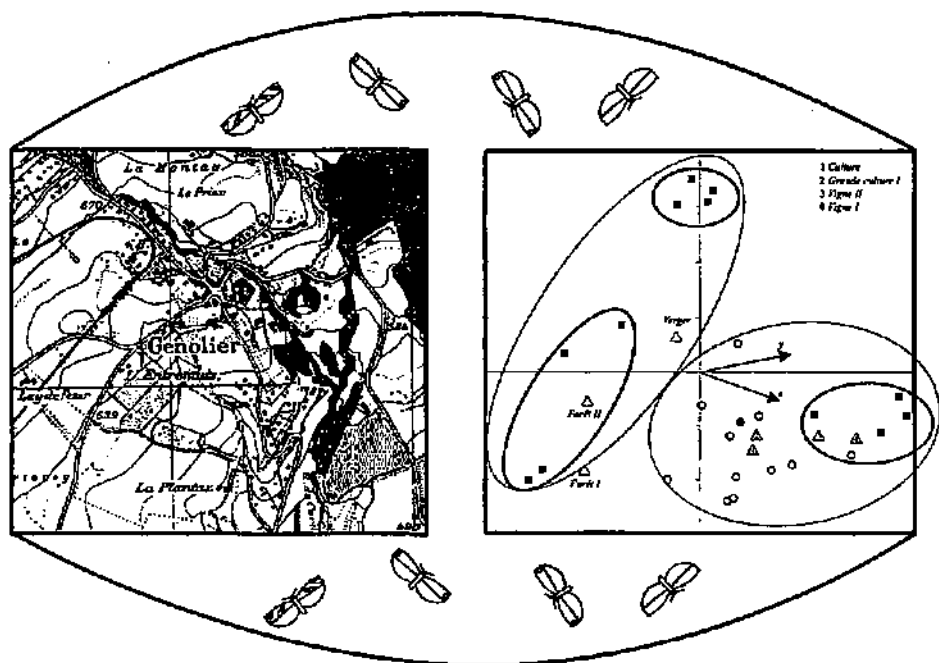


Les tordeuses (Lepidoptera, Tortricidae) des vergers: analyse uni- et multidimensionnelle de leur distribution, des échanges avec les écosystèmes adjacents et des processus de recolonisation (Bassin lémanique)

Par
Philippe Jeanneret



Thèse présentée à la Faculté des sciences de l'Université de
Neuchâtel pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

Travail réalisé avec le soutien du Fonds national suisse de la
recherche scientifique Requête No. 31-32549.91

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Les tordeuses (Lepidoptera, Tortricidae) des vergers: analyse uni-et mutidimensionnelle de leur distribution, des échanges avec les écosystèmes adjacents et des processus de recolonisation (Bassin lémanique)

de M. Philippe Jeanneret

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

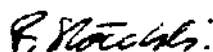
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel sur le rapport des membres du jury,

Mme M. Rahier (directrice de thèse), MM. J.-M. Gobat, A. Buttler, P.-J. Charmillot (co-directeur de thèse, Nyon), F. Burel (Rennes) et J. Casas (Tours)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 1er avril 1998

Le doyen:



F. Stoeckli

Table des matières

CHAPITRE 1 - Introduction

1.1 Etat des connaissances	
1.1.1 Généralités	1
1.1.2 Le mouvement et la dispersion	2
1.1.3 Le verger traditionnel et la culture d'arbres fruitiers en tant qu'écosystème île	3
1.1.4 Les tordeuses (Lep. Tortricidae) dans les vergers et autres habitats ...	4
1.1.5 La dispersion des tordeuses et les échanges avec les milieux adjacents	6
1.2 But du travail	7

CHAPITRE 2 - Les vergers traditionnels d'arbres à haute tige, les cultures intensives d'arbres à basse tige et les écosystèmes adjacents

2.1 Introduction	10
2.2 Les vergers traditionnels d'arbres à haute tige et les milieux adjacents	
2.2.1 Situation générale	13
2.2.2 Les vergers traditionnels étudiés	14
2.3 Les cultures de pommiers et les milieux adjacents	
2.3.1 Les cultures de pommiers étudiées	31

CHAPITRE 3 - Matériel et Méthodes

3.1 L'échantillonnage et l'élevage des chenilles	35
3.2 L'application d'un insecticide dans les vergers d'arbres à haute tige	36
3.3 L'interception des imagos avec le piège Malaise	37
3.4 L'identification des chenilles, des chrysalides et des imagos	39
3.5 Les techniques d'analyse et traitements statistiques	41

CHAPITRE 4 - Les tordeuses phyllophages des vergers d'arbres à haute tige dans le Bassin lémanique

4.1 Introduction	45
4.2 Résumé des éléments importants de la biologie des tordeuses phyllophages et espèces proches capturées	49
4.3 La densité des populations de tordeuses phyllophages et espèces apparentées dans les vergers d'arbres à haute tige du Bassin lémanique	52
4.4 La distribution des tordeuses phyllophages et espèces apparentées dans les vergers: interprétation selon l'analyse factorielle des correspondances	58
4.5 L'influence des descripteurs environnementaux sur la distribution des tordeuses phyllophages et espèces apparentées: interprétation selon l'analyse canonique des correspondances	
4.5.1 Introduction	63
4.5.2 L'effet temporel	64
4.5.3 L'effet spatial	74
4.5.4 L'effet des descripteurs paysagers et autres descripteurs environnementaux sur les tordeuses et leur diversité	76
4.5.5 L'importance relative des descripteurs environnementaux et synthèse des résultats	85
<i>L'importance relative du temps et de l'espace décrite par une série d'analyses canoniques partielles</i>	86
4.6 Résumé du chapitre 4: Les tordeuses phyllophages des vergers d'arbres à haute tige dans le Bassin lémanique	90

CHAPITRE 5 - L'activité de vol des tordeuses à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents

5.1 Résumé de la biologie des tordeuses capturées avec le piège Malaise	91
5.2 Le mouvement global à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents	
5.2.1 Analyse globale du peuplement de tordeuses capturées et comparaisons entre les 2 années de piégeage	95
5.2.2 Analyse de la structure des mouvements et distribution dans les six vergers et cultures	100

5.3	Le mouvement différencié à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents	
5.3.1	Introduction	105
5.3.2	L'activité du peuplement complet de tordeuses à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents: interprétation selon l'analyse factorielle des correspondances et le groupement	105
5.3.3	L'activité à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents de la guilda des tordeuses inféodées: interprétation selon l'analyse factorielle des correspondances et le groupement	119
5.4	L'influence des descripteurs environnementaux sur le mouvement des tordeuses à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents	
5.4.1	Introduction	127
5.4.2	Les descripteurs environnementaux	131
5.4.3	L'influence des descripteurs environnementaux sur le peuplement complet de tordeuses: interprétation selon l'analyse canonique des correspondances	
	<i>Analyse canonique I (peuplement)</i>	136
	<i>ACC descripteur par descripteur et sélection pas à pas des descripteurs environnementaux multiclasse (peuplement)</i>	139
	<i>Diagrammes d'ordination ACC, interprétation des axes et comparaison avec les résultats de l'AFC (peuplement)</i>	147
	<i>Relations espèces-environnement (peuplement)</i>	161
	<i>Analyses canoniques partielles 1992 (peuplement)</i>	170
	<i>Analyses canoniques partielles 1993 (peuplement)</i>	181
5.4.4	L'influence des descripteurs environnementaux sur la guilda des tordeuses inféodées au pommier: interprétation selon l'analyse canonique des correspondances	
	<i>Analyse canonique I (guilda)</i>	189
	<i>ACC descripteur par descripteur et sélection pas à pas des descripteurs environnementaux multiclasse (guilda)</i>	190
	<i>Diagrammes d'ordination ACC, interprétation des axes et comparaison avec les résultats de l'AFC (guilda)</i>	196
	<i>Relations espèces-environnement (guilda)</i>	206
	<i>Analyses canoniques partielles 1992 (guilda)</i>	211
	<i>Analyses canoniques partielles 1993 (guilda)</i>	216
5.5	Résumé du chapitre 5: L'activité de vol des tordeuses à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents	220

Table des matières

CHAPITRE 6 - Le processus de recolonisation des vergers non cultivés d'arbres à haute tige après l'application d'un insecticide	
6.1 Introduction	221
6.2 Analyse temporelle de l'effet d'un traitement insecticide sur la guildes des "chenilles de printemps"	222
6.3 Analyse temporelle et multidimensionnelle de l'effet d'un traitement insecticide et d'autres descripteurs environnementaux sur la recolonisation des vergers par la guildes des tordeuses phyllophages et espèces apparentées	
6.3.1 Introduction	227
6.3.2 Analyse temporelle et multidimensionnelle de l'effet d'un traitement insecticide sur la recolonisation des vergers par la guildes des tordeuses phyllophages et espèces apparentées	228
6.3.3 Analyse temporelle et multidimensionnelle de l'effet des descripteurs environnementaux sur la recolonisation des vergers par la guildes des tordeuses phyllophages et espèces apparentées	233
6.4 Résumé du chapitre 6: Le processus de recolonisation des vergers non cultivés d'arbres à haute tige après l'application d'un insecticide	239
CHAPITRE 7 - Discussion et Conclusions	
7.1 Discussion	240
7.2 Conclusions	248
CHAPITRE 8 - Remerciements	250
CHAPITRE 9 - Résumé - Summary - Zusammenfassung	
9.1 Résumé	252
9.2 Summary	254
9.3 Zusammenfassung	256
CHAPITRE 10 - Références bibliographiques	258

Table des matières

- Annexe 1:** Captures des chenilles de tordeuses (Lep. Tortricidae) du feuillage en 1991 et 1992.
- Annexe 2:** Captures des tordeuses (Lep. Tortricidae) avec le piège Malaise (1992): espèces associées au pommier.
- Annexe 3:** Captures des tordeuses (Lep. Tortricidae) avec le piège Malaise (1992): espèces non associées au pommier.
- Annexe 4:** Captures des tordeuses (Lep. Tortricidae) avec le piège Malaise (1993): espèces associées au pommier.
- Annexe 5:** Captures des tordeuses (Lep. Tortricidae) avec le piège Malaise (1993): espèces non associées au pommier.
- Annexe 6:** Captures des chenilles de tordeuses (Lep. Tortricidae) du feuillage (1993 et 1994) dans 5 vergers non traités.
- Annexe 7:** Captures des chenilles de tordeuses (Lep. Tortricidae) du feuillage (1993 et 1994) dans 5 vergers traités.

CHAPITRE 1

Introduction

1.1 Etat des connaissances

1.1.1 Généralités

La distribution des organismes vivants est hautement dépendante de leur capacité à se disperser et la façon dont ils se dispersent est un sujet de recherche important en écologie fondamentale et appliquée. La dispersion permet aux organismes de coloniser et de recoloniser les milieux. Ce rôle est prépondérant à l'échelle temporelle géologique, comme à l'échelle écologique, plus petite, et conduit aux processus d'évolution et de distribution d'abondance.

Les études menées sur les processus de colonisation utilisant les îles comme exemple montrent que le nombre d'espèces habitant une île atteint un équilibre, les extinctions compensant les immigrations (MAC ARTHUR & WILSON, 1967). Cette théorie appliquée aux interactions insectes-plantes a été proposée la première fois par JANZEN (1973) et considère les plantes hôtes comme des îles "dans une mer de végétation hostile". La distribution en tache des habitats est un facteur déterminant pour la dispersion des organismes et les îles "réelles" peuvent être comparées avec les "îles" existant sur le continent. Plusieurs auteurs ont tenté d'appliquer la théorie de la biogéographie des îles comme concept pour le contrôle de ravageurs dans les cultures. Mais ils ont souligné que les cultures n'étaient pas à l'équilibre (dans le sens biogéographique) et que la communauté y vivant était largement dominée par les migrations (REY & McCOY, 1979; PRICE, 1976; LISS *et al.*, 1986; LEVINS & WILSON, 1980).

1.1.2 Le mouvement et la dispersion

PIELOU (1979) et KREBS (1985) ont synthétisé trois modes de dispersion des espèces:

- la diffusion, mouvement graduel qui se déroule sur plusieurs générations.
- le "jump dispersal", mouvement sur de longues distances, suivi d'un établissement réussi.
- la migration séculaire, dispersion à l'échelle de l'évolution.

A l'échelle locale, les barrières naturelles peuvent affecter ou même interdire la dispersion des espèces. Mais pour ANDREWARTHA & BIRCH (1954), les animaux ont une tendance innée à la dispersion.

Les entomologistes ont tenté de classer les mouvements dans différentes catégories en utilisant comme critères les causes et les moyens du déplacement. Dans son introduction, JOHNSON (1969) résume les concepts de migration et de dispersion. Particulièrement, la migration est définie comme un transfert des adultes d'un habitat vers d'autres habitats, ce qui est similaire à la dispersion adaptative et distincte de la dispersion accidentelle ou non intentionnelle. D'anciens concepts représentent la migration comme une tentative désespérée de fuir la pression de la population. Mais sa principale fonction est de permettre le déplacement d'un environnement défavorable vers des milieux plus propices (DINGLE, 1972 et 1989). SOUTHWOOD (1962) souligne que les migrations sont plus souvent observées de ou vers des milieux "temporaires" ou éphémères (à évolution rapide), par comparaison avec les écosystèmes "stables" et prévisibles (à évolution lente).

La distribution spatiale et temporelle des plantes est déterminante pour la colonisation et l'établissement des insectes phytophages, comme le mouvement et la dispersion. La distribution des plantes et leur diversité influence la densité des insectes phytophages, principalement parce qu'elles influencent le mouvement et le

comportement de recherche (KAREIVA, 1982 et 1990). Mais le problème réside dans la mesure et la quantification du mouvement (par ex. TURCHIN *et al.*, 1991; WIENS *et al.*, 1993). Dans les agroécosystèmes pour lesquels la concentration des ressources est très grande, le problème des ravageurs est aggravé (CROMARTIE, 1981; TONHASCA & BYRNE, 1994). Cette évidence a conduit plusieurs auteurs à soulever la possibilité de manipuler l'organisation spatiale des cultures pour contrôler les ravageurs (par ex. PERRIN & PHILIPS, 1978; PERRIN, 1980). RISCH *et al.* (1983), résumant les effets de la diversité sur la stabilité des agroécosystèmes, montre que la diversification botanique abaisse fréquemment les populations de ravageurs. On peut imputer ces observations à l'effet conjoint de la dilution des ressources et de la prédation. A plus large échelle, la distribution en tache¹ d'une plante hôte ou de plusieurs plantes hôtes influence également directement la dynamique des populations d'insectes phytophages polyphages (GOULD & STINNER, 1984; CRIST *et al.*, 1992).

