Ong, C.K., Hawkins, B.A., 1996. Biodiversity and Agroecysteme Function, in: Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective. John Wiley & Sons LTD, pp. 262–298.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan□Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. Ecology letters, 8(8), 857-874.

Van Jaarsveld, A. S., Freitag, S., Chown, S. L., Muller, C., Koch, S., Hull, H., ... & Scholtz, C. H. (1998). Biodiversity assessment and conservation strategies. Science, 279(5359), 2106-2108. .

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. Trends in ecology & evolution, 20(7), 402-409.

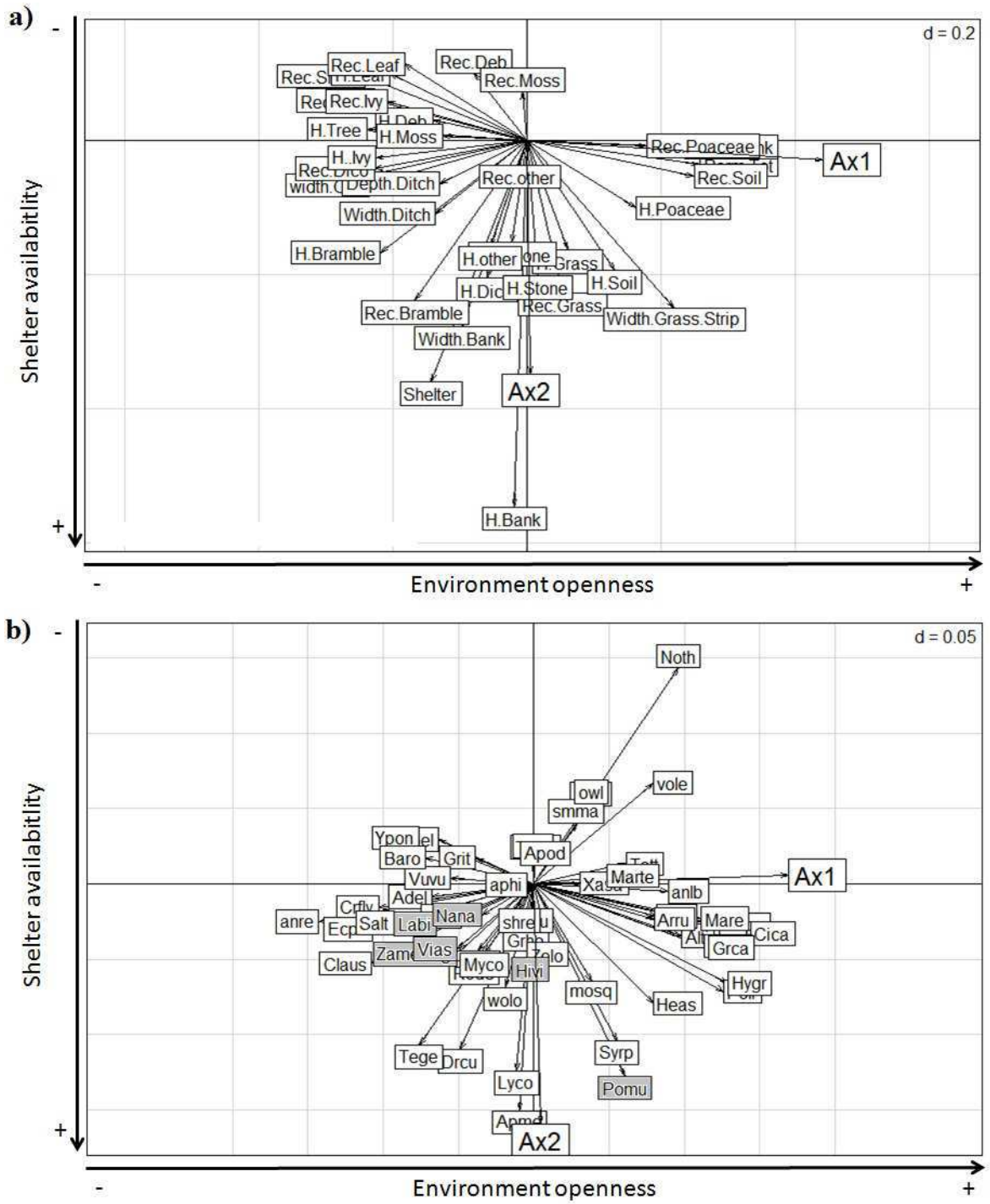


Figure 1. Data used to characterize hedgerows projected on the first plane. PCA performed on environmental data (A) using vegetation status (trees, shrubs…, X-axis) and shelter availability (stone count, bank size…, Y-axis). PCA performed on animal biodiversity data (B). Reptiles are indicated in grey boxes. Nothing [Noth] means that no individual was observed during one of the protocols (this event was associated with other morphospecies more likely observed in habitats not provided with shelters). Environmental and species names abbreviated according to Appendix A.

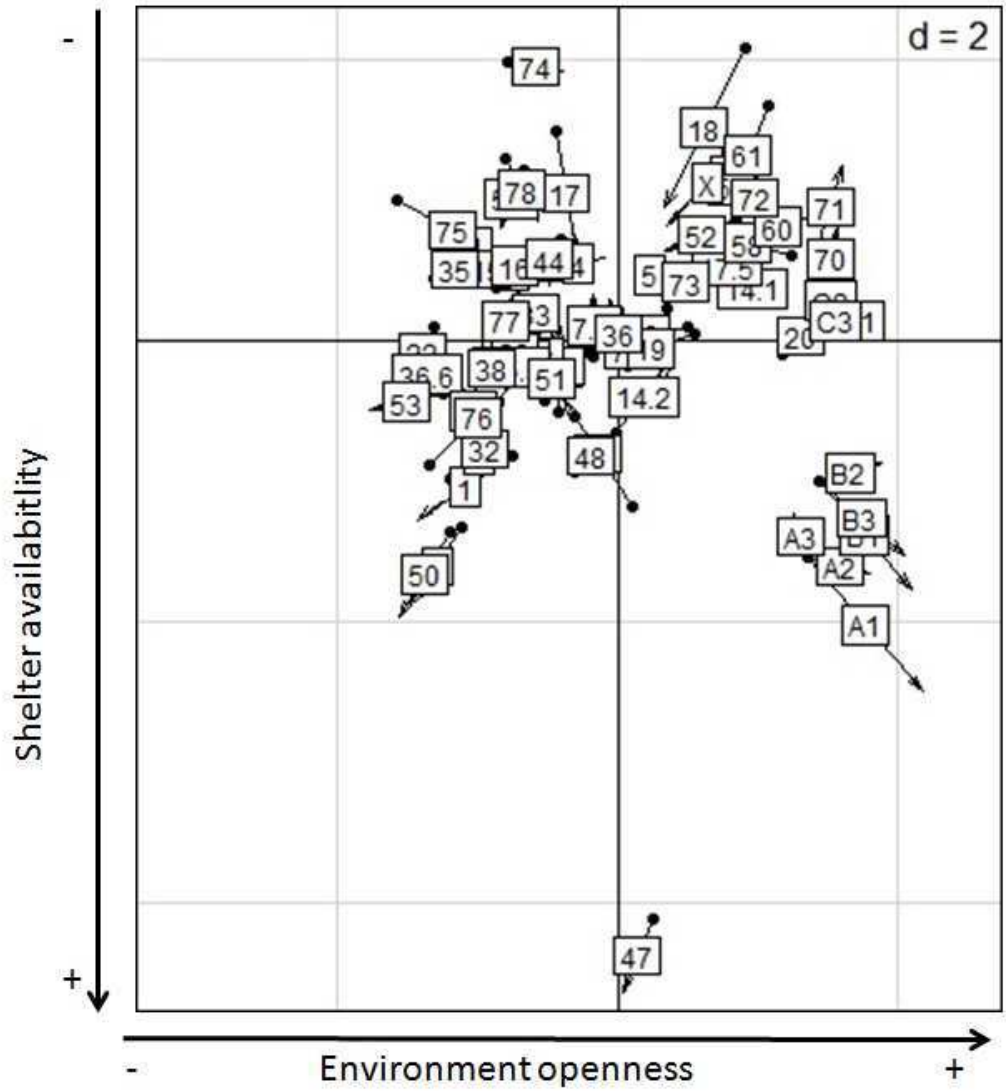


Figure 2. Co-inertia projection using both environmental and animal biodiversity data. The length of the arrow corresponds to the residual distance following the combination of the two matrices (two first PCA in figure-1). Numbers correspond to hedge number.

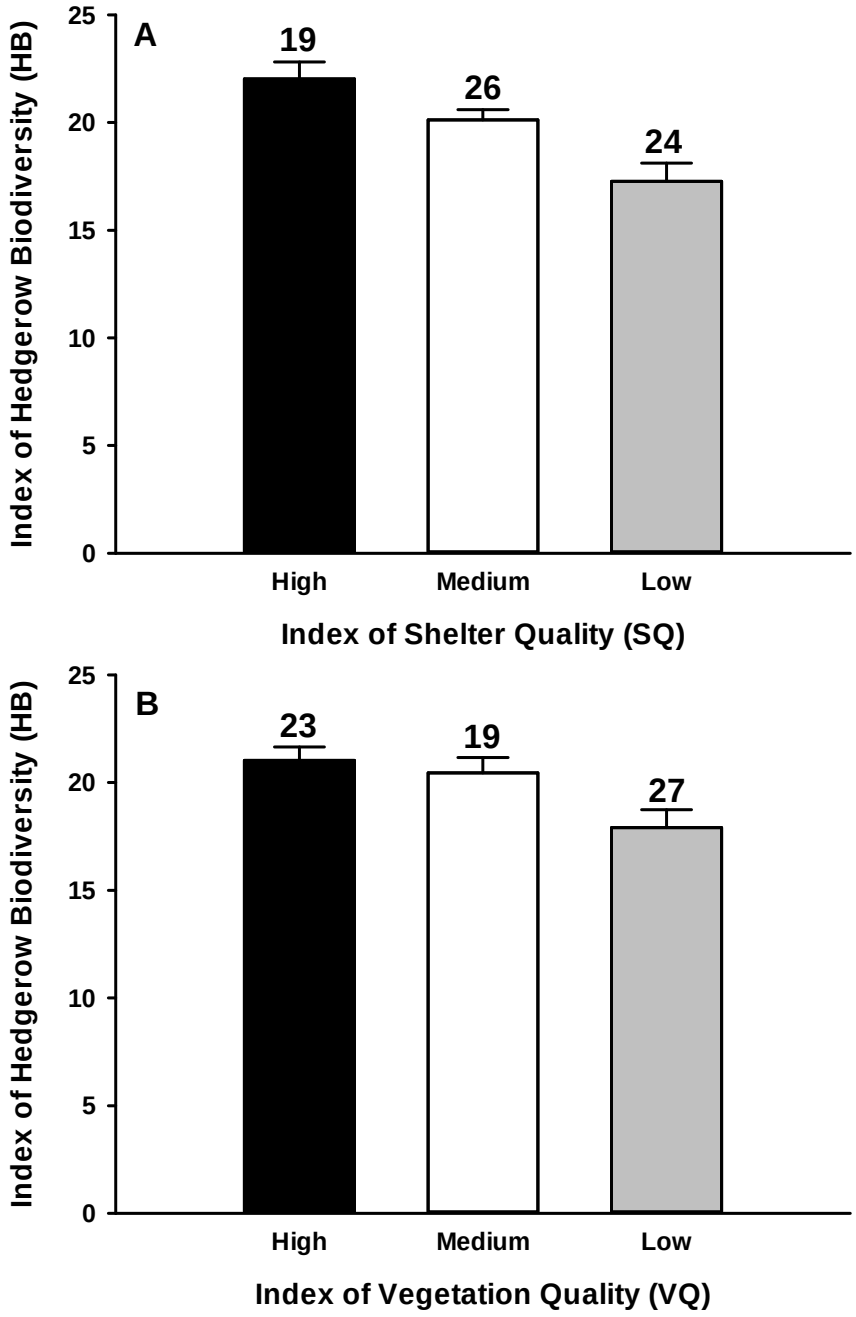


Figure 3. Influence of hedge categories on animal biodiversity (see text for details). Means are provided with SE and sample size. A: shelter quality. B: vegetation quality.

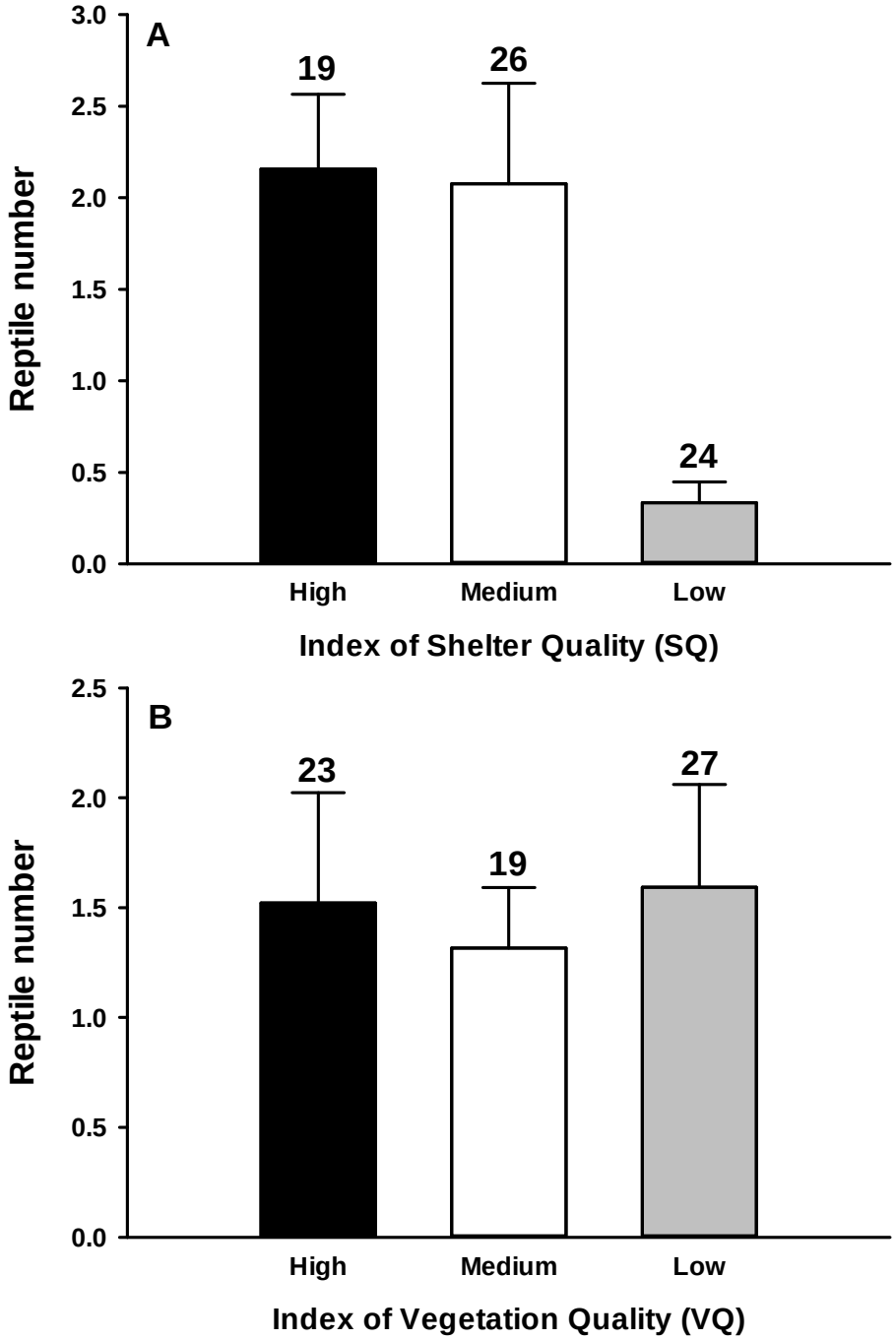


Figure 4. Influence of hedge categories on reptile counts (see text for details). Means are provided with SE and sample size. A: shelter quality. B: vegetation quality.

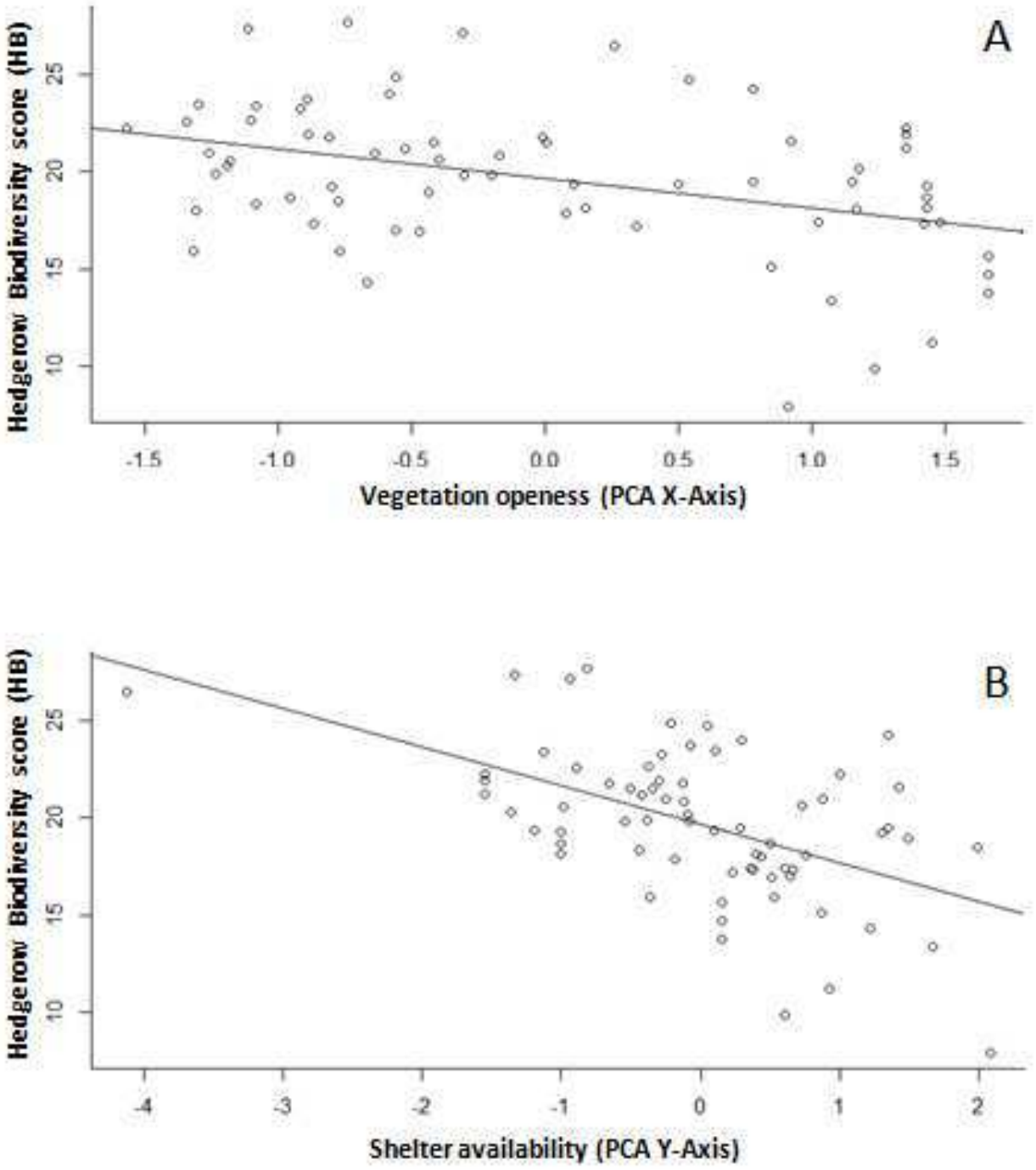


Figure 5. Correlations between the descriptors of the hedgerow generated by PCA (X axes) and the biodiversity index (HB). A: effect of vegetation openness. B: effect of shelter availability

.**ANNEXE 1:** list of variables used to describe the hedgerows

Above vegetation	Surrounding elements	Ground description
Coverage Tree	Bank Permeability	Coverage Bare Soil
Coverage Shrub	Coverage Grass	Coverage Bramble
Height Shrub	Depth Ditch	Coverage Debris
Height Tree	Height Grass	Coverage Dicotiledone
Total Permeablity	Width Ditch	Coverage Ivy
Width Canopy	Width Grass Strip	Coverage Leaf
		Coverage Moss
		Coverage other
		Coverage Poaceae
		Coverage Stone
		Height Bank
		Height Bare Soil
		Height Bramble
		Height Debris
		Height Dicotiledone
		Height Ivy
		Height Leaf
		Height Moss
		Height other
		Height Poaceae
		Height Stone
		Shelter density
		Width Bank

ANNEXE 2: list of main species observed the hedgerows

Species	Code	Species	Code	Species	Code
Adela sp.	Adel	Graphosoma italicum	Grit	Pyrrhocoris apterus	Pyap
Altica sp.	Alti	grasshoppers	Grho	Roe deer	Rode
anthill little black	anlb	Gryllus campestris	Grca	Salticidea	Salt
anthill red	anre	hedgehog	heho	shrew	shre
aphid	aphi	Helix aspersa	Heas	small mammal	smma
Apis mellifera	Apme	Hierophis viridflavus	Hivi	snail	snai
Apodemus sp.	Apod	Hygromiidae	Hygr	Syrphidae	Syrp
Araneidae	Aran	Lacerta bilineata	Labi	Tegenaria sp.	Tege
Araneus diadematus	Ardi	Lycosa sp.	Lyco	Tettigonia viridissima	Tevi
Arion rufus	Arru	Mantis religiosa	Mare	Tettigoniids	Tett
Bacillus rossius	Baro	Martes sp.	Marte	Theba pisana	Thpi
Cepaea	Cepa	mosquito	mosq	Vipera aspis	Vias
Cicadellidae	Cica	Myocastor coypus	Myco	vole	vole
Clausiliidae	Claus	Natrix natrix	Nana	Vulpes vulpes	Vuvu
Coccinella septempunctata	Cosp	Nothing	Noth	woodlouse	wolo
coluber	colu	owl	owl	Xanthochilus saturnius	Xasa
Crane fly	Crfly	Podarcis muralis	Pomu	Yponomeuta sp.	Ypon
Drassodes cupreus	Drcu	Polistes sp	Poli	Zamenis longissimus	Zamelong
Ectobius pallidus	Ecpa	Pomatia elegans	Poel	Zelotes sp.	Zelo

Commentaires sur la méthode et les résultats de l'article 2

Note : Il est important de préciser que dans l'article précédant, les haies expérimentales (cf. partie suivante) sont incorporées dans le jeu de données. Cela ne modifie en rien les résultats statistiques ou les conclusions et il nous a paru pertinent d'augmenter la taille d'échantillon en les prenant en compte.

1. Méthode

Variables prises à chaque relevé

En plus de l'identification et le comptage des individus observés d'autres mesures sont retranscrites à chaque passage sur une haie : la date, la température et la vitesse du vent, le pourcentage de nuage, une description rapide de la météo (venteux, frais, beau, etc.), l'ensoleillement ou non du côté de la haie étudiée (au soleil, à l'ombre, parallèle au soleil) et les observateurs. Les durées totales des observations sont également chronométrées.

Il est aussi important de préciser que sur le grand nombre de variables physiques relevées sur les haies, certaines sont utilisées et d'autres non dans ce travail. C'est par exemple le cas de variables physiques comme l'orientation dans la pente, mode de traitement, propriétaire, assolement côté étudié et opposé, connexion à une forêt, connexion à une ripisylve qui n'ont pas été incorporées dans les analyses.

En effet cela aurait considérablement alourdi le manuscrit. Mais il sera certainement utile de le faire dans le futur.

Estimer la qualité d'un milieu

Comme expliqué précédemment, il est possible d'estimer la biodiversité d'un milieu par plusieurs méthodes.

De part le caractère unique de chaque haie, il est compliqué et fastidieux d'estimer de façon exhaustive la biodiversité des haies. L'un des objectifs de cette thèse est de trouver la méthode la plus pratique et adéquate pour évaluer la biodiversité globale des haies. Plusieurs méthodes déjà existantes mesurent la biodiversité mais nous les estimons relativement peu adaptées à notre problématique en raison de leur coût (en

temps et en argent) ou bien à cause de restrictions d'utilisation (Laliberte and Legendre, 2010; Mouchet et al., 2010; Villeger and Ramos Miranda, 2008). Nous utilisons néanmoins dans un premier temps certaines de ces méthodes pour obtenir des points de comparaison.

L'utilisation de bio-indicateurs (carabes, micromammifères, etc.) étant courante pour qualifier les haies et bandes enherbées, une première étape consiste à utiliser les reptiles. En effet ce sont de bons bio-indicateurs par leurs caractères de prédateurs supérieurs, certains sont peu mobiles et fortement philopatrique (ex : vipère aspic, *Vipera aspis*) et leur longévité peut être relativement élevée (Congdon et al., 1993; Lambert, 1997; Marsili et al., 2009). De plus, ils sont largement étudiés par l'équipe de recherche du laboratoire du CEBC (Bonnet et al., 2012, 2002a ; Lelièvre et al., 2010).

Le nombre de morpho-espèces est utilisé pour comparer les différentes haies. Cette description, certes particulièrement simpliste, a l'avantage d'être facilement compréhensible et donc potentiellement utilisable, y compris lors de la vulgarisation des résultats.

Enfin la biodiversité est mesurée de façon classique avec des indices de diversité de Shannon-Weaver et de Simpson. Ils permettent de prendre en considération l'abondance et l'équitabilité des espèces.

Une partie de cette thèse a consisté à élaborer un indice de biodiversité fonctionnelle simplifié dans le but de comparer les haies (cf. Article 2). L'objectif de cette méthode est de pondérer la « valeur » donnée pour chaque espèce dans le score de la haie qu'elle occupe. Une première étape consiste donc à sélectionner des traits d'histoire de vie (fonctions) à comparer et à prendre en compte en accord avec la problématique de l'étude et la bibliographie. Cet indice permet de donner un score à chaque espèce selon des fonctions choisies de son histoire de vie : son mode métabolique (endotherme = 1, ectotherme=2), son niveau trophique et sa masse. Ainsi chaque espèce obtient un Score (Score $_{Espèce}$). Dans tous les cas, le score obtenu

pour chaque haie est pondéré en fonction du nombre de sessions d'observation effectuées. De ce fait, suivant le nombre et le genre d'espèces, le score de la haie (Score $_{Haie}$) évolue. **Ainsi plus le score de qualité d'une haie est élevé, meilleure est la biodiversité fonctionnelle supposée de la haie.**

2. Résultats

Nous pouvons ici montrer les différentes étapes qui ont amené à la construction de l'Indice de Qualité des Haies.

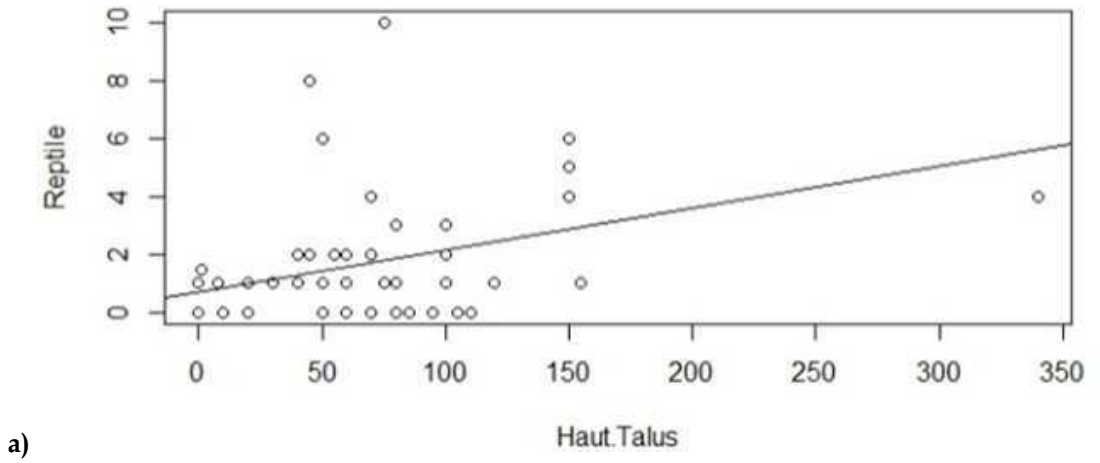
En premier lieu, afin de se faire une idée du statut des haies dans les zones étudiées, nous avons mesuré sur les photos aériennes (GoogleEarth) les « fantômes » des haies visibles dans les cultures. Si la méthode ne permet pas de compter la totalité des haies détruites ou de repérer celles qui ont été arrachées il y a un grand nombre d'année, elle permet néanmoins d'obtenir une bonne estimation. Ainsi, dans notre zone d'étude sur 2.5km² sélectionnés aléatoirement, 74.4% des haies ont été détruites (15 parcelles, 20.112 km de haies arrachées et 6 938 km de haies conservées).