1.1.3 Le verger traditionnel et la culture d'arbres fruitiers en tant qu'écosystème île

Pour la culture d'arbres fruitiers², CROFT & HULL (1983) ont développé une approche écologique de l'agroécosystème. Considérant le verger comme un écosystème (!), ils ont souligné six composantes agissant sur la diversité des arthropodes: (1) l'arbre (variété, architecture); (2) la strate herbacée; (3) le sol; (4) l'environnement du verger; (5) la phénologie de l'arbre; (6) la conduite de la culture (si cultivé).

¹ par analogie avec le terme de "patch" utilisé par les anglo-saxons, nous employerons le terme de "tache" pour définir la surface occupée par une plante hôte.

² les observations faites s'appliquent également aux vergers traditionnels. Le terme de "verger" réunira dans cette partie les deux types d'écosystèmes.

Toujours selon CROFT & HULL (1983), la théorie de la biogéographie des îles peut aussi s'appliquer au verger. Dans ce cas, le degré d'immigration et d'émigration dépend de: (1) la diversité et la capacité à se disperser des espèces colonisatrices; (2) la distance entre le ou les écosystèmes sources et le verger; (3) la taille du verger. Les concepts généraux de la diversité des insectes phytophages à l'échelle locale développés par STRONG *et al.* (1984) peut s'appliquer à la faune des vergers. En particulier, la diversité locale est influencée par la distribution locale et l'abondance des plantes hôtes (taille des surfaces occupées, densité), l'isolation des taches (controversée en dépit de la théorie de la biogéographie des îles, SIMBERLOFF, 1978; REY, 1981; WILLIAMSON, 1981) et le mode de culture.

L'étude de la communauté complète d'arthropodes vivant dans le pommier a révélé l'importance conjointe de la conduite de la culture et de son environnement (BROWN, 1993; BROWN & WELKER, 1992; RATHMAN & BRUNNER, 1988). Notamment, la diversité des arthropodes du verger semble fortement dépendre des écosystèmes alentours (SZENTKIRÁLYI & KOZAR, 1991).

Dans les vergers suisses, l'approche systémique a essentiellement été développée pour les acariens ravageurs (ZAHNER, 1985; KLAY, 1987; GENINI, 1987; JUVARA-BALS, 1992), mais fait peu de cas de l'environnement du verger.

1.1.4 Les tordeuses (Lep. Tortricidae) dans les vergers et autres habitats

La famille des tordeuses contient de nombreuses espèces à la dynamique communément ou occasionnellement explosive et qui sont devenues des ravageurs connus sur la terre entière. Les plus fameuses espèces sont certainement *Zeiraphera diniana* Gn. (la tordeuse grise du mélèze), *Choristoneura fumiferana* Clem. (la tordeuse du pin), *Cydia pomonella* L. (le carpocapse des pommes) et *Tortrix viridana* L. (la tordeuse verte du chêne).

Dans les vergers de pommiers, les connaissances de base sur les principales

tordeuses causant des dommages dans les vergers européens sont bien développées. La distribution, le voltinisme, la biologie, les plantes hôtes, les habitudes alimentaires (l'organe préféré: feuillage, fruit, bourgeon, fleur, écorce) sont en général bien connus (BALACHOWSKY 1966; BOVEY, 1979; CHAMBON, 1986; VAN DER GEEST & EVENHUIS, 1991).

Trois groupes de ravageurs sont définis pour la lutte intégrée dans les vergers (CROFT & HULL, 1983): (1) les ravageurs clefs (espèces persistantes, pérennes); (2) les ravageurs sporadiques ou occasionnels; (3) les ravageurs secondaires (ravageurs sporadiques qui ne se nourrissent pas du fruit). Malgré leur dynamique parfois explosive, les tordeuses sont plutôt des stratèges K que r , mais des habitats aussi différents que des cultures fruitières intensives et des arbres "sauvages" isolés peuvent causer des changements dans le statut r - K (CROFT & HULL, 1983).

STRICKLER & WHALON (1985), étudiant la composition faunistique des microlépidoptères dans 17 vergers de pommiers, ont trouvé que le groupe d'espèces occupant les cultures était un sous-groupe de celui des vergers abandonnés. Rejoignant WHALON & CROFT (1984), ils expliquent que les espèces les plus largement distribuées sont aussi celles qui se dispersent le plus facilement avec une haute probabilité de colonisation réussie.

Dans les cultures européennes, la diversité des tordeuses varie à l'échelle biogéographique, régionale et locale. Les groupes d'espèces causant des dégâts sont souvent similaires, mais les densités de population peuvent différer. Excepté le carpocapse des pommes qui est un ravageur clef partout, le statut de ravageur des autres tordeuses varie selon l'espèce, la région et l'année. Dans une revue sur la question, AUDEMARD (1986) considère 10 espèces comme ravageurs clefs et 8 espèces comme ravageurs sporadiques, mais souligne que 1 à 3 espèces seulement sont des ravageurs locaux. Ces ravageurs sont essentiellement liés au pommier puisque parmi 27 espèces communément piégées dans les cultures fruitières (pommes, poires, pêches et prunes), 17 créent des dégâts dans les cultures de

pommiers. Nous précisons que les méthodes de capture utilisées (pièges appâtés de phéromones sexuelles, observation visuelle des chenilles) limitent le nombre des espèces aux tordeuses inféodées au pommier. En Suisse, dans un verger de pruniers, GIGON (1978) a capturé pas moins de 51 espèces de tordeuses avec un piège Malaise, et en Hongrie, MESZAROS *et al.* (1984) ont recensé 88 espèces dans un verger de pommiers en utilisant différentes méthodes de piégeage. Nous précisons que le terme "inféodé" est utilisé dans cette étude alors même que les tordeuses ne sont pas exclusivement dépendantes du pommier mais notoirement polyphages.

1.1.5 La dispersion des tordeuses et les échanges avec les milieux adjacents

La dispersion des ravageurs a été étudiée pour les espèces économiquement importantes. Le carcopapse des pommes se déplace généralement à courte distance (de l'ordre de 100 à 200m), à l'intérieur du verger et dans les milieux adjacents (WORTHLEY, 1932; COUTIN, 1959; WILOBOLZ & BAGGIOLINI, 1959; NAGY & JERMY, 1972; HOWELL & CLIFF, 1974; CAUSSE & FERRON, 1979). Mais des expériences de lâché-recapture ont permis de mesurer des distances parcourues beaucoup plus grandes (STEINER, 1940), allant jusqu'à 11 km (MANI & WILDBOLZ, 1977)¹. Les adultes de la principale tordeuse de la pelure², *Adoxophyes orana* F.v.R., se disperse essentiellement à courte distance (approx. 100 m) mais BAREL (1973) a montré qu'un déplacement des chenilles au bout de leur fil était possible, d'arbre en arbre en tout cas.

En Europe, une carte de distribution établie par FASSOTTE *et al.* (1986) pour *Clepsis spectrana* Tr. et *Pandemis heparana* Den.&Schiff. montre que les deux

¹ il s'agit de l'occurrence d'un individu mâle recapturé à l'aide d'un piège appâté d'attractif sexuel.

² appelée ainsi car l'espèce est phyllophage mais les chenilles mangent également la pelure des fruits.

espèces occupent aussi les environs du verger. En Australie, les travaux sur *Epiphyas postvittana* Walk. ont démontré l'importance des écosystèmes adjacents comme source possible de réinfestation (THOMAS & SHAW, 1982), malgré que les populations extérieures aux cultures soient confinées dans de petites poches de plantes hôtes favorables (GEIER & BRIESE, 1980). L'importance des milieux adjacents aux vergers a aussi été révélée par ALTIERI & SCHMIDT (1986), soulignant ses effets sur la colonisation par les insectes (malheureusement sans les lépidoptères): ayant capturé les insectes avec un piège Malaise placé à l'interface du verger et de l'écosystème adjacent, cette étude révèle des échanges importants entre le verger commercial classique et son environnement forestier, mais que par contre le mouvement global entre un verger abandonné et la forêt est faible. ALTIERI & SCHMIDT (1986) concluent que plus la différence structurale entre le verger et le milieu adjacent est grande plus les échanges sont importants. Nous soulignerons, sans vouloir diminuer en rien la valeur de l'étude, que les conclusions sont tirées de l'examen d'une seule interface par catégorie (1 interface verger commercial - forêt; 1 interface verger organique - forêt; 1 interface verger abandonné - forêt).

1.2 But du travail

Dans ce travail, nous avons étudié la distribution régionale des tordeuses habitant les vergers traditionnels non cultivés de La Côte, ainsi que les mouvements entre les vergers, les cultures, et les milieux qui leur sont adjacents. Nous nous sommes également intéressés aux processus de recolonisation des vergers traditionnels après l'application d'un traitement insecticide, afin de mieux définir l'échelle temporelle du phénomène. Les trois thèmes développés dans cette étude ont pour but principal de mieux définir, pour les tordeuses, le rôle paysager de l'écosystème verger.

Sous l'application de méthodes de contrôle toujours plus spécifiques (confusion

sexuelle, virus de la granulose, régulateurs de croissance et inhibiteurs de chitine) contre les ravageurs les plus importants, le carpocapse des pommes et la tordeuse de la pelure, d'autres tordeuses augmentent leur pression dans les cultures fruitières. Ce récent changement provient sans nul doute du fait que ces espèces étaient par le passé éliminées par l'application d'insecticides à très large spectre. D'un point de vue agronomique, il est intéressant d'étudier la composition en espèces des vergers traditionnels pour évaluer leur éventuel rôle comme source d'infestation pour les cultures. L'échelle temporelle de la recolonisation d'un verger traditionnel après un traitement est également importante agronomiquement puisqu'elle permettra de définir si par exemple le traitement annuel des cultures avant la fleur est justifié pour les tordeuses (même si ce traitement est plus ou moins obligatoire à cause d'autres ravageurs comme les noctuelles et les géométrides).

D'un point de vue écologique, il est intéressant d'étudier la composition faunistique des vergers traditionnels et surtout de tester quantitativement l'influence des facteurs environnementaux caractérisant le verger sur la distribution des tordeuses. La mesure du taux d'échanges entre le verger et son environnement, ainsi que l'influence de cet environnement sur le taux d'échange, permet de mieux définir le degré "d'ouverture" de l'écosystème au paysage alentour. Le suivi de la recolonisation après traitement, mis en relation avec les facteurs environnementaux rend également possible l'analyse de l'influence paysagère globale sur le phénomène.

Les trois questions ou thèmes suivants sont abordés dans cette étude et sont directement liées aux chapitres de résultats:

- (a) Quelle est la distribution régionale des tordeuses phyllophages infodées au pommier dans les vergers traditionnels de la région de Nyon - La Côte (Bassin lémanique) et quelle est l'influence des descripteurs environnementaux caractéristiques de ces vergers et en particulier l'entourage du verger, sur cette distribution (chapitre 4) ?
- (b) Quelles est l'intensité des immigrations et émigrations des tordeuses

phylophages entre les vergers et les milieux adjacents, et en particulier, cette intensité dépend-elle des milieux adjacents (chapitre 5) ?

- (c) A quelle échelle temporelle la recolonisation des vergers traditionnels après un traitement insecticide s'effectue-t-elle et quelle est l'influence des milieux adjacents sur cette recolonisation (chapitre 7) ?

CHAPITRE 2

Les vergers traditionnels d'arbres à haute tige, les cultures intensives d'arbres à basse tige et les écosystèmes adjacents

2.1 Introduction

Le paysage du bassin lémanique dans la région de Nyon - La Côte est fait de petites villes (Nyon: 12000 ha.), de nombreux villages, de cultures de céréales, de cultures fruitières, de vergers traditionnels non cultivés, de vignes et d'écosystèmes naturels (forêts, haies, etc.). A l'échelle régionale, la distribution des ressources potentielles pour les tordeuses est par conséquent caractérisée par une structure en tache.

Dans le bassin lémanique, nous pouvons considérer trois différents types de milieux favorables aux tordeuses inféodées au pommier:

- (a) Les cultures intensives de pommiers
- (b) Les vergers traditionnels
- (c) Les écosystèmes naturels contenant des plantes hôtes favorables

Nous avons concentré notre étude sur deux types de milieux abritant les tordeuses, les cultures de pommiers (a) et les vergers traditionnels (b). Les écosystèmes naturels n'ont pas été étudiés en soi. Selon ZWYGART (1983), nous parlerons donc de "verger" pour une plantation d'arbres à haute tige non traitée et de "culture" pour les autres. La composante commune aux vergers et aux cultures est la présence du pommier, *Pyrus malus* L., mais ces deux milieux sont très différents du point de vue de leur structure et

de l'utilisation qu'on en fait.

Les trois différences de structure qui nous viennent d'emblée à l'esprit sont : 1^o la taille des arbres de chacun de ces deux milieux; 2^o la prairie sous-jacente sur laquelle les arbres sont plantés; et 3^o la densité des arbres.

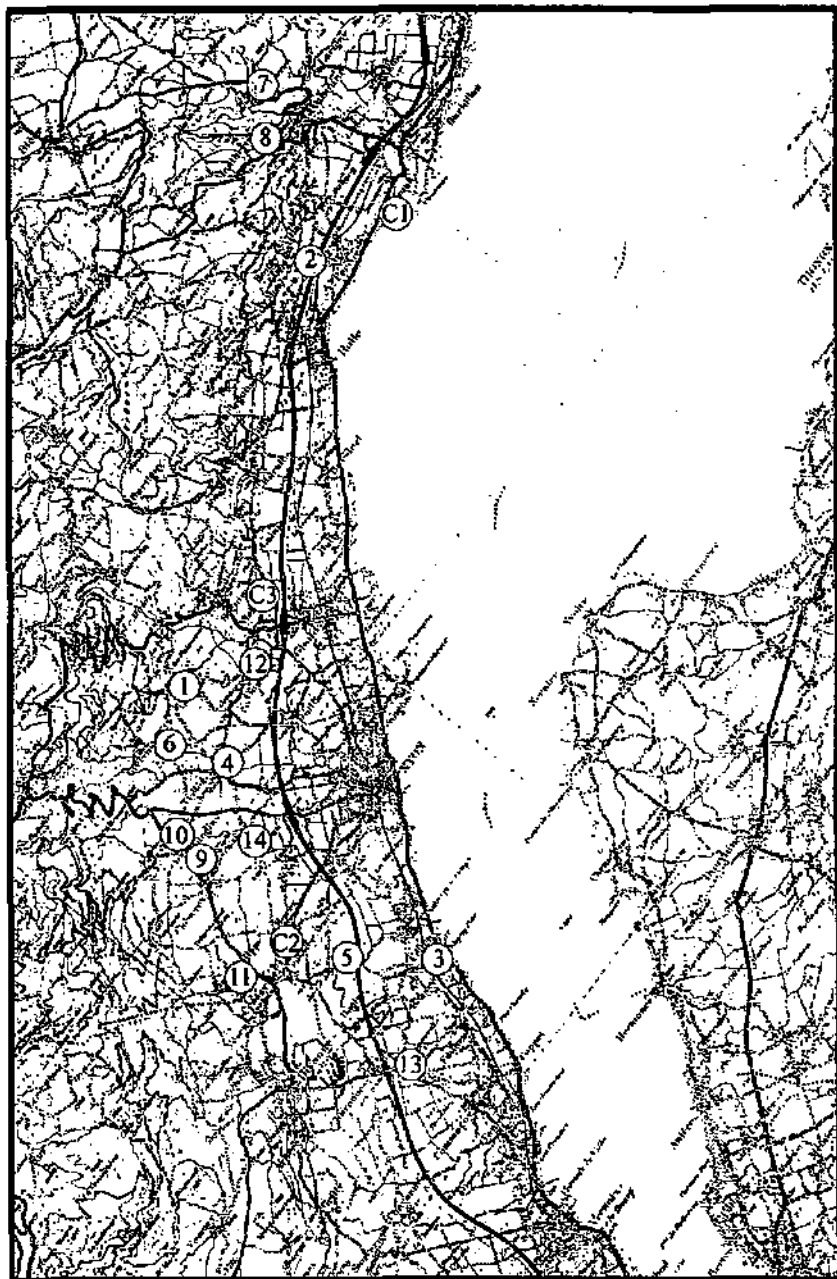
Dans le cas du verger, les arbres à haute tige atteignent facilement 5 m avec un tronc d'environ 1.8 m et une couronne très large. Dans la culture de pommiers, les arbres atteignent 3.5 m au plus, en fin de "vie commerciale", soit vers l'âge de 15-20 ans. Mais les cultures ont majoritairement des arbres plus jeunes donc plus petits. Le tronc des pommiers cultivés est très court, au plus 0,5m et leur couronne est généralement étroite¹.

Dans les vergers traditionnels, les arbres sont plantés sur une prairie de fauche ou un pâturage, plus ou moins intensivement exploités. En général, l'agriculteur met le bétail au printemps, pratique une fauche en été et remet éventuellement le bétail en automne ou fait une deuxième fauche. Dans les cultures d'arbres fruitiers, la prairie devient gazon par la régularité et le rythme soutenu des fauches (toutes les 2 semaines). Le nombre d'arbres par unité de surface peut avoisiner 100 arbres par hectare dans un verger traditionnel, mais ce chiffre est très rarement atteint (HORNER, 1988). Dans les cultures, la densité peut atteindre 8000 arbres par hectare (voir plus) en très haute densité, mais chez nous il se situe plutôt entre 2000 et 4000 (MONNEY & BLASER, 1993).

Les vergers traditionnels et les cultures étudiés sont distribués dans la région de La Côte le long du lac Léman sur une longueur de 25 km et une largeur d'environ 9 km, du bord du lac au pied du Jura (Fig. 1, reproduit avec l'autorisation de l'office fédéral de la topographie du 29.10.1998). Le verger le plus au sud est celui de Chataigneraie, le verger le plus à l'ouest celui de La Rippe, le verger le plus à l'est et le plus au nord celui de St Livres.

¹ La forme est dépendante du mode de taille mais généralement les arbres des cultures sont maintenus dans un plan.

Fig. 1. Carte de distribution des vergers traditionnels et cultures de pommier étudiés dans la région de La Côte. Numéros 1 à 14: 14 vergers d'arbres à haute tige (descriptions p. 16-30). C1 à C3: 3 vergers commerciaux (descriptions p. 32-34).



2.2 Les vergers traditionnels d'arbres à haute tige et les milieux adjacents

2.2.1 Situation générale

La surface couverte par les vergers traditionnels en Suisse est en constante diminution depuis 1960. C'est la conséquence, au départ (en 1970), des campagnes d'abattage subventionnées par les pouvoirs publics, car on voulait remplacer les vergers d'arbres à haute tige par des cultures d'arbres à basse tige (rentabilité pour la production de fruits). Au cours de ces 40 dernières années, plus du trois quarts des arbres fruitiers à haute tige ont disparu en Suisse; leur nombre est ainsi passé de 20 mio. à 5 mio (MÜLLER, 1988)¹.

Après les campagnes d'abattage, le facteur le plus important causant la disparition des vergers traditionnels est l'élargissement inconsidéré des surfaces construites. En effet, les vergers traditionnels se trouvant majoritairement aux abords immédiats des fermes et des villages, dans ce qu'on appelle aujourd'hui les zones à bâtir, leur disparition était et est encore programmée à courte et moyenne échéance. Les mesures prises depuis 1994 et qui tentent d'enrayer les influences néfastes de l'agriculture à l'égard de l'environnement (production biologique, production intégrée, surfaces de compensation écologique) ne peuvent qu'être bénéfiques aux vergers traditionnels, puisque ceux-ci rentrent dans le cadre d'indemnisations pour l'agriculteur (surface de compensation écologique type 8 selon l'ordonnance sur les contributions écologiques). Pourtant, le mode actuel de subventionnement permettra peut-être d'arrêter l'hémorragie mais ne suffira pas à la création nouvelle de vergers traditionnels².

Le rôle écologique de l'écosystème verger traditionnel n'est pourtant plus à

¹ On peut estimer que depuis lors (1988), on en a encore perdu 1 ou 2 mio.

² Comment voulez-vous résister quand on vous propose plus de 600.-Sfr. le m² pour votre verger en zone à bâtir, alors que la confédération vous donne 15.-/arbre + éventuellement 3000.-/ha pour la prairie pour le garder à titre de surface de compensation écologique ???

démontrer. En effet, le verger offre une place intermédiaire entre la forêt et les prés ouverts, dépourvus d'éléments de structure (BLAB, 1986; MÜLLER *et al.*, 1988). L'offre structurelle du verger traditionnel permet l'enrichissement spécifique à l'échelle d'un paysage, en particulier pour les oiseaux (BROGGI & SCHLEGEL, 1990; LUDER, 1981). Comme espèces typiques, on cite en particulier la chouette chevêche, la huppe, le torcol fourmilier et la pie-grièche à tête rousse (SERVICE DE PROTECTION DES OISEAUX, 1983).

2.2.2 Les vergers traditionnels étudiés

Les vergers traditionnels dans lesquels nous avons travaillé correspondent aux descriptions faites dans le sous-chapitre précédent. Après avoir examiné la composition botanique de la prairie sous-jacente de tous les vergers, nous avons pu conclure à une variation faible et compte tenu du sujet de notre étude, nous donnerons une liste générale des espèces rencontrées le plus fréquemment. Les éventuelles informations complémentaires sont données dans la description de chaque verger s'il y a lieu, et notamment en ce qui concerne les environs immédiats du verger.

Tab. 1. Composition botanique des prairies sous-jacentes (inventaire non exhaustif).

<i>Achillea Millefolium</i> L.	<i>Lolium perenne</i> L.
<i>Agrostis alba</i> L.	<i>Medicago sativa</i> L.
<i>Athenaeterum elatius</i> L.	<i>Plantago major</i> L.
<i>Bellis perennis</i> L.	<i>Plantago media</i> L.
<i>Capsella Bursa-pastoris</i> L.	<i>Prunella vulgaris</i> L.
<i>Carduus</i> sp.	<i>Ranunculus acer</i> L.
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	<i>Rumex Acetosa</i> L.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Rumex sanguineus</i> L.
<i>Galium molugo</i> L.	<i>Taraxacum officinale</i> L.
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	<i>Trifolium pratense</i> L.
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	<i>Trifolium repens</i> L.
<i>Holcus lanatus</i> L.	<i>Trisetum flavescens</i> L.
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	<i>Urtica dioica</i> L.

La description des environs de chaque verger se divise en trois parties ou zones. La première fait référence aux abords immédiats du verger, soit le milieu directement adjacent. Cette zone est décrite dans la première ligne du tableau de la description des vergers. Elle sera reprise comme descripteur écologique paysager et nommée *paysage I* dans les analyses. La deuxième ligne du tableau considère le milieu observé à une distance de 50 à 100m du verger. Les milieux plus éloignés (dès 100m) sont décrits dans la troisième ligne. Les descriptions contenues dans les deuxième et troisième lignes forment le descripteur écologique paysager *paysage II* utilisé dans les analyses.

Tous les extraits de cartes sont reproduits avec l'autorisation de l'office fédéral de la topographie du 29.10 1998.

Vergers 1: Genolier (VD)

Coordonnées géographiques: 506 280/143 400

Pommiers: 22

Autres essences: cerisiers

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

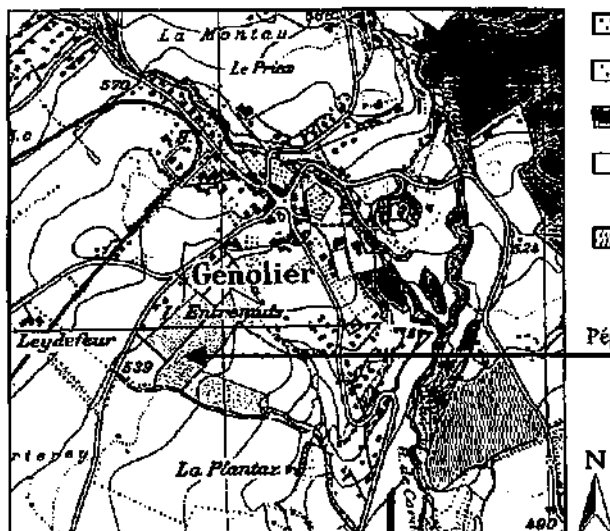
Environnement du verger:






Altitude: 550 m

Superficie: env. 0.8 ha

Pente: légère, exp. Est

Nord	Est	Sud	Ouest
prairie de fauche type sous-jacente	prairie de fauche type sous-jacente	route, complexe scolaire, gazon	habitation, jardin potager avec <i>Rubus spp.</i>
bosquet (<i>Acer platanoides</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Rubus sp.</i> , <i>Cornus mas</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>)	cordon boisé de 20m de large (type bosquet Nord) et rivière	idem	village
village		idem	verger mi-tige intensif



-  Verger traditionnel étudié
-  Autres vergers traditionnels
-  Forêt
-  Grandes cultures, prés à fourrage et pâturages
-  Vigne

Pépinière

100 500 1000 m

Verger 2: Malessert (VD)

Coordonnées géographiques: 516 820/147 380

Pommiers: 13

Autres essences: cerisiers, poiriers

Exploitation: moutons toute l'année

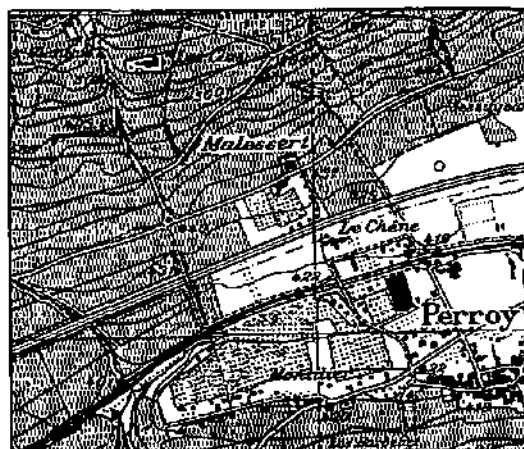
Environnement du verger:






Altitude: 440 m

Superficie: env. 1 ha

Pente: -

Nord	Est	Sud	Ouest
haie de <i>Crataegus oxyacantha</i> L.	culture de pommiers, poiriers	vigne	prairie artificielle, fauchée, engraisée
vigne	cordon boisé de 20 m de large (<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Rosa spp.</i> , <i>Rubus fruticosus</i>)	autoroute, grande culture	vigne
vigne	vigne	culture d'arbres fruitiers	vigne



-  Verger traditionnel étudié
-  Autres vergers traditionnels
-  Cultures fruitières
-  Grandes cultures, près à fourrage et pâturages
-  Vigne



100 500 1000 m

Verger 3: Céligny

Coordonnées géographiques: 504 700/133 620

Altitude: 390 m

Pommiers: 16

Superficie: env. 0.7 ha

Autres essences: cerisiers, poiriers

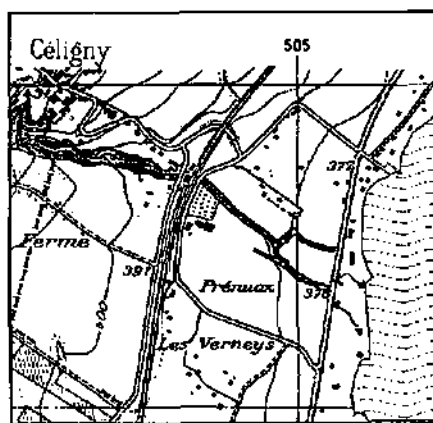
Pente: -

Exploitation: bétail toute l'année

Autre: taillé régulièrement

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
route, voie ferroviaire	cordon boisé de 20m de large (<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Ulmus campestris</i> , <i>Crotaegus monogyna</i> , <i>Corylus avellana</i>)	prairie artificielle, fauchée, engraisée	ferme
bosquet (<i>Acer platanoides</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>)	villas, jardins	prairie artificielle, fauchée, engraisée	grande culture
village	grandes cultures	villas, jardins	grandes cultures



Verger traditionnel étudié

Forêt

Grandes cultures, prés à fourrage et pâturages

Lac Léman



100 500 1000 m

Verger 4: Trélex (VD)

Coordonnées géographiques: 505 200/141 60

Pommiers: 15

Autres essences: cerisiers, poiriers

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

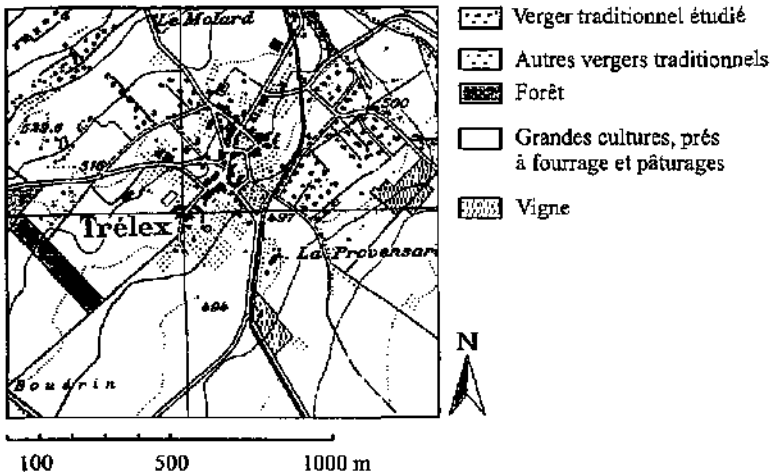
Altitude: 500 m

Superficie: env. 0,6 ha

Pente: -

Environnement du verger:

Nord	Est	Sud	Ouest
village, jardins	jardins, villas, autre verger	voie ferroviaire	village
village	villas	grande culture	autres vergers
village	villas, grandes cultures	grandes cultures	prairies artificielles, fauchées et engraisée



Vergers 5: Petit Bois (VD)

Coordonnées géographiques: 503 250/135 600

Altitude: 470 m

Pommiers: 28

Superficie: env. 1.1 ha

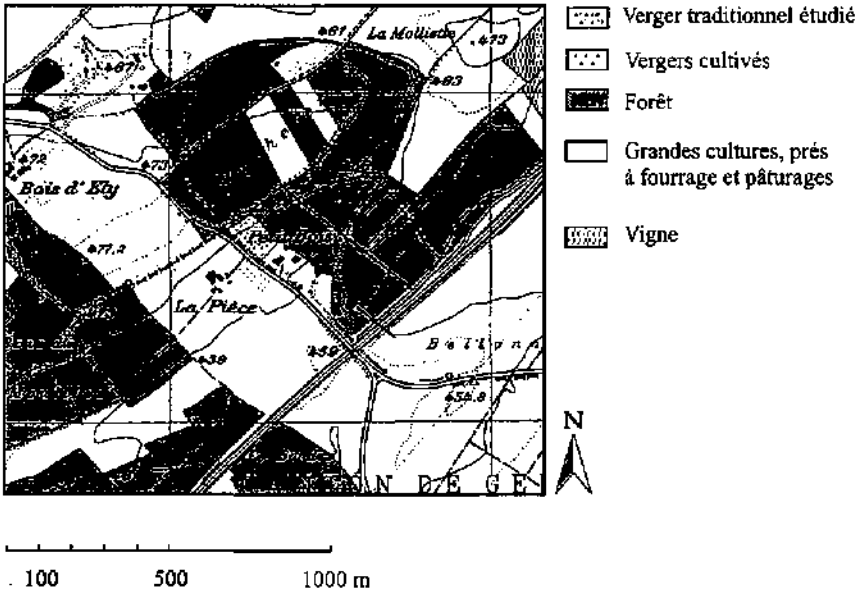
Autres essences: cerisiers, poiriers, cognassiers

Pente: -

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
forêt (<i>Quercus robur</i> , <i>Acer campestre</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Crataegus monogyna</i> et <i>C. oxyacantha</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Cornus mas</i> , <i>Fagus sylvatica</i>)	idem Nord-Ouest mais <i>Crataegus monogyna</i> et <i>C. oxyacantha</i> , <i>Rubus spp.</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Prunus spinosa</i> forme la lisière	habitation	haie (1.5m de large, 1.2m de haut) avec <i>Crataegus monogyna</i> et <i>C. oxyacantha</i> , <i>Rubus spp.</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Cornus mas</i> ,
<i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Lonicera xylosteum</i> , <i>Cornus sanguineum</i> , <i>Rubus spp.</i> , <i>Euphorbia amygdaloïdes</i> ,	forêt idem Nord-Ouest	prairie pâturée, fauchée	prairie pâturée, fauchée, cultures de cerisiers mi-tige
grandes cultures	forêt idem Nord-Ouest	forêt idem Nord-Ouest et grandes cultures	grandes cultures



Vergers 6: Givrins (VD)

Coordonnées géographiques: 505 40/142 620

Altitude: 560 m

Pommiers: 13

Superficie: env. 0.4 ha

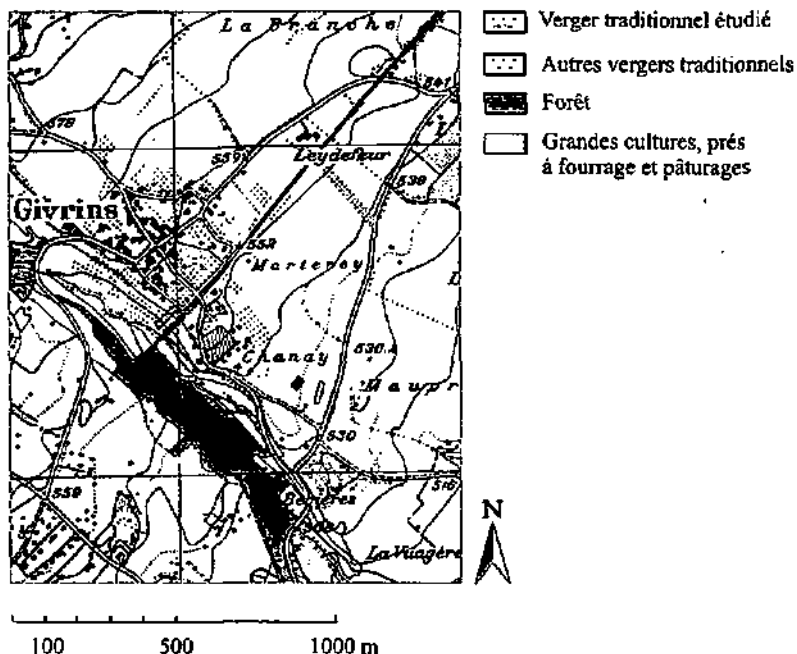
Autres essences: cerisiers

Pente: -

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
village, jardins	centre scolaire	voie ferroviaire	village, jardins avec pommiers, pruniers, noyers, poiriers
village, jardins	village, jardins avec poiriers, pruniers, noyers, pommiers, cerisiers	villas, jardins	village, jardins
village, jardins	grandes cultures	grandes cultures, culture de pommiers	coteau avec verger (30 pommiers, qq. poiriers, cerisiers, noyers, cordon boisé, rivière



Verger 7: St Livres (VD)

Coordonnées géographiques: 519 500/151 350

Pommiers: 10

Autres essences: cerisiers, poiriers

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

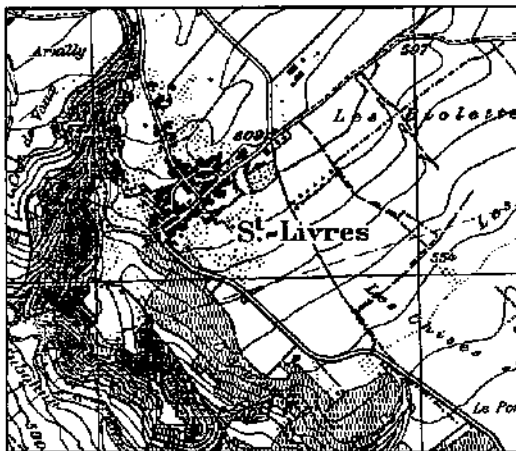
Environnement du verger:

Altitude: 600 m

Superficie: env. 0.5 ha

Pente: -

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
village, jardins	cordon boisé de 20m de large (<i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Rubus sp.</i> , <i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Rosa spp.</i>)	prairie pâturée, fauchée	prairie pâturée, fauchée
village, jardins, autres vergers	grande culture	idem	grande culture
grandes cultures	grandes cultures et verger de cerisiers	grandes cultures, prairie artificielle, engraisée, fauchée	village, jardins



- Verger traditionnel étudié
- Autres vergers traditionnels
- Forêt
- Grandes cultures, près à fourrage et pâturages
- Vigne



100 500 1000 m

Vergers 8: Aubonne (VD)

Coordonnées géographiques: 518 750/150 350

Pommiers: 20

Autres essences: cerisiers, poiriers

Exploitation: bétail toute l'année

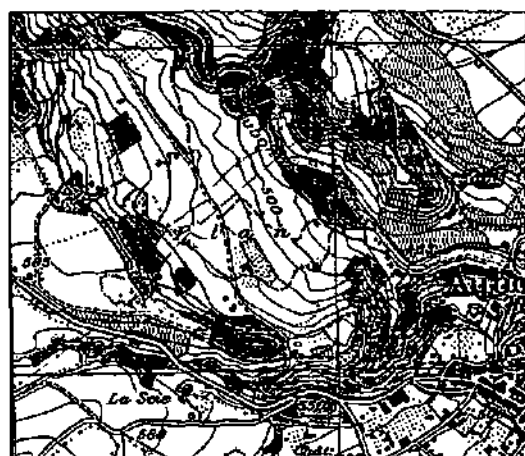
Environnement du verger:






Altitude: 540 m

Superficie: env. 1 ha

Pente: moyenne, exp. Nord-Est

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
grande culture	grande culture et prairie pâturée fauchée	prairie pâturée, fauchée	prairie pâturée, fauchée, verger de pruniers, cerisiers, habitation
grande culture et prairie pâturée, fauchée	grande culture	prairie pâturée, fauchée	prairie pâturée, fauchée
forêt (<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Crataegus managyna</i> et <i>C. oxyacantha</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Cornus mas</i>)	idem forêt Nord-Ouest	idem forêt Nord-Ouest	idem forêt Nord-Ouest



-  Verger traditionnel
-  Autres vergers traditionnels
-  Forêt
-  Grandes cultures, prés à fourrage et pâturages
-  Vigne



100 500 1000 m

Verger 9: Gingins 1 (VD)

Coordonnées géographiques: 502 980/140 280

Pommiers: 8

Autres essences: cerisiers, poiriers

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

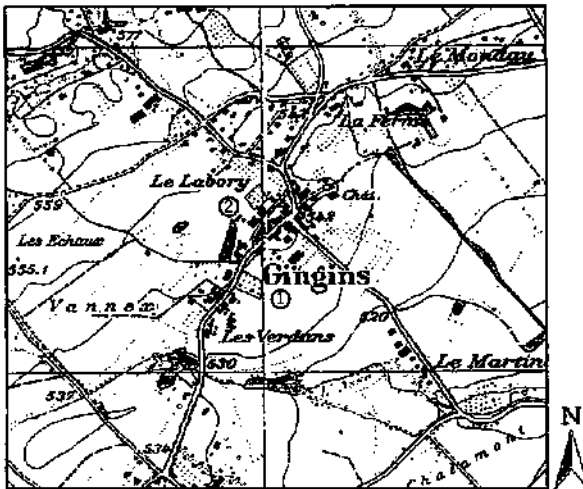
Environnement du verger:

Altitude: 540 m

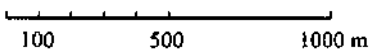
Superficie: env. 0.2 ha

Pente: -

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
village, jardins	prairie pâturée, fauchée	prairie pâturée, fauchée	prairie pâturée, fauchée
prairie pâturée, fauchée	village, jardins	grande culture	village, jardins
grandes cultures, petite forêt (idem Nord-Ouest Petit-Bois)	village, jardins, autres vergers	grandes cultures	village, jardins, autres vergers



- Vergers traditionnels étudiés
- Autres vergers traditionnels
- Forêt
- Grandes cultures, près à fourrage et pâturages
- ① Verger 9
- ② Verger 10



Vergers 10: Gingins 2 (VD)

Coordonnées géographiques: 503 00/140 280

Altitude: 540 m

Pommiers: 8

Superficie: env. 0.2 ha

Autres essences: cerisiers, poiriers

Pente: -

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
prairie pâturée, fauchée	village, jardins, autres vergers	village, jardins	village, jardins, autres vergers
grande culture	grande culture	village, jardins	grande culture, petite forêt (idem Nord- Ouest Petit-Bois
grandes cultures	grandes cultures et prairies pâturées et fauchées	grandes cultures	grandes cultures

Verger 11: La Rippe (VD)

Coordonnées géographiques: 501 190/137 380

Pommiers: 10

Autres essences: cerisiers

Exploitation: bétail toute l'année

Environnement du verger:

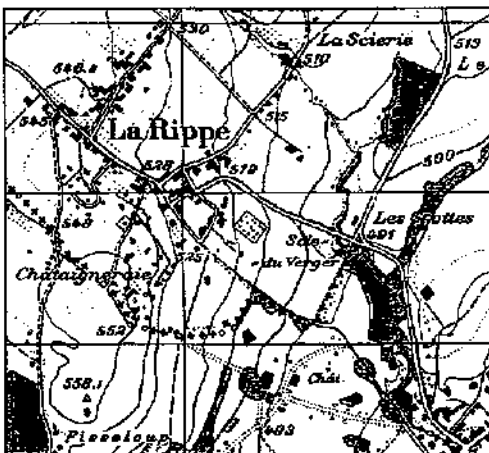
Altitude: 510 m





Superficie: env. 0.3 ha

Pente: -

Autre: taillé régulièrement

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
village, jardins, autres vergers	village, jardins, autres vergers	grande culture	prairie pâturée, fauchée, autre verger
idem	idem	idem	grande culture et prairie pâturée fauchée
grandes cultures et prairies pâturées, fauchées	grandes cultures et prairies pâturées, fauchées	petite forêt (idem Nord-Ouest Petit Bois)	idem



-  Verger traditionnel étudié
-  Autres vergers traditionnels
-  Forêt
-  Grandes cultures, prés à fourrage et pâturages

100 500 1000 m

Vergers 12: Coinsins (VD)

Coordonnées géographiques: 507 580/142 100

Altitude: 480 m

Pommiers: 16

Superficie: env. 0.2 ha

Autres essences: cerisiers, poiriers, pruniers, cognassiers

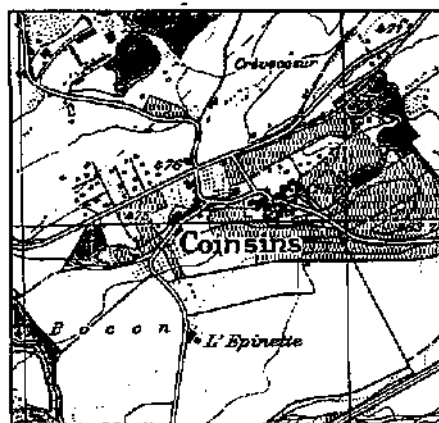
Pente: -






Exploitation: bétail toute l'année

Autre: taillé régulièrement

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
village, jardins, autres vergers	grande culture et prairie pâturée fauchée	village, jardins	village, jardins
idem	idem	vigne	grande culture et prairie pâturée fauchée
grandes cultures et prairies pâturées, fauchées	forêt (Bois de Chênes)	idem	idem



-  Verger traditionnel étudié
-  Autres vergers traditionnels
-  Forêt
-  Grandes cultures et pâturages
-  Vigne

Vergers 13: Chatalneraie (VD)