Bio-indicateur reptiles

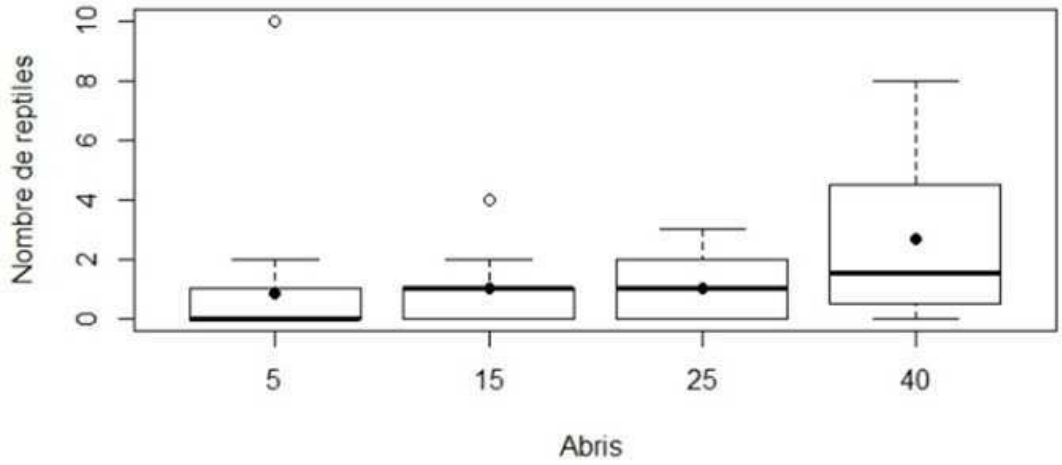
L'utilisation d'un bio-indicateur comme les reptiles a été examinée. Dans un modèle global (LM : adj-R^2=0.17, $F_{11,57}$=2.3 $p<0.05$) regroupant les variables sélectionnées par la méthode de Leroy (2013), seules la largeur de la canopée ($p<0.01$) et la hauteur du talus ($p<0.05$) semblent favoriser la présence de reptiles. L'influence de la canopée pourrait être un artefact dû à un biais d'échantillonnage car les haies ayant une large canopée sont souvent celles présentant aussi une forte épaisseur, une grande ancienneté et elles délimitent souvent des jachères. Une bonne partie de ces haies pourraient donc représenter un habitat privilégié pour les reptiles.

Si l'on regarde les variables une par une, d'autres variables semblent influencer la présence de reptiles.

Conformément aux quelques travaux déjà effectués sur le sujet, les reptiles semblent influencés positivement par la présence de talus notamment sa hauteur (lm: adj-R^2=0.12, $F_{1,67}$=11.14, $p<0.01$, figure 18a) et par la présence d'abris (ANOVA : $F_{1,65}$=3.145, $p<0.01$, figure 18b).



a)



b)

Figure 18 : a) nombre de reptiles en fonction de la hauteur du talus ; b) nombre de reptiles en fonction du nombre d'abris (comme pour le reste des boxplot de la thèse, la médiane est représentée en trait épais, la moyenne en point gras, la distance interquartile fois 1.5 par les moustaches et les valeurs extrêmes par des cercles).

En observant plus particulièrement l'influence de ces variables liées à la structure des haies sur la présence des reptiles, on peut remarquer que la présence de reptiles sur des haies sans talus ou sans abris semble partiellement incohérente. Il s'agit probablement d'individus de passage et qui s'abritent sous une plaque. Il faudrait en fait la présence de talus ou d'abris (les deux étant mieux) pour favoriser les populations de reptiles. Ce type de complications a amené à la création de l'indice de qualité de talus (cf article 2).

L'orientation géographique de la haie ne semble pas avoir d'effet significatif sur la présence de reptiles (ANOVA : $F_{6,\ 62}$=1.43, p=0.21 NS). Cependant, les reptiles sembleraient préférer l'orientation Sud et Sud-Est.

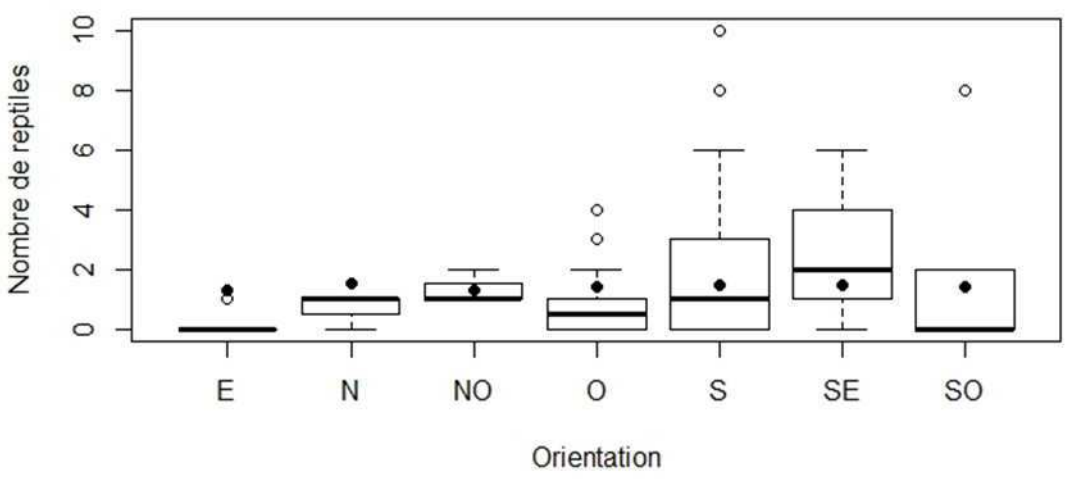


Figure 19 : Nombre de reptiles en fonction de l'orientation des haies

Quelques autres variables semblent aussi influencer la présence de reptiles, mais la plupart n'ont pas d'effet :

Tableau 5 : influences des variables physiques des haies sur le nombre de reptiles

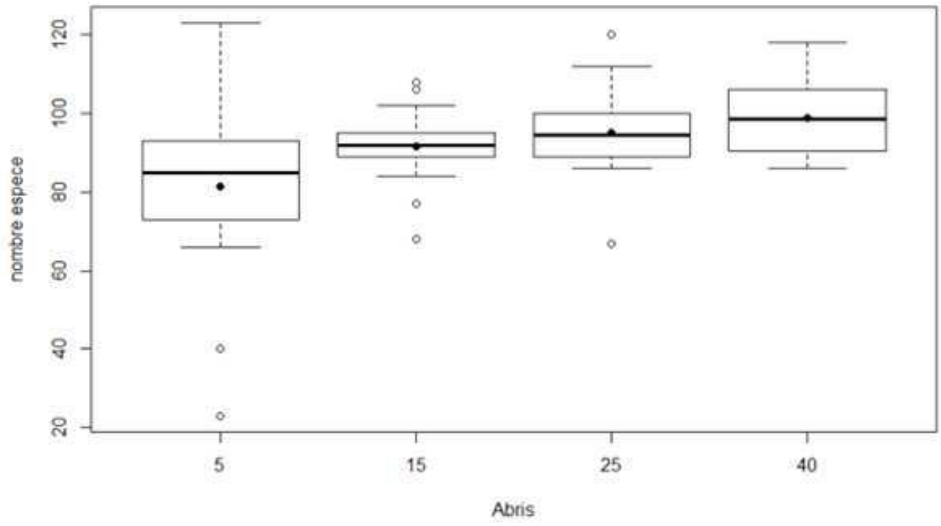
Variable	Test	
Largeur canopée	LM : adj-R^2=0.04, $F_{1,67}$=4.104, p<0.05	*
Largeur zone inculte	LM :adj-R^2=0.02, $F_{1,67}$=2.67, p=0.107	NS
Connexion à la forêt	ANOVA : $F_{1,67}$=7.806, p<0.01	**
Assolement coté champs	ANOVA : $F_{8,60}$=1.292, p=0.265	NS
Orientation	ANOVA : $F_{6,62}$=1.430, p=0.21	NS
Hauteur arbre	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.019, p=0.900	NS
Hauteur arbuste	LM : adj-R^2=0.01, $F_{1,67}$=0.097, p=0.756	NS
Hauteur herbe	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.089, p=0.767	NS
Recouvrement strate arborescente	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.285, p=0.595	NS
Recouvrement strate arbustive	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.056, p=0.770	NS
Recouvrement strate herbacée	LM : adj-R^2=0.01, $F_{1,67}$=0.386, p=0.536	NS
Largeur du talus	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.094, p=0.581	NS
Largeur fossé	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.094, p=0.760	NS
Perméabilité talus	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.275, p=0.601	NS
Perméabilité totale	LM : adj-R^2=-0.01, $F_{1,67}$=0.001, p=0.976	NS

Comparaison par le nombre de morpho-espèces

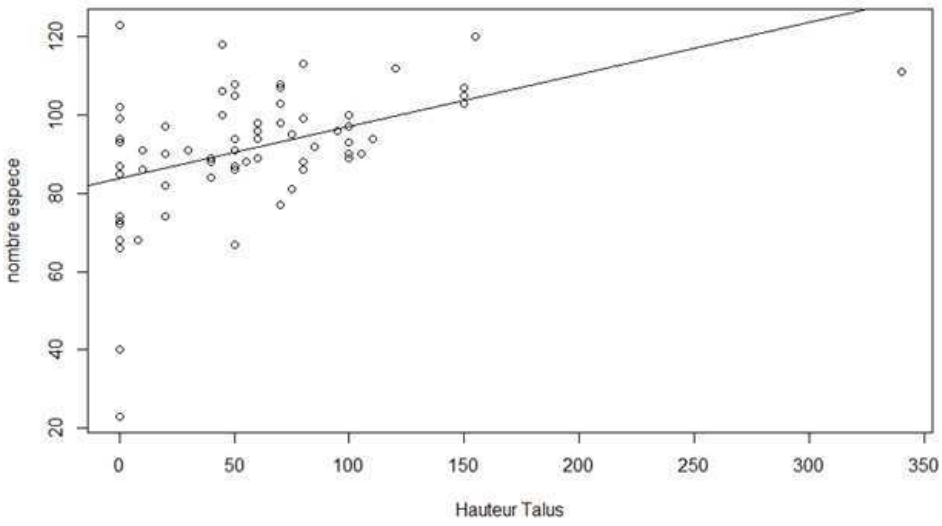
L'utilisation du nombre total de morpho-espèces observées par haies est un indice intuitif. D'après le modèle global (LM : adj-R^2=0.377, $F_{11, 57}$=4.737, p<0.001) les recouvrement par la strate arbustive (p<0.01), la strate herbacée (p<0.01) et la hauteur du talus (p<0.01) semblent augmenter le nombre de morpho-espèces dans les haies.

Lorsque l'on regarde les variables une par une, un plus grand nombre d'entre elles semblent moduler le nombre total de morpho-espèces présentes dans les haies.

Comme pour les reptiles, la hauteur de talus (lm : adj-R^2=0.19, p<0.001, $F_{1, 67}$=17.1) et la quantité d'abris importante (ANOVA : $F_{3, 65}$=5.258, p<0.005) influencent le nombre de morpho-espèces présentes dans les haies.



a)



b)

Figure 20 : nombre de morpho-espèces en fonction de a) densité des abris, b) hauteur du talus

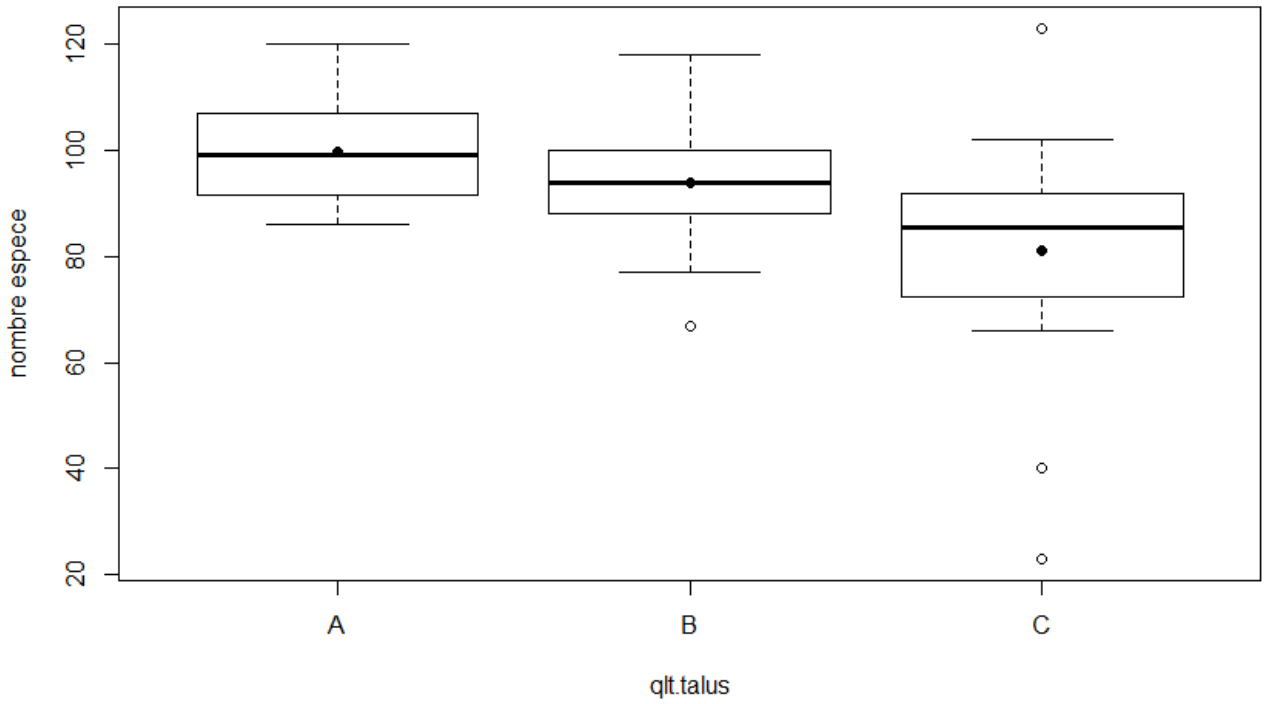


Figure 21 : Nombre de morpho-espèces en fonction de la qualité du talus

Quelques variables liées à la structure (profondeur du fossé et largeur du talus) semblent influencer le nombre de morpho-espèces présentent dans les haies.

Tableau 6 : influence des variables liées à la structure de la haie sur le nombre de morpho-espèces

Variable	Test	
Profondeur fossé	LM : adj-R^2=0.04, $F_{1,67}$=4.086, p<0.05	*
Largeur fossé	LM : adj-R^2=0.03, $F_{1,67}$=2.898, p<0.1	.
Largeur talus	LM : adj-R^2=0.06, $F_{1,67}$=5.815, p<0.05	*

De même en ce qui concerne la partie végétale qui forme la haie.

Tableau 7 : influence des variables liées à la végétation de la haie sur le nombre de morpho-espèces

Variables	Test	
Hauteur arbustes	LM : adj-R^2=0.05, $F_{1,67}$=4.638, p<0.05	*
Recouvrement strate arbustive	LM : adj-R^2=0.09, $F_{1,67}$=7.816, p<0.01	**
Recouvrement strate herbacée	LM : adj-R^2=0.10, $F_{1,67}$=8.422, p<0.01	**
Largeur canopée	LM : adj-R^2=0.08, $F_{1,67}$=7.172, p<0.01	**
Perméabilité totale	LM : adj-R^2=0.05, $F_{1,67}$=4.616, p<0.05	*
Perméabilité du talus	LM : adj-R^2=0.07, $F_{1,67}$=6.442, p<0.05	*
Qualité végétation	ANOVA : $F_{2,66}$=2.937 p=0.06	
Hauteur arbres	LM : adj-R^2=0.008, $F_{1,67}$=1.518, p=0.22	
Recouvrement strate arborescente	LM : adj-R^2=-0.012, $F_{1,67}$=0.194, p=0.66	
Hauteur herbe	LM : adj-R^2=0.015, $F_{1,67}$=2.08, p=0.15	
Largeur zone inculte	LM : adj-R^2=-0.012, $F_{1,67}$=0.194, p=0.66	

Indices de Shannon et Simpson

L'utilisation des indices de diversité plus classiques tels que Shannon et Simpson semble a priori incontournable dans une étude telle que celle-ci. Ainsi, pour toutes les haies, l'indice de Shannon et l'indice de Simpson ont été calculés. Que ce soit par l'indice de Shannon ou de Simpson les haies sont classées de la même manière et ces

deux indices sont corrélés (Pearson t=17.3212, cor=0.904, p<<0.001). L'indice de Shannon seul sera donc exposé.

D'après le modèle global (LM : adj-R^2=0.10, $F_{11, 57}$=1.71, p=0.093 NS) aucune variable physique des haies ne semblent moduler les indices de Shannon calculé pour chaque haie.

Mais à l'inverse, en regardant les variables une par une, un grand nombre d'entre elles influencent l'indice de Shannon. Les variables liées à la végétation semblent avoir un effet important sur les variations d'indice de Shannon.

Tableau 8 : influence des variables liées à la végétation de la haie sur l'indice de Shannon

Variable	Test	
Hauteur arbres	LM : adj-R^2=0.094, $F_{1,67}$=8.075, p<0.01	**
Hauteur arbustes	LM : adj-R^2=0.127, $F_{1,67}$=10.86, p<0.01	**
Hauteur herbes	LM : adj-R^2=-0.013, $F_{1,67}$=0.138, p=0.7	
Recouvrement strate arborescente	LM : adj-R^2=0.07, $F_{1,67}$=6.092, p<0.05	*
Recouvrement strate arbustive	LM : adj-R^2=0.163, $F_{1,67}$=14.3, p<0.001	***
Recouvrement strate herbacée	LM : adj-R^2=-0.015, $F_{1,67}$=0.022, p=0.88	
Largeur Canopée	LM : adj-R^2=0.107, $F_{1,67}$=9.159, p<0.01	**
Largeur Zone Inculte	LM : adj-R^2=0.09, $F_{1,67}$=7.737, p<0.01	**
Perméabilité totale	LM : adj-R^2=0.13, $F_{1,67}$=11.08, p<0.01	**
Perméabilité du talus	LM : adj-R^2=0.13, $F_{1,67}$=11, p<0.01	**
Qualité de la végétation	ANOVA : $F_{2,66}$=5.827, p<0.01	**

Biodiversité fonctionnelle

Toujours dans la problématique de caractériser au mieux les haies, nous étudions maintenant certains traits d'histoire de vie des espèces présentes dans les haies.

Régime trophique

En suivant le même principe que pour les autres indices, il est possible d'étudier l'influence des différentes variables physiques des haies sur la proportion de prédateurs accueillie dans les haies.

Le modèle global sur l'ensemble des variables physiques ne semble pas avoir d'influence significative (adj-R^2=0.077, $F_{11,57}$=1.513, P=0.152).

En travaillant variable par variable, et parmi les variables dépendantes du talus, seule la hauteur du talus influe sur la présence des prédateurs (LM : adj-R^2=0.124, $F_{1,67}$=10.62, p<0.01). Aucune des variables liées à la végétation (hauteur/ recouvrement arbres, arbustes, herbes, largeur Zone inculte, canopée) ne semblent avoir une influence sur la présence de prédateur.

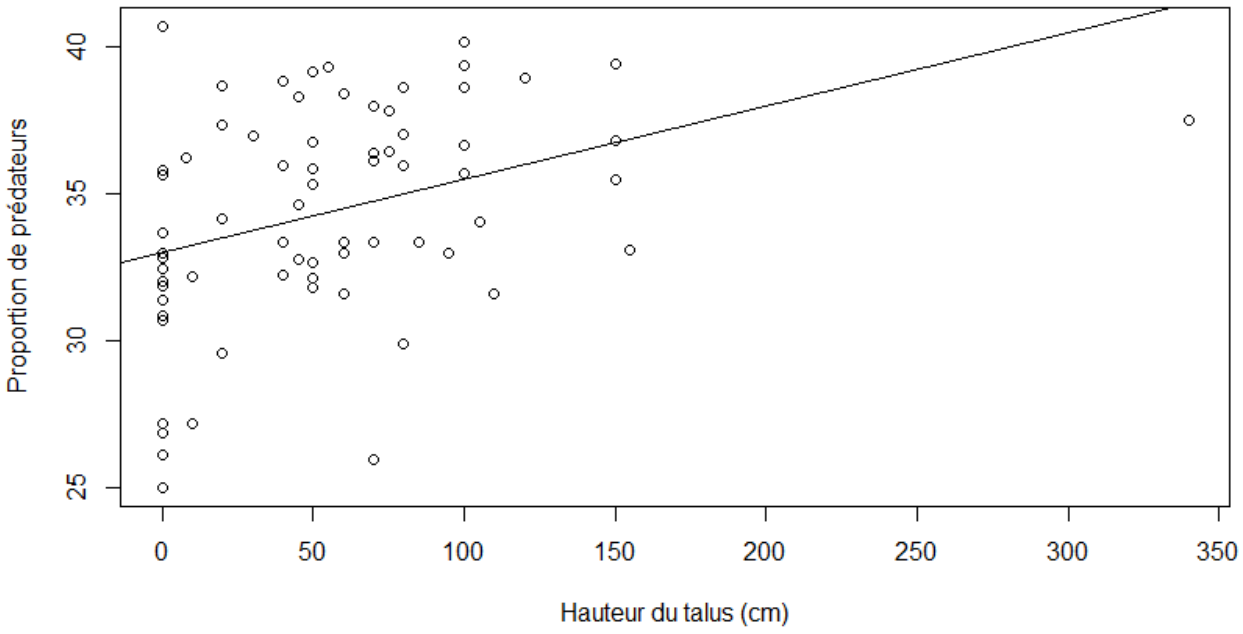


Figure 22 : Proportion de prédateurs en fonction de la hauteur du talus

Biomasse

La masse des espèces est régulièrement utilisée dans les indices de diversité fonctionnelle. Nous allons donc comparer les haies en fonction de la biomasse totale estimée qu'elle accueille.

Le modèle global prenant en compte l'ensemble des variables physiques des haies semble montrer une influence significative (LM : adj-R^2=0.48, $F_{11, 57}$=6.74, p<0.001) sur la biomasse totale dans la haie. La largeur de la zone inculte (p<0.001) et la hauteur des talus (p<0.05) semblent favoriser le maintien d'une grande biomasse dans la haie. En regardant les variables une par une, pour les variables liées à la structure de la haie, seule la hauteur du talus influe positivement sur la biomasse de la haie (LM : adj-r^2=0.20, $F_{1, 67}$=17.91, p<0.001).

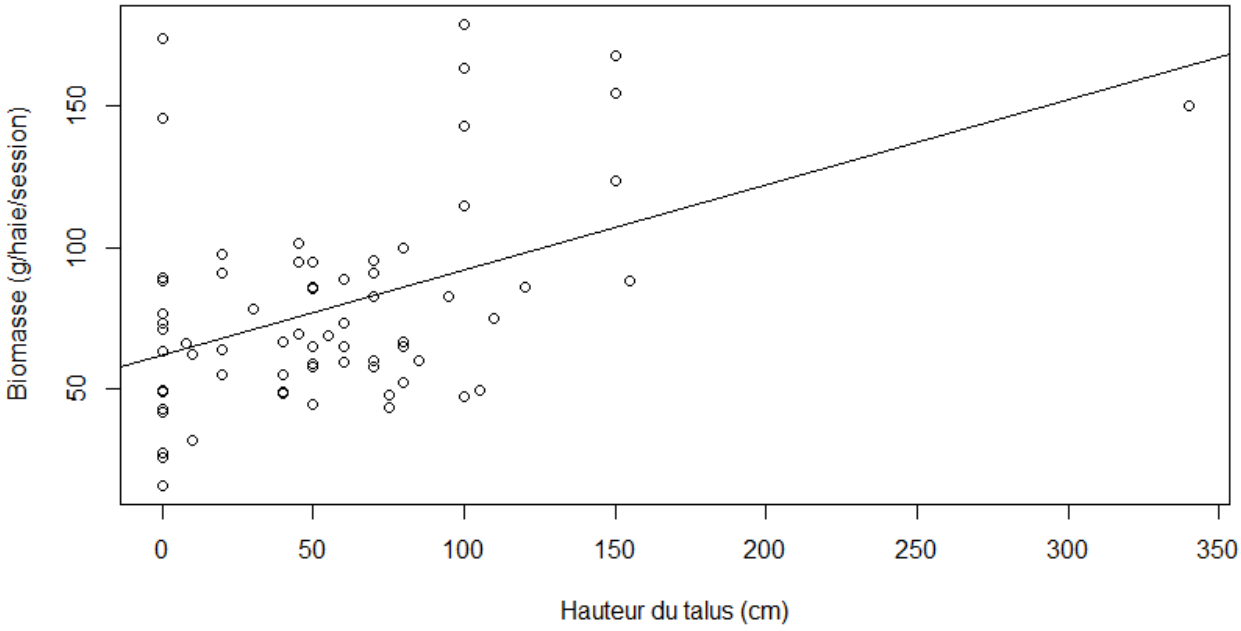


Figure 23 : biomasse observée dans les haies en fonction de la hauteur du talus

Indice de qualité de la haie

Le score individuel est une variable importante. La première étape a été de calculer le score par espèce. Quelques valeurs sont données :

« Araignée rouge » =0.01

Cloporte = 3

Chevreuil = 16.06

Platycnemis pennipes = 16.07

Vipère = 42.1

Busard = 90.7

Renard roux = 108.3

Grâce à l'indice de qualité des haies (somme pondérée des scores individuels), nous pouvons utiliser les méthodes appliquées précédemment en testant tout d'abord un modèle prenant en compte un grand nombre de variables physiques des haies, puis de les prendre une par une. D'après le modèle global (LM : adj-R^2=0.403, $DF_{11, 57}$=5.172, p<0.001) le recouvrement par la strate herbacée (p<0.05), et la hauteur du talus (p<0.01) semblent augmenter le l'indice de qualité des haies. Le recouvrement par la strate herbacée est lié à l'ouverture du milieu et la hauteur du talus à la disponibilité en abris. Ces résultats sont donc convergents avec ceux présenté dans l'article.

3. **Discussion**

Grouper le recouvrement arbustif et la perméabilité totale pour ne conserver qu'un indice de qualité des haies nous semble justifié. La majeure partie des haies étudiées est composée d'arbres de haut jet (arbres hauts). Une grande proportion de la haie est donc occupée par la hauteur des troncs qui laissent de la place aux arbustes. Si cette strate arbustive est maigre la perméabilité globale de la haie est forte. De la même façon, hauteur du talus et abondance de pierres-refuges sont logiquement associées.

Comme prévu, nous ne retrouvons pas la même abondance de reptiles dans toutes les haies. Ces animaux sont en voie de disparition et fortement impactés par les changements de pratiques agricoles. Il ressort que leur présence est favorisée par la présence de talus et d'abris, ce qui est conforme à la littérature. Cependant, il est possible de souligner que si les rôles favorables du talus et du fossé pour les reptiles sont souvent cités, c'est toujours d'une manière déclarative sans données à l'appui (Liagre, 2006). Cette étude étaye donc ces assertions.

Les reptiles d'une manière générale aiment les lisières et les haies qui sont des zones leur permettant de thermoréguler facilement sur une petite distance. Le talus leur permet donc de le faire car il représente généralement une zone peu dense en arbuste, recouverte d'herbes et bien exposée. Les reptiles étant des animaux très craintifs, une forte concentration en abris favorise la probabilité de leur présence tant en leur offrant des protections à eux même ou à leurs proies potentielles. En effet, les

couleuvres, notamment les couleuvres vertes et jaunes, sont relativment mobiles par rapport à d'autres espèces de reptiles et elles sont à même de naviguer d'une haie à une autre (ou même dans les champs). Dans notre étude, il a été observé un grand nombre de reptiles dans certaines haies qui comportent soit un talus soit une très grande abondance d'abris. On peut en conclure que ces conditions ne doivent pas forcément être jumelées, mais que leur association reste préférable.

Même si statistiquement la préférence des reptiles pour des haies ayant une orientation géographique vers le sud n'a pas été mise en évidence, des tendances sont visibles. Une haie orientée plein nord peut sembler mal exposée mais en période de très fortes chaleurs son intérêt augmente car elle fourni l'opportunité de se rafraichir.

L'utilisation de bio-indicateurs reste problématique car tous les animaux vivant des les haies ne vont pas forcément réagir aux perturbations de la même manière que les reptiles. Leurs capacités de locomotion ou de reproduction ne sont pas similaires

Le nombre de morpho-espèces varie grandement d'une haie à l'autre. Le minimum étant observé pour une haie dans le village de Chizé créée en bordure de route avec peu d'essences végétales sur bâche géotextile. La gestion mécanique et chimique très importante semble réduire le nombre d'espèces observées. Le maximum est observé pour une haie du terrain communal qui possède un grand talus avec des pierriers et qui est implantée dans une ancienne jachère. Le nombre d'espèces est favorisé par le recouvrement en strate arbustive, herbacée et la hauteur du talus. Le nombre d'espèces permet certes de comparer facilement les habitats, ici les haies, mais cette comparaison s'avère limitée. En effet, l'abondance des espèces n'est pas prise en compte. L'indice utilisé permet seulement de savoir si telle ou telle haie est plus à même d'accueillir un grand nombre d'espèces ou non. Nous ne pouvons pas savoir si une certaine espèce est majoritaire dans un milieu donné. Dans le futur il faudrait prendre en compte l'abondance des espèces

Les indices classiques de diversité de Shannon et de Simpson permettent de prendre en compte les abondances. Même si l'indice de Shannon est plus sensible aux variations des espèces rares alors que l'indice de Simpson est plus sensible aux

variations des espèces abondantes (Peet, 1974), dans notre étude les indices de Shannon et de Simpson évoluent de la même manière et restent peu informatifs. Il est important de rappeler que plus l'indice de Shannon est élevé plus les espèces dans la communauté étudiée seront équitablement réparties. L'indice de Shannon (idem pour Simpson) est biaisé si certaines espèces ne sont pas échantillonnées (Basharin, 1959). Aucune des variables utilisées dans les analyses globales ne semble moduler l'indice de Shannon, il est difficile d'en tirer de réelles conclusions.

Le souci majeur de l'indice de Shannon, ainsi que de Simpson, est qu'ils ne sont pas destinés à comparer des communautés possédant des espèces très différentes. Ils ne sont pas à même de percevoir, de mesurer et de pondérer l'importance de certaines espèces clés dans l'écosystème (MacArthur, 1955). Par exemple (figure 24), une communauté composée de 4 espèces d'abondances équitables, mais peu diversifiées d'un point de vue fonctionnel (e.g régime alimentaire), pourra avoir un meilleur indice qu'une communauté aussi composée de 4 espèces mais dont les abondances diffèrent en raison de leur écologie et qui incluent pourtant différents niveaux trophiques.