Coordonnées géographiques: 502 280/132 380

Pommiers: 15

Autres essences: poiriers

Exploitation: bétail toute l'année

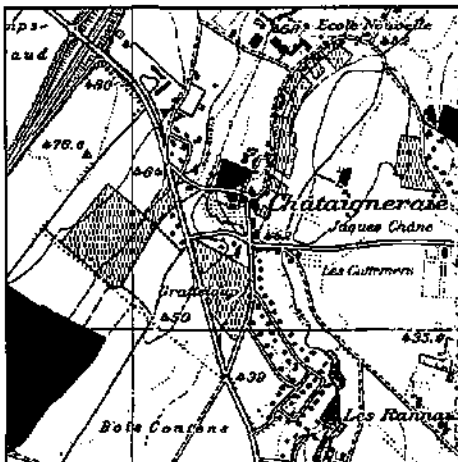
Environnement du verger:







Altitude: 450 m

Superficie: env. 0.5 ha

Pente: -

Nord	Est	Sud	Ouest
village, jardins	village, jardins	village, jardins	village, jardins
culture d'arbres fruitiers, vigne	vigne	vigne	grande culture et prairies pâturées, fauchées
grandes cultures et prairies pâturées, fauchées	grandes cultures et prairies pâturées, fauchées	idem	vigne



-  Verger traditionnel étudié
-  Autres vergers traditionnels
-  Vergers cultivés
-  Forêt
-  Grandes cultures, prés à fourrage et pâturages
-  Vigne

Vergers 14: Grens (VD)

Coordonnées géographiques: 504 380/139 460

Altitude: 495 m

Pommiers: 7

Superficie: env. 0.1 ha

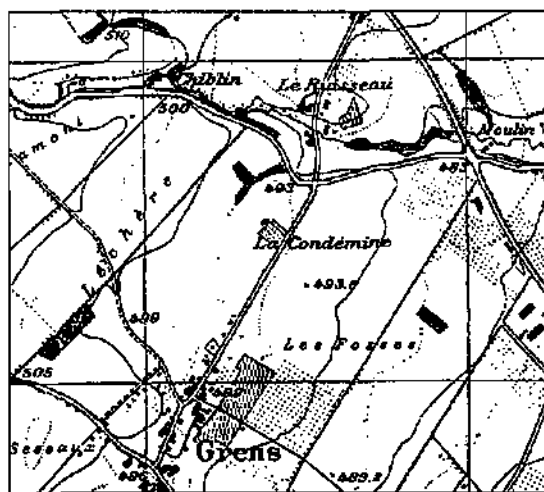
Autres essences: cerisiers, poiriers






Pente: -

Exploitation: bétail au printemps, 1 fauche en été

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
grande culture	grande culture	grande culture	grande culture
grande culture et prairie pâturée, fauchée	grande culture	grande culture	grande culture
forêt (<i>Quercus robur</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Crataegus</i> <i>monogyna</i> et <i>C. oxyacantha</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Acer</i> <i>pseudoplatanus</i> , <i>Ligustrum</i> <i>vulgare</i> , <i>Rosa sp.</i> , <i>Prunus</i> <i>spinosa</i> , <i>Cornus mas</i>)	culture d'arbres fruitiers	grandes cultures, cultures d'arbres fruitiers	village, jardins, autres vergers, cultures d'arbres fruitiers



-  Verger traditionnel étudié
-  Vergers cultivés
-  Forêt
-  Grandes cultures, près à fourrage et pâturages
-  Vigne

100 500 1000 m

2.3 Les cultures de pommiers et les milieux adjacents

2.3.1 Les cultures de pommiers étudiées

Les trois cultures de pommiers étudiées sont conduites selon les principes de la production intégrée, avec notamment l'application de techniques de lutte contre les ravageurs le moins néfastes possible pour l'environnement. En particulier, la technique de la confusion sexuelle est appliquée contre le carpocapse des pommes dans les cultures de Begnins et Allaman, alors que la culture de Crassier est protégée contre ce ravageur par l'application du virus de la granulose. Les tordeuses phyllophages, considérées avec les noctuelles et les géométrides comme "chenilles de printemps" sont éliminées avec un régulateur de croissance ou un inhibiteur de chitine au printemps avant l'apparition de la fleur.

Culture de pommiers 1: Allaman (VD)

Coordonnées géographiques: 519 00/146 600

Altitude: 375 m

Pommiers: env. 11500

Superficie: env. 5.7 ha

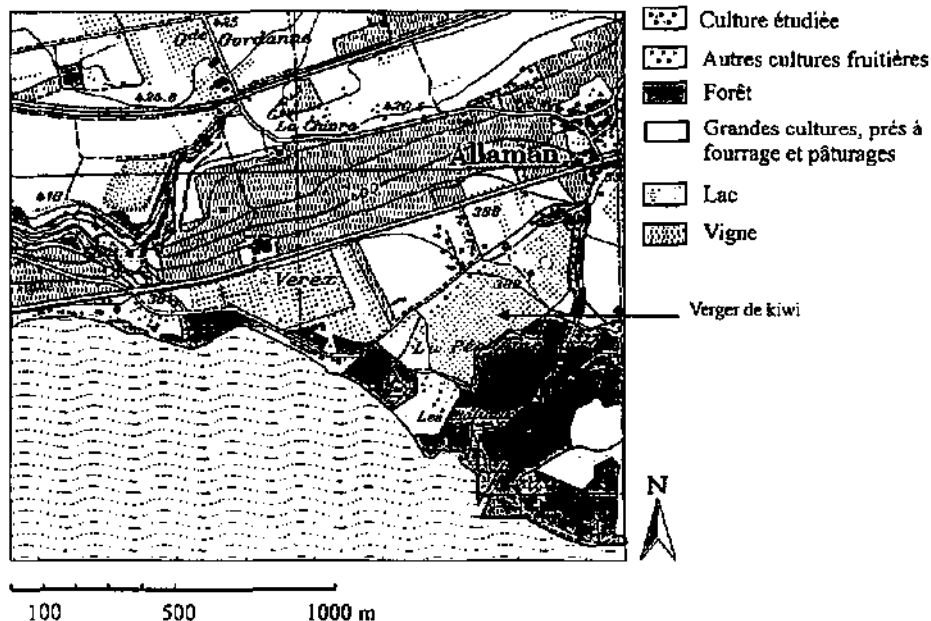
Autres essences:

Pente: -

Exploitation: production intégrée

Environnement du verger:

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
route, habitation	grande culture	forêt (<i>Rabinia Pseudo-Acacia</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Sambucus nigra</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Juglans regia</i> , <i>Quercus robur</i>)	cultures de pommiers, habitations et forêt idem Sud-Est
vigne	idem	lac Léman	lac Léman
idem	villas, jardins	lac Léman	lac Léman



Culture de pommiers 2: Crassier (VD)

Coordonnées géographiques: 502 600/136 800

Pommiers: env. 4600

Autres essences:

Exploitation: production intégrée

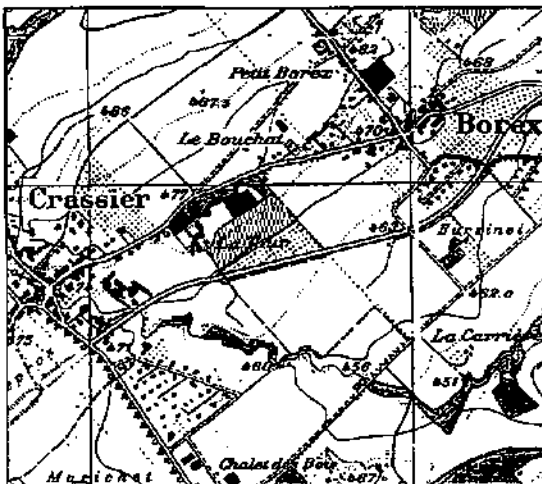
Environnement du verger:







Altitude: 470 m

Superficie: env. 2.3 ha

Pente: -

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
vigne	grande culture, pépinière de pommiers	route,	habitation, prairie pâturée, fauchée
autre verger, forêt (<i>Quercus robur</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Crataegus monogyna</i> et <i>oxyacantha</i> , <i>Acer platanoïdes</i> et <i>campestre</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Viburnum lantana</i>)	grand cultures	grande culture	grande culture
grandes cultures	villas, jardins	cordon boisé (idem Nord-Ouest)	village



-  Culture étudiée
-  Autres cultures fruitières
-  Vergers traditionnels
-  Forêt
-  Grandes cultures, près à fourrage et pâturages
-  Vigne

100 500 1000 m

Culture de pommiers 3: Begnins (VD)

Coordonnées géographiques: 502 600/136 800

Pommiers: env. 16000

Autres essences: .

Exploitation: production intégrée

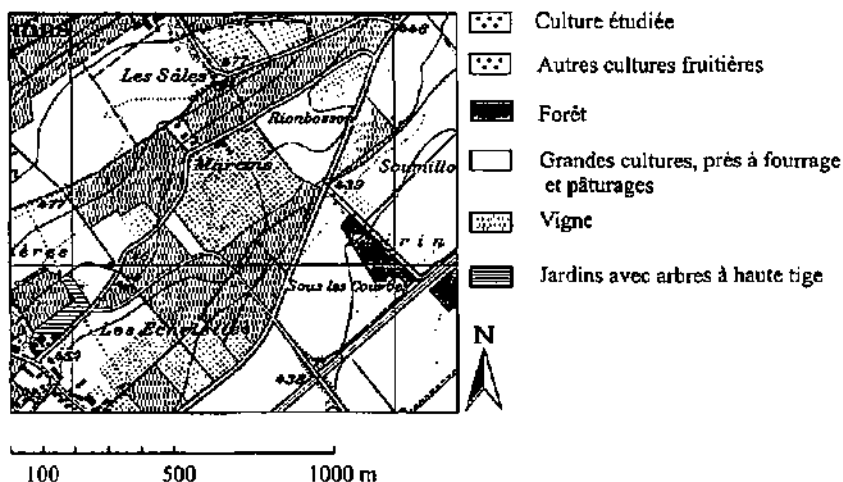
Environnement du verger:

Altitude: 470 m

Superficie: env. 8 ha

Pente: -

Nord-Ouest	Nord-Est	Sud-Est	Sud-Ouest
habitation	cordon boisé (<i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Robinia Pseudo-Acacia</i> , <i>Rubus spp.</i> , <i>Urtica dioica</i>)	vigne	grande culture
vigne	grande culture	grande culture	vigne
grandes cultures, vigne	grandes cultures et cultures fruitières	forêt (<i>Quercus robur</i> , <i>Robinia Pseudo-Acacia</i> , <i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Sambucus nigra</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>)	cultures fruitières



CHAPITRE 3

Matériel et Méthodes

3.1 L'échantillonnage et l'élevage des chenilles

Nous avons échantillonné les chenilles des tordeuses phyllophages dans les vergers de pommiers non traités de la région de Nyon - La Côte selon la même méthode en 1991, 1992, 1993 et 1994. En 1991 et 1992, années d'étude de la distribution des espèces (Chapitre 4), 11 et 8 vergers respectivement ont été échantillonnés (Tab. 2). En 1993 et 1994, années d'étude du processus de recolonisation (Chapitre 7), nous avons échantillonné les chenilles dans 10 vergers.

Nous avons défini le bouquet foliaire (ensemble des feuilles issues d'un même bourgeon) ou floral (ensemble des fleurs issues d'un même bourgeon) comme unité d'échantillonnage et 150 unités, choisies au hasard, ont été examinées par arbre en 1991. En 1992 et les années suivantes, nous avons augmenté le nombre d'unités échantillonnées par arbre à 200. Le nombre d'arbres échantillonnés par verger est proportionnel au nombre total d'arbres du verger: 1-5 arbres, 1 arbre échantillonné; 6-10, 2 arbres échantillonnés; 11-15, 3 arbres échantillonnés; 16-20, 4 arbres échantillonnés; 21-25, 5 arbres échantillonnés. Nous avons effectué l'échantillonnage à 4 reprises en 1991 et 1992, à 6 reprises en 1993 et 2 reprises en 1994.

Les chenilles obtenues ont été déterminées provisoirement et mises individuellement en élevage dans des cellules climatisées à 25°C, 75% d'humidité relative et 18 heures de lumière. En 1991, nous avons nourri les chenilles tout au long de leur développement avec du feuillage provenant de vergers non cultivés. Nous avons néanmoins remarqué que le feuillage séchait ou pourrissait trop rapidement et, en 1992 et les années suivantes, les chenilles ont été nourries avec du

milieu artificiel. La détermination des imagos éclos confirme ou infirme l'identification des chenilles.

Tab. 2. Résumé des échantillonnages de bouquets foliaires et floraux effectués en 1991 et 1992 pour l'étude de la distribution (chapitre 4) et, en 1993 et 1994, pour l'étude de la recolonisation après un traitement insecticide (chapitre 7).

	Nombre d'arbres	Nombre d'arbres échantillonnés	Nombre de bouquets échantillonnés			
			Distribution		Recolonisation	
			1991 ¹	1992 ²	1993 ²	1994 ³
Vergers						
Genolier	22	5	3000	4000	6000	2000
Malcessert	13	3	1800	2400	3600	1200
Céligny	16	4	2400	3200	4800	1600
Trélex	16	3	1800	2400	3600	1200
Petit Bois	28	5		4000	6000	2000
Givrins	13	3	1800	2400	3600	1200
St Livres	10	3		2400	3600	1200
Aubonne	20	5		4000	6000	2000
Gingins 1	8	2	1200			
La Rippe	8	3	1800		3600	1200
Coinsins	16	4	2400			
Gingins2	8	2	1200			
Chataignerme	15	3	1800			
Grens	7	2	1200		2400	800
Total	200	47	20400	24800	43200	14400

¹ 4 échantillonnages: fin avril, mi-mai, fin mai, mi-juin.

² 6 échantillonnages: fin avril, mi-mai, fin mai, mi-juin, début septembre début octobre.

³ 2 échantillonnages: début mai et fin mai.

3.2 L'application d'un insecticide dans les vergers d'arbres à haute tige

Dans le but d'étudier le processus de recolonisation du verger d'arbres à haute tige par les tordeuses, nous avons échantillonné les chenilles dans 10 vergers de la région de Nyon-La Côte à la fin du mois d'avril 1993, puis nous avons appliqué un

insecticide dans 5 des 10 vergers. La recolonisation a ensuite été observée par échantillonnage des chenilles tout au long de l'année 1993, du début du mois de mai à la mi-septembre, puis au printemps 1994 par 2 échantillonnages au mois de mai.

Pour les vergers de pommiers, le programme de lutte intégrée élaboré par les scientifiques de Changins, et périodiquement publié dans la *Revue suisse de viticulture, d'arboriculture et d'horticulture*, conseille une application au printemps avant l'apparition des fleurs pour lutter contre les "chenilles de printemps"¹.

Le produit utilisé, le Zolone®, fait partie de la gamme des insecticides polyvalents traditionnellement appliqués en arboriculture fruitière. L'action de cet insecticide est directe (contact) et indirecte (ingestion). Nous avons répandu le produit à l'aide d'un pistolet gicleur couramment appelé "gun". L'efficacité à 100% d'un traitement dans les vergers d'arbres à haute tige peut être mis en doute, car le feuillage important et dense, caractéristique des pommiers de ces vergers, ne peut être atteint dans son intégralité par la méthode utilisée. L'efficacité est également dépendante du groupe d'insectes étudié puisque les chenilles des espèces se déplaçant beaucoup augmentent leur risque d'ingérer du feuillage traité.

3.3 L'interception des imagos avec le piège Malaise

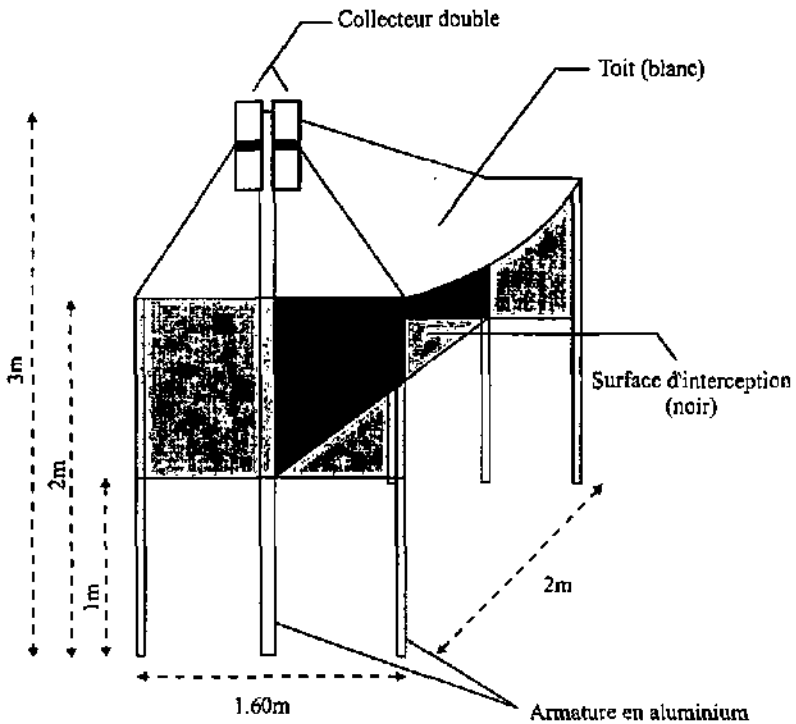
Pour la capture des imagos actifs à l'interface entre le verger et les milieux adjacents, nous avons utilisé un piège Malaise (dit "tente Malaise") transformé. Le modèle sur lequel nous nous sommes basé est décrit par TOWNES² (1972). Le piège a 3m de haut et 2m de long (Fig. 2). Il intercepte les insectes entre 1m et 2m du sol (surface d'interception 1mx2m, soit 2m²) ce qui est légèrement en dessous de la

¹ Cette expression, fréquemment utilisée par les professionnels de l'arboriculture désigne l'ensemble des tordeuses, géométrides, noctuelles, géléchides, argyrestides, plutellides, etc.

² Le modèle original provient de MALAISE (1937).

hauteur de la couronne d'un pommier. Le tissu tendu entre les piquets d'aluminium qui forment la structure du piège est fait de mailles de 1mm^2 . Nous avons placé 2 collecteurs au sommet de la structure pour séparer les individus émigrants des individus immigrants. Nous avons donc attribué au piège une interception bidirectionnelle. Chaque collecteur contient 250 ml d'alcool à 75° . Le piège est fixé au sol à l'aide de cordelettes et de sardines.

Fig. 2. Plan du piège Malaise bidirectionnel.



Nous avons placé un piège bidirectionnel Malaise sur chacun des 4 côtés de 6 vergers de pommiers, en respectant si possible l'orientation selon les 4 points cardinaux. Le collecteur représente l'unité d'échantillonnage. En 1992, nous avons collecté 48 unités ($4 \times 6 \times 2$) durant 14 semaines successives, du début du mois de

juillet au début du mois d'octobre (soit 672 unités). En 1993, les pièges ont été disposés du début du mois de juin au début du mois de septembre et ont été relevés chaque semaine durant 15 semaines (soit 720 unités).

Tab. 3. Résumé des vergers étudiés et des méthodes d'investigations.

Méthode	Distribution chapitre 4		Activité interface chapitre 5		Recolonisation chapitre 6	
	Echantillonnage des bouquets		Piège Malaïsc bidirectionnel		Traitement insecticide et échantillonnage des bouquets	
Année	1991	1992	1992	1993	1993	1994
Vergers traditionnels d'arbres à haute tige						
Genolier	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Malessert	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Céligny	✓	✓			✓	
Trélex	✓	✓			✓	
Petit Bois		✓	✓	✓	✓	✓
Givains	✓	✓			✓	
St Livres		✓			✓	
Aubonne		✓			✓	
Gingins 1	✓					
La Rippe	✓				✓	
Coinsins	✓					
Gingins2	✓					
Chataigneraië	✓					
Grens					✓	
Cultures d'arbres fruitiers						
Allaman			✓	✓		
Begnins			✓	✓		
Crassier			✓	✓		

3.4 L'identification des chenilles, des chrysalides et des imagos

L'identification des chenilles est peu sûre en particulier lorsque celles-ci sont aux premiers stades de leur développement. Les ouvrages de détermination font le

plus souvent référence aux derniers stades (SWATSCHEK, 1958; BEEKE & DE JONG, 1991; CHAMBON, 1986). Seuls GUILBOT & GOUJET (1978) proposent une clef d'identification des jeunes stades, mais reconnaissent que la fiabilité des déterminations est faible. Il est donc impératif d'élever les chenilles capturées, afin de les conduire le plus loin possible dans leur développement. L'identification des chrysalides est possible et relativement simple pour un petit nombre d'espèces fréquemment rencontrées dans les vergers comme ravageurs (BEEKE & DE JONG, 1991). Néanmoins, la détermination de l'imago reste le moyen d'identification le plus sûr. Les couleurs et la structure du dessin des ailes permettent d'identifier les espèces sans trop de difficultés (HANNEMAN, 1961; GRAAF BENTINK & DIAKONOFF, 1968; KUZNETSOV, 1989). Il est néanmoins indispensable de pouvoir comparer les individus à une collection de référence (en l'occurrence, nous avons utilisé la collection de M. HÄCHLER, collaborateur à Changins).

Dans notre cas, les imagos élevés avaient souvent perdu une partie ou la totalité des écailles recouvrant leurs ailes, car sitôt éclos ils s'activaient et cherchaient à sortir de leur boîte d'élevage. Les imagos capturés par le piège Malaise ne sont pas dans un très bon état car dès leur interception, leurs ailes frottent contre le tissu et les bord du collecteur avant qu'ils ne tombent dans l'alcool. Par conséquent, nous avons procédé à la détermination par l'extraction des pièces génitales, et à leur éclaircissage dans un bain chaud (90°C) de KOH.

L'ouvrage le plus complet pour l'identification des genitalia est celui de KUZNETSOV (1989) mais il est également nécessaire d'utiliser HANNEMAN (1961) et GRAAF BENTINK & DIAKONOFF (1968). L'identification des genitalia est généralement applicable aux imagos mâles car peu de travaux ont été accompli sur les genitalia femelles. Néanmoins, nous avons déterminé les femelles grâce à l'ouvrage de GRAAF BENTINK & DIAKONOFF (1968), qui comporte un assortiment très complet de photos, ainsi que les dessins présentés par KUZNETSOV

(1989)¹. Il est clair que nous avons le plus souvent utilisé le recouplement des observations faites sur les ailes et les genitalia.

3.5 Les techniques d'analyse et traitements statistiques

Les trois chapitres de résultats sont traités sur le même schéma d'analyse. La première partie considère les totaux d'individus et d'espèces capturés. Les techniques appliquées sont du domaine de la *statistique classique unidimensionnelle*. L'essentiel de l'information est obtenu à partir des moyennes et des écart-types (statistique descriptive). Dans cette partie, le *traitement statistique inférentiel* des données utilise le test U de Wilcoxon-Mann-Whitney ou le test de Wilcoxon pour échantillons appariés (SCHERRER, 1984).

La deuxième partie des analyses, beaucoup plus conséquente dans cette étude, considère simultanément l'ensemble des espèces et leurs abondances. Nous parlons alors d'*analyse multivariable* et de *statistique multidimensionnelle*.

La bibliographie de base² que nous avons utilisée fait référence aux ouvrages suivant (par ordre alphabétique):

BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. (1992).

BORCARD, D. & BUTTLER, A. (1993).

GAUCH, H.G. (1982).

JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F. & VAN TONGEREN, O.F.R. (1987).

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1984a).

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1984b).

LEGENDRE, P. & VAUDOR, A. (1991).

¹ Dans cet ouvrage, les genitalia femelles ne sont pas présentées pour toutes les espèces.

² Les publications plus spécifiques sont citées au fur et à mesure, s'il y a lieu.

- TER BRAAK¹, C.J.F. (1986).
TER BRAAK, C.J.F. (1987a).
TER BRAAK, C.J.F. (1987b).
TER BRAAK, C.J.F. (1990a).
TER BRAAK, C.J.F. (1991).

Les applications pratiques des analyses statistiques utilisées sont intimement liées à l'utilisation des logiciels qui ont été développés sur la base des théories mathématiques. Pour les analyses unidimensionnelles, nous avons utilisé le logiciel SYSTAT® (Course Technology, Cambridge) et l'ouvrage s'y référant (BERK, 1994). Pour les analyses multidimensionnelles, nous avons employé les logiciels suivants:

- CANOCO® (Microcomputer Power, Ithaca) et les ouvrages de TER BRAAK (1986, 1987a, 1987b, 1990a, 1991).
- PROGICIEL "R" (Université de Montréal) et l'ouvrage de LEGENDRE & VAUDOR (1991).

Trois phases caractérisent cette deuxième partie de notre analyse:

1. Phase exploratoire: diagrammes d'ordination obtenus grâce à l'*analyse factorielle des correspondances (AFC)*, et superposition des résultats d'un *groupement*. Dans notre étude, les ordinations donnent une excellente image des similarités et dissimilarités entre les objets, mais nous utiliserons également les groupements pour confirmer certaines structures observées et pour affiner les liens qui existent entre ces objets².
2. Phase d'interprétation des données, en trois étapes:
 - analyse indirecte dans laquelle on tente d'expliquer *a posteriori* les

¹ Il faut préciser que cet article fait intégralement partie de la thèse de TER BRAAK (1987a).

² Cette méthode est largement recommandée par la littérature spécialisée. Elle permet souvent d'éviter la représentation des axes multiples d'une ordination en 2 ou 3 diagrammes.

structures de la phase exploratoire obtenues par une AFC à l'aide de facteurs explicatifs (descripteurs environnementaux). Techniquement, nous avons utilisé les coefficients de corrélations intrasets (corrélations entre les facteurs explicatifs et les axes de l'ordination, définis selon TER BRAAK, 1986, p. 1170), ainsi que les coefficients de régression multiple des coordonnées des sites (ou relevés) sur les facteurs explicatifs (la régression est calculée après l'extraction des coordonnées des espèces et des sites de l'AFC).

- analyse directe dans laquelle les structures sont dégagées compte tenu des facteurs explicatifs introduit *a priori*. Dans notre étude, il s'agit de *l'analyse canonique des correspondances* (ACC). Nous utilisons alors *les coefficient de corrélations intrasets et les coefficients canoniques de régression multiple des axes environnementaux* (coordonnées des sites calculés comme combinaison linéaire des facteurs explicatifs) sur les données.
 - *partition de variance* dans lequel on extrait la part explicative de chacun des facteurs explicatifs introduits. Cette analyse est réalisée par une série d'*ACC partielles*.
3. Tests d'hypothèses: tests statistiques permettant de vérifier l'hypothèse d'une action significative des facteurs explicatifs sur la structure des données. La procédure utilisée est un *test par permutations* dit de *Monte Carlo* (HOPE, 1968).

Les données brutes ont été transformées par la fonction $y' = \ln(y+1)$. Cette transformation est typiquement adaptée aux données d'abondance d'espèces. En effet, ce type de données est généralement composé de nombreuses espèces peu représentées et de quelques espèces abondantes sur l'ensemble des stations. Une telle répartition ne correspond pas à une distribution normale. La transformation logarithmique nous permet de remédier à cette particularité et, par son effet,

d'amenuiser l'impact sur l'analyse des quelques espèces très abondantes (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984a, p. 18-19; JONGMAN *et al.*, 1987, p. 103). Les auteurs cités ci-dessus conseillent de ne pas intégrer dans l'analyse les espèces avec trop peu d'individus. Dans notre étude, nous avons fixé la limite à 5.

Nous avons parfois été confrontés au problème d'effet d'arche (GAUCH, 1982) ou d'effet Guttman (BENZÉCRI, 1973). Dans ce cas, nous avons utilisé la forme détendécée de l'analyse factorielle des correspondances ou DCA (Detrended Correspondence Analysis). Nous avons eu recours au "détendançage" par fonction polynomiale, conseillé si les effets de bord sont faibles (TER BRAAK, 1987a; BDRCARD & BUTLER, 1993).

CHAPITRE 4

Les tordeuses phyllophages des vergers d'arbres à haute tige dans le Bassin lémanique

4.1 Introduction

La relation entre le nombre d'espèces phytophages la surface occupée par une plante hôte donnée, ainsi que la notion de distribution en tache de cette plante hôte dont on dérive l'idée d'isolation, font partie d'un ensemble plus large de considérations sur l'équilibre écologique des communautés, l'extinction des espèces, la colonisation des milieux et le rapport émigration-immigration. Cet ensemble, mis en évidence par MAC ARTHUR & WILSON (1967)¹, a été nommé "la théorie de la biogéographie des îles" ("The theory of island biogeography"). Les concepts de base, fondés sur quelques exemples précis tirés d'observations sur les oiseaux, ont été abondamment confrontés à d'autres exemples. L'adaptation au cas des insectes phytophages vivant au dépend de "plantes hôtes îles" dans une "mer" d'autre végétation a été proposée la première fois par JANZEN (1968 et 1973).

Sur la base des travaux de PRICE (1976), et l'appui de la théorie de JANZEN (1968 et 1973), REY & McCOY (1979) explorent la validité du modèle de la biogéographie des îles pour le cas des ravageurs de la culture du soja. Ces auteurs concluent que la démarche est intéressante mais spéculative à cause notamment du manque de connaissance sur la biologie des espèces et leur capacité à se disperser. A la même période, une controverse oppose d'ailleurs les défenseurs de la théorie (DIAMOND, 1975; DIAMOND & MAY, 1976) à ses détracteurs (SIMBERLOFF &

¹ Il faut préciser que la théorie fut proposée la première fois par PRESTON (1960 et 1962).