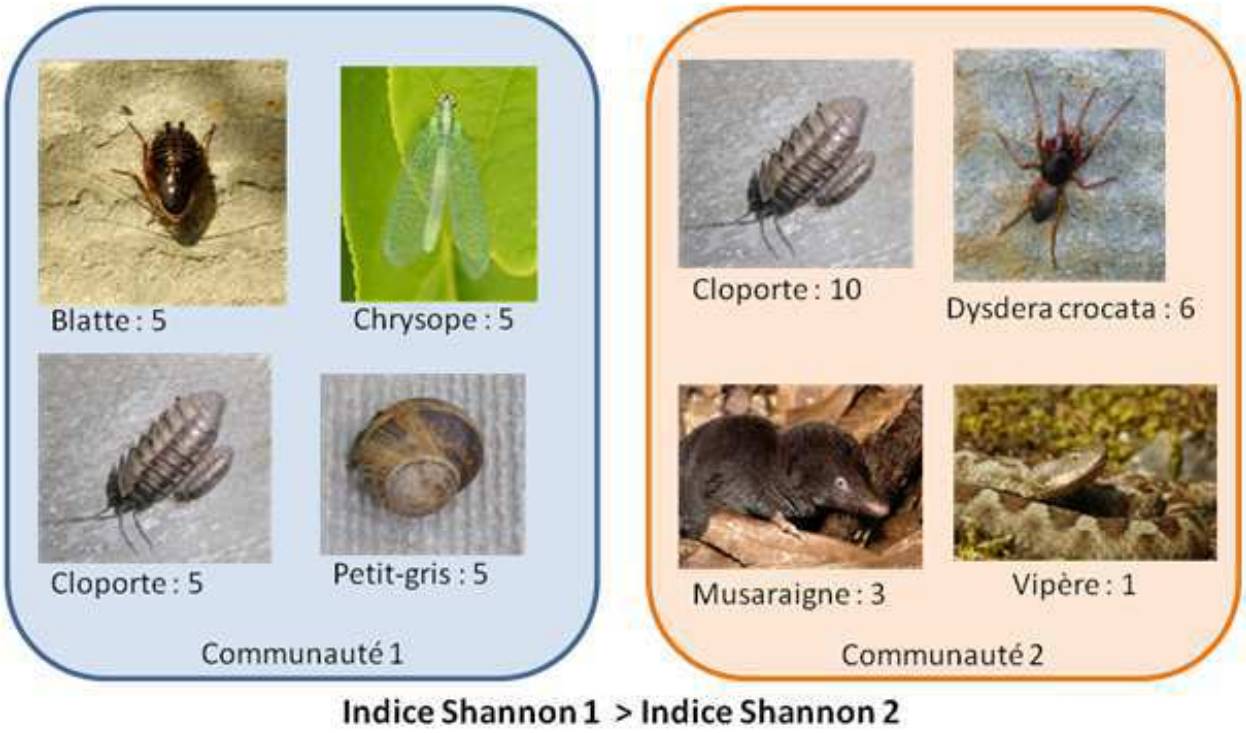


Figure 24 : exemple de calcul d'indice de Shannon dans 2 communautés

Biodiversité fonctionnelle

Finalement, si la biomasse totale est régulièrement utilisée en diversité fonctionnelle, elle l'est majoritairement dans les études sur les productions végétales (Hooper et al., 2005; Schumacher and Roscher, 2009) ou sur les renouvellements de stocks de poissons (Link, 2002). Ces études sont souvent majoritairement effectuées sur un groupe taxonomique restreint. En effet, une biomasse totale élevée sur un grand nombre d'espèces différentes peut être due soit à un très grand nombre de petites espèces soit à un nombre restreint de grandes espèces. Selon la littérature, d'une manière générale un écosystème sera d'autant plus résistant et résiliant aux perturbations, et aura une meilleure production qu'il accueille un cortège d'espèces possédant une diversité de traits fonctionnels variés.

En conclusion, il est admis qu'il n'existe pas d'indicateur universel de biodiversité et qu'il n'est pas possible d'utiliser un groupe d'espèces comme indicateur du niveau de biodiversité de tous les autres groupes (Ctifl, 2012). Certes notre indice de qualité des haies en fait partie, mais en se basant sur la biodiversité totale observée cet indice reste utile. De plus, il est possible de changer les traits fonctionnels choisis et de l'appliquer à d'autres problématiques.

Article 3

Modification expérimentale de la hauteur du talus sur les haies : influence sur la biodiversité animale

Lecq S., Loisel A., and Bonnet X.

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

Correspondence: Stéphane Lecq; Tel +33 549 097 879; Fax +33 549 096 111 ; email lecq@cebc.cnrs.fr

En cours de rédaction

1. Introduction

Conserver et améliorer les éléments semi-permanents dans les agro-écosystèmes est une priorité pour les preneurs de décision (Javelle, 2008). Historiquement, les priorités étaient mises sur la protection d'espaces naturels mis en réserves ou en parcs nationaux (Franklin, 1993). Cependant, dans les agro-écosystèmes une telle méthode n'est pas applicable car ces milieux sont trop fortement anthropisés.

Le paysage agricole a subi de profonds changements depuis plusieurs années en raison de la modernisation des pratiques agricoles (Meeus, 1993). Les éléments semi-pérennes tels que les haies, les bosquets et les prairies ont largement disparus des paysages agricoles modernes (Le Coeur et al., 2002). De plus ces différents éléments constants supportent d'importantes fonctions écologiques : habitats pour les espèces, lieu d'hivernage pour d'autres, zone tampon contre des perturbations, etc. La densité des haies a fortement baissé sur le territoire français depuis les années 1980 (Baudry and Jouin, 2003).

Une des complexités des études *in situ* est l'interaction entre les différentes variables abiotiques. Il est alors difficile d'établir des conclusions solides sur les effets/rôles possibles des différents éléments paysagers. Cette étude se propose donc d'observer en condition semi-contrôlée l'influence de la hauteur du talus sur la biodiversité animale. Trois types de haies ont été plantés sur un terrain expérimental en modulant la hauteur du talus. Des suivis de la biodiversité qui a colonisé ces haies ont été réalisés durant deux ans.

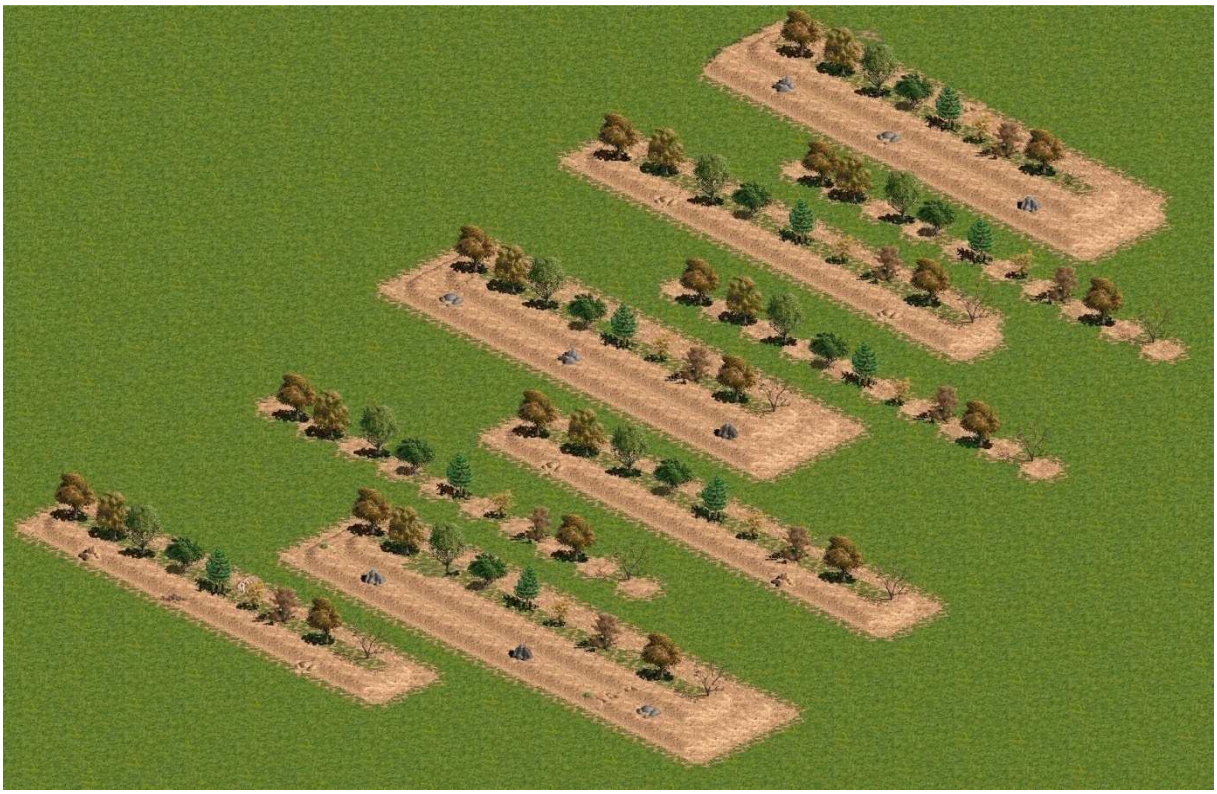


Figure 25 : Représentation schématique des haies expérimentales du terrain communal

2. Matériel & méthodes

Zone d'étude : Terrain communal

Le but des haies expérimentales est d'obtenir une zone semi-contrôlée où l'on peut observer spécifiquement l'effet du talus et donc de la disponibilité en abris ainsi que la colonisation de la faune au cours du temps. Cela permet d'éviter les effets de facteurs non désirés tels que la matrice paysagère (connectivité, parcelle adjacente, etc.), la nature du sol, l'orientation de la haie qui sont connus pour modifier les effets de lisière (Alignier and Deconchat, 2013).

La commune de Chizé a autorisé l'utilisation d'un terrain anciennement utilisé pour le stockage de gravats afin d'y réaliser une zone expérimentale. Le 26 février 2011, 9 haies de 3 types différents et toutes orientées face au sud ont été plantées à l'aide d'un tractopelle en suivant un plan bien précis. Les haies dites "à plat" (H_p) sont constituées d'arbres et d'arbustes plantés directement dans le sol. Afin de faciliter la

plantation, le tracteur fait un sillon en déplaçant le moins de terre possible. Les haies dites "talus moyen" (H_{tm}) sont créées sur un talus d'environ 75cm de haut et de 1m de large. Le talus est façonné au moyen du tractopelle en ramenant de la terre sur la longueur du bras de l'engin. Les plantations sont ensuite effectuées sur la butte de terre. Les haies dites "talus haut" (H_{th}) d'environ 1,20m de haut et d'1.5m de large sont façonnées avec deux fois plus de terre que les H_{tm}. Le tractopelle ramène donc de la terre sur la longueur de son bras à partir des deux cotés de la haie.

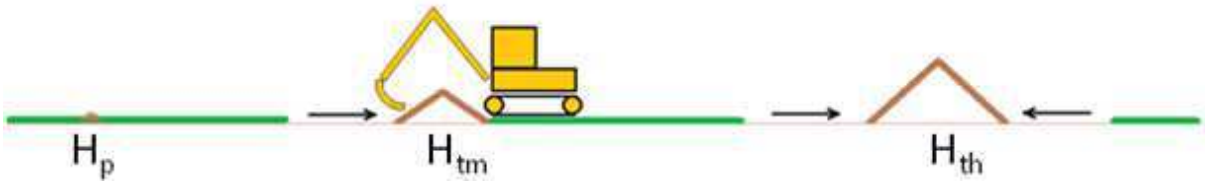


Figure 26 : Schéma de la réalisation des haies du terrain communal.

Des espèces d'arbres et d'arbustes, notamment fruitiers, ont été sélectionnées en privilégiant les essences locales. Les plantations sont effectuées en quinconce en laissant environ 1m entre chaque plant. Pour toutes les haies, un même plan a été suivi afin d'avoir toujours les différentes essences dans le même ordre. Ces suites identiques doivent permettre d'éviter les biais potentiels dus à la compétition ou à l'entraide entre les espèces en alternant régulièrement les arbres et les arbustes.
La différence de quantité d'abris entre H_p et H_{th}, est en partie liée aux pierriers qui sont créés sur les talus : il y a davantage de pierres sur les talus importants.

Les plants sont ensuite paillés pour garder l'humidité et lutter contre la compétition avec les herbacées la première année.

Description des haies et analyses de l'influence de la qualité des haies sur la biodiversité.

Les haies sont caractérisées par leur couvert végétal et les dimensions de leur talus (base) sur lequel elles poussent. Les même variables que dans l'article 3 sont relevées et qualifiées/quantifiées de la même manière. Toutefois, il est inutile de les classer puisque le protocole le détermine.

3. Résultats

Bio-indicateur: reptiles

Le type de haie, donc la hauteur du talus et la quantité de pierres, a un effet significatif sur la présence de reptiles (ANOVA : $F_{2,6}$=42.25, p<0.001).

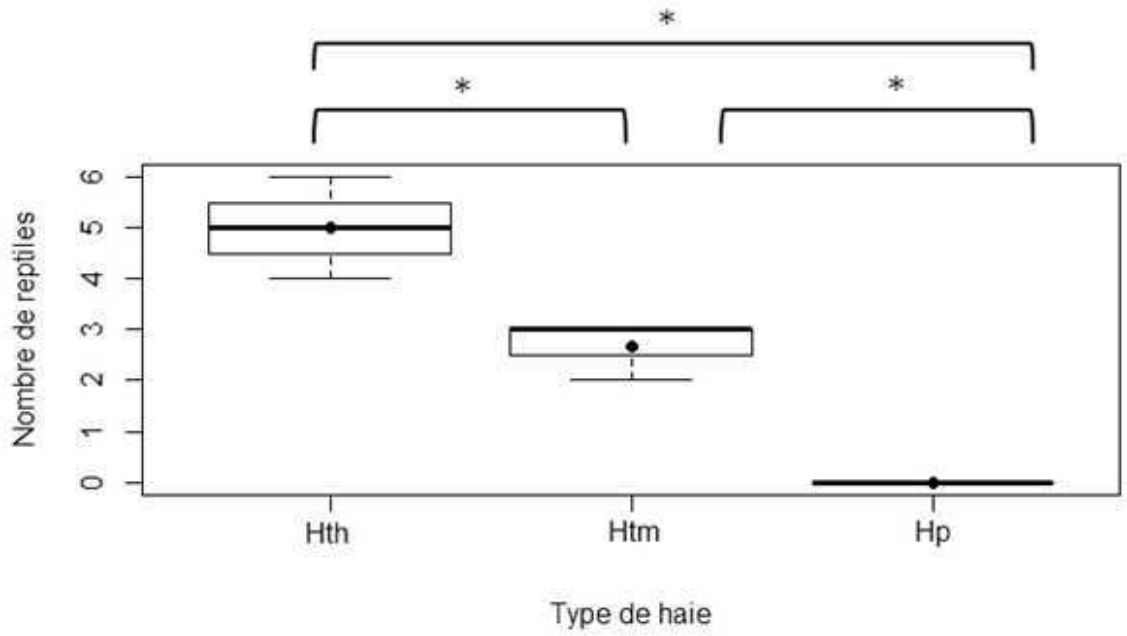


Figure 27 : présence de reptile en fonction du type de haie sur le terrain communal. Les barres horizontales dans les boites représentent les médianes, les points les moyennes et les astérisques une différence significative.

Comparaison par le nombre de morpho espèces

Le type de haie influence aussi le nombre totale d'espèces observées (ANOVA, $F_{2,6}$=6.705, p<0.03).

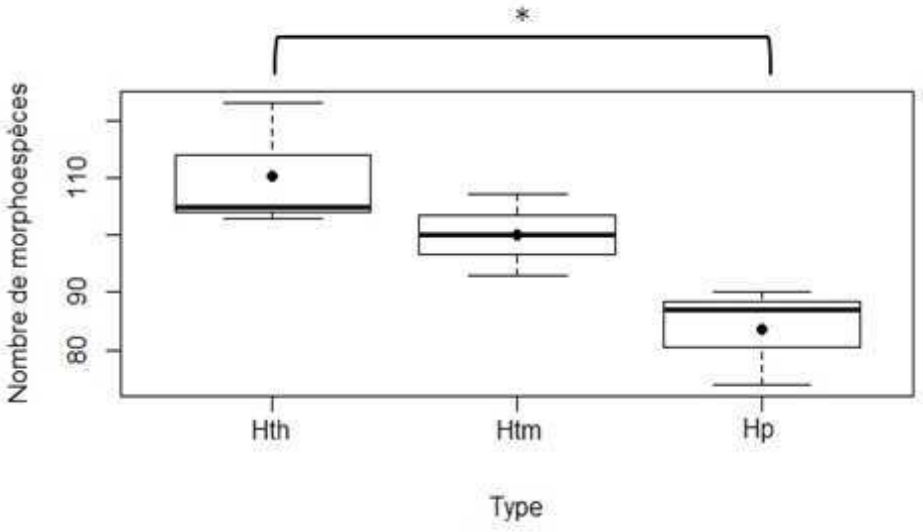


Fig 28 : nombre d'espèces en fonction de la qualité du talus sur le terrain communal. Les barres horizontales dans les boites représentent les médianes, les points les moyennes et les astérisques une différence significative.

Indices de Shannon et Simpson

L'indice de Shannon ne semble pas influencé par le type de haie (ANOVA : $F_{2,6}$=0.19, p=0.832 NS).

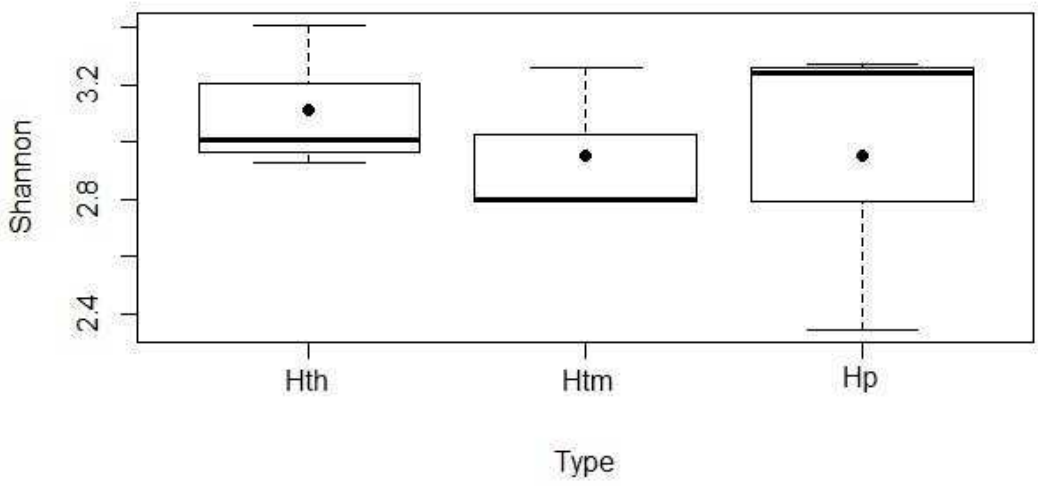


Figure 29 : indice de Shannon en fonction des types de haies du terrain communal.

Biodiversité fonctionnelle

Régime trophique

Le pourcentage d'espèces prédatrices présentes dans les haies est sensible au type de haie (ANOVA : $F_{1,6}$=28.8, p<0.001).

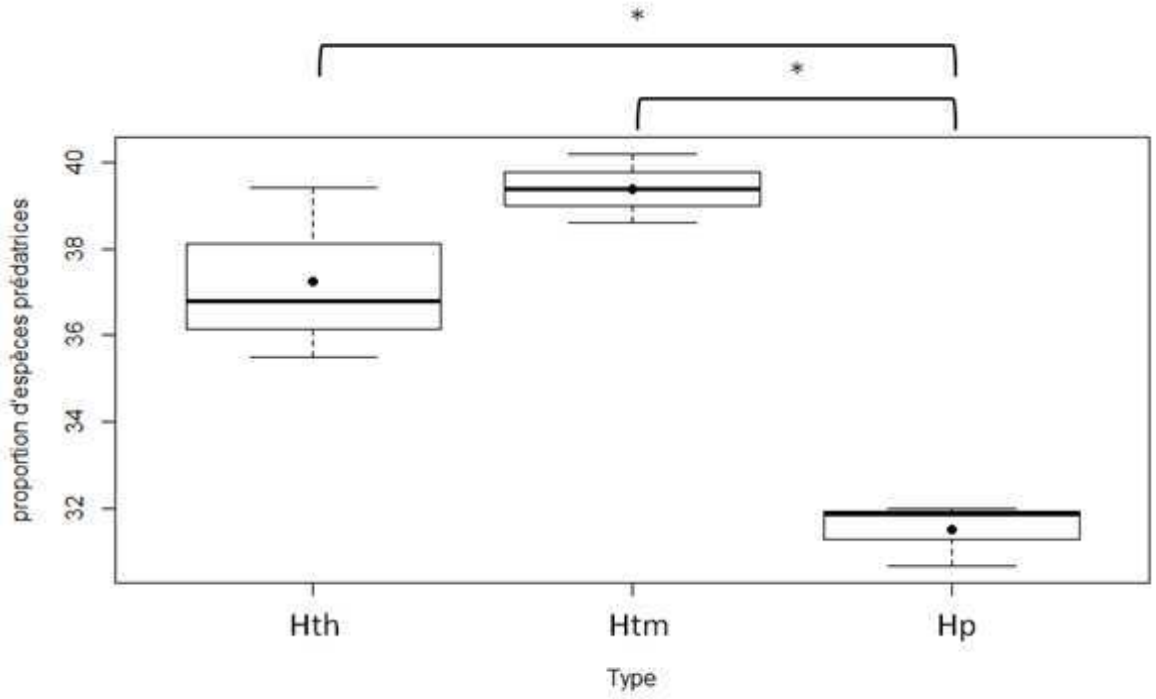


Figure 30 : proportion d'espèces prédatrices en fonction du type de haie du terrain communal

Biomasse

La biomasse totale présente dans les haies ne semble pas influencée par le type de haies (ANOVA : $F_{2,6}$=1.166, p<0.37 NS).

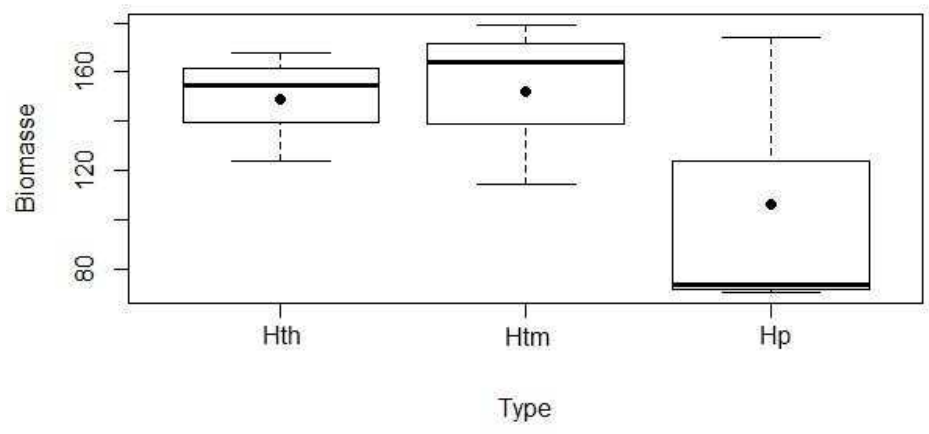


Figure 31 : Biomasse en fonction du type de haie du terrain communal

Indice de qualité des haies

Le score de biodiversité des haies est positivement influencé par le type de haie (ANOVA : $F_{2, 6}$=72.98, p<0.001) ainsi que par l'indice de qualité du talus (ANOVA : $F_{1, 7}$=24.79, p<0.01)

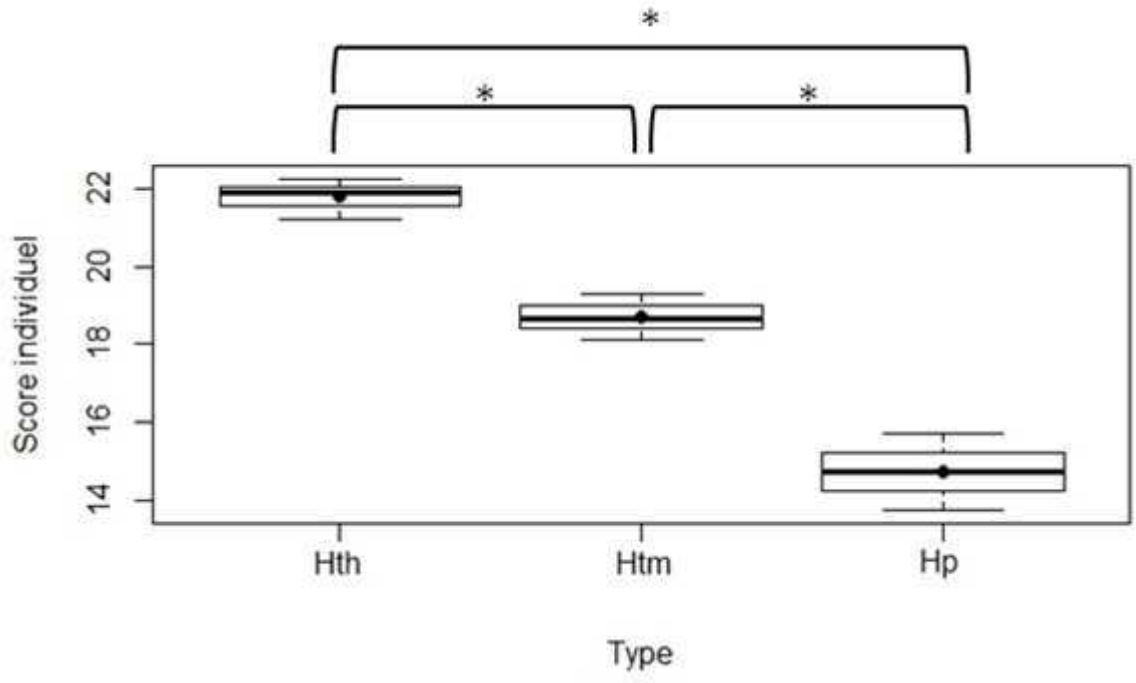


Figure 32 : Indice de qualité des haies en fonction du type de haies du terrain communal

4. Discussion

Cette étude expérimentale apporte des résultats qui sont en accord avec l'étude empirique présentée ci-dessus. Les résultats sont globalement plus nets et moins sujets à caution. Pourtant les tailles d'échantillons sont plus faibles. L'avantage des expérimentations est ainsi mis en évidence, tout au moins pour répondre à certaines questions. Mais il est important de souligner que l'étude empirique est tout aussi importante pour révéler la complexité du terrain et pour permettre d'étendre les conclusions sur une gamme de situations réalistes.

Reptiles bio-indicateurs

Conformément à la littérature (Saint Girons, 1997), les reptiles semblent bien préférer des haies possédant un talus et une forte disponibilité en abris. Animaux ectothermes, la pente du talus leur permet une insolation facilitée. Notamment pour les lézards qui utilisent un ajustement postural (Martín et al., 1995) afin de placer leur dos perpendiculaire aux rayons solaires.

Par ailleurs, les talus étant encore peu tassés, la terre reste meuble et est favorable à la ponte des lézards. Nous avons ainsi pu trouver 2 pontes au pied des talus durant l'étude. Même sans réelle végétation ligneuses digne de ce nom (les plants sont toujours de petite taille), les talus permettent pour les organismes ectothermes de thermoréguler sur une très faible distance en navigant d'un côté à l'autre.

Indices de Shannon et Simpson

Comme pour les haies inscrites dans le paysage agricole, les indices de Shannon et de Simpson sont peu informatifs. Leurs valeurs ne semblent pas être influencées par les variables physiques des haies que nous avons relevés. Comme précédemment expliqué, notre étude se base sur l'observation d'un grand nombre d'espèces très différentes qui n'ont pas toutes le même poids pour un écosystème donné. Or le fonctionnement de ces indices implique que toutes les espèces aient la même importance et qu'elles soient toutes échantillonnées également (Basharin, 1959; MacArthur, 1955). De ce fait ces indices ne sont pas adaptés à notre étude.

Comparaison par le nombre de morpho-espèces

Comme sur l'ensemble des haies, le nombre de morpho-espèces est favorisé par la présence de talus. Ainsi, le talus et la quantité d'abris disponibles est capable d'accélérer la colonisation des haies par la faune locale. Les haies sans talus n'hébergent que des espèces prairiales (*e.*g grillon champêtre) alors que les haies sur talus mais sans encore d'arbuste ou d'arbre parviennent à accueillir des espèces souvent plus inféodés aux milieux forestiers ou de lisières (*e.g* myriapodes, certaines araignées, reptiles, etc.).

Biodiversité fonctionnelle

Le pourcentage d'espèces prédatrices semble, comme pour l'ensemble des haies inscrites dans le paysage agricole, positivement influencé par la qualité du talus. Plusieurs études ont montré qu'un écosystème riche d'un point de vue fonctionnel (*e.*g utilisation de différentes niches écologiques et donc trophiques) est plus à même de résister aux perturbations ; il a une meilleure résilience (Peterson et al., 1998), et aura une meilleure production pour ce qui est des écosystèmes agraires (Petchey and Gaston, 2006, 2002). La complexité de la chaine trophique diminue lorsqu'un écosystème est perturbé (Chapin et al., 2000; Costanza et al., 1998) et l'on sait que les haies sont censées accueillir un grand nombre d'auxiliaires de culture, qui sont majoritairement des espèces prédatrices (Ctifl, 2000).