ABELE, 1982; CONNOR & McCOY, 1979) sur l'application de la théorie à la planification des réserves naturelles. La théorie de la biogéographie des îles a également encore été examinée dans une perspective d'applicabilité aux communautés d'arthropodes des cultures par LISS *et al.* (1986).

Une large série d'études, considérant souvent la communauté d'arthropodes dans son ensemble, a particulièrement mis en évidence l'impact de la surface du milieu sur la faune. Une corrélation positive a parfois été démontrée (ex.: REY, 1981) ou réfutée puisqu'aucune corrélation (ou une corrélation négative) n'a pu être mise en évidence (WEBB & HOPKINS, 1984; DUELLI *et al.*, 1990).

La relation entre le nombre d'espèces d'insectes phytophages et la surface occupée par la plante hôte a été largement étudiée à l'échelle locale, aux dimensions d'une région biogéographique, d'un continent ou de plusieurs continents (voir par exemple CONNOR & McCOY, 1979; DEMARMELS, 1990; GASTON & LAWTON, 1990; LAWTON, 1978 et 1984; LEATHER, 1986; MacGARVIN, 1982; RIGBY & LAWTON, 1981; STRONG, 1979; STRONG, *et al.*, 1977). En résumé, les résultats de ces études montrent que plus la surface occupée par la plante hôte est grande, plus le nombre d'espèces d'insectes phytophages qu'on peut y trouver est grand. Nous précisons encore que ces études n'ont pas toujours été réalisées avec des espèces monophages ou oligophages.

Il est fondamental de réaliser que ces différents travaux ont été conduits avec des conditions de base extrêmement différentes. En effet, REY (1981) a travaillé avec de vraies îles, où l'effet "île" est très probablement le facteur principal gérant la dynamique de la communauté d'arthropodes et leurs émigrations et immigrations. Il n'est donc pas étonnant que cet auteur puisse corroborer les observations de MAC ARTHUR & WILSON (1967) en ce qui concerne l'effet de surface, mais aucun effet de l'isolation des îles par rapport à leur distance au continent n'a pu être observé. Les travaux réalisés sur le continent, dans des paysages en mosaïque, montrent que des facteurs autres que l'insularité du milieu sont prédominants, notamment parce que les

milieux étudiés ne correspondaient pas à de vraies îles pour les organismes capturés (espèces ubiquistes des paysages cultivés; DUELLI *et al.*, 1990). Néanmoins, l'effet d'isolation et l'impact des écosystèmes adjacents sont certainement importants, même pour des espèces spécialisées (WEBB *et al.*, 1984). Pour les insectes phytophages, qui ont un lien direct avec la plante, il paraît logique que la théorie de l'insularité soit mieux démontrée car la ou les plantes hôtes sont toujours distribuée(s) en taches. D'autre part, il paraît assez naturel de penser qu'une plante largement distribuée à travers le monde soit source de nourriture pour un plus grand nombre d'espèces qu'une plante dont l'aire de répartition ne dépasse pas 50 km².

Dans le cas précis des insectes phytophages, trois principales hypothèses, non exclusives, ont été émises pour expliquer la relation avec la surface (STRONG, *et al.*, 1984):

1. *L'hétérogénéité du milieu*: Les surfaces plus grandes procurent un plus large spectre d'habitats.
2. *La fréquence d'exposition (the encounter-frequency, the frequency of exposure or the passive sampling)*: Les surfaces plus grandes ont plus de chance d'être colonisées (en terme de hasard).
3. *La théorie de l'équilibre de la biogéographie des îles*: Le degré d'extinction des espèces proposé dans cette théorie est supposé inversement proportionnel à la taille totale de la population, et donc proportionnel à la surface de l'île; par conséquent, les extinctions vont se produire plus souvent dans les petites îles que dans les grandes.

Le degré de polyphagie des espèces phytophages a très certainement un rôle à jouer, puisqu'on peut supposer une sensibilité plus grande des espèces mono- ou oligophages à l'isolation et à la surface du milieu abritant leur(s) plante(s) hôte(s), que les espèces polyphages.

Il y a un élément d'extrême importance et qui probablement détermine avant

tout les résultats obtenus et l'interprétation qu'on en fait, en particulier dans l'étude de l'effet de surface: l'échantillonnage et l'estimation du nombre d'espèces qui en découle. Les conclusions de STRONG *et al.* (1977) ont d'ailleurs été notamment remises en question par KURIS *et al.* (1980) parce qu'elles sont basées sur des artefacts dus à l'échantillonnage (REY *et al.*, 1981, s'en défendent une année plus tard dans un nouvel article). En effet, la mesure de la diversité, que ce soit par le simple biais du nombre d'espèces ou de n'importe quel indice calculé, est dépendante de l'effort d'échantillonnage. Il est facile de comprendre et de prouver que le nombre d'espèces capturées dans un milieu donné augmente quand on prend un plus grand nombre d'échantillons dans ce milieu. D'un autre côté, si la relation "nombre d'espèces - surface" est une réalité, on sous-estimera le nombre d'espèces des larges surfaces par rapport aux petites en prenant des échantillons de même taille.

La méthode que nous avons utilisée consiste à prendre des échantillons dont la taille est proportionnelle à celle du milieu. On prend ainsi normalement l'effet de surface en compte. Pour annihiler l'effet de l'effort d'échantillonnage, présent dans ce cas, on peut ensuite introduire des poids différents selon la taille des échantillons, dans les analyses.

Dans notre étude, nous avons utilisé les indices de diversité de SHANNON-WEAVER, de SIMPSON, et de dominance de BERGER-PARKER (MAGURRAN, 1988) pour analyser le rapport possible entre la diversité et la surface, d'une part, et l'isolement, d'autre part. Les résultats de cette analyse ont été publiés (JEANNERET, 1992, pour les données de 1991; et JEANNERET, 1993, pour les données de 1992). Nous reviendront sur la diversité dans le chapitre 4.5.4 "L'effet des descripteurs paysagers...", où nous avons utilisé l'indice de MARGALEF, basé sur la richesse en espèce. Néanmoins, le calcul même de la position des vergers par la méthode des sommations ou des moyennes pondérées, utilisée dans les AFC ou ACC, nous paraît largement mieux adaptée aux buts poursuivis, c'est-à-dire à la comparaison des vergers et, à l'analyse de l'effet du paysage (isolation) et de la surface sur la guildes des tordeuses et espèces apparentées.

4.2 Résumé des éléments importants de la biologie des tordeuses phyllophages et espèces proches capturées

Ce chapitre apportera quelques éléments importants de la biologie des espèces que nous avons capturées lors de nos échantillonnages. La plupart des espèces sont largement connues comme ravageurs secondaires des cultures intensives dans toute l'Europe. Certaines ne sont pourtant pas citées dans les ouvrages agronomiques classiques (BALACHOWSKY 1966¹; BOVEY, 1979; AUDEMARD, 1986; CHAMBON, 1986; VAN DER GEEST & EVENHUIS, 1991). Le Tab. 4 résume les plantes hôtes, ainsi que la période d'activité des chenilles et des adultes. Les informations proviennent des ouvrages cités ci-dessus et des travaux plus généraux consacrés à la détermination et à la biologie (HANNEMANN, 1961; KUZNETSOV, 1989).

Il est remarquable de constater l'uniformité de l'activité de ces espèces dans le temps. Les chenilles apparaissent à peu de chose près au même moment. La durée du développement jusqu'au stade d'imago est pratiquement la même et la période de vol des adultes est donc presque simultanée. La seule différence importante est finalement le voltinisme, à savoir que certaines espèces ont une deuxième période d'activité larvaire et imaginale en automne.

¹ Cet ouvrage est très complet et toutes les espèces citées ne sont pas des ravageurs au sens de CROFT & HULL (1983).

Tab. 4. Résumé des plantes hôtes ainsi que des périodes d'activité des chenilles et des imagos.

	Statut	Plantes hôtes	Période d'activité des chenilles	Période d'activité des adultes
Tortricidae				
<i>Acleris cristana</i> Den. & Schiff.	*	rosacées arborescentes	juin, juillet	juillet, août
<i>Acleris hastiana</i> L.	*	sauces et peupliers	mai, juin	juin, juillet
<i>Acleris rhombana</i> Den. & Schiff.	c	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Corylus av.</i> , <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i>	mai, juin	juin, juillet
<i>Acleris variegana</i> Den. & Schiff.	c	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Corylus av.</i> , <i>Ulmus</i>	mai-juillet	août-octobre
<i>Archips crataegana</i> Hbn.	b	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Salix</i> , <i>Betula</i> , <i>Tilia</i> , <i>Populus</i>	avril, mai	juin-août
<i>Archips podana</i> Scop.	a	rosacées arborescentes et arbutives, essences résineuses, <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Salix</i> , <i>Betula</i> , <i>Tilia</i> , <i>Populus</i>	mai, juin et juillet, août	juin, juillet et août, septembre
<i>Archips rosana</i> L.	b	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Salix</i> , <i>Betula</i> , <i>Tilia</i> , <i>Populus</i> + etc. = 130 sp. dans 32 familles	mai, juin	juin-août
<i>Archips xylosteana</i> L.	b	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Salix</i> , <i>Betula</i> , <i>Tilia</i> , <i>Populus</i> + etc. = 130 sp. dans 32 familles	mai, juin	juin-août
<i>Croesia holmitana</i> L.	*	rosacées arborescentes et arbutives	mai, juin	juin, juillet
<i>Hedya nubiferana</i> Hw.	b	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Salix</i> , <i>Betula</i> , <i>Sorbus</i>	avril, mai et août	juin et septembre
<i>Pammene spiniana</i> Dup.	*	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Sorbus</i>	mai, juin	juillet-septembre
<i>Pandemis corylana</i> F.	c	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Betula</i> , <i>Quercus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Fagus</i> , <i>Corylus av.</i>	juin, juillet et août	juillet et septembre
<i>Pandemis heparana</i> Den. & Schiff.	a	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Salix</i> , <i>Fagus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Tilia</i> , <i>Rhamnus</i>	mai, juin et juillet, août	juin et septembre
<i>Psychotoma techeana</i> L.	c	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Salix</i> , <i>Betula</i> , <i>Tilia</i> , <i>Populus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Fagus</i>	mai	mai, juin
<i>Rhopobota naevana</i> Hbn.	c	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Rhamnus</i> , <i>Vaccinium</i>	mai, juin	juin, juillet
<i>Spilonota ocellana</i> Den. & Schiff.	b	rosacées arborescentes et arbutives, <i>Quercus</i> , <i>Sorbus</i> , <i>Atrius</i> , <i>Salix</i>	mai, juin et août, septembre	juin, juillet et septembre, octobre

Status	Plantes hôtes	Période d'activité des chenilles	Période d'activité des adultes
Colechidae			
	<i>Recurvaria leucatella</i> Clorck	mai, juin	juin, juillet
	<i>Recurvaria nemella</i> Den. & Schiff.	mai, juin	juin, juillet
Argyrestidae			
	<i>Argyrestia cornella</i> L.	avril, mai	juin, juillet
Platellidae			
	<i>Ypsalophus horridellus</i> L.	mai, juin	juin, juillet
	<i>Ypsalophus scabrellus</i> L.	mai, juin	juin, juillet

a: déprédiateurs clefs (AUDEMARD, 1986)¹ et cités dans les ouvrages de BOVEY (1979) et CHAMBON (1986).

b: déprédiateurs occasionnels (AUDEMARD, 1986) et cités dans les ouvrages de BOVEY (1979) et CHAMBON (1986).

c: déprédiateurs occasionnels rares (AUDEMARD, 1986) et cités dans les ouvrages de BOVEY (1979) et CHAMBON (1986).

d: déprédiateurs occasionnels cités dans l'ouvrage de BOVEY (1979).

*: espèces non citées dans les ouvrages agronomiques usuels.

¹ Contrairement à AUDEMARD (1986), CROFT & HULL (1983) considèrent dans cette catégorie les ravageurs strictement carpo-phages.

4.3 La densité des populations de tordeuses phyllophages et espèces apparentées dans les vergers d'arbres à haute tige du Bassin lémanique

Résumé du chapitre 4.3

La densité des chenilles de tordeuses phyllophages dans les vergers d'arbres à haute tige est faible et représente moins de 1.5% du feuillage des arbres occupé.

Pour un verger donné, la densité des populations de tordeuses est stable d'une année à l'autre.

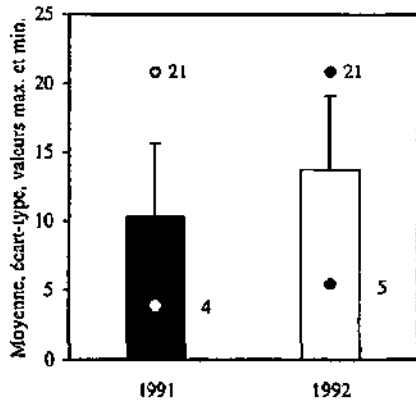
La densité de certaines espèces (par exemple *P. heparana*) est très variable d'un verger à l'autre.

Les espèces les plus abondantes et les plus fréquentes des vergers d'arbres à haute tige non cultivés sont des ravageurs reconnus des cultures.

Dans ce sous-chapitre, nous étudierons la densité des populations de tordeuses phyllophages capturées dans le feuillage de pommiers haute tige non cultivés. Cette approche donnera une idée générale sur la quantité de chenilles capturées et permettra de mieux évaluer les résultats obtenus dans l'étude de la diversité et de l'influence du paysage.

Nous avertissons le lecteur que nous avons ajouté 3 espèces apparentées (2 géléchides et 1 argyrestide) à la guildes des tordeuses inféodées au pommier. La biologie et l'écologie de ces espèces sont très similaires à celles des tordeuses et leurs chenilles créent également une sorte de nid avec des feuilles assemblées par du tissage. L'identification des premiers stades de ces chenilles de même que celle de la plupart des tordeuses n'étant pas possible sur le terrain, elles furent le plus souvent capturées grâce à leurs dégâts, ramenées en laboratoire et élevées comme les tordeuses.

Fig. 3. Résumé de la densité moyenne des tordeuses phyllophages inféodées au pommier dans 1000 bouquets foliaires ou floraux. La moyenne et l'écart-type sont calculés sur 11 et 8 vergers, en 1991 et 1992 respectivement. Les maxima et minima représentent les valeurs observées dans les vergers à plus haute ou plus basse densité.



Nous avons conduit notre échantillonnage dans 11 et 8 vergers de la région de Nyon - La Côte en 1991 et 1992, respectivement. Parmi les 11 et 8 vergers, 5 sont communs aux 2 années.