Contrairement aux haies déjà inscrites dans le paysage agricole, la qualité du talus des haies du terrain agricole ne semblent pas influencer la biomasse totale observée dans les haies. Tout d'abord il est important de signaler que nous n'avons pas fait d'estimation de biomasse totale accueillie dans les haies. Pour cela, il faudrait réaliser des estimations de tailles de population pour chaque espèce. Ce travail serait vraiment très long et contraire à nos objectifs de protocoles rapides et peu contraignants. Par ailleurs, à l'inverse des haies anciennes précédemment étudiées, les haies du terrain communal sont en cours de colonisation et toutes les espèces et individus ne sont peut être pas encore arrivés. La biodiversité en flore des haies augmente avec leur ancienneté (Ctifl, 2000) et certaines espèces, notamment d'arthropodes, sont étroitement liées à la présence de certaines espèces végétales

(Lawton, 1983). Ainsi, il est probable qu'en continuant ce suivi dans le temps, on puisse finalement observer un effet de la qualité du talus sur la biomasse observée dans les haies du terrain communal.

En conclusion, l'indice de biodiversité des haies est aussi applicable sur des haies en cours de colonisation. Ainsi, cet indice semble positivement influencé par la qualité des talus des haies du terrain communal. Cela reste logique car cet indice prend en compte à la fois le régime trophique, la biomasse et le métabolisme des espèces observées. Seulement 2 ans après leur création les haies possédant un talus se différencient très bien des haies dites "à plat". D'une manière générale, la création de haies expérimentales a rempli son rôle. En s'affranchissant d'un grand nombre de variables non désirées, il est possible d'effectuer les mêmes analyses, et d'obtenir des résultats plus contrastés. Ce travail expérimental suggère aussi qu'il est important de créer des talus lors des plantations de nouvelles haies.

Partie 2 :

Influence du traitement forestier sur les populations de serpents



A proximité du Mans, sur le site de l'Arche de la Nature, une étude du choix d'habitat préférentiel chez les ophidiens, notamment les vipères a été menée. Cette forêt prise en étau entre deux agglomérations reçoit chaque année environ 500.000 visiteurs. Qu'ils soient joggeurs, promeneurs, seuls ou en famille, ces visiteurs partagent sans le savoir la forêt avec un grand nombre de serpents, comme la coronelle lisse, la couleuvre à collier, la couleuvre d'Esculape et la vipère aspic qui est l'espèce d'ophidien dominante de ce site. La cohabitation entre l'homme et le serpent n'est pas toujours évidente. Cependant, à l'Arche de la Nature, le public est informé qu'il côtoie des serpents via des panneaux informatifs. De plus, un grand nombre de sorties pédagogiques avec les écoles ont été organisées.

Dans cette étude des réseaux de plaques de capture sont disposés pour pouvoir réaliser un suivi de population par capture-marquage-recpatures (CMR). Un des objectifs est d'observer l'influence du traitement forestier sur la présence de serpents. Via une analyse de présence/absence des serpents sous les plaques, il est possible de connaitre les probabilités de colonisation et d'extinction des sites dans les différentes zones et ainsi déterminer quel habitat est le plus favorable.

Article 4:

Impact du traitement forestier sur les populations d'ophidiens

Bonnet X, Provost G., Lassay JL, Ballouard JM, Barbraud C., Souchet J., Lecq S

En cours de rédaction, provisoirement rédigé en Français (certains auteurs ne lisant pas l'Anglais)

Résumé :

Les milieux de lisières broussailleuses et ouvertes abritent une biodiversité animale importante. Malheureusement, ces habitats considérés comme gênants ou peu agréables sont très largement détruits et ou disparaissent par manque d'entretien (fermeture du milieu). Il est donc nécessaire de mettre en place des actions pour favoriser ces habitats dans les zones fortement anthropisées. Cette étude est précisément basée sur des modifications du milieu visant à promouvoir les lisières broussailleuses et en cascade les populations d'ophidiens dans une zone périurbaine extrêmement fréquentée : l'Arche de la Nature située aux portes de la ville du Mans. Des ouvertures du milieu forestier ont été pratiquées en 2008. Des suivis de populations de vipères (et de 3 autres espèces de serpents) conduits entre 2007 et 2012 ont montré que les milieux nouvellement ouverts sont rapidement colonisés. Le succès de cette expérience est associé à une absence de plainte de la part du public ; au contraire une forte publicité et de nombreuses actions pédagogiques ont été menées. Cette étude démontre que des opérations d'aménagement des milieux ne doivent pas être limitées au cas de quelques espèces charismatiques et/ou dans des zones de réserves.

Introduction

Actuellement, les taux observés ou prédis de disparition des espèces appartenant à tous les groupes taxonomiques connus sont tels, que l'érosion de la biodiversité est considérée comme catastrophique ; elle est assimilée à la sixième extinction de masse (Myers et al. 2000 ; Wake & Vredenburg 2008 ; Barnosky et al. 2011). Les habitats naturels et anthropisés nécessaires au maintien de la biodiversité sont soumis à des pressions extrêmement fortes ; et ces pressions augmentent rapidement depuis le début de l'ère industrielle (Barnosky et al. 2012). Les effets négatifs de la perte et la fragmentation des milieux se combinent aux contaminations de l'environnement, aux prélèvements excessifs, aux changements climatiques et aux désordres causés par les espèces invasives et domestiques (Mooney & Hobbs 2000 ; Thomas et al. 2004 ; Loss et al. 2013). Cette multiplicité des causes complique sérieusement les stratégies de lutte et la mise en place d'opérations de conservation efficaces.

Si actuellement la lutte contre le réchauffement climatique semble être vaine, il existe des possibilités d'agir sur d'autres domaines. L'ensemble de la communauté scientifique s'accorde notamment sur le fait que dans la plupart des cas la préservation des habitats est une cible prioritaire (Beck et al. 2001 ; Fahrig 2003 ; Opdam & Wascher 2004 ; Hoekstra et al. 2005). Cette approche est logique dans la mesure où la survie des populations dépend tout d'abord d'un accès à un domaine vital et à des ressources trophiques tandis que les autres causes (chasse, pollution, espèces invasives…) sont relativement mieux supportées. La création de zones protégées, comme les réserves intégrales par exemple, est une des réponses possibles face au déclin des populations. Malheureusement l'essentiel des surfaces ne sont pas protégées tandis qu'une grande partie de celles qui devraient l'être en théorie ne le sont pas sur le plan pratique (Pressey et al. 2004 ; Fuller et al. 2010). Par ailleurs, il est aussi illusoire de penser pouvoir augmenter de façon significative l'étendue des réserves. En effet, l'urbanisation, les surfaces agricoles et la disparition des milieux naturels sont en croissance accélérée, ce qui s'accompagne du développement des réseaux de transport et d'une augmentation des pressions anthropiques sur les espaces et les populations. C'est pourquoi, l'idée selon laquelle la cohabitation de l'homme avec une grande diversité d'espèces semble intéressante.

En pratique, cela signifie qu'il est indispensable de conduire de front des actions de conservation de terrain et des actions d'éducation à l'environnement (Hungerford & Volk 1990 ; Tilbury 1995 ; Ferraro & Pattanayak 2006). Ce type d'action reste toutefois assez marginal. L'essentiel des opérations concerne des espèces qui sont d'ores et déjà acceptées par le public et dont la portée pour l'environnement au sens large est limitée (Ballouard et al. 2011). Par exemple, la pose de

nichoirs dans les jardins favorise effectivement des passereaux, mais pour un faible nombre d'entres eux (e.g. quelques mésanges) sans progrès substantiel au-delà ; c'est à dire sans influence pratique pour changer l'attitude du public vis-à-vis de la biodiversité au sens large. La notion d'espèce parapluie souvent invoquée pour protéger l'ensemble des espèces ne s'applique de façon évidente pas dans ce cas de figure et reste discutable d'une façon générale (Andelman & Fagan 2000 ; Possingham et al. 2002 ; Veríssimo et al. 2013). Il semble intéressant de promouvoir des actions qui favorisent un spectre très large d'espèces, c'est-à-dire qu'il est important de prendre en compte les espèces communes négligées, voire mal aimés, et de concevoir des protocoles d'aménagement des milieux anthropisés qui les favorisent (Clark & May 2002 ; Seddon et al. 2005). Des opérations de gestion du milieu on été conduites avec succès en Australie pour favoriser des espèces qui justement génèrent habituellement de forts sentiments d'aversion. Ainsi, l'ouverture de zones forestières fermées entraine une augmentation des populations de reptiles, y compris d'ophidiens (Croak et al. 2008 ; Pike et al. 2011a, b). Toutefois, ces expérimentations ont toujours été conduites dans des secteurs éloignés des zones urbaines (ce qui est relativement facile à mettre en place en Australie). C'est pourquoi il est important d'essayer de les transposer dans un contexte a priori beaucoup plus difficile mais avec un potentiel très important pour la biodiversité commune. C'est-à-dire dans les zones fortement peuplées et/ou fréquentées.

Cette étude présente justement un exemple de gestion de l'habitat périurbain destiné à favoriser les populations d'ophidiens. Plus précisément, des partie forestière relativement fermées ont été ouvertes ce qui stimule la pousse de broussailles qui à leur tour hébergent différente espèces de reptiles. Or la tendance générale, aussi bien dans les paysages agricoles que sur les espaces aménagés, les jardins publics ou privés, les espaces récréatifs de tout ordre, de détruire les milieux broussailleux, de remplacer les haies de ronces par des alignements de thuyas etc. La notion d'entretien de l'environnement, dans l'acception générale, passe par la création de pelouse et la disparition des zones de fourrés serrés et épineux. Quand aux sentiments qu'inspirent les serpents aux adultes, il est difficile de trouver un groupe taxonomique davantage détesté. Par exemple, depuis 2007 la loi française autorise à nouveau la destruction des vipères qui sont pourtant officiellement « protégées ». Cette anomalie (unique en Europe et éminemment rétrograde) témoigne des problèmes de perception qui touchent aussi les personnes en charge de l'organisation et de la réglementation de la protection de la faune sauvage. L'expérience liée à cette étude a été entreprise dans une forêt aménagée accolée à la ville du Mans et extrêmement fréquentées. C'est donc un double pari qui a été tenté : favoriser les milieux de lisières broussailleux et

les populations de serpents. C'est-à-dire qu'une démarche résolument à contre courant a été adoptée. Cette étude se focalise sur la dynamique d'occupation des milieux expérimentaux par les ophidiens. Les aspects pédagogiques et d'éducation à l'environnement ont en partie été abordés auparavant (Ballouard et al. 2012).

Matériel et méthodes

Sites d'étude

La zone de forêt périurbaine aménagée fait partie d'un projet conduit par la communauté de communes du Mans Métropole : l'Arche de la Nature (47°59'25''N – 0°14'47''E) dont la surface foncière totale approche les 480 hectares (une partie de la forêt étant confiée à l'exploitation via une convention avec l'ONF). Des parcours récréatifs ont été mis en place dans différentes parcelles de forêt ; sur des prairies ont été plantés des vergers, potagers et restaurés ou construits des bâtiments pédagogiques. Le nombre de visiteurs est estimé à 500.000 par an, ce qui est considérable. Il s'agit principalement de promeneurs qui viennent en famille ou pour faire du sport.

Modifications du milieu

L'essentiel des milieux est représenté par de la forêt artificielle et gérée de façon classique pour le bois. La hauteur des arbres dans les zones boisées est d'environ 15 à 25m. Les principales essences forestières sont le châtaignier, le chêne pédonculé, le pin maritime, le pin sylvestre, et différentes espèces clairsemées (saules Marsault, robiniers faux acacia, bouleaux, cèdres de l'Atlas …). Depuis 2006, une partie des lisières a été rabattue par tronçonnage des arbres. Sur ces lisières, à condition de ne pas réaliser de débroussaillage mécanique (e.g. gyro-broyage) comme cela est généralement fait, la croissance des ronces a été très rapide. Par ailleurs, dans certains secteurs de prairie, des surfaces ont été gérées afin de favoriser la croissance de très grands ronciers (>1000m²) recoupés par des layons. La hauteur des ronciers est maintenue inférieure à 2m. Ces zones ouvertes sont considérées comme favorables pour les reptiles (Edgar et al. 2010). Ces zones de broussailles essentiellement constituées de ronces (90%) contiennent aussi des églantiers, des ajoncs d'Europe, des genets à balais, de l'aubépine et des pruneliers.

Depuis l'hiver 2008, un plan expérimental de gestion de ces milieux a été mis en place (Figure 1).

Une partie des lisières broussailleuse est entretenue : zone témoin favorable (TF)

Une partie des lisières broussailleuse n'est plus entretenue : zone témoin favorable qui évolue vers une zone défavorable (en fermeture) (FD)

Une partie des zones fermées (forêt dense) est laissée en l'état : zone témoin défavorable (TD)

Une partie des zones fermées (forêt dense) est abattue pour créer des zones ouvertes broussailleuses : zone défavorable rendue favorable (ouverture du milieu) (DF). Toutefois, tous les arbres n'ont pas été abattus (à cause de contraintes de gestion paysagère).

Ce type de traitement est réalisé sur des zones adjacentes dans quatre secteurs distincts. Au total, il existe donc quatre réplicas et 16 zones expérimentales. Le linéaire représenté par les zones expérimentales est d'environ 3.6km. Les zones expérimentales sont la plupart du temps situées le long des chemins fréquentés par le public. Les travaux forestiers de gestion des lisières sont réalisés en hiver.

Suivis des populations d'ophidiens

En 2007, des plaques ondulées de fibrociment ont été disposées régulièrement sur les zones d'étude. Elles sont périodiquement visitées durant la période active (avril à septembre). Les serpents qui se réfugient sous les plaques sont capturés, mesurés (taille, masse corporelle…), marqués à l'aide d'un « tatouage » permanent et relâchés en suivant les protocoles classiques de suivi par CMR (capture marquage recaptures) (Bonnet et al. 2002 ; Winne et al. 2006).

Cent vingt six plaques ont été placées et réparties entre les quatre traitements expérimentaux comme suit : 42 TF, 30 DF, 37 FD et 17 TD.

En septembre 2011, les principaux éléments de la végétation sur une surface de 4m² (2mx2m) sur laquelle est située chaque plaque ont été décrits : la surface relative occupée par les ronciers, la hauteur moyenne des ronciers, idem pour la strate arbustive, arborée et herbacée. La distribution des variables n'étant pas normale, les comparaisons entre les quatre zones (variable indépendante) ont été réalisées avec des Anovas de Kruskal-Wallis (Statistica 10.0).

Dynamique d'occupation des zones par les serpents

L'objectif principal est d'examiner l'influence du traitement des lisières forestières sur les peuplements d'ophidiens. Il s'agit donc clairement d'une problématique de sites. Le réseau de plaques de fibrociment offre un cadre très favorable pour utiliser les analyses d'occupation de site (*site occupancy analyses*). Il s'agit de méthodes dérivées de celles associées aux analyses démographiques basées sur les matrices de capture/recaptures individuelles. Par soucis de concision, ces analyses sont restreintes au cas de la vipère aspic, espèce largement dominante sur le site de l'Arche de la Nature.

Un nombre N de sites est suivi au cours du temps. Dans le cas présent, il s'agit de quatre types de sites (quatre réplicas à chaque fois) pourvus des 126 plaques, qui constituent donc quatre groupes différents. Les données brutes sont représentées par la présence ou l'absence des espèces (individus) sous les plaques.

Comme le degré d'occupation des sites change au cours du temps parce que les conditions météorologiques, l'état des populations, et de nombreux autres facteurs sont susceptibles d'intervenir, il est nécessaire d'obtenir des probabilités de présence plutôt que d'estimer des proportions de sites occupés directement à partir des données brutes. En effet, si elles ne sont pas prisent en compte dans les analyses, les variations de détectabilité (probabilité de détection p) risquent de biaiser fortement les estimations d'occupation des sites (ψ) qui résultent des taux de colonisation (γ) et d'extinction (ε) locales. Toutefois, il est raisonnable de penser que sur des intervalles de temps relativement courts (2007-2012 dans cette étude), les grands traits phénologiques sont relativement stables. C'est-à-dire que les périodes d'hibernation, d'accouplement ou de ponte par exemple se produisent à peu près aux mêmes périodes. Autrement dit les processus majeurs qui influencent les comportements et la détectabilité des individus se répètent au cours des ans. A condition de répéter des sessions de suivi au cours d'une année, il est possible d'estimer les paramètres clés de l'année en question avec une assez bonne précision. Le principe d'analyse utilisé dans cette étude (MacKenzie et al. 2002, 2003) se rapproche des robust designs proposés par Pollock et collaborateurs pour des suivis d'individus marqués (Pollock 1982 ; Pollock et al. 1990). Si au cours d'une année, des sessions répétées permettent de caractériser les variations saisonnières de chaque site afin de mieux préciser les paramètres démographiques visés, cette précision permet aussi de mieux interpréter les variations interannuelles (e.g. changement de taux d'occupation des sites entre les années). Or, le traitement forestier a été effectué au cours de l'hiver 2008, c'est-à-dire durant l'hibernation des reptiles, une transition majeure est ainsi espérée à partir du printemps 2009.

Les détails des procédures, notamment dans l'application des critères de sélection des modèles sont présentées dans différents articles majeurs (MacKenzie et al. 2002, 2003). Les modèles actuels permettent de prendre en compte les aléas dans les suivis de terrain (e.g. personnel non disponible) et d'inclure des co-variables (e.g. données climatiques). La comparaison et le choix des modèles est basée sur des critères de vraisemblance (likelihood ratio tests; Akaike's Information Criterion, AIC).

En pratique, les différentes zones ont régulièrement été visitées durant la saison active (avril-septembre) entre 2007 et 2012. Par simplicité, nous avons découpé chaque année en 6 périodes correspondant chacune à un mois (36 sessions au total). Ce type de découpage correspond à celui qui est nécessaire pour conduire des analyses d'occupation de sites dérivées des robust designs. Afin de simplifier les procédures de paramétrage des modèles, les analyses ne tiennent compte que de la présence

et de l'absence d'individu sous les plaques. Le nombre exact d'individus observés à moment donné (0 à 10) n'est pas intégré. Les analyses ont été réalisées à l'aide du programme MARK (White and Burnham 1999).

Résultats

Lisières expérimentales

L'état de la végétation dans les quatre zones expérimentales trois ans après le traitement est présenté dans le tableau 1. Entretenues régulièrement, les zones témoins favorables (TF) n'ont pas connu de changement majeur (i.e. maintien des bordures de ronces à moins de 2m de haut) et restent principalement couvertes de ronciers et d'herbe. En revanche, les zones témoins favorables laissées en évolution libre (FD) se recouvrent progressivement de saules, de bouleaux, de châtaigniers et de quelques chênes dont la croissance atteint parfois deux mètres/an ; les ronciers et zones herbeuses régressent. Toutefois, cette fermeture du milieu n'est pas homogène. Elle dépend de la présence de jeunes arbres dans les ronciers, maintenus à une petite taille par l'entretien et qui au moment du changement de régime de traitement expérimental (hiver 2008) ont pu grandir. En fin 2011, la fermeture des lisières concerne environ 40% du linéaire de la zone laissée en évolution libre (arbustes + arbres, Tableau 1). Les zones témoins fermées de forêt dense (TD) ne montrent pas d'évolution nette : environ 70% de la surface examinée est située à l'ombre sous la canopée, ronciers et strate herbacées sont relativement peu représentés. Le changement le plus net a été produit par l'abattage des arbres dans les zones fermées (DF). Avant travaux, cette zone était similaire à la zone TD, trois ans plus tard elle est dans une situation intermédiaire entre les zones TF et FD, mais relativement plus proche de TF que de FD. L'ouverture du milieu a été immédiate ainsi que la pousse des broussailles sur les espaces libérés. Les ronces ont été capables de croitre très rapidement dès le printemps 2009. Fin 2011, les lisières ouvertes des zones DF ressemblent fortement aux zones témoins favorables (TF) : en prenant en compte les arbustes et les arbres, cette zone est mieux pourvue en ronciers et moins ombragées (arbustes + arbres) que la zone laissée en évolution libre (FD)(Tableau 1).

Nombres d'espèces et d'individus de serpents capturés

Quatre espèces de serpents ont pu être recensées. La plus abondante est la vipère aspic (*Vipera aspis*) : 531 individus ont été capturés et marqués dont 103 en 2006 avant que les plaques ne soient mises en place. Ces derniers ont systématiquement été capturés le long de lisières broussailleuses. Le nombre de recaptures est de 271. La couleuvre à collier (*Natrix natrix*) est une espèce relativement bien représentée puisque 116 individus ont été

marqués (13 en 2006 avant la pose des plaques). Le nombre de recaptures est 58. Une troisième espèce, la coronelle lisse (*Coronella austriaca*) est aussi assez abondante ; 111 individus ont été marqués et le nombre de recaptures est de 60. La quatrième espèce, la couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*) a été rarement observée : 16 individus ont été marqués et 15 recaptures ont été collectées. Au total, 774 serpents ont été marqués et 404 recaptures ont été obtenues, le nombre total d'observation est donc de 1178 (68% de vipères). Les résultats présentés ci-dessous sont limités au cas de la vipère aspic. Toutefois, les analyses préliminaires indiquent que l'ensemble des espèces réagit de la même façon aux différents traitements du milieu.

Dynamique d'occupation des plaques en fonction des traitements

De simples comptages des vipères observées sous les plaques au cours du temps suggèrent que le traitement expérimental des lisières forestières a un impact sur la présence des serpents (Figure 2). Il existe de fortes variations interannuelles dans le nombre total de vipères observées. Par exemple, 2007 et 2012 sont les moins bonnes années. C'est pourquoi il est important de regarder les tendances au cours du temps. Très peu d'individus sont observés dans la zone témoin défavorable (TD), ou dans la zone défavorable en 2007 et 2008 (DF). Dans la zone témoin favorable (TF), le nombre de vipères observées reste élevé au cours du temps. Dans la zone qui se ferme (FD) les observations diminuent régulièrement à parti de 2009 alors qu'elles augmentent dans la zone devenue favorable (DF).

Les analyses d'occupation de site (présence/absence) permettent de s'affranchir de différents problèmes d'hétérogénéité : dans le nombre de plaques par site, variations interannuelles et saisonnières. Les faibles effectifs de 2007 (notamment puisque les cas où plusieurs individus sont observés sous une plaque comptent pour une seule observation positive) n'ont pas été pris en compte. La sélection de modèles suggère que la détectabilité des vipères varie au cours du temps avec de faibles taux en début et fin de saison et des taux relativement élevés en fin de printemps et début d'été (Figure 3). Toutefois, les probabilités de détection ne varient pas entre les quatre sites (Tableau 1).

La sélection de modèles suggère des différences dans les taux d'extinction et de colonisation entre les quatre types de traitements (i.e. groupes). Dans le premier modèle retenu, les taux d'extinction sont différents entre les quatre groupes tandis que les taux de colonisation ne sont pas différents entre les deux groupes expérimentaux (DF vs FD) mais différents pour les autres comparions entre groupes. Un second modèle suggère des taux d'extinction non différents entre les groupes avec les autres paramètres inchangés par rapport au premier modèle. Bien que ce

second modèle ne soit que 1.8 fois moins vraisemblable que le premier, les estimateurs groupe-spécifiques des taux d'extinction du premier modèle suggèrent un taux d'extinction nettement supérieur dans le groupe TD que dans les autres groupes. Néanmoins, la précision de cet estimateur de probabilité d'extinction dans le groupe TD est très faible (du à une faible taille d'échantillon). Il s'agit donc très probablement d'une non significativité statistique plutôt que biologique. L'ensemble des modèles faisant varier les paramètres testés au cours du temps (*T) sont associés à des écarts d'AICc importants (>>2) et ne sont donc pas considérés comme les plus pertinents. Il est alors possible de retenir le modèle dans lequel les probabilités d'extinction ε et de colonisation γ sont influencées par le groupe et donc le traitement forestier (Figure 4). Les probabilités d'extinction et colonisation sont respectivement les plus faibles dans le groupe TF, DF, FD et TD. Les différences entre les groupes pour ces paramètres n'étant pas dépendantes de l'année, il est possible de représenter les effets conjugués de ε et de γ sur ψ sur la durée de l'étude en utilisant la formule ci-dessous proposée par MacKenzie et al. (2003) (Figure 5).

$$\psi t = \psi_{t-1}(1-\varepsilon_{t-1}) + (1-\psi_{t-1})\,\gamma_{t-1}$$

Le résultat montre que le milieu rendu favorable voit son taux d'occupation augmenter au cours du temps, celui du milieu défavorable reste toujours très bas, ceux des milieux favorable témoin ou en cours de fermeture restent relativement élevés sans forte variation au cours des années (Figure 5).

Discussion

Le principal résultat de cette étude est que l'ouverture du milieu est un critère important pour les populations d'ophidiens en zone tempérée. En effet, la presque totalité des observations des individus de quatre espèces ont été faites dans les zones ouvertes et broussailleuses des lisières forestières. Par ailleurs, chez la vipère aspic l'ouverture expérimentale de zones de futaies particulièrement ombragées a entrainé une colonisation rapide de l'habitat. Les données empiriques et expérimentales sont donc convergentes. Ces résultats sont conformes à ce qui est connu de la biologie et de l'écologie des ophidiens. Sous les climats tempérés, durant la période d'activité, ces organismes ont régulièrement besoin d'augmenter leur température corporelle, ce qui est réalisé de façon comportementale. Le principal moyen est l'exposition au soleil, de nombreux reptiles sont thermophiles, recherchent les zones bien éclairées et évitent les secteurs froids et ombragées (e.g. futaies). Toutefois, le comportement de thermorégulation active ou héliotheria (i.e. réchauffement du corps aux rayons du soleil) ne peut pas être prolongé une fois que l'individu a atteint une température

corporelle élevée (environ 30°C-33°C) sans risque d'hyperthermie ; de plus il entraine des risques élevés vis-à-vis des prédateurs notamment aviens. C'est pourquoi la proximité de refuges est essentielle. Les buissons épais sont justement d'excellents refuges. De plus, les zones de broussailles et herbeuses typiques de zones ouvertes (cf. tableau 1) abritent les principales proies des ophidiens (i.e. campagnols, mulots, lézards). Ces raisons physiologiques et écologiques expliquent pourquoi les populations de serpents sont très souvent cantonnées à des milieux de bordure tels que les lisières, haies, ou murets en pierres sèches par exemple.

Les simples comptages du nombre de serpents par zone et les analyses d'occupation de sites donnent des tendances similaires. Toutefois, outre la robustesse statistique, les secondes apportent des informations importantes sur les processus observés. Les taux de détection des individus sont relativement élevés à la fin du printemps et au début de l'été (ce qui montre que la méthode déployée sur le terrain est suffisamment efficace), mais ils sont très bas en fin de saison (Figure 3). Sur le plan pratique il est peut être inutile de maintenir des sessions de captures à ce moment. Le faible nombre de plaques posées dans la zone témoin défavorable (TD) entraine une grande incertitude dans les estimations (Figure 4), il semble nécessaire de rajouter quelques plaques dans les zones (TD). Toutefois, les informations les plus intéressantes concernent les valeurs respectives des taux d'extinction et de colonisation qui permettent d'obtenir une vision dynamique des taux d'occupation au cours du temps (Figure 4 et 5). Les tracés liés aux réponses des traitements expérimentaux (DF *versus* FD) entre 2008 et 2012 se croisent, ce qui montre qu'une réponse dynamique est observée sur une période de temps assez courte : 3 années. Cette rapidité dans la réponse suggère que la plupart des individus qui ont colonisé la zone DF étaient d'ores et déjà présents sur le site de l'Arche de la Nature mais qu'ils fréquentaient d'autres secteurs. L'ouverture des milieux de lisières aurait augmenté leur espace vital potentiel. Alternativement, et de façon non-exclusive, l'ouverture du milieu aurait permis l'installation de jeunes dispersants. Il est important d'examiner ces questions en basculant les analyses sur les suivis individuels afin d'estimer les taux de survie de recrutement et d'observer les niveaux de déplacement entre les zones. En effet, si le principal effet de l'ouverture du milieu est l'extension du domaine vital des adultes déjà présents, la réponse populationnelle se manifestera faiblement, puis possiblement progressivement avec un décalage temporel. Les femelles installées dans de nouvelles zones et/ou prospectant des zones plus grandes pourraient acquérir davantage de ressources et accroitre leur fécondité. Le recrutement de nouveau-nés serait alors assez lent puisque la maturité sexuelle est d'environ 2-3 ans pour les

femelles, la fréquence de reproduction d'une fois tous les 2-3 ans en moyenne, et la taille de portée assez faible (~ 6 vipéreaux/épisode reproducteur). En revanche, si l'ouverture favorise directement le recrutement de nouveau-nés dispersants, la réponse populationnelle sera beaucoup plus nerveuse : les dispersants trouvant un habitat favorable devraient voir leur survie augmenter, le recrutement local serait fort dans les zones nouvellement ouvertes et/ou dans les zones d'émigration sur lesquelles la pression de population s'attenue par extension des domaines vitaux. Les serpents sont marqués, sexés et mesurés, il sera donc possible dans le futur de tester la part respectives des hypothèses ci-dessus dans les processus de colonisation qui suivent l'ouverture du milieu.

La zone laissée en évolution libre n'est pas dépeuplée après 3 ans. En effet, la croissance des arbres si elle est rapide (notamment les saules, boulots et châtaigniers) n'est pas homogène. Une partie des plaques se retrouve à l'ombre tandis que d'autres restent bien exposées. Les individus ont probablement modifié leur utilisation des plaques ce qui se traduit à la fois par des taux de colonisation et d'extinction élevés (Figure 4). Des analyses plus fines en tenant compte des caractéristiques environnementales de chaque plaque sont nécessaires. Toutefois, il est très probable qu'une fois le milieu fortement refermé, et donc une fois qu'il sera proche de celui des zones défavorables (TD), les niveaux d'extinction locale seront très forts. Les résultats d'analyse d'occupation de sites pourront d'ailleurs être renforcé en prenant en compte le nombre de serpents trouvés sous chaque plaque au cours des sessions ; les effets décrits ci-dessus seront presque certainement renforcés. En effet, les plaques les mieux exposées abritent régulièrement plusieurs individus simultanément.

Il est possible d'assimiler les milieux des lisières forestières aux haies broussailleuses denses des régions de bocage ou produites lors de l'exploitation forestière en bandes. En effet ces types de milieu partagent la plupart des essences végétales colonisatrices et présentent de nombreuses similitudes des peuplements animaux. Ces milieux sont actuellement en forte régression sous l'impact des remembrements excessifs, de l'abandon de grandes zones de pâturages au profit de la forêt non exploitée ou surexploitée (e.g. plantations de résineux), mais aussi à cause des modalités de jardinage des espaces publics et privés et même de la gestion des haies agricoles qui consistent à « nettoyer » les habitats (Baudry et al. 2000. C'est-à-dire à détruire les broussailles dans les jardins, le long des chemins etc. pour des motifs esthétiques et des croyances négatives largement discutables. Pourtant les milieux broussailleux sont extrêmement importants pour le maintien de la biodiversité.

Au cours de cette étude, non seulement les milieux broussailleux ont été favorisés, mais encore ces derniers ont été rapidement

colonisés par des vipères. Sur la durée des suivis (2006-2012), une importante communication a été faite en direction du public, différentes opérations pédagogiques ont été conduites auprès des scolaires et des professionnels (Ballouard et al. 2012, 2013). Aucune plainte n'a été enregistrée ; au contraire l'attitude des personnes qui ont été impliquées dans les suivis a été fortement changée ; la perception des serpents et de leurs habitats étant devenu largement positive (Ballouard et al. 2012, 2013). Cette étude démontre qu'il est tout à fait possible de conduire avec succès des programmes d'éducation à l'environnement basés sur des opérations de modification des habitats associées à la protection d'espèces non-charismatiques (voire victimes d'images très négatives culturellement) dans des environnements très fortement anthropisés et très fréquentés. Ce point de vue est pourtant encore largement débattu (Veríssimo et al. 2013), ce qui est dommage parce que les populations d'espèces encore considérées comme communes et donc non-prioritaires s'effondrent rapidement (Possingham et al. 2002). C'est précisément le cas des espèces d'ophidiens en Europe et vraisemblablement dans les autres régions de la planète (Reading et al. 2010).

Références

Andelman, S. J., & Fagan, W. F. (2000). Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes? Proceedings of the National Academy of Sciences, 97, 5954-5959.

Ballouard, J.M., Brischoux, F., & Bonnet, X. (2011). Children prioritize virtual exotic biodiversity over local biodiversity. PloS one, 6, e23152.

Ballouard, J. M., Provost, G., Barré, D., & Bonnet, X. (2012). Influence of a Field Trip on the Attitude of Schoolchildren toward Unpopular Organisms: An Experience with Snakes. Journal of Herpetology, 46, 423-428.

Ballouard, J. M., Ajtic, R., Brito, J. C., Crnobrnja-Isailovic, J., Desmonts, D., ElMouden, E. H., Erdogan, M., Feriche, M., Pleguezuelos, J.M.; Prokop, P.; Sánchez, A.; Santos, X.; Slimani, T.; Tomovic, L.; Uşak, M.; Zuffi, M.; & Bonnet, X. (2013). Schoolchildren and one of the most unpopular animals: are they ready to protect snakes? Anthrozoos 26, 93-109.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B. & Ferrer E.A. (2011). Has the Earth/'s sixth mass extinction already arrived? Nature, 471, 51-57.

Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz W.A., Harte J., Hastings A., Marquet PA, Martinez N.B., Mooers A., Roopnarine P., Vereij G., Williams J.W., Gillespie R., Kitzes J., Marshall C., Matzke N., Mindell D.P., Revilla E. & Smith, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth/'s biosphere. Nature, 486, 52-58.

Baudry, J., Bunce, R.G.., Burel, F., 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. Journal of Environmental Management 60, 7–22.

Beck, M. W., Heck Jr, K.L., Able, K.W., Childers, D. L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern B., Hays C.G, Hoshino K., Minello T.J., Orth R.J., Sheridan P.F. & Weinstein, M.P. (2001). The Identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. Bioscience, 51, 633-641.

Bonnet, X., Pearson, D., Ladyman, M., Lourdais, O., & Bradshaw, D. (2002). 'Heaven'for serpents? A mark–recapture study of tiger snakes (*Notechis scutatus*) on Carnac Island, Western Australia. Austral Ecology, 27, 442-450.

Clark, J. A. & May, R. (2002). Taxonomic bias in conservation research. Science, 297, 191.

Croak, B.M., Pike, D.A., Webb, J.K., & Shine, R. (2008). Three-dimensional crevice structure affects retreat site selection by reptiles. Animal Behaviour, 76, 1875-1884.

Edgar, P., Foster, J. P., & Baker, J. (2010). Reptile habitat management handbook. Bournemouth: Amphibian and Reptile Conservation.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 487-515.

Ferraro, P. J., & Pattanayak, S. K. (2006). Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. PLoS biology, 4(4), e105.

Fuller, R.A., McDonald-Madden, E., Wilson, K.A., Carwardine, J., Grantham, H.S., Watson, J.E., Klein C.J., Green D.C. & Possingham, H.P. (2010). Replacing underperforming protected areas achieves better conservation outcomes. Nature, 466, 365-367.

Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., & Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. Ecology Letters, 8, 23-29.

Hungerford, H.R., & Volk, T.L. (1990). Changing learner behavior through environmental education. Journal of Environmental Education, 21, 8-22.

Loss, S.R., Will, T., & Marra, P.P. (2013). The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. Nature communications, 4, 1396.

MacKenzie, D.I., J.D. Nichols, G.B. Lachman, S. Droege, J.A. Royle, and C.A. Langtimm. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83, 2248–2255.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. Ecology, 84, 2200-2207.

Mooney, H.A., & Hobbs, R.J. (Eds.). (2000). Invasive species in a changing world. Island Press.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403, 853-858.

Opdam, P., & Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. Biological conservation, 117, 285-297.

Pike, D. A., Webb, J. K., & Shine, R. (2011a). Removing forest canopy cover restores a reptile assemblage. Ecological Applications, 21, 274-280.

Pike, D. A., Webb, J. K., & Shine, R. (2011b). Chainsawing for conservation: ecologically informed tree removal for habitat management. Ecological Management & Restoration, 12, 110-118.

Pollock, K. H. 1982. A capture–recapture design robust to unequal probability of capture. Journal of Wildlife Management 46, 757–760.

Pollock, K. H., J. D. Nichols, C. Brownie, and J. E. Hines. 1990. Statistical inference for capture–recapture experiments. Wildlife Monographs 107, 3-97.

Possingham, H. P., Andelman, S. J., Burgman, M. A., Medellín, R. A., Master, L. L., & Keith, D. A. (2002). Limits to the use of threatened species lists. Trends in Ecology & Evolution 17, 503-507.

Pressey, R. L., Watts, M. E., & Barrett, T. W. (2004). Is maximizing protection the same as minimizing loss? Efficiency and retention as alternative measures of the effectiveness of proposed reserves. Ecology Letters, 7, 1035-1046.

Reading, C. J., Luiselli, L. M., Akani, G. C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J. M., ... & Rugiero, L. (2010). Are snake populations in widespread decline?. Biology Letters, 6(6), 777-780.

Seddon, P. J., Soorae, P. S., & Launay, F. (2005). Taxonomic bias in reintroduction projects. Animal Conservation, 8, 51-58.

Tilbury, D. (1995). Environmental education for sustainability: Defining the new focus of environmental education in the 1990s. Environmental Education Research, 1, 195-212.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus B.F.N., Ferreira de Siqueira M., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M. A., Townsend Peterson A., Phillips O.L. & Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. Nature, 427, 145-148.

Veríssimo, D., Fraser, I., Girão, W., Campos, A. A., Smith, R. J., & MacMillan, D. C. (2013). Evaluating conservation flagships and flagship fleets. Conservation Letters, doi: 10.1111/conl.12070

Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105-S, 11466-11473.

Winne, C. T., Willson, J. D., Andrews, K. M., & Reed, R. N. (2006). Efficacy of marking snakes with disposable medical cautery units. Herpetological Review, 37, 52-54.

White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird Study, 46,120–138.

Tableau 1 : Comparaison de l'état des principaux éléments de la végétation observée sur une surface de 4m² autour de chaque plaque entre les quatre zones expérimentales (TF, TD, FD & DF) fin 2011, soit 3 ans après le début du traitement. Les pourcentages indiquent la proportion de surface recouverte. TF : zone témoin favorable, TD : zone témoin défavorable, FD zone favorable se refermant, DF zone défavorable ayant été ouverte. H indique la valeur du test de Kruskal-Wallis, N=120 sauf * N=53 et ** N=66.

Elément de végétation	TF	TD	FD	DF	H	P
Ronciers (%)	49.6±20.0	10.6±11.7	36.4±24.6	44.6±19.3	32.5	<0.001
Strate herbacée (%)	32.1±20.1	7.4±10.9	24.3±18.5	31.1±20.1	29.2	<0.001
Arbustes (%)	11.9±17.3	11.7±19.4	22.0±27.0	6.8±12.0	5.5	0.136
Hauteur arbustes (m)	1.6±0.7	4.6±5.1	2.4±1.2	2.5±1.8	6.4*	0.092
Arbres (%)	6.4±11.8	70.3±29.8	17.3±24.8	17.5±19.6	41.3	<0.001
Hauteur arbres (m)	4.1±2.4	8.9±6.0	5.7±3.1	5.4±4.2	4.6**	0.198
Σ arbustes + arbres (%)	18.3±20.4	82.1±21.1	39.3±31.8	24.3±21.1	40.9	<0.001

Tableau 2 : Comparaison des différents modèles d'estimation des paramètres d'occupation (ψ), de colonisation (γ) et d'extinction (ε). L'écriture gFD≠DF ou gFD=DF indique que des paramètres respectivement différents ou identiques ont été implémenté pour chaque groupe (g) de traitement forestiers (TD…), T représente l'année, t les sessions de captures intra annuelle et * des interactions. N Par indique le nombre de paramètres utilisés dans le modèle (paramètres initiaux et interactions).

Modèle	AICc	δ AICc	N Par	Déviance
{ψ (1) ε (gFD DF,gTF TD) γ (gDF=FD, gTF) p(T,t)}	2417.4558	0	41	2329.5987
{ψ (1) ε (.) γ (gFD=DF,gTF≠TD) p(T,t)}	2418.6389	1.1831	38	2337.6237
{ψ (1) ε (gFD≠DF,gTF=TD) γ (gFD=DF,gTF≠TD) p(T,t)}	2420.9578	3.502	40	2335.389
{ψ (1) ε (gFD≠DF*T,gTF=TD) γ (gFD=DF,gTF≠TD) p(T,t)}	2424.2126	6.7568	47	2322.4601
{ψ (1) ε (g*T) γ (gFD=DF,gTF≠TD) p(T,t)}	2430.7127	13.2569	53	2314.7752
{ψ (1) ε (g*T) γ (g) p(T,t)}	2432.9436	15.4878	54	2314.6132
{ψ (1) ε (g*T) γ (gFD≠DF*T,gTF≠TD) p(T,t)}	2437.1929	19.7371	60	2304.3282
{ψ (1) ε (g*T) γ (gFD≠DF,gTF≠TD*T) p(T,t)}	2441.1725	23.7167	60	2308.3078
{ψ (1) ε (g*T) γ (g*T) p(T,t)}	2445.638	28.1822	66	2297.9293
{ψ (1) ε (g*T) γ (gFD=DF=TF,gTD) p(T,t)}	2498.9572	81.5014	52	2385.4044
{ψ (1) ε (g*T) γ (gFD≠DF,gTF=TD) p(T,t)}	2538.3988	120.943	53	2422.4613
{ψ (1) ε (g*T) γ (g*T) p(g*T,t)}	2629.305	211.8492	156	2213.7448

Figure 1. Exemple des quatre traitements forestiers sur une des quatre zones réplicas. En jaune hachuré les parties traitées en témoin favorable (TF), en rouge à damiers des parties laissées en témoin défavorable (TD), en bleu des parties en évolution libre favorable à défavorable (FD) et en vert pointillé les parties défavorables ouvertes durant l'hiver 2008 (DF).



Figure 2. Nombre de vipères capturées sous les plaques au cours du temps en fonction des quatre traitements expérimentaux.

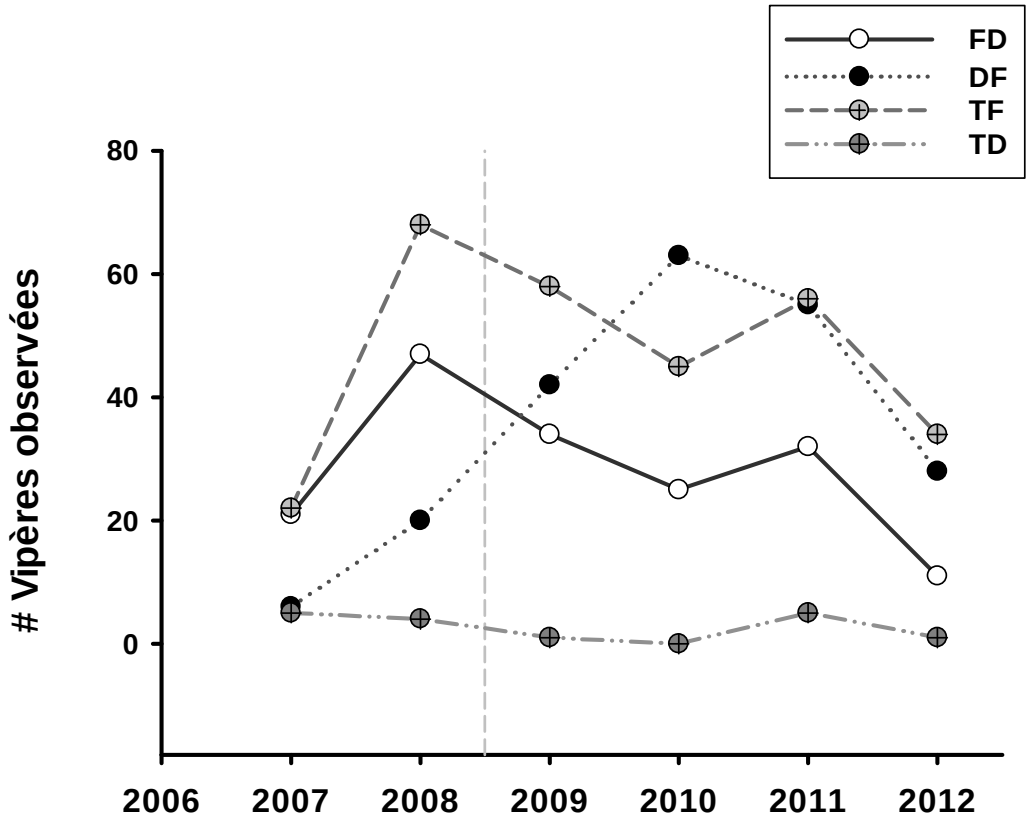


Figure 3. Probabilités de detection des vipers au cours du temps. Chaque année (distinguée de la suivante par un niveau de couleur) 5 estimations sont faites (6 sessions/an). La première correspond an printemps (avril-mai), les 3 suivantes à la fin du printemps (juin-aout) et au début de l'été, la dernière à la fin de l'été (septembre). Les moyennes sont données avec l'écart type.

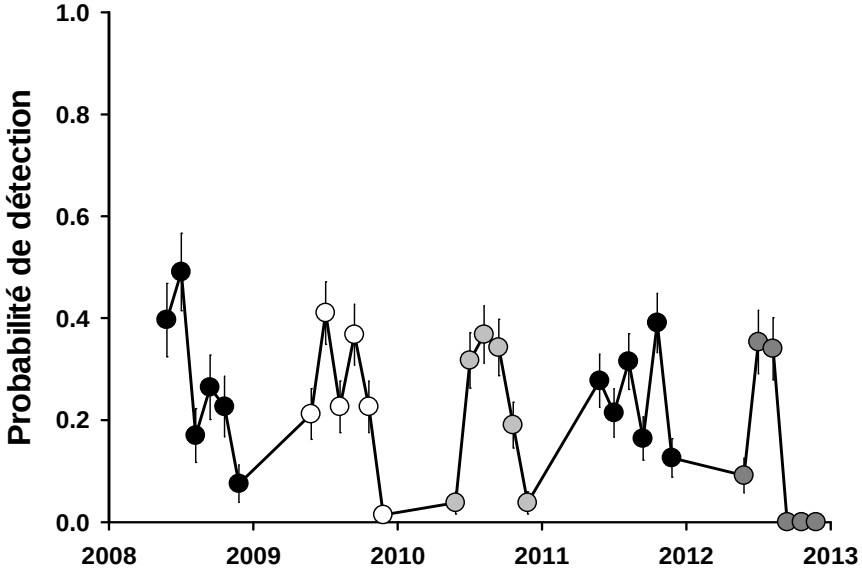


Figure 4. Estimation des probabilités d'extinction et de colonisation dans chacun des quatre groupes de traitements forestiers. Les moyennes sont données avec l'écart type.

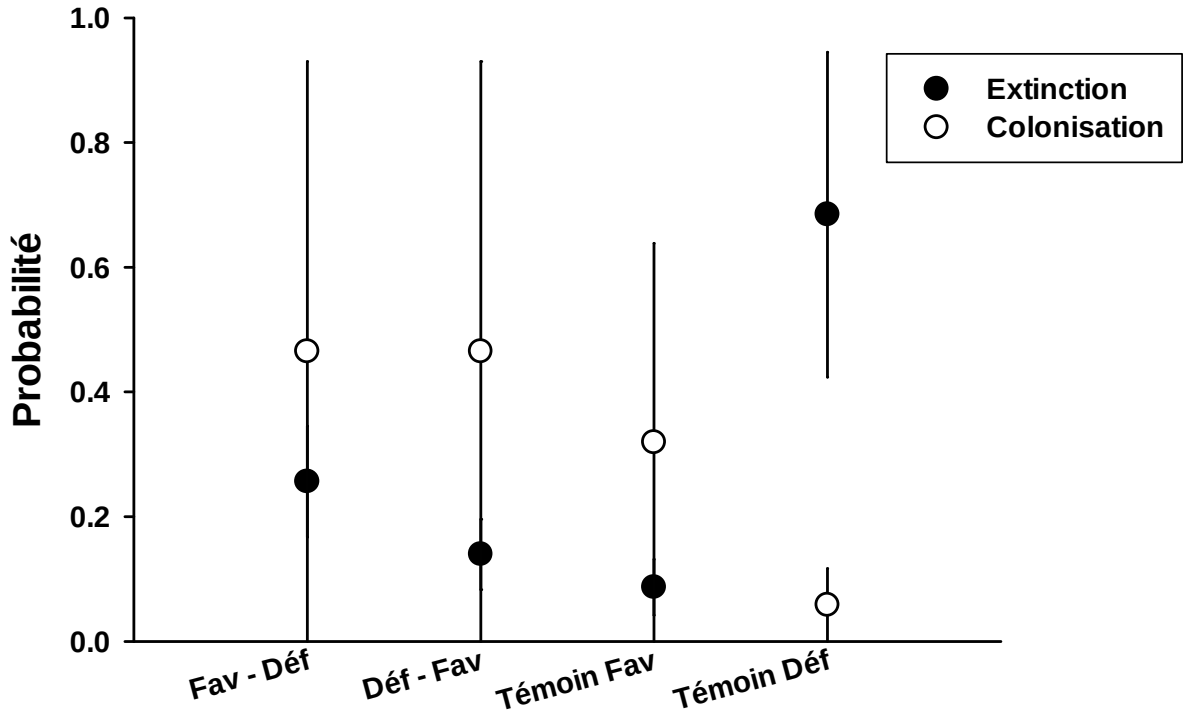
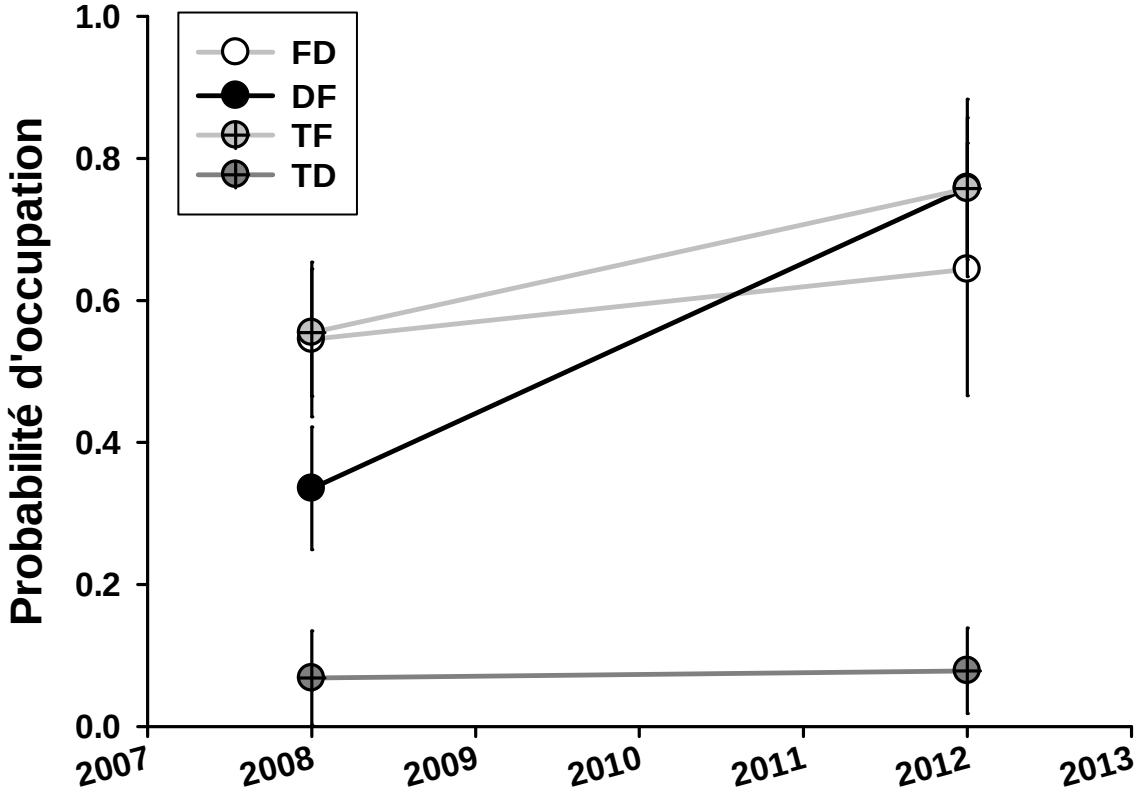


Figure 5. Estimation des probabilités d'occupation des sites dans chacun des quatre groupes de traitements forestiers à partir des paramètres de la figure 4 (cf. texte pour le détail des calculs). Les moyennes sont données avec l'écart type.



Partie 3 :

Influence de l'habitat sur la condition corporelle des tortues d'Hermann



Toujours dans la problématique de l'importance des abris pour le maintien des organismes dans un écosystème donné, cette dernière partie s'intéresse aux tortues terrestres. Nous utilisons cette fois-ci un spectre taxonomique étroit et des techniques plus lourdes en temps et en moyens pour suivre les individus. Par exemple, 12 tortues d'Hermann (*Testudo hermanni*) sont équipées d'émetteurs télémétriques et d'enregistreurs automatiques de température afin de pouvoir les suivre. Cette fois-ci ce n'est pas l'effet des lisières qui est observé, mais plutôt ceux des micro-habitats propre à l'écosystème de maquis méditerranéen. En effet, ce milieu fortement anthropisé subi régulièrement des épisodes d'incendies créant une matrice d'habitats fortement contrastés : les crêtes et flancs de collines sont brulés mais les fond de vallons et certains pins parasols sont épargnés. Dans les zones incendiées, la végétation repousse rapidement par petits patchs offrants une variété de micro-habitats. Dans l'article ci-dessous nous étudions l'effet des feux sur la qualité des habitats pour les tortues d'Hermann, ce qui est mesurée par des calculs de condition corporelle. En effet, la condition corporelle est un indice intégrateur du statut trophique et hydrique des individus. Un habitat favorable entraine des valeurs élevées de la condition corporelle.

Article 5

Influence of post-fire habitat on body condition in the Hermann's tortoise

Lecq S.[1], Ballouard J.M.[2], Caron S.[2], Livoreil B.[3], Seynaeve V.[2], Matthieu L.A.[2], Bonnet X. [1]

[1]. Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CEBC-CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

[2]. SOPTOM, Centre de Recherche et de Conservation des Chéloniens (CRCC), 83590 Gonfaron, France

[3]. FRB, 195 rue Saint Jacques, 75005 Paris, France

Correspondance : Xavier Bonnet ; Tel +33 549 097 879 ; Fax +33 549 096 111 ; email bonnet@cebc.cnrs.fr

Submitted for consideration in Amphibia-Reptilia

Abstract

In Mediterranean regions fires threaten tortoise's populations. Urbanisation and road networks further cause habitat loss and population fragmentation. Overall, habitat availability is a key issue for tortoise's conservation. Areas devastated by fire cover important surfaces; assessing their suitability for tortoises is thus essential. Between 2002 and 2009, we surveyed 80-hectares of natural habitat in south east France and monitored populations of the endangered Hermann's tortoise (*Testudo hermanni hermanni*). In summer 2003, a strong fire destroyed half of the surveyed zone providing a mean to compare intact versus burnt areas. Six years later, the impact of fire was still marked: large trees were abundant in the intact area whereas open shrub formations were prevailing in the burnt area. In both areas, the mean body condition of tortoises was fluctuating over years without difference between areas however. A radio-tracking homing experiment was performed to ensure that individuals from each area were resident and not vagrant individuals shifting between areas. We also assessed micro-habitat use and body condition variations in radio-tracked individuals. Although several differences were observed between areas, both intact and burnt habitats were apparently equally suitable. In conclusion, 1) surviving tortoises observed in areas ravaged by fire exhibit a normal body condition and thus should not be translocated into intact areas, 2) depopulated burnt areas are likely appropriate for population augmentation programs.

Keywords: Mediterranean region; Testudo Hermanni; fire mortality; habitat suitability

Introduction

A succession of destructive fires devastated hilly and mountainous areas of southeast France in 2003 (380 fires ignited; Prométhée 2010). Unfortunately, many impacted areas were the home of the highly endangered terrestrial Hermann's tortoise (Testudo hermanni hermanni). Immense surfaces have been destroyed: 18,813 hectares, 20% of the native forests (IFN 2003) and almost 10% of T. hermanni distribution area was severely burnt (unpublished). Currently, the most favourable areas for the Hermann's tortoise are under strong anthropogenic pressures: urbanization, highway and railway constructions are rapidly developing (Debussche, Lepart & Dervieux 1999; Livoreil, 2009). In combination with other threats (e.g. illegal collection), populations are facing drastic fragmentation and habitat shrinking (Cheylan et al., 2008). Burnt areas represent important surfaces that are largely spared by urbanization. Therefore, it is important to assess their suitability in providing key resources to the tortoises: notably food and shelters.

In Mediterranean regions, immediate mortality due to fire affects tortoise populations with variable intensity depending upon topography, forest density and season (Hailey, 2000; Sanz-Aguilar et al., 2011). Previous studies showed that mortality rate ranged between 30% in open landscapes of Spain (Felix et al., 1989) to 88% in wooded habitats of France (Cheylan, 2001). Roughly, 10% to 70% of the tortoises survive fire; these cohorts play a central role for population recovery. Long-term population monitoring demonstrated that fire intensity and frequency are major determinants for the persistence of populations (Sanz-Aguilar et al., 2011). In the current study, we focused on a complementary issue: the suitability of burnt habitat for tortoises.

Most fires are ignited in summer during drought. Thus, following fire, habitats may provide fewer feeding resources to the tortoises at least in the short term (e.g. months). Body condition (mass scaled by size) accurately reflects the trophic status (body reserves + follicles + stomach content) of individuals (Speakman 2001), notably in tortoises (Nagy, 1986; Henen 1991, 1997; Lagarde et al., 2002). When resources are abundant, female reptiles build up important body reserves and/or are more likely to undertake vitellogenesis (Naulleau and Bonnet 1996; Henen 2002). Fire may thus provoke a

decrease in body condition with negative consequences on reproductive rate and ultimately on populations. In addition, the massive destruction of vegetation can reduce shelter availability, increase predation risk, perturb thermoregulation, and thus generate deleterious chronic stress with excessive energy expenditure (Esque et al., 2003; Bonnet, Fizesan and Michel, 2013). Conversely, tortoises may well adapt to burnt habitats, managing to find appropriate amounts of food and suitable refuges. Indeed, tortoises can display very low energy requirements, marked fasting endurance, and effective bet-hedging reproductive patterns in unpredictable environments (Henen, 1997, 2002; Lagarde et al., 2003). To assess this issue, we surveyed tortoise populations in burnt and intact areas one year (2002) before a strong fire and six years later (2003 to 2009). We notably compared the mean body condition of the tortoises sampled in the two areas. However, individuals captured in one area (intact or burnt) may originate from neighbouring areas; tortoises can travel over long distances and the limit created by fire does not necessarily correspond to the natural boundaries of their home range. Incorporating vagrant individuals commuting between areas in the analyses may well generate spurious results. It is therefore important to consider this potential caveat. Long term mark-recapture and radio-tracking surveys are appropriate tools for such assessment. Alternatively, the marked homing behaviour of terrestrial tortoises can be used: displaced tortoises should rapidly attempt to return home (Chelazzi and Francisci, 1979). In the current study, we used this approach to better interpret the results regarding body condition. In addition, radio-tracking tortoises provided a mean to assess more accurately the possible impact of fire on habitat use and changes in body condition.

Materiel and methods

Study species

Hermann's tortoise (Testudo hermanni hermanni) populations are declining across most of the distribution range (Stubbs and Swingland 1985; Cheylan et al 2008; Livoreil 2009; Bertolero et al. 2011). Previously widely distributed in the entire Mediterranean area, current populations are limited to Corse, restricted regions of the Massif des Maures, Italy, and Spain. This species does not excavate burrow but

tend to use thick (and inflammable) shrubs as shelters (Cheylan 1984). The Hermann's tortoise exhibits typical terrestrial chelonians life history traits, including delayed maturity, low fecundity and thus relatively low population turn over (Cheylan 1981, 2001; Bertolero et al. 2011).

Study site

The study site is situated in the Massif des Maures (Var 83-district, 43°25'N, 6°28'E), a mountainous region characterised by thick scrubland-maquis, cork oak (Quercus suber) and pine (Pinus pinea) forests. The sclerophylic vegetation and extremely powerful wind regimes (e.g. Mistral) make this habitat vulnerable to fire (Quézel and Médail, 2004; Pausas et al., 2008; Syphard et al., 2009).

We benefited from an accidental field experiment in a previously homogenous 80ha area characterized by natural thick maquis and forests where tortoises have been monitored since 2002. Although more than 30 years ago (1969) a fire moderately impacted the area (less than 15% of the surface), the 80ha study site was considered as a typical mature maquis and forest (Livoreil 2004). In southeast France, growing back of scrubland and forest following strong fire requires approximately 20-30 years (Prométhée, 2010). Thus, a possible impact of the 1969 fire was likely limited in 2002 and the habitat was considered as relatively undisturbed. In July 2003, a very strong fire destroyed half of the area (>90%of the vegetation was carbonized, 3 fire fighter fatalities; Prométhée, 2010) but totally spared the other half: the fire fighters stopped the fire at the level of a highway transecting the study site. The road thus delimited two contrasted adjacent areas of approximately 40 hectares each: intact versus burnt area. In each area, we assessed the vegetation cover (2009), performed population surveys (2002-2009), and homing behaviour experiment (2009). Although the two areas are separated by a road they are not closed. The burnt area notably is connected to other intact areas. Therefore, it was necessary to assess to what extent tortoises captured in each area were resident or vagrant individuals.

Impact of fire on vegetation

Although rigorous vegetation survey before fire was not available, the long pre-fire period during which the study area was not impacted and the similarities in terms of topography and geology suggest that the habitat was homogenous across

the 80ha area before the 2003 fire. In 2009, hence after five seasons during which the vegetation could grow back, we assessed the vegetation cover of each area using satellite images (GoogleEarth, 2009 images). The crown of large tree (>10m) was clearly visible; we estimated the surface respectively covered by the canopy (trees), shrubs or represented by bare/herbaceous substrate. We randomly selected three 2,500m² squares in each area, then we divided each square into smaller 2.5m² squares (N=100). In each small square, we measured the surface covered by the canopy, shrubs and lower layers.

In each area, we placed four physical models fitted with temperature data loggers (iButtons, one reading every 30 min) in two contrasted micro-habitats: a) open herbaceous layer exposed to sunrays, b) well-buffered thick shrubs or large trees in small valleys (Lagarde et al., 2012). These physical models were not used to compare the general thermal characteristics of the two areas. Instead they were used to examine the range of temperatures available to the individuals in each area.

Body condition and population surveys

In order to assess the mean body condition of the tortoises over years before and after fire, both in the intact and burnt areas, population surveys were performed in the field (Table 1). Each individual encountered was captured, was sexed (several individuals were not sexed), permanently marked and immediately released at the place of capture (Livoreil, 2009). Most individuals were measured for body mass (BM ±1g) and body size (Straight Carapace Length, SCL ±1 mm). Tortoises were searched by 1-3 people during tortoise activity period following a standard procedure (for details see Livoreil, 2004). For simplicity, sampling effort was expressed as the number of searching days per year. Between 2002 and 2009, 558 adult tortoises (519 sexed) were observed during 195 searching days (Table 1). The data collected in late 2003 were pooled with the data collected in 2004 to better interpret the impact of fire. The body mass of tortoises does not change during hibernation; therefore measurements recorded in late 2003 were likely representative of the data collected in 2004.

Homing experiment

In spring 2009, 24 adult males were processed as above (measures of SCL, BM, individually marked) and fitted with

electronic devices. Twelve tortoises were monitored in each area (intact versus burnt). In each groups of 12 tortoises, we randomly assigned six individuals to the control groups (released at the place of capture) and displaced six others. Displacements were performed within each area (intact or burnt), not between them. More precisely, in each area we selected three distinct subareas (6.3±0.3 hectares on average). The tortoises were randomly displaced approximately 500m to 600m away (straight line distance) from their capture site.

Each individual was fitted with an AVM-K16 transmitter and a temperature data logger (iButtons, Dallas Semiconductor, one reading every 30 min) glued on the dorsum to infer body temperature. The equipment represented less than 10% of the body mass (Lagarde et al., 2008). The tortoises were located three times per day (morning, around mid-day, and afternoon), randomly changing individual order every day. Coordinates (using a Garmin GPS) were recorded at each fix. The homing experiment took place during the peak of activity, between the 10 of April and the 20 of May 2009. The devices were removed at the end of the experiment; the tortoises were weighed again and released at the place of initial capture. We used only adult males to not perturb possibly gravid females.

To characterize the microhabitats used by the radio-tracked tortoises, we first considered 1m diameter circle around each fix where the type, mean and maximal height of the different vegetation layers were estimated by sight. We also estimated the surface of open zones and overhanging canopy. We then noted the number of trees taller than 2m within a 5m diameter disc. The same procedure (1m + 5m disk) was applied 25m away from the tortoise fix in random direction to describe a reference microhabitat aka "randomly sampled habitat". We characterized the type of vegetation in each 5m disk using the proportion of six main elements: leafs that accumulate under trees (i.e. leaf litter), bare ground, herbaceous layer, shrubs, small trees (<5m), and large trees (>5m).

Analysis

Body condition was calculated using ANCOVA with Log-BM as the dependent variable and Log-SCL as a covariate (Lagarde et al., 2001; Speakman 2001; Willemsen and Hailey, 2002; Hailey, 2002). The distribution of Ln-transformed values did not deviate from normality (Shapiro-

Wilk test P>0.05); therefore we used parametric analyses of variance to assess differences in mean body condition between years, areas and groups of radio-tracked tortoises. We excluded recaptures to avoid pseudo-replicates. In the population survey analyses, we used sexes, years and areas as factors. In two years (2006 and 2008, Table 1), sample size were low (especially for females) and the results were not reliable for these specific time periods. Therefore, we discarded these years from body condition analyses (although retained these years did not change the outcome of the analyses). Incorporating all the different factors in GLM analyses is recommended. In our case, despite a large initial sample size, several cells contained small sample size when the three factors were considered simultaneously (e.g. N=3). Therefore we preferred to perform separate analyses. The results from the GLM are provided however.

This study did not aim to assess precisely thermoregulation or movement patterns. Instead, we focused on broad comparisons between intact versus burnt areas or control versus displaced tortoises. Therefore, for each individual we averaged the body temperature values recorded every day between 10:00 and 16:00 (this time window was selected to allow individuals to reach their preferred body temperature), and we calculated the mean daily-distance travelled in the course of the experiment. During periods of cold weather (body temperature below 13°C) and at night, the tortoises remained sheltered; these periods were discarded from analyses. Three data logger malfunctioned. All the 24 tortoises were not found and fitted with electronic devices simultaneously. Several individuals managed to return home in few days other not. These factors generated variations in the sample size (e.g. number of fixes). Selected versus randomly sampled microhabitats were compared using Wilcoxon tests. Means are expressed □1.SD otherwise stated. Statistics were performed using R (R-Development Core Team 2012).

Results

Impact of fire on vegetation

The vegetation of the intact area was relatively closed with abundant oaks, umbrella pines, and thick shrub maquis (e.g. heather, Erica arborea). The vegetation of the burnt area was still

impacted in 2009, more open, and mostly covered with little shrubs (e.g. Cistus monspeliensis) (Figure 1). Considering the 7,500m² surface assessed in each area, the intact habitat contained 14 large pine trees on average providing a surface of 3,665m² (272±125m² per tree). But we counted only 4 pine trees representing on average a surface of 107m² (27±8m² per tree) in the burnt area.

The physical models placed in the different microhabitats revealed that the two contrasted microhabitats selected (open zones versus thick shrubs or threes) were associated with contrasted thermal profiles that potentially allowed individuals to reach a wide range of body temperatures (Figure 2). The models placed in open microhabitats reached high temperatures (close to 50°C on average) during sunny days whereas the models placed under the shade of large pine trees or in thick shrubs remained below 30°C (Figure 2), without clear difference between intact and burnt areas.

Body condition and population surveys

The mean body condition of the tortoises varied significantly over time (ANCOVA with Ln-body mass as the dependent variable, Ln-SCL as a covariate, years and sexes as the factors: year effect, $F_{5, 389}=11.20$, $P<0.01$; sex effect, $F_{1, 389}=0.16$, $P=0.69$; interaction, $F_{5, 389}=0.30$, $P=0.91$; Figure 3). However, these fluctuations were not different between the two areas (same design ANCOVA with years and areas as the factors: year effect, $F_{5, 418}=9.78$, $P<0.001$; area $F_{1, 418}=0.25$, $P=0.615$; interaction $F_{5, 418}=0.43$, $P=0.829$). Moreover, the variations of body condition over time in each area followed a parallel pattern (Figure 3). Incorporating the three factors (years, sexes and areas) in a single GLM provided similar results with strong time variations and no effect of sex or area (Table 2).

During pre-fire surveys (2002 and early 2003), tortoises were more easily encountered than during post-fire surveys (139 tortoises during 29 days before fire versus 419 tortoises during 166 days after fire; mean encounter rate was respectively 5.01±2.02 versus 2.25±1.35). Sex ratio was not different from 0.5 in both areas and during years (χ^2 tests, $P>0.57$).

Homing experiment

At the beginning of the experiment, control and displaced tortoises respectively captured in each areas were not different in terms of body size (ANOVA with Ln-SCL

as the dependent variable, area and displacement status as the factors; area effect F1, 21=2.89, P=0.10; displacement status effect, F1, 21=1.56, P=0.23; interaction, F1, 21=0.11, P=0.74) and body condition (ANCOVA with Ln-BM as the dependent variable, SCL as a covariate, area and displacement status as the factors; area effect, F1, 20=0.00, P=0.95; displacement status effect, F1, 20=0.67, P=0.42; interaction, F1, 20=1.65, P=0.43).

In the course of the experiment, the tortoises were observed feeding, their body condition remained stable (weak non-significant increase, Figure 4) over time (ANCOVA with Ln-SCL as a covariate, first and last Ln-BM as repeated measures, area and displacement status as the factors; Wilk-λ=0.77, P=0.08; specific effect of time, $F_{1,\ 20}$=0.47, P=0.50). However, a weakly significant interaction term ($F_{1,\ 20}$=4.30, P=0.05) suggested that in the burnt area, the body condition of the control tortoises increased slightly more compared to the three other groups (Figure 4).

All control tortoises (N=12/12) remained in their ~6-hectare subarea. In contrast, most (N=9/12) of the displaced tortoises left the displacement-subarea and returned home. Thus, the proportion of individuals remaining into, versus leaving the subarea of release differed between treatments: 0% in the control group versus 75% in the displaced group (Yates-χ^2=11.38, df=1, P<0.001). The occurrence of homing was not different between intact and burnt area, 5 tortoises returned home in the burnt area and 4 in the intact area (Yates-χ^2=0.00, df=1, P=1.00). Homing required three to five days and involved substantial displacements (>500m in straight line). Thus, displaced tortoises travelled a greater distance compared to control tortoises (Figure 5; ANOVA with mean daily distance as the dependent variable, area and displacement status as the factors: displacement effect, F1, 20=9.54, P<0.01). However, this effect was not different between intact versus burnt areas (same design ANOVA: area effect, F1, 20=1.69, P=0.21; interaction, F1, 20=0.45, P=0.51).

We found several differences between randomly sampled habitats and the micro-habitats actually used by the radio-tracked tortoises, suggesting selection for specific micro-habitats (Figure 6). In the intact area, control tortoises often selected shaded microhabitats represented by leaf-litter (65.4%; W=3373.5; P<0.01) and they avoided shrubs (22.3%; W=1728.0; P<0.01). Displaced tortoises tended to avoid large

trees (10.1%; W=1822.0; P<0.01). In the burnt area, control tortoises were often observed in shrubs (54.1%; W=1505.5, P<0.05), and they avoided bare open grounds (13.8%; W=946.5; P<0.05). Displaced individuals did not display microhabitat selection in the burnt area (Figure 6).

Mean body temperatures were not different between control and displaced individuals (ANOVA with mean body temperature as the dependent variable, area and displacement status as the factors: displacement effect, F1, 17=1.15, P=0.30; area effect, F1, 17=2.25, P=0.15; interaction, F1, 17=0.44, P=0.52).

Discussion

Results from the displacement experiment suggest that in each area, intact or burnt, adult tortoises were resident and not individuals commuting between intact and burnt areas. Control tortoises remained in their subarea whereas displaced tortoises exhibited clear homing behaviour: all displaced individuals monitored during favourable weather (i.e. ambient temperature above 13°C) rapidly returned home and thus travelled important distances. Therefore, we confidently interpreted other results (i.e. mean body condition in intact vs burnt areas) in a context relatively free from potential complication associated to individuals commuting between areas.

The strong 2003 fire negatively impacted tortoise's population. Slow moving animals such as tortoises hardly escape heat waves and heavy smokes during extremely strong fires. Many individuals were found carbonized or asphyxiated in the burnt area: 30 recently dead burnt tortoises with a complete shell and 7 dead individuals without burnt patch (Livoreil, 2004). Previous studies reported important direct fire mortality in Mediterranean regions (Hailey, 2000; Esque et al., 2003; Popgeorgiev, 2008; Couturier et al. 2011; Sanz-Aguilar et al., 2011). Although monitoring was facilitated after fire due to the destruction of thick vegetation (i.e. thereby increasing visibility), following fire, encounter rate sharply decreased (~50%) and did not return to initial level even six years later. Capture–recapture data are appropriate to assess population trends whilst encounter rate provide only very crude index. However, the marked and long-lasting decrease in encounter rate we observed immediately after the 2003 fire was likely

due to fire rather than to uncontrolled (random) detectability effects (Couturier et al. 2013). Unexpectedly however, this decreasing encounter rate was also observed in the adjacent intact area. We do not know the reasons underlying this trend. Following fire, many peoples driven by curiosity may have collected tortoises in the whole 80-hectares study area; predators may have shifted to the intact zone; heavy smoke may have caused asphyxia in the intact area. Whatever the case, in addition to the lethal impact of heat per se, other factors generated by strong fires may cause mortality on surfaces larger than previously suspected.

In other regions, a lack of fire mortality has been reported (e.g. Lovich et al., 2011). Prescribed fires where the main combustible is represented by herbaceous cover in steppes or savannas are not necessarily destructive, especially for burrowing chelonians (Greenberg, Neary, and Harri, 1994; Cavitt, 2000; Hermann et al., 2002; Yager et al., 2007; Lovich et al., 2011). By contrast, strong Mediterranean fires are highly destructive (Syphard et al., 2009). Yet, even in Mediterranean areas a variable number of adult tortoises survive fire, including wounded individuals (Cheylan 1981; Couturier et al. 2011; Sanz-Aguilar et al., 2011). In the current study, approximately 22% of the observed surviving tortoises exhibited burn patches in 2004 (Livoreil, 2004). During the post-fire period, population survey enabled us to observe surviving (immigrating?) tortoises in the burnt area every year. Assessing the suitability of burnt areas for these survivors and for possible immigrants was thus essential.

Immediately after fire, the vegetation of the burnt area was devastated. Burnt habitats remain profoundly altered for prolonged periods. Six years after fire, the vegetation of the burnt area was still significantly altered (Figure 1) and was associated with subtle differences in tortoise's microhabitat use. These long-lasting perturbations may well have caused difficulties to the surviving tortoises entailing a decrease in body condition, thereby limiting reproduction and ultimately impeding population recovery. Vegetation status was not recorded every year. However, using variations of mean body condition of the tortoises across years provided an alternative; indeed body condition accurately integrates the influence of environmental factors, notably food availability (Henen 2002). Our results indicate that the tortoises from the burnt

area did not face specific difficulties to find feeding resources. Indeed, inter-annual variations of the mean body condition of the tortoises followed parallel patterns in the burnt and intact areas (Figure 3). Likely, regional environmental conditions (e.g. temperature, rainfalls, and thus food availability) varied significantly over years, influenced energy budget, and thus affected tortoise's mean body condition whereas fire history of the habitat played a minor (non significant) role.

Results from the homing experiment support this conclusion. We did not find any significant differences of body condition between the four experimental groups. A close inspection of the data rather suggests that the control tortoises from the burnt habitat exhibited a higher increase of body condition (Figure 4). Thus, long term (2002-2009) broad population survey and short term precise radio-tracking monitoring provided similar results: body condition was not negatively impacted in the burnt habitat. Following fire, the rapid grow of novel herbaceous layer after rain in late summer may well have provided sufficient resources to surviving tortoises. A lack of impact of fire on body condition and fecundity has also been reported in the Gopher tortoise (Lovich et al. (2011). Further, we found no differences in mean body temperatures between the experimental groups of tortoises. This suggests that the wide range of microhabitats (e.g. herbaceous layer, shrubs, and trees) and the contrasted thermal environments available in each habitat enabled tortoises to find appropriate shelter and to select their preferred body temperature (Figure 2). Taken together, these results indicate that tortoises adapt well to various habitats, including brutal changes of the vegetation caused by fire.

Nonetheless, encounter rate remained low six year after fire. Neonates and juveniles are extremely elusive (Ballouard et al., 2013), and more vulnerable to environmental perturbations than adults (Hailey, 2000). Due to their small body size, young tortoises are particularly sensitive to overheating, dehydration and predation (Barje et al., 2005). Likely, a lack of juvenile recruitment explains the low encounter rate during six years following fire (Table 1). Indeed, maturity requires approximately 8-12 years in Testudo species (Cheylan 1981, 2001; Lagarde et al., 2001; Díaz-Paniagua, Keller and Andreu, 2001). Further researches on juvenile's ecology are required.

Our results have important management consequences. Tortoises walking in devastated carbonized post-fire landscape provide the deceptive feeling that they will not survive, triggering inappropriate safety action such as translocations towards intact areas, at least by general public (unpublished). We suggest leaving surviving tortoises in their burnt areas and launching media campaigns following strong fires to promote this counterintuitive notion. Indeed, inappropriate safety translocations may elicit homing behaviours and increase mortality risks due to hazardous displacements (e.g. crossing road or obstacles; Pérez et al., 2004; Golubović et al., 2013). Moreover, population augmentation programs (e.g. using captive breeding) should be tested to compensate mortality caused by fire (Field et al., 2007; Drake et al., 2012). One of the most efficient practical actions would be to promote juvenile survival in areas where refuge availability has been strongly degraded, either by subsequent fires or by excessive closing of the habitat that both entail disappearance of bushes. Favouring thick bushes or setting up artificial refuges suitable for small tortoises should be urgently tested (Ballouard et al., 2013).

Acknowledgements

Many volunteers and students contributed to the numerous population surveys conducted under the supervision of the Soptom. BL directed field population surveys between 1998 and 2009. The Soptom provided funding and logistical support. In 2009, Monky and financial support of FEDER program allowed the translocation experimentation. We warmly thank landowners, ONF, and R. Cambag for allowing field investigations.

References

Ballouard, J-M., Caron, S., Lafon, T., Servant, L., Devaux, B., Bonnet, X. (2013): Fibrocement slabs as useful tools to monitor juvenile reptiles: a study in a tortoise species. Amph. Rep.t 34: 1–10.

Barje, F., Slimani, T., El Mouden, E.H., Lagarde, F., Bonnet, X., Ben Kaddour, R. K. (2005). Shrewd shrikes and spiny shrubs: a calamity for hatchling Moorish tortoise. Amph. Rept. 26: 113–115.

Bertolero, A., Cheylan, M., Hailey, A., Livoreil, B., Willemsen, R.E. (2011): Testudo hermanni (Gmelin 1789) – Hermann's Tortoise. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., and Mittermeier, R.A. (Eds.). Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises:

A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs No. 5, pp. 059.1–059.20

Bonnet, X., Fizesan, A., Michel, C.L. (2013): Shelter availability, stress level, and digestive performance in the aspic viper. J. Exp. Biol. 216: 815–822

Cavitt, J.F. (2000): Fire and a tallgrass prairie reptile community: effects on relative abundance and seasonal activity. J. Herp. 34: 12–20.

Chelazzi, G., Francisci. F. (1979): Movement patterns and homing behavior of Testudo hermanni Gmelin (Reptilia Testudinidae). Ital. J. Zool. 13: 105–127.

Cheylan, M. (1981): Biologie et écologie de la Tortue d'Hermann Testudo hermanni (Gmelin, 1789). Contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires de la France. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, n° 13, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 404 p.

Cheylan, M. (2001): Testudo hermanni Gmelin, 1789 – Griechische Landschildkröte. In: Fritz U. (ed.), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIA: Schildkröten I. Wiebelsheim, Aula-Verlag, pp. 179–289.

Cheylan, M., Catard, A., Livoreil, B. Bosc V. (2008): Plan national d'actions en faveur de la Tortue d'Hermann Testudo hermanni hermanni. Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Provence-Alpes-Côte d'Azur, 148 .

Couturier, T., Cheylan, M., Guérette, E., Besnard, A. (2011): Impacts of a wildfire on mortality and short term movements of a Hermann's tortoise Testudo hermanni hermanni population in south-eastern France. Amph.-Rept. 32: 541–545.

Couturier, T., Cheylan, M., Bertolero, A., Astruc, G., Besnard, A. (2013): Estimating abundance and population trends when detection is low and highly variable: A comparison of three methods for the Hermann's tortoise. J. Wildlife Manag. 77: 454–462.

Debussche, M., Lepart, J., Dervieux, A. (1999): Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. Global Ecol. Biogeogr. 8: 3–15.

Díaz-Paniagua, C., Keller, C., Andreu, A.C. (2001). Long-term demographic fluctuations of the spur-thighed tortoise Testudo graeca in SW Spain. Ecography 24: 707–721.

Drake, K. K., Nussear, K. E., Esque1, T. C., Barber, A. M., Vittum, K. M., Medica1, P. A., Trac,y C. R., Hunter Jr K. W. (2012): Does translocation influence physiological stress in the desert tortoise? Anim. Conserv. 15: 560–570

Esque, T.C., Schwalbe, C.R., DeFalco, L.A., Duncan, R.B., Hughes, T.J. (2003): Effects of desert wildfires on desert tortoise (Gopherus agassizii) and other small vertebrates. South. Natur. 48: 103–111.

Felix, J., Capalleres, X, Budó, J., Farré M. (1989): Estructura de una poblacion de tortuga mediterranea (Testudo hermanni robertmertensi, Wermuth), antes y despues de un incendio forestal. Treb. Soc. Cat. Ictio. Herp. 2: 210-223

Field, K.J., Tracy, C.R., Medica, P.A., Marlow, R.W., Corn, P.S. (2007). Return to the wild: translocation as a tool in conservation of the Desert Tortoise (Gopherus agassizii). Biol. Conserv. 136: 232–245.

Golubović, A., Arsovski, D., Ajtić, R., Tomović, L., Bonnet, X. (2013): Moving in the real world: tortoises take the plunge to cross steep steps. Biol. J. Lin. Soc. 108: 719-726.

Greenberg, C.H., Neary, D.G., Harris, L.D. (1994): Effect of high intensity wildfire and silvicultural treatments on reptile communities in sand-pine scrub. Cons. Biol. 8: 1047–1057.

Hailey, A. (2000). The effects of fire and mechanical habitat destruction on survival of the tortoise Testudo hermanni in northern Greece. Biol. Cons. 92: 321–333

Hailey, A. (2002): Assessing body mass condition in the tortoise Testudo hermanni. Herp. Jour. 10: 57–61.

Henen, B. T. (1991). Measuring the lipid content of live animals using cyclopropane gas. Am. J. Physiol. Regul., Integr. Comp. Physiol. 261: R752-R759.

Henen, B. T. (1997): Seasonal and annual energy budgets of female desert tortoises (Gopherus agassizii). Ecology 78: 283–296.

Henen, B. T. (2002): Reproductive effort and reproductive nutrition of female desert tortoises: essential field methods. Integr. Comp. Biol. 42: 43-50.

Hermann, S.M., Guyer, C., Waddle, J.H., Nelms, M.G. (2002): Sampling on private property to evaluate population status and effects of land use practices on the gopher tortoise, Gopherus polyphemus. Biol. Conserv. 108: 289–298

Huot-Daubremont, C., Grenot C. (1997): Activity rythm of Hermann Tortoise (Testudo hermanni hermanni) in semi-free state in the Massif des Maures (Var). Revue d'Ecologie Terre et Vie 52: 331–344.

Inventaire Forestier National (2003). http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/

Lagarde, F., Bonnet, X., Henen, B.T., Corbin, J., Nagy, K.A., Naulleau, G. (2001): Sexual size dimorphism in steppe tortoises (Testudo horsfieldi): growth, maturity, and individual variation. Can. J. Zool. 79: 1433–1441.

Lagarde, F., Bonnet, X., Corbin, J., Henen, B., Nagy, K. (2002). A short spring before a long jump: the ecological challenge to the steppe tortoise (Testudo horsfieldi). Can. J. Zool. 80: 493-502.

Lagarde F., Bonnet X., Corbin J., Henen B., Nagy K., Mardonov B., Naulleau G. (2003): Foraging behaviour and diet of an ectothermic herbivore: Testudo horsfieldi. Ecography 26: 236–242.

Lagarde, F., Guillon, M., Dubroca, L., Bonnet, X., Ben Kaddour, K., Slimani, T., El Mouden, E. H. (2008): Slowness and acceleration: a new method to quantify the activity budget of chelonians. Anim. Behav. 75: 319–329.

Lagarde, F., Louzizi, T., Slimani, T., El Mouden, H., Ben Kaddour, K., Moulherat, S., Bonnet, X. (2012): Bushes protect tortoises from lethal overheating in arid areas of Morocco. Environ. Cons. 39: 172–182.

Livoreil, B. (2004): Suivis de la population de Tortue d'Hermann de Vidauban après les incendies de l'été 2003. Unpublished repport, 34 p.

Livoreil, B. (2009): Distribution of the endangered Hermann's tortoise Testudo hermanni hermanni in Var, France, and recommendations for its conservation. Oryx 43: 299–305.

Lovich, J.E., Ennen, J.R., Madrak, S.V., Loughran, C.L., Meyer, K.P., Arundel, T.R., Bjurlin, C.D. (2011): Long-term post-fire effects on spatial ecology and reproductive output of female Agassiz's desert tortoises (Gopherus agassizii) at a wind energy facility near Palm Springs, California, USA. Fire Ecology 7: 75–87.

Nagy, K.A., Medica, P.A. (1986): Physiological ecology of desert tortoises in southern Nevada. Herpetologica 42: 73–92.

Naulleau, G., Bonnet, X. (1996): Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. Oecologia 107: 301-306.

Pausas, J.G., Llovet, J., Rodrigo, A., Vallejo, R. (2008): Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? A review. Inter. J. Wildland Fire 17: 713– 723.

Pérez, I., Giménez, A., Sánchez-Zapata, J.A., Anadón, J.D., Martínez, M., Esteve, M.A. (2004): Non-commercial collection of spur-thighed tortoises: a cultural problem in southeast Spain. Biol. Conserv. 118: 175–181.

Popgeorgiev, G. (2008): The effects of a large-scale fire on the demographic structure of a population of Hermann's (Testudo hermanni boettgeri Mojsisovics,1889) and Spur□thighed (Testudo graeca ibera Pallas, 1814) tortoises in Eastern Rhodopes Mountains, Bulgaria. Historia Naturalis Bulgarica 19: 115–127

Prométhée, (2010): La banque de données sur les incendies de forêts en région méditerranéenne en France. http://www.promethee.com/.

Quézel, P., Médail F. (2004): Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditérranéen. Elsevier, 572 p.

R Development Core Team (2012): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing,Vienna, Austria.

Russell, K.R., Van Lear, D.H., Guynn Jr., D.C. (1999): Prescribed fire effects on

herpetofauna: review and management implications. Wildlife Soc. Bull. 27: 374–384.

Sanz-Aguilar, A., Anadón, J. D., Giménez, A., Ballestar, R., Graciá, E., Oro, D. (2011): Coexisting with fire: The case of the terrestrial tortoise Testudo graeca in mediterranean shrublands. Biol. Conserv. 144: 1040–1049.

Speakman, J. R. (Ed.). (2001): Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods. Cambridge University Press.

Syphard, A.D., Radeloff, V.C., Hawbaker, T.J., Stewart, S.I. (2009). Conservation threats due to human-caused increases in fire frequency in Mediterranean-climate ecosystems. Conserv. Biol. 23: 758–769

Stubbs, D., Swingland, I.R. (1985): The ecology of the Mediterranean tortoise a declining population. Can. J. Zool. 63: 169–180.

Willemsen, R. E. Hailey. A. (2002): Body mass condition in Greek tortoises: regional and interspecific variation. Herp. Journal 12: 105–114.

Yager, L.Y., Hinderliter, M.G., Heise, C.D., Epperson, D.M. (2007): Gopher tortoise response to habitat management by prescribed burning. J. Wildlife Manag. 71: 428–434.

Table 1. Number of tortoises observed during population surveys performed in intact and burnt areas. The burnt area was devastated by strong fire in 2003. Lines highlighted in grey indicate surveys performed before fire. A crude encounter rate was calculated as the total number of tortoises found per searching day. Few surveys were performed in 2008, and very few tortoises observed (data not reported). Each year, several tortoises were not sexed (N=39 all years pooled, not presented in the table).

Period	Area	Searching days	Females	Males	Catchability index
2002	Intact	**11**	28	24	5.09
2002	Burn	**6**	17	25	7.67
Early 2003	Intact	**2**	2	7	4.50
Early 2003	Burn	**10**	15	12	2.80
Late 2003	Intact	4	1	4	1.25
Late 2003	Burn	3	1	3	1.33
2004	Intact	17	41	37	5.06
2004	Burn	30	63	51	3.97
2005	Intact	15	9	14	1.73
2005	Burn	36	20	22	1.25
2006	Intact	4	3	0	0.75
2006	Burn	11	3	3	1.00
2007	Intact	7	3	5	1.43
2007	Burn	14	11	12	1.71
2009	Intact	9	20	12	3.56
2009	Burn	16	22	29	3.44
Total		195	259	260	2.86

Table 2. Results from GLM analysis to identify the main factors influencing changes of mean body condition in tortoises measured during population surveys performed in intact and burnt areas. Ln-body mass sas the dependent variable, Ln-SCL was the covariate, years, sexes and areas (intact vs burnt) were the factors. The only significant effect was associated to annual variations (time) without interaction with the other factors.

Source	S-Sq	d.f.	M-Sq	F	p
Orig.	7.104	1	7.104	4518.68	0.01
Ln-Cl	4.929	1	4.929	3134.90	0.01
Sex	0.000	1	0.000	0.12	0.733
Time (years)	0.069	5	0.014	8.72	0.01
Area (intact/burnt)	0.000	1	0.000	0.03	0.856
Sex*Time	0.003	5	0.001	0.38	0.865
Sex* Area	0.001	1	0.001	0.53	0.468
Time* Area	0.002	5	0.000	0.25	0.940
Sex*time* Area	0.009	5	0.002	1.26	0.280
Error	0.593	377	0.002		

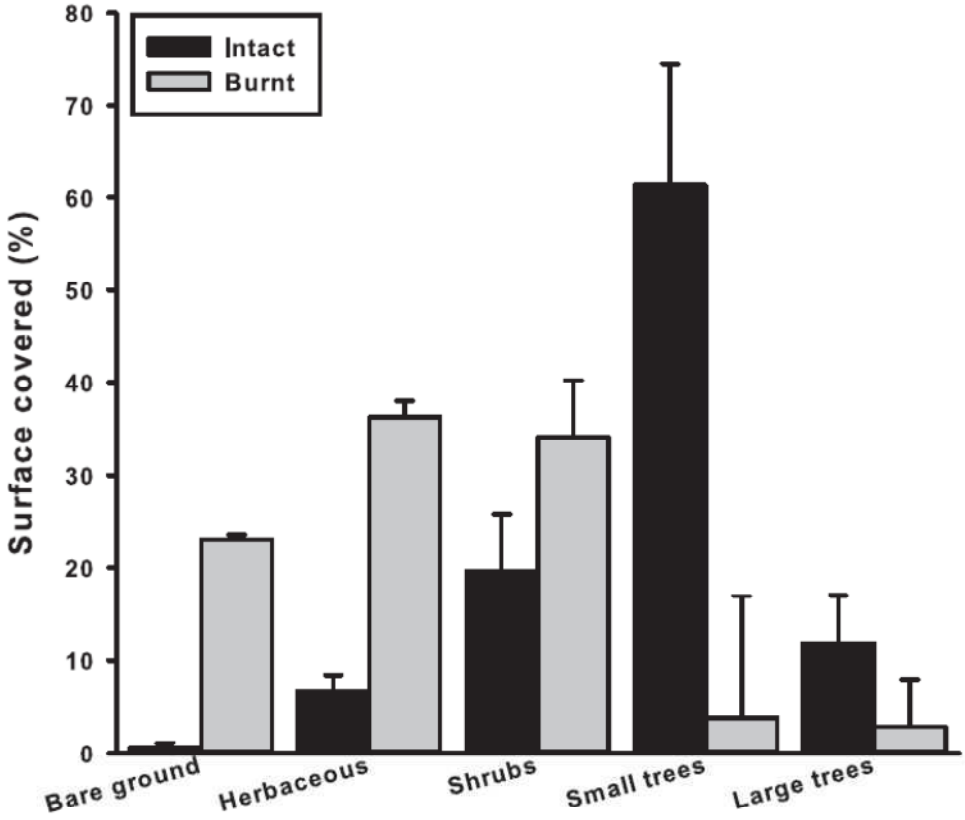


Figure 1: Proportion of the main types of microhabitats in the intact and burnt area (surface expressed as %) in 2009, six years after fire. Means are expressed ±1.SE.

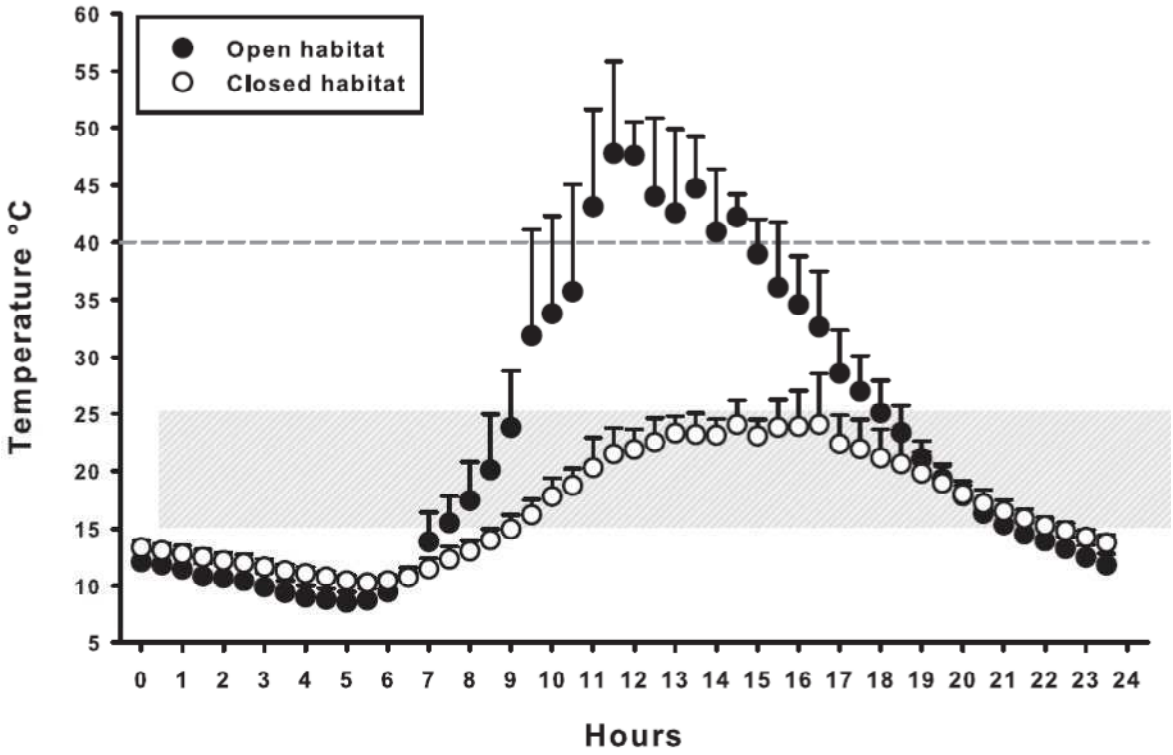


Figure 2: 24h-thermal profiles recorded every 30 minutes using eight tortoise physical models respectively placed in open micro-habitat (herbaceous layer, N=4) and in closed micro-habitat (large trees, thick shrubs, N=4). Data recorded during sunny days between April and May 2009 were averaged. Means are expressed ±1SD. The grey dashed area indicates the range of optimal body temperatures for terrestrial tortoises (Huot-Daubremont and Grenot 1997; Lagarde et al. 2012). Body temperatures above 40°C are considered as potentially lethal (grey dashed line).

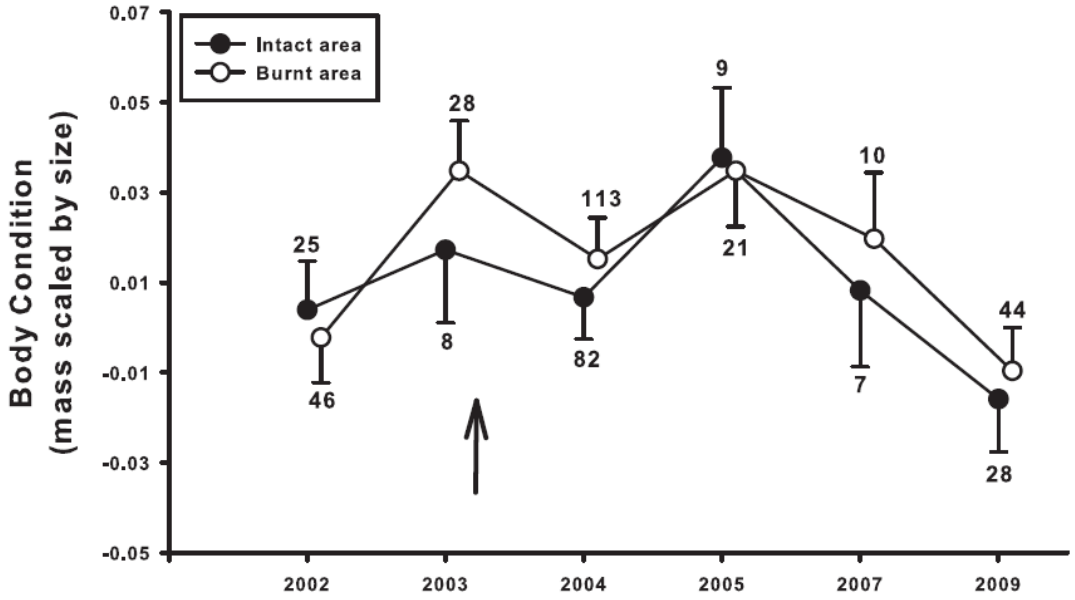


Figure 3: Comparison of the mean body condition (mass scaled by size) of tortoises monitored in two areas, intact versus burnt. The arrow indicates a major fire event (summer 2003). Means calculated for 2004 include tortoises found in late 2003, after the fire. Means are expressed ±1SE, numbers indicate sample size. Due to small sample size (N<10 tortoises observed per year) means could not be reliably calculated in 2006 and 2008.

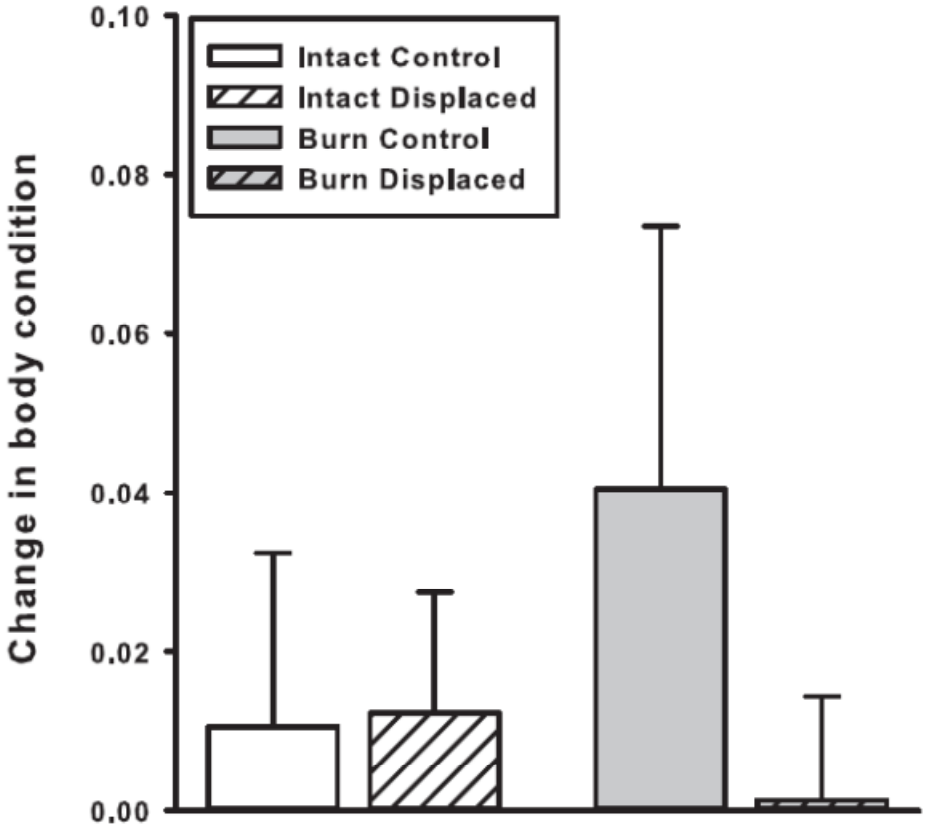


Figure 4: Changes in mean body condition (±SE) in control and displaced tortoises respectively monitored in intact area and burnt areas. Sample size was 6 for each bar.

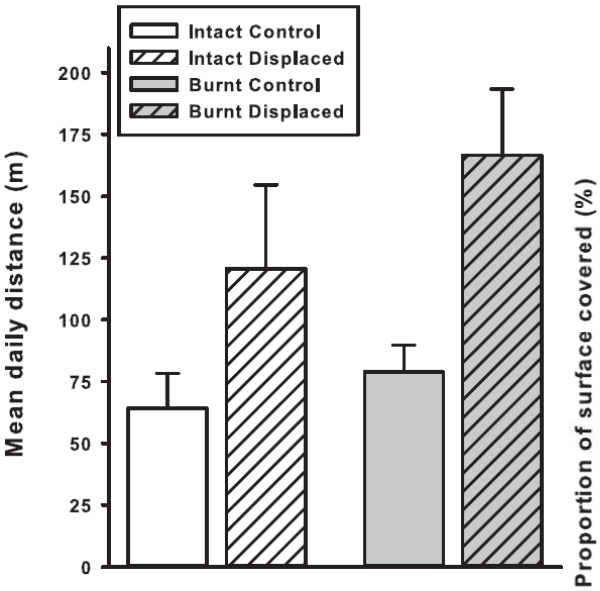
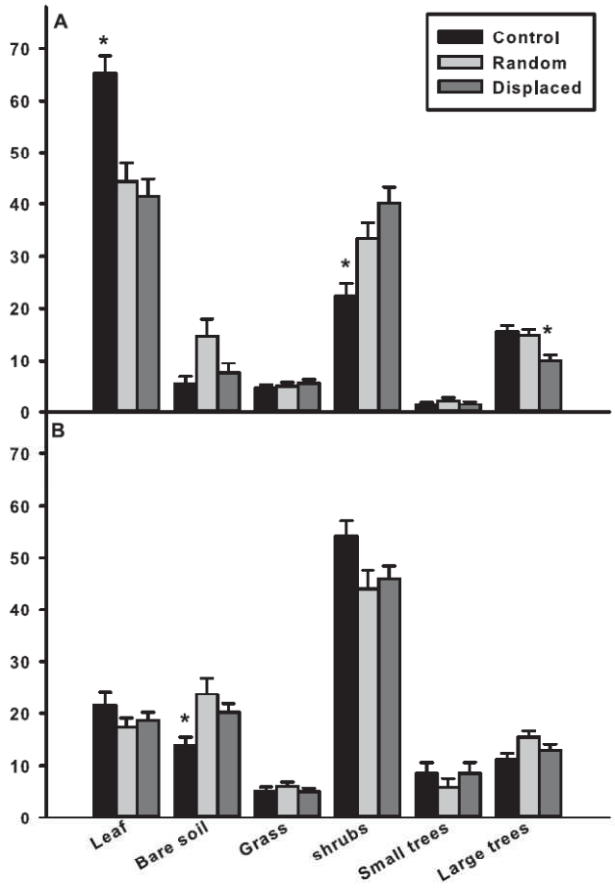
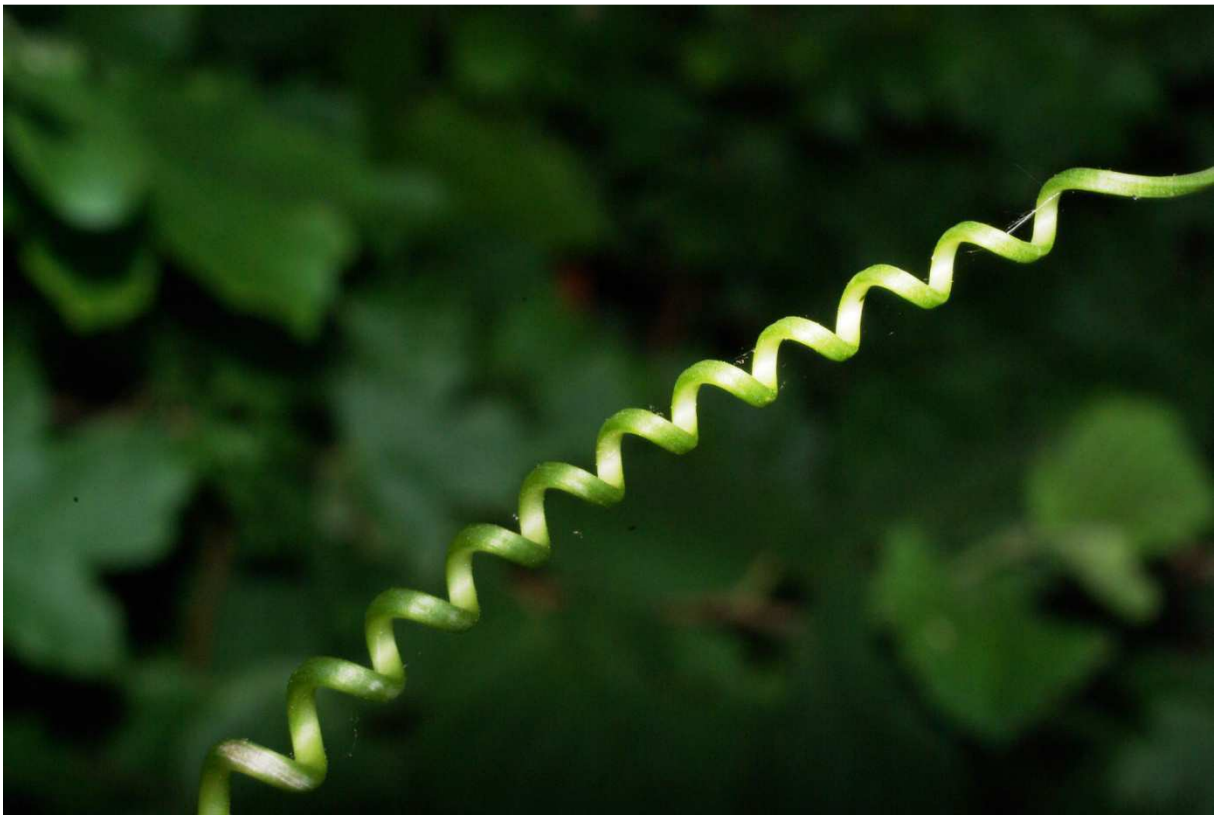


Figure 5: Mean daily distance (±1SE) travelled by control (N=12, open bars) and displaced tortoises (N=12, hatched bars). Intact area and burnt areas are indicated in white and grey respectively (sample size was 6 for each bar).



Each bar represent the mean values (±1SE) calculated in 6 radio-tracked tortoises. Significant selection was expressed as differences in comparison to randomly sampled microhabitats (Random: light grey bars) was indicated with asterisks (Wilcoxon test $p<0.05$, see text).

Discussion générale



Afin de structurer cette partie, nous prendrons le plan inverse de l'introduction et de la thèse en commençant à l'échelle de l'individu et de l'écophysiologie, puis de la communauté d'espèces pour finir sur une vision globale de la biodiversité dans un écosystème donné.

1. Suivis individuels

En employant des moyens tels que le suivi télémétrique, il est possible de se faire une idée relativement précise de comportements tels que la sélection de micro-habitat, et d'étudier l'écophysiologie des organismes au travers de proxis (indice de condition corporelle). Il est alors possible de voir si ces derniers sont influencés par des conditions environnementales. Par exemple, pour des tortues terrestres un épisode incendiaire ou d'autres facteurs entrainant une modification drastique du milieu. Ces techniques sont très utiles pour répondre à des questions très précises mais nécessitent un lourd travail de préparation avec la capture et la pose de matériel sur les individus, de suivi (plusieurs localisations par jour sur une grande durée) et une dépense financière conséquente (achat de matériel, salaires des personnes sur le terrain). Dans le cadre de l'étude menée sur les tortues d'Hermann, les limites et les améliorations possibles sont justement directement liées à ces inconvénients. En effet, il aurait été optimal de pouvoir suivre plus d'individus, de sexes et d'âges différents. Cependant, la tortue d'Hermann est un reptile menacé, relativement rare (Cheylan et al., 2008) et la capture des individus demande du temps. De plus, pour suivre des individus plus petits, il est nécessaire de les équiper avec des émetteurs de masse plus faible qui émettent moins longtemps ce qui complique les suivis. Nous pouvons néanmoins souligner que les suivis sont poursuivis depuis dans le cadre d'un programme Life+ à partir de protocoles similaires. En y ajoutant les informations recueillies par le protocole de CMR (Capture-Marquage-Recapture) mené en parallèle, il est possible d'avoir une image de plus en plus précise de l'écologie des tortues d'Hermann.

La principale information issue de ce suivi individuel est que les tortues d'Hermann montrent une grande plasticité et/ou adaptabilité vis-à-vis de leur environnement. Elles ne semblent pas rencontrer de difficulté particulière dans les

zones incendiées (une fois l'incendie passé). En effet le nombre de refuges potentiels reste élevé (buissons, pierriers). Ainsi une des clés que cette étude basée sur quelques individus pourrait apporter aux mesures de conservation est de veiller à maintenir une grande disponibilité en refuges dans les habitats. Les autres projets présentés dans ce manuscrit, montrent à une échelle de moins en moins fine mais en couvrant de plus en plus d'espèces (dont des reptiles à chaque étape) que cette notion s'applique largement. Il est important d'insister sur un fait : bien que fortement intuitive, l'idée de favoriser la disponibilité en refuges terrestres communs, comme de simples talus ou tas de pierres, n'est pas suivie d'application dans la plupart des actions de terrain censées favoriser la biodiversité. En fait, elle est même absente de la plupart des fiches techniques – y compris celle relative aux programmes de replantation des haies, ce qui est un comble.

2. *Modifications de l'habitat et suivis de populations de reptiles*

D'une manière générale, les protocoles de CMR sur les reptiles sont relativement aisés à effectuer. Ils ne nécessitent que peu de matériel (des plaques de fibrociment), peu de personnel (une personne pouvant effectuer un grand nombre d'observations et de captures par jour) et peu de qualification (il est juste nécessaire de savoir reconnaitre et manipuler les animaux). Cependant, pour que les données de CMR soient fiables et conséquentes il est obligatoire de pousser l'étude dans le temps, sur plusieurs années. Nous pouvons néanmoins souligner l'exception de l'étude menée au Mans relatée dans cette thèse, puisqu'en relativement peu de temps (6 années) il est possible d'obtenir des effets très nets et de tirer des conclusions sur l'impact des changements de conditions d'ouverture de milieu pour les reptiles.

Il est important de souligner que si les lisières broussailleuses sont des abris essentiels pour les reptiles, elles abritent un cortège d'autres espèces. Ces milieux sont largement considérés comme des nuisances par la population générale, et désormais par une proportion de plus en plus forte d'agriculteurs comme l'ont montré des enquêtes sociologiques (Baudry et al. 2000). L'étude réalisée sur le site de l'Arche de la Nature est très encourageante. Non seulement les actions de terrain ont augmenté la quantité de lisières broussailleuses, et donc la disponibilité en abris pour

de nombreuses espèces, mais encore les vipères aspics – espèce très impopulaire - ont été largement favorisées. Or, le pari n'était pas gagné au départ. En effet, le site est fortement aménagé et visité (environ 500.000 visiteurs/an), et de surcroit il est enclos dans des zones urbaines. Ce projet montre qu'il est possible de combiner des objectifs d'éducation à l'environnement avec ceux de la préservation de la biodiversité au sens large. L'axe central étant qu'il faut aménager des zones offrant suffisamment d'abris aux espèces terrestres dans les endroits où ils font défaut. Ce travail permet de montrer qu'il est possible de faire se côtoyer les activités de plein air d'un large public avec des modes de gestions et utilisables à plus grande échelle.

Bien entendu, il faut poursuivre cette étude qui sert ainsi de "veille" ou d'indicateur de l'état de la biodiversité à l'Arche de la nature.

3. Structure des haies et biodiversité

En prenant en compte un plus grand nombre d'espèces et en élargissant le périmètre aux zones cultivées qui occupent la majorité de notre territoire, les mêmes conclusions s'imposent. Il est important de maintenir une forte disponibilité en refuges terrestres dans les zones essentielles que sont les milieux de bordure et de lisière. En particulier les haies.

Comme l'illustre la bibliographie et nos résultats, la problématique de l'importance des haies, des lisières et de la disponibilité en abris sur la biodiversité reste un vaste sujet pouvant être étudié de plusieurs manières. Une approche à large spectre en observant un grand nombre d'espèces permet d'avoir une vision globale mais peu précise. Cependant, en utilisant des techniques particulières issues des RBA, nous arrivons à montrer que de grands éléments de la biodiversité présente dans les haies agricoles sont fortement influencés par 2 grands groupes de variables formant des gradients de disponibilité en abris et de qualité/complexité de la végétation.

Toujours grâce à ces techniques, nous avons aussi utilisé une approche expérimentale par la création de haies. Nous avons pu y observer la colonisation rapide par plusieurs espèces des haies qui pour l'instant sont plus marquées par la

présence ou l'absence de talus que par leur végétation composée de plants en croissance.

Ainsi l'intérêt du talus, même de petite taille et à court terme, est très visible. En mettant en parallèle les résultats obtenus sur l'ensemble des haies inscrites dans le paysage agricole et sur les haies expérimentales du terrain communal, il est possible de renforcer nos conclusions sur l'importance de la disponibilité des abris pour la faune.

Le rôle de la matrice paysagère (ignoré dans ce travail) reste indiscutable comme l'illustre un grand nombre d'études (Alignier and Deconchat, 2013; Baudry and Jouin, 2003; Gonzalez et al., 2009). En effet, la nature de la parcelle adjacente est en mesure de moduler la présence et la densité de telle ou telle espèce dans les éléments la jouxtant tels que la bande enherbée ou la haie. Ces relations sont complexes car elles sont liées aux pratiques agricoles des parcelles, mais aussi au mode de traitement des éléments semi-pérennes (Butet et al., 2006; Gonzalez et al., 2010; Michel et al., 2007) et de l'écologie propre aux espèces (Aviron et al., 2005; Millán de la Peña et al., 2003) et à l'histoire locale des peuplements et des parcelles. De plus, l'effet lisière des haies (certaines pouvant être relativement épaisses) reste compliqué à appréhender dans sa totalité car lui même varie selon un grand nombre de critères abiotiques tels que la nature du sol, l'orientation, mais aussi biotique notamment au travers des essences d'arbres présentes (Roume et al., 2011). Dans le futur il pourrait être intéressant de prendre en compte la base des haies et d'autres structures connectives comme pourvoyeurs de refuges essentiels aux espèces peu mobiles et cryptiques. Il est possible que les nouvelles haies largement dépourvues de refuges terrestres n'assurent qu'un faible rôle écologique dans les paysages pour de nombreuses espèces. Mais il reste nécessaire de tester cette hypothèse. D'autres perspectives sont envisageables.

Dans le cadre de cette thèse, certaines variables dites "de paysage" (nature de la culture, mode de traitement, connectivité, etc.) ou abiotiques (températures, vent, météo actuelle, stress hydrique, etc.) ont été relevées sur le terrain ou calculées. Pour des raisons de temps, ces variables n'ont pu être testées et nous ne pouvons confirmer ou infirmer les conclusions de plusieurs auteurs à leurs sujets. Nous

pouvons néanmoins supposer au vu des constations de terrain, que les conditions climatiques jouent un rôle essentiel dans l'observation de la faune (arthropodes, reptiles, etc.) (Natural England, 2011). Les deux principales saisons de terrain (été 2011 et 2012) ont été caractérisées par des conditions météorologiques très particulières. La première année une sécheresse de 2 mois causant une estivation d'un grand nombre d'espèces suivie d'un mois de pluie quasi continue a contraint les organismes ectothermes (sauf des mollusques par exemple) à rester caché. La deuxième saison a subi un début de printemps très chaud provoquant la sortie d'hibernation avancée suivi d'un reste de printemps pluvieux et froid pour finir par un été caniculaire. Cette météo allant d'un extrême à l'autre serait très intéressante à prendre en compte, surtout si l'on met en parallèle les scénarii de changement globaux prévoyant des saisons de plus en plus contrastées (Araújo et al., 2006 ; Pachauri et al., 2008 ; Sinervo et al., 2010).

Par ailleurs, il serait intéressant de pousser les critiques et les analyses du volet « biodiversité fonctionnelle » plus en avant, comme il avait été prévu au début de la thèse. En effet, sur le terrain, à chaque fois que l'on observait des individus, en plus du nombre par espèce, leur activité était notée et codée en grande catégories (déplacement, refuge, alimentation, accouplement/parade, soins aux jeunes). Le but était de pouvoir répondre à la question suivante : si nous observons les mêmes espèces dans toutes les haies (ou partie des haies), y réalisent-elles les mêmes activités ? Avec comme hypothèse que la structure physique des haies (notamment la densité en abris) va influencer les possibilités d'accomplissement de fonctions (alimentation, reproduction, etc.) des espèces.

Cette étude apporte davantage de questions que de réponses. En partie parce que ce travail sur un sujet classique « les haies » montre bien qu'il est possible en utilisant des traitements peu habituels et en visant une partie négligée de la haie (le pied) d'étudier un grand nombre d'espèces et d'arriver à obtenir des résultats nouveaux. Finalement, ce travail montre aussi qu'il n'est pas toujours nécessaire de tuer un grand nombre d'individus, sans compter les espèces non ciblées (Pearce et al., 2012), et l'utilisation de techniques des RBA alliées à des protocoles de terrain adaptés permettent d'enregistrer une très grande quantité de données.

Références bibliographiques



Alford, R.A., Richards, S.J., 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. Annu. Rev. Ecol. Syst. 30, 133–165.

Alignier, A., Deconchat, M., 2013. Patterns of forest vegetation responses to edge effect as revealed by a continuous approach. Ann. For. Sci. 70, 601–609.

Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. J. Biogeogr. 33, 1712–1728.

Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. Agric Ecosyst Env. 108, 205–217.

Badenhausser, I., Cordeau, S., 2012. Sown grass strip—A stable habitat for grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in dynamic agricultural landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 159, 105–111.

Baker, J., French, K., Whelan, R.J., 2002. The Edge Effect and Ecotonal Species: Bird Communities across a Natural Edge in Southeastern Australia. Ecology 83, 3048.

Ballinger, R.E., Watts, K.S., 1995. Path to extinction - Impact of vegetational change on lizard populations on arapaho prairie in the Nebraska sandhills. Am. Midl. Nat. 134, 413–417.

Bankston, J.L., Duffey, J.T., Bourquin, A.W., Magar, 2001. Innovative approaches for groundwater remediation using natural attenuation and phytoremediation. Presented at the Sixth international in situ and on-site bioremediation symposium., Battelle Press, pp. 33–40.

Basharin, G.P., 1959. On a Statistical Estimate for the Entropy of a Sequence of Independent Random Variables. Theory Probab. Its Appl. 4, 333–336.

Baudry, J., Bunce, R.G.., Burel, F., 2000. Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. J. Environ. Manage. 60, 7–22.

Baudry, Jouin, 2003. De la haie aux bocages: organisation, dynamique et gestion. Institut national de la recherche agronomique, Paris.

Bazin, P., Schmutz, T., 1994. La mise en place de nos bocages en Europe et leur déclin. Rev. For. Franccaise 1994 S Fasc. Thématique Agroforesterie En Zone Tempérée.

Biaggini, M., Consorti, R., Dapporto, L., Dellacasa, M., Paggetti, E., Corti, C., 2007. The taxonomic level order as a possible tool for rapid assessment of Arthropod diversity in agricultural landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 122, 183–191.

Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekotter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. J Appl Ecol 45, 141–150.

Blaustein, A.R., Wake, D.B., 1995. The puzzle of declining amphibian populations. Sci. Am. 272, 52–57.

Bonnaure, R., 2011. inventaire des plantes utilisables en PPAM : une approche de la biodiversité. ITEIPMAI.
Bonnet, X., Fizesan, A., Michel, C.L., 2012. Shelter availability, stress level and digestive performance in the aspic viper. J. Exp. Biol. 216, 815–822.
Bonnet, X., Lourdais, O., Shine, R., Naulleau, G., 2002a. Reproduction in a typical capital breeder: Costs, currencies, and complications in the aspic viper. Ecology 83, 2124–2135.
Bonnet, X., Shine, R., Attum, O., 2002b. Taxonomic chauvinism. Trends Ecol. Evol. 17, 1–3.
Burel, F., 1991. Dynamique d'un paysage: réseaux et flux biologiques. Editions du Muséum national d'histoire naturelle, Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, Paris.
Burel, F., Baudry, J., 1995. Species biodiversity in changing agricultural landscapes: A case study in the Pays d'Auge, France. Agric. Ecosyst. Environ. 55, 193–200.
Burel, F., Garnier, E., 2008. Chapitre 1. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité, in: ESCo "Agriculture et Biodiversité."
Butet, A., Paillat, G., Delettre, Y., 2006. Seasonal changes in small mammal assemblages from field boundaries in an agricultural landscape of western France. Agric Ecosyst Env. 113, 364–369.
Cabezas, S., Calvete, C., Moreno, S., 2011. Survival of translocated wild rabbits: importance of habitat, physiological and immune condition. Anim. Conserv. 14, 665–675.
Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. Ecol. Lett. 6, 857–865.
Chapin, F.S., 2003. Effects of Plant Traits on Ecosystem and Regional Processes: a Conceptual Framework for Predicting the Consequences of Global Change. Ann. Bot. 91, 455–463.
Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature 405, 234–242.
Charrier, S., 2002. Clé d'identification des coleopteres lucanides et scarabéides de vendée et de l'Oest de la France. Nat. Vendéen 2, 61–93.
Cheylan, M., Catard, A., Livoreil, B., Berlin, B., Recorbet, B., Bentata, V., 2008. Plan national de restauration de la Tortue d'Hermann. 2008-2012. Ministère de l'Ecologie, du Développement et de l'Aménagement durables.
Clark, J.A., May, R.M., 2002. Taxonomic Bias in Conservation Research. Science 297, 191b–192.
Clere, E., Bretagnolle, V., 2001. Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieu agricole: biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. Rev Ecol Terre Vie 56, 275–97.
Congdon, J.D., Dunham, A.E., Sels, R.C.V., 1993. Delayed sexual maturity and demographics of Blanding turtles (emydoidea-blandingii) - Implications for conservation and management of long-lived organisms. Conserv. Biol. 7, 826–833.

Conti, G., Díaz, S., 2013. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. J. Ecol. 101, 18–28.
Cortez, J., Garnier, E., Pérez-Harguindeguy, N., Debussche, M., Gillon, D., 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. Plant Soil 296, 19–34.
Costanza, R., d' Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1998. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Ecol. Econ. 25, 3–15.
Cousins, S.A.O., Eriksson, O., n.d. The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. Landsc. Ecol. 17, 517–529.
Cousins, S.H., 1991. Species diversity measurement: Choosing the right index. Trends Ecol. Evol. 6, 190–192.
Ctifl, 2000. Les haies composites réservoirs d'auxiliaires. Éditions Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes, Paris.
Ctifl, 2012. Biodiversité et régulation des ravageurs en arboriculture fruitière. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes (France), [Paris].
Deconchat, M., Gibon, A., Cabanettes, A., Du Bus de Warnaffe, G., Hewison, M., Garine, E., Gavaland, A., Lacombe, J.-P., Ladet, S., Monteil, C., 2007. How to set up a research framework to analyze social-ecological interactive processes in a rural landscape. Ecol Soc 12, 15.
Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends Ecol. Evol. 16, 646–655.
Draycott, R.A.H., Hoodless, A.N., Cooke, M., Sage, R.B., 2011. The influence of pheasant releasing and associated management on farmland hedgerows and birds in England. Eur. J. Wildl. Res. 58, 227–234.
Durner, G., Gates, J., 1993. Spatial ecology of black rat snakes on Remington farms, Maryland. J. Wildl. Manag. 812–826.
Ensemble Studios, 1997. Editeur de carte Age of Empire. Microsoft Game Studio.
European Academies Science Advisory Council, 2005. A user's guide to biodiversity indicators. Royal Society, London.
Ewald, J.E., Aebischer, N.J., 1999. Pesticide Use, Avian Food Resources and Bird Densities in Sussex, Peterborough : JNCC. ed. Joint Nature Conservation Committee - JNCC.
Fernández, I.C., Simonetti, J.A., 2012. Small mammal assemblages in fragmented shrublands of urban areas of Central Chile. Urban Ecosyst. 16, 377–387.
Feyrer, F., Nobriga, M.L., Sommer, T.R., 2007. Multidecadal trends for three declining fish species: habitat patterns and mechanisms in the San Francisco Estuary, California, USA. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 64, 723–734.
Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35, 557–581.
Forman, R.T.T., Baudry, J., 1984. Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. Environ. Manage. 8, 495–510.

Franklin, J.F., 1993. Preserving Biodiversity: Species, Ecosystems, or Landscapes? Ecol. Appl. 3, 202.

Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R., Carter, N., 1995. Population Declines and Range Contractions among Lowland Farmland Birds in Britain Declinaciones poblacionales y contracciones en el área de distribución de aves que habitan tierras bajas agrícolas en Gran Bretaña. Conserv. Biol. 9, 1425–1441.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology 85, 2630–2637.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. Basic Appl. Ecol. 11, 97–105.

Gibbon, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., Winne, C.T., 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. BioScience 50, 653.

Goiran, C., Shine, R., 2012. Decline in sea snake abundance on a protected coral reef system in the New Caledonian Lagoon. Coral Reefs 32, 281–284.

Gonzalez, M., Deconchat, M., Balent, G., 2009. Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. Plant Ecol. 201, 305–318.

Gonzalez, M., Ladet, S., Deconchat, M., Cabanettes, A., Alard, D., Balent, G., 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. For. Ecol. Manag. 259, 266–274.

Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W., Reed, C., 1989. Translocation as a species conservation tool - Status and strategy. Science 245, 477–480.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. J. Ecol. 86, 902–910.

Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., Guillemin, R., 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. New Phytol. 180, 652–662.

Guyot, G., 1997. Climatologie de l'environnement: de la plante aux écosystèmes. Masson, Paris.

Hammond, P., 1992. Species Inventory, in: Groombridge, B. (Ed.), Global Biodiversity. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 17–39.

Hector, A., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. Science 286, 1123–1127.

Hooper, D.U., Chapin Iii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75, 3–35.

INRA, ENSA, CNRS, 1976. Les Bocages: histoire, écologie, économie. E.D.I.F.A.T. - O.P.I.D.A.

Javelle, A., 2008. Les limites d'une politique de replantation en pays bocager: exemple d'une politique de développement durable dans le nord de l'Ille-et-Vilaine. Territ. En Mouv. Rev. Géographie Aménagement 88–98.

King, D.I., Lambert, J.D., Buonaccorsi, J.P., Prout, L.S., 2007. Avian population trends in the vulnerable montane forests of the Northern Appalachians, USA. Biodivers. Conserv. 17, 2691–2700.

Klar, N.M., Crowley, P.H., 2012. Shelter Availability, Occupancy, and Residency in Size-Asymmetric Contests Between Rusty Crayfish, Orconectes rusticus. Ethology 118, 118–126.

Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? Ecol. Lett. 8, 468–479.

Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. Ecol. Lett. 10, 299–314.

LaDeau, S.L., Kilpatrick, A.M., Marra, P.P., 2007. West Nile virus emergence and large-scale declines of North American bird populations. Nature 447, 710–713.

Laliberte, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91, 299–305.

Laliberte, E., Paquette, A., Legendre, P., Bouchard, A., 2009. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. Oecologia 159, 377–388.

Lambert, M.R.K., 1997. Environmental effects of heavy spillage from a destroyed pesticide store near Hargeisa (Somaliland) assessed during the dry season, using reptiles and amphibians as bioindicators. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 32, 80–93.

Lawton, J.H., 1983. Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. Annu. Rev. Entomol. 28, 23–39.

Lawton, J.H., 1994. What do species do in ecosystems? Oikos 71, 367–374.

Lawton, J.H., Brown, V.K., 1993. Redundancy in Ecosystems, in: Biodiversity and Ecosystem Function. Springer Berlin Heidelberg, pp. 255–270.

Lawton, J.H., Schroder, D., 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. Nature 265, 137–140.

Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. Agric. Ecosyst. Environ. 89, 23–40.

Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.-P., Trommetter, M., 2008. Agriculture et Biodiversité - Valoriser les synergies. INRA.

Lecq, S., Livoreil, B., Ballouard, J.-M., Caron, S., Bonnet, X., n.d. Effect of fire history on habitat, homing behaviour, and body condition in the Herman tortoise. En Soumission.
Legendre, P., Borcard, D., 2003. Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème?, in: TECHNIP. (Ed.), Analyse Statistique de Données Spatiales. Paris.
Leinster, T., Cobbold, C.A., 2012. Measuring diversity: the importance of species similarity. Ecology 93, 477–489.
Lelièvre, H., 2010. Stratégies de thermorégulation chez deux colubridés sympatriques,la couleuvre verte et jaune Hierophis viridiflavus et la couleuvre d'Esculape Zamenis longissimus : une approche intégrée de la physiologie à la démographie. Université de Poitiers.
Lelièvre, H., Blouin-Demers, G., Bonnet, X., Lourdais, O., 2010. Thermal benefits of artificial shelters in snakes: A radiotelemetric study of two sympatric colubrids. J. Therm. Biol. 35, 324–331.
Leps, J., De Bello, F., Lavorel, S., Berman, S., 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia 78, 481–501.
Leroy, B., Paschetta, M., Canard, A., Bakkenes, M., Isaia, M., Ysnel, F., 2013. First assessment of effects of global change on threatened spiders: Potential impacts on Dolomedes plantarius (Clerck) and its conservation plans. Biol. Conserv. 161, 155–163.
Liagre, F., 2006. Les haies rurales: rôles, création, entretien. Éditions France Agricole, Paris.
Light, T., Marchetti, M.P., 2007. Distinguishing between Invasions and Habitat Changes as Drivers of Diversity Loss among California's Freshwater Fishes. Conserv. Biol. 21, 434–446.
Link, J., 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? Mar. Ecol. Prog. Ser. 230, 9.
Link, J., 2005. Translating ecosystem indicators into decision criteria. ICES J. Mar. Sci. 62, 569–576.
Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. Oikos 91, 3–17.
Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412, 72–76.
Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. Proc. Natl. Acad. Sci. 100, 12765–12770.
Luque, G.M., Hochberg, M.E., Holyoak, M., Hossaert, M., Gaill, F., Courchamp, F., 2013. Ecological effects of environmental change. Ecol. Lett. 16, 1–3.
MacArthur, R., 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. Ecology 36, 533.
Marcon, E., 2013. Mesures de la biodiversité, EcoFoG. ed, Ecologie des Forets de Guyane. EcoFoG.
Marshall, E.J.P., 2004. Agricultural Landscapes. J. Crop Improv. 12, 365–404.

Marsili, L., Casini, S., Mori, G., Ancora, S., Bianchi, N., D'Agostino, A., Ferraro, M., Fossi, M.C., 2009. The Italian wall lizard (Podarcis sicula) as a bioindicator of oil field activity. Sci. Total Environ. 407, 3597–3604.

Martín, J., López, P., Carrascal, L.M., Salvador, A., 1995. Adjustment of basking postures in the high-altitude Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*). Can. J. Zool. 73, 1065–1068.

Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111, 112–118.

Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., Wilson, J.B., 2003. An index of functional diversity. J. Veg. Sci. 14, 571–578.

Massa, F., 2004. influence des elements du paysage sur les transferts de l'eau et des polluants dans les bassins. Agro-transfert Bretagne.

McGeogh, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 73, 181–201.

McLaughlin, A., Mineau, P., 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. Agric. Ecosyst. Environ. 55, 201–212.

McLoughlin, P.D., Dzus, E., Wynes, B., Boutin, S., 2003. Declines in Populations of Woodland Caribou. J. Wildl. Manag. 67, 755.

Meeus, J.H.., 1993. The transformation of agricultural landscapes in Western Europe. Sci. Total Environ. 129, 171–190.

Michel, N., Burel, F., Butet, A., 2006. How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? Acta Oecol-Int J Ecol 30, 11–20.

Michel, N., Burel, F., Legendre, P., Butet, A., 2007. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France. Landsc Ecol 22, 1241–1253.

Michon, G., Romagny, B., Auclair, L., Deconchat, M., 2012. Forests as Patrimonies? From Theory to Tangible Processes at Various Scales. Ecol. Soc. 17.

Midgley, G.F., 2012. Biodiversity and Ecosystem Function. Science 335, 174–175.

Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P., Burel, F., 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. Agric. Ecosyst. Environ. 94, 59–72.

Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. J. Ecol. 96, 884–893.

Moonen, A.-C., Bàrberi, P., 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. Agric. Ecosyst. Environ. 127, 7–21.

Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villeger, S., Mason, N.W.H., Tomasini, J.A., Mouillot, D., 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. Oikos 117, 794–800.

Mouchet, M.A., Villeger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Funct Ecol 24, 867–876.

Mouillot, D., Leprêtre, A., 1999. A comparison of species diversity estimators. Popul. Ecol. 41, 203–215.

Natural England, 2011. Reptil mitigation guidelines- Natural England Technical Information Note TIN102.
Naulleau, G., Bonnet, X., Duret, S., 1996. Déplacements et domaines vitaux des femelles reproductrices de vipères aspic Vipera aspis (Reptilia, Viperidae) dans le centre ouest de la France. Presented at the Congrès de la Société herpétologique de France No24, Société herpétologique de France, Nancy, pp. 5–18.
Nordstad, T., Moe, B., Bustnes, J.O., Bech, C., Chastel, O., Goutte, A., Sagerup, K., Trouvé, C., Herzke, D., Gabrielsen, G.W., 2012. Relationships between POPs and baseline corticosterone levels in black-legged kittiwakes (Rissa tridactyla) across their breeding cycle. Environ. Pollut. 164, 219–226.
Noss, R.F., 1996. Editorial: The Naturalists Are Dying Off. JSTOR.
Obrist, M.K., Duelli, P., 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. Biodivers. Conserv. 19, 2201–2220.
Oliver, Beattie, A.J., 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. Ecol Appl 6, 594–607.
Oliver, I., Beattie, A.J., 1993. A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity. Conserv. Biol. 7, 562–568.
Oliver, I., Beattie, A.J., 1996. Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. Conserv. Biol. 10, 99–109.
Pachauri, R.K., Reisinger, A., Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, Organisation météorologique mondiale, Programme des Nations Unies pour l'environnement, 2008. Bilan 2007 des changements climatiques rapport de synthèse. GIEC, Geneve.
Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. Biol. Rev. 86, 792–812.
Pawar, S., 2003. Taxonomic Chauvinism and the Methodologically Challenged. BioScience 53, 861.
Pearce, J.L., Schuurman, D., Barber, K.N., Larrivée, M., Venier, L.A., McKee, J., McKenney, D., 2012. Pitfall trap designs to maximize invertebrate captures and minimize captures of nontarget vertebrates. Can. Entomol. 137, 233–250.
Pechmann, J.H.K., Scott, D.E., Semlitsch, R.D., Caldwell, J.P., Vitt, L.J., Gibbons, J.W., 1991. Declining Amphibian Populations: The Problem of Separating Human Impacts from Natural Fluctuations. Science 253, 892–895.
Peet, R.K., 1974. The measurement of species diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 285–307.
Perea, R., Miguel, A.S., Gil, L., 2011. Acorn dispersal by rodents: The importance of re-dispersal and distance to shelter. Basic Appl. Ecol. 12, 432–439.
Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecol. Lett. 5, 402–411.
Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecol. Lett. 9, 741–758.
Petchey, O.L., Hector, A., Gaston, K.J., 2004. How do different measures of functional diversity perform? Ecology 85, 847–857.

Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C.S., 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. Ecosystems 1, 6–18.
Pollard, E., 1974. Hedges. Collins, London.
Potts, G.R., 2012. Partridges: countryside barometer. Collins, London.
Read, R.A., 1964. Tree windbreaks for the central Great Plains, Agriculture Handbook. ed. Forest Service, U.S. Dept. of Agriculture.
Reading, C.J., Luiselli, L.M., Akani, G.C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J.M., Filippi, E., Naulleau, G., Pearson, D., Rugiero, L., 2010. Are snake populations in widespread decline? Biol. Lett. 6, 777–780.
Ricotta, C., 2005. A note on functional diversity measures. Basic Appl. Ecol. 6, 479–486.
Ricotta, C., 2007. A semantic taxonomy for diversity measures. Acta Biotheor. 55, 23–33.
Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. J. Appl. Ecol. 39, 157–176.
Rosen, P., 1991. Comparative ecology and life history of the racer (COLUBER CONSTRICTOR) in Michigan 897–909.
Rosenfeld, J.S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos 98, 156–162.
Roume, A., Deconchat, M., Raison, L., Balent, G., Ouin, A., 2011. Edge effects on ground beetles at the woodlot-field interface are short-range and asymmetrical. Agric. For. Entomol. 13, 395–403.
Saint Girons, H., 1952. Ecologie et éthologie des vipères de France. Ann Sci Nat Zool.
Saint Girons, H., 1997. Utilisation de l'espace vital par Vipera aspis (Reptilia, Viperidae) dans une région de bocage de l'Ouest de la France. Bull. Société Herpétologique Fr. 5–14.
Sasaki, T., Lauenroth, W.K., 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. Oecologia 166, 761–768.
Schmeller, D.S., 2008. European species and habitat monitoring: where are we now? Biodivers. Conserv. 17, 3321–3326.
Schumacher, J., Roscher, C., 2009. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. Oikos 118, 1659–1668.
Seebacher, F., Alford, R.A., 2002. Shelter microhabitats determine body temperature and dehydration rates of a terrestrial amphibian (Bufo marinus). J. Herpetol. 36, 69–75.
Simon, S., Bouvier, J.-C., Debras, J.-F., Sauphanor, B., 2010. Biodiversity and pest management in orchard systems. A review. Agron. Sustain. Dev. 30, 139–152.
Sinervo, B., Mendez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M.L., Meza-Lazaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarguengoytia, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. Science 328, 894–899.
Solagro, A., 2002. Arbres et Biodiversité, Solagro. ed.

Stoate, C., Boatman, N.., Borralho, R.., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. J. Environ. Manage. 63, 337–365.
Tilman, D., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. Science 277, 1300–1302.
Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proc. Natl. Acad. Sci. 94, 1857–1861.
Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379, 718–720.
Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity â " ecosystem service management. Ecol. Lett. 8, 857–874.
Tsuji, Y., 2011. Sleeping-site preferences of wild Japanese macaques (Macaca fuscata): the importance of nonpredatory factors. J. Mammal. 92, 1261–1269.
Tucker, M., Heath, M.H., 1994. Birds in Europe: their conservation status. BirdLife International, Cambridge (UK).
Viaud, V., 2004. Organisation spatiale des paysages bocagers et flux d'eau et de nutriments. Approche empirique et modélisations (Thèse de doctorat). université de Rennes 1, Rennes, France.
Vile, D., Shipley, B., Garnier, E., 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. Ecol. Lett. 9, 1061–1067.
Villeger, S., Ramos Miranda, J., 2008. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (Lagune de Terminos, Mexique). MontpellierCentre International d'Études Supérieures en Sciences Agronomiques.
Wake, D.B., 2012. Facing Extinction in Real Time. Science 335, 1052–1053.
Walker, B., 1995. Conserving Biological Diversity through Ecosystem Resilience. Conserv. Biol. 9, 747–752.
Ward, D.F., Larivière, M.-C., 2004. Terrestrial invertebrate surveys and rapid biodiversity assessment in New Zealand: lessons from Australia. New Zealand J. Ecol. 28, 151–159.
Watson, R.T., United Nations Environment Programme, 1995. Global biodiversity assessment: summary for policy-makers. Cambridge University Press, Cambridge [England]; New York, NY, USA.
Whitehead, H., Christal, J., Dufault, S., 1997. Past and Distant Whaling and the Rapid Decline of Sperm Whales off the Galapagos Islands. Conserv. Biol. 11, 1387–1396.
Whitehead, P., 1990. Systematics: An Endangered Species. Syst. Zool. 39, 179.
Winne, C.T., Willson, J.D., Todd, B.D., Andrews, K.M., Gibbons, J.W., 2007. Enigmatic decline of a protected population of eastern kingsnakes, Lampropeltis getula, in South Carolina. J. Inf. 2007.
Wolff, A., Paul, J.-P., Martin, J.-L., Bretagnolle, V., 2002. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard: Bustards and extensive agriculture. J. Appl. Ecol. 38, 963–975.

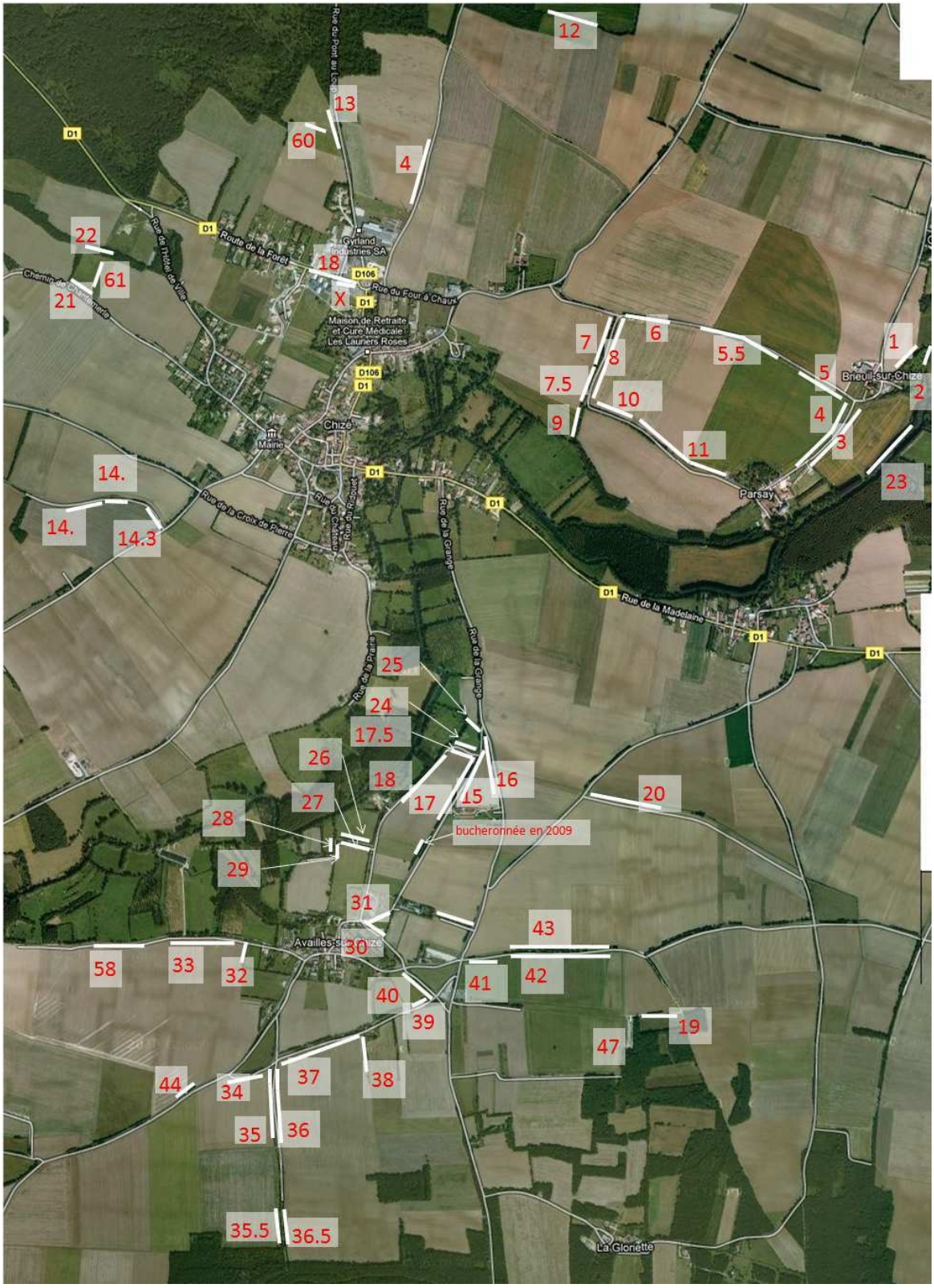
Yellachich, N., 1993. Towards Sustainable Systems: Critical Analysis of the gri-environment Measures in Alentejo, Portugal. Centre for Environmental Technology, Imperial College., London.

Yu, X., Zhou, P., Zhou, X., Liu, Y., 2005. Cyanide Removal by Chinese Vegetation. Quantification of the Michaelis-Menten Kinetics (6 pp). Environ. Sci. Pollut. Res. - Int. 12, 221–226.

Annexes



1. *Annexe 1 : carte des haies sur les communes de Chizé et d'Availles sur Chizé*



2. *Annexe 2 : carte des haies sur les communes de Villiers en Bois et de Vaubalier.*





3. *Annexe 3 : carte des haies sur la commune de Dompierre sur Mer.*



Résumé

Au cours des dernières décennies, d'énormes quantités de haies, de lisières ont été détruites en Europe tandis que le régime des incendies majeurs augmente dans les milieux méditerranéens. La perte de ces milieux de type lisières s'accompagne d'une chute catastrophique de la biodiversité. Notamment par la perte des refuges disponibles pour la faune. Cette thèse s'intéresse à l'importance des abris à différentes échelles et sur différents modèles biologiques. Premièrement, l'influence de la disponibilité en abris au pied des haies sur la biodiversité a été démontrée à l'aide d'inventaires et grâce à une expérimentation sur le terrain. Pour cela, une nouvelle approche d'inventaire qui combine les avantages des inventaires rapides et des techniques non létales a été mise au point. A une échelle intermédiaire, l'impact positif de l'ouverture du milieu forestier sur des populations de reptiles a été mis en évidence. Enfin, un suivi au niveau individuel de tortues d'Hermann a permis de suivre les conséquences de modifications l'habitat suite à un incendie majeur ; il suggère que les habitats brûlés restent favorables sur le long terme.

En conclusion, l'importance des abris pour la biodiversité a été démontrée à plusieurs échelles d'espace, de temps et de précision. La conséquence pratique est que les fiches techniques de gestion des haies et des lisières devraient en tenir compte, ce qui n'est pas le cas actuellement.

Abstract

During the last decencies, massive amounts of hedgerows and forest hedges have been destroyed in Europe whereas increasing fire regimes threatened Mediterranean habitats. The loss of these hedge habitats is concomitant to a drastic loss of biodiversity. Notably through the decrease of shelter available to the fauna. This thesis aims to investigate the role of refuges considering different scales and biological systems. First, the positive influence of the availability of shelter at the base of hedgerows on biodiversity has been demonstrated using surveys and a field experiment. For that, a novel technique has been developed by combining the advantages of rapid biodiversity assessments with non-lethal procedures. At an intermediary scale, the positive impact of habitat opening on ophidian populations has been shown in a forest context. Finally, individual monitoring of Hermann tortoises allowed us to examine the impact of a major fire in habitat changes; the results suggest that burnt habitats remain suitable on the long term.

In conclusion, the importance of refuges on biodiversity have been demonstrated at different time, spatial and accuracy scales. In practice, technical recommendations should take into account this key element to manage hedgerows and other hedge habitats; this currently not the case.