En 1991, seul 35% des chenilles élevées ($n = 395$) ont atteint le stade adulte et ont pu ainsi être identifiées avec certitude. La mortalité des chenilles est due au parasitisme (13%) et à d'autres causes (87%), dont certainement les conditions d'élevage, difficile à adapter pour les jeunes chenilles. Après les déterminations de 1992, et par recoupement avec les critères d'identification dûment observés et relevés sur les chenilles et les chrysalides, nous avons pu extrapoler l'identification de 15% des chenilles capturées en 1991. En 1992, 74% des chenilles capturées ont été identifiées ($n = 429$). La mortalité due au parasitisme est du même ordre de grandeur, soit 15%.

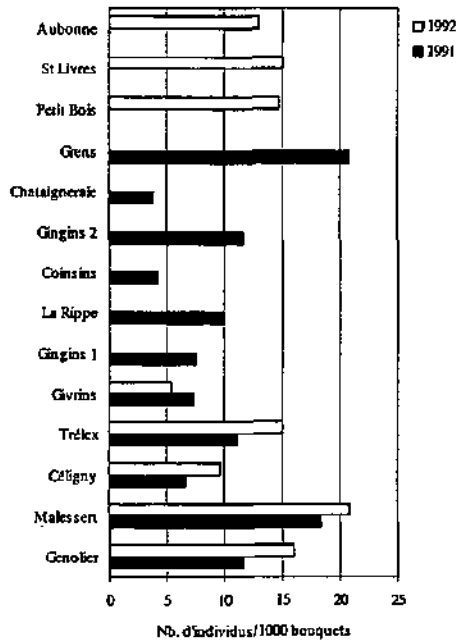
La première observation importante concerne la faible densité globale des chenilles de tordeuses phyllophages et espèces apparentées. En effet, la densité moyenne est égale à 10.3 et 13.8 individus pour 1000 bouquets foliaires ou floraux, en 1991 (11 vergers) et 1992 (8 vergers) respectivement (Fig. 3). Cela représente moins de 1.5% du feuillage occupé.

Les écarts-types, reflet de la dispersion des données, sont semblables pour les deux années et montrent que le nombre d'individus capturés peut fortement varier d'un verger à l'autre. En 1991, la densité maximale atteint 21 chenilles pour 1000 bouquets dans le verger de Grens. La guildes de ce verger est dominé par *R. nanella* puisque cette espèce représente 80% des individus. En 1992, la densité maximale de chenilles est semblable et fut obtenu à Malessert. Dans ce verger, la guildes est dominée à 58% par la même espèce, *R. nanella*. La densité minimale des chenilles a été obtenue à Chataigneraie en 1991 (4 individus pour 1000 bouquets) et à Givrins en 1992 (5 individus pour 1000 bouquets). Le nombre moyen d'individus capturés, les valeurs maximales et minimales sont similaires d'une année à l'autre pour l'ensemble des vergers.

Le détail des densités obtenues par verger (Fig. 4) confirme que les populations peuvent varier fortement d'un verger à l'autre, puisque celle de Chataigneraie (3.89/1000 bouquets) représente grosso modo 1/5 de celle de Grens (20.83/1000 bouquets).

Pour estimer la variation d'une année à l'autre, nous comparerons les 5 vergers échantillonnés les deux années. Le diagramme indique clairement que la différence est faible (Fig. 4), mais à ce stade de l'analyse, nous ne pouvons appliquer un test statistique classique sur les moyennes annuelles (test de *t*) puisque nous sommes en présence d'une série temporelle et que par conséquent, les échantillons des 2 années ne sont pas indépendants. L'analyse sera faite plus loin avec une ACC, où le temps est variable explicative.

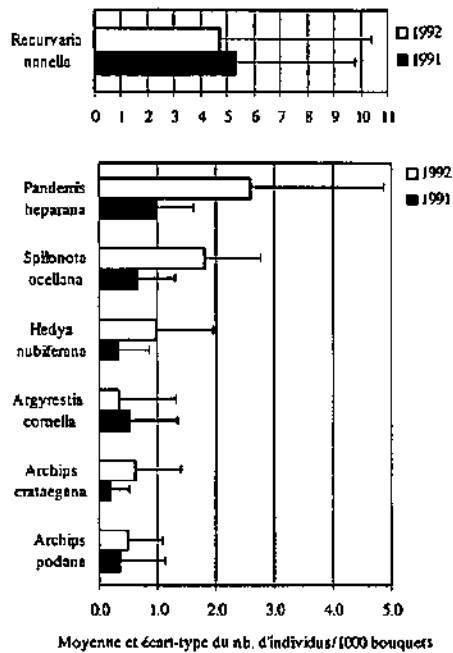
Fig. 4. Nombres d'individus capturés pour 1000 bouquets dans 11 et 8 vergers en 1991 et 1992.



Quant à la densité des populations, la guilde n'a pas subi de bouleversement et il y a peu de chance pour que la soustraction au milieu par l'échantillonnage ait influencé les populations d'une année à l'autre. D'ailleurs, excepté Givrins, les vergers ont des densités plus élevées en 1992 qu'en 1991 et les 3 vergers échantillonnés en 1992 seulement ont une densité de population du même ordre de grandeur.

Il est intéressant de détailler la densité moyenne de chacune des espèces capturées (Fig. 5, 6 et 7). L'espèce la plus abondante, tant en 1991 qu'en 1992 est *Recurvaria nanella* (Gel.) dont la densité a atteint 16.7 chenilles pour 1000 bouquets à Grens (1991) et 12.1 à Malessert (1992).

Fig. 5. Densité moyenne (pour 1000 bouquets) et écart-type des espèces les plus abondantes. La moyenne est calculée sur 11 et 8 vergers en 1991 et 1992, respectivement.



La première constatation concerne la grande variation de la densité des individus d'un verger à l'autre (écart-type), quelque soit l'espèce considérée. Pour *P. heparana* par exemple, l'espèce la plus abondante des tordeuses au sens strict, la densité des chenilles capturées varie de 0.5 (Petit Bois) à 7.3 (Aubonne) individus pour 1000 bouquets. La deuxième constatation confirme ce que l'analyse précédente nous avait apporté, à savoir que la variation d'une année à l'autre n'est pas prépondérante, les espèces les plus abondantes étant les mêmes en 1991 et en 1992.

La densité des espèces moyennement abondantes et faiblement abondantes montrent le même schéma. Il faut tout de même relever que plus la densité moyenne est faible, plus l'écart-type est grand et cela est dû au fait que l'espèce est absente de la majorité des vergers mais que là où elle est présente, sa densité peut être importante.

Fig. 6. Idem Fig. 5 pour les espèces moyennement abondantes.

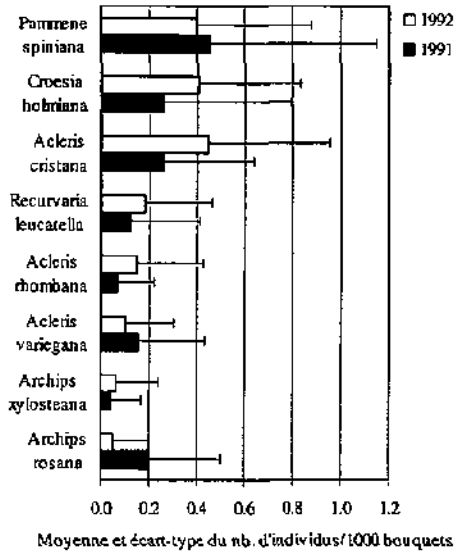
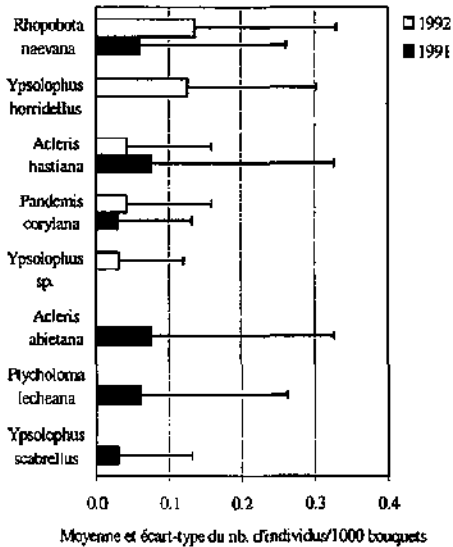


Fig. 7. Idem Fig. 5 pour les espèces les moins abondantes.



D'une manière générale, les espèces les plus abondantes (Fig. 5) sont les espèces que nous rencontrons le plus souvent et le plus abondamment aussi dans les vergers de pommier cultivés dans la région de Nyon - La Côte et dans l'ensemble de l'Europe (CHARMILLOT *et al.*, 1992; AUDEMARD, 1986).

4.4 La distributions des tordeuses phyllophages et espèces apparentées dans les vergers; interprétation selon l'analyse factorielle des correspondances

Résumé du chapitre 4.4

Les espèces ravageuses typiques des cultures ne sont pas associées avec un verger ou un type de verger particulier.

L'appartenance d'une espèce donnée à un verger donné n'est pas démontrée.

Les vergers ne sont pas distribués le long d'un fort gradient environnemental qui déterminerait la composition en espèces de leur faune de tordeuses.

Après avoir étudié la guildes des tordeuses phyllophages et des espèces apparentées sous l'aspect de leurs densités globales dans les vergers et dans le temps, nous utilisons la panoplie des analyses multivariées pour prendre en considération les abondances relatives des espèces.

Les méthodes statistiques utilisées dans ce chapitre sont décrites sous leur forme générale dans 3.5 "Les techniques d'analyses et traitements statistiques". Ce chapitre décrit la position relative des vergers d'arbres à haute tige selon leur composition en tordeuses et espèces apparentées grâce à un type d'ordination en espace réduit, l'analyse factorielle des correspondances (AFC, ou CA pour *correspondence*

analysis). L'AFC permet d'avoir une image des vergers et des espèces qui n'est pas contrainte et donc exprime directement les données. L'influence des facteurs explicatifs (descripteurs environnementaux) sur la position relative des vergers et la distribution des espèces, interprétée selon l'*analyse canonique des correspondances* (ACC, ou CCA pour *canonical correspondence analysis*) est décrite dans le chapitre suivant.

Avant d'étudier plus en détails l'effet du temps, puisque nous avons échantillonné les chenilles sur une période de 2 mois, 2 années de suite (4.5.2 "L'effet temporel"), nous avons analysé la distribution des vergers et des espèces, considérant la somme des captures sur la saison.

Le Tab. 5 présente les résultats des 2 AFC conduites sur les données de 1991 et 1992. Les valeurs propres expriment l'importance des axes (dispersion maximale des espèces sur ces axes). Une valeur propre élevée révèle une bonne séparation des espèces le long de l'axe correspondant et peut découler d'un fort gradient (influence d'un ou de plusieurs facteurs environnementaux).

Tab. 5. AFC 1991 et 1992. L'analyse est conduite sur une matrice de 21 espèces distribuées dans 11 vergers, en 1991; et sur une matrice de 20 espèces et 8 vergers en 1992.

Axes	1991			
	1	2	3	4
Valeurs propres	0.376	0.321	0.272	0.196
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	1.623			
Axes	1992			
	1	2	3	4
Valeurs propres	0.254	0.182	0.167	0.123
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	0.895			

Selon JONGMAN *et al.* (1987), les valeurs au-dessus de 0.5 dénotent une bonne séparation des espèces le long des axes correspondants. Nous noterons la faiblesse relative des axes, tant en 1991 qu'en 1992, révélant une dispersion peu

importante des espèces le long des axes. Cela signifie que les vergers ne sont probablement pas distribués le long d'un gradient environnemental très marqué.

Le petit nombre de vergers (11 en 1991 et 8 en 1992) est un facteur déterminant pour la validité de l'analyse. Il est clair que plus le nombre de "sites" est petit, moins l'analyse est performante et manque de clarté. Avec 8 vergers en 1992 par exemple, l'inertie totale (dispersion totale des données) est très faible ainsi que la valeur propre de chaque axe. Nous noterons tout de même que l'analyse ne nous induit pas en erreur mais nous signale tout simplement qu'il n'y a pas de grandes conclusions à tirer.

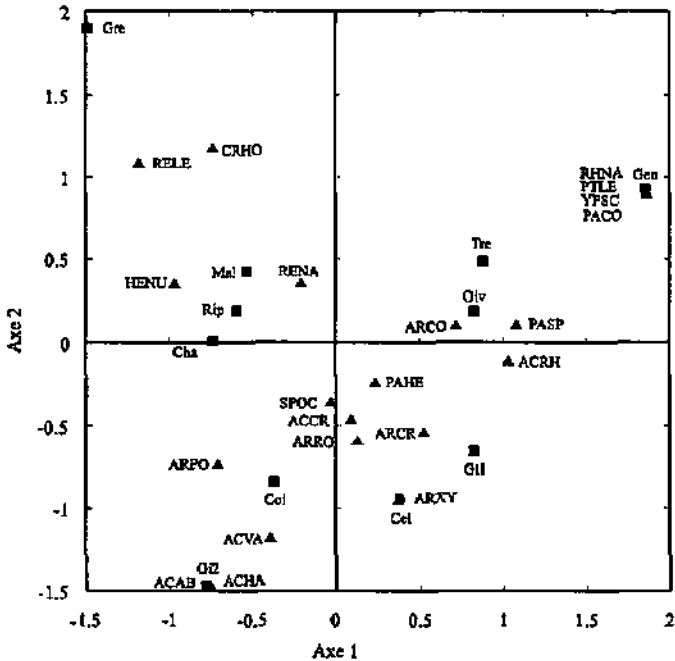


Fig. 8. AFC 1991 présentant les captures de 21 espèces de tordeuses phyllophages et espèces apparentées dans 11 vergers de pommiers. Les espèces représentées par moins de 5 individus ne sont pas incluses dans l'analyse. ■ : vergers. Les légendes des vergers sont composées des 3 premières lettres du nom (voir Tab. 3). ▲ : espèces. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce (voir Tab. 4).

Le diagramme de l'ordination des données de 1991 (Fig. 8) montre que les vergers de Genolier et Grens sont différents des autres (positions extrêmes). Le verger de Genolier est caractérisé par 4 espèces, *Rhopobota naevana*, *Ptycholoma lecheana*, *Ypsolophus scabrellus* et *Pandemis corylana*, qui n'ont été capturées que dans ce site. Le verger de Grens est fortement déterminé par la présence de *Recurvaria leucatella* et *Croesia holmiana*.

Les vergers de Malessert, La Rippe et Chataigneraie forment un groupe et sont fortement caractérisés par la présence de *Hedya nubiferana* et *Recurvaria nanella*. En 1992, le verger de Genolier est toujours bien différencié des autres vergers et caractérisé par une espèce du genre *Ypsolophus* (Fig. 9). Il est probable qu'il s'agisse de l'espèce capturée en 1991 déjà (*Y. scabrellus*) bien que nous ne puissions l'affirmer avec certitude, n'ayant pas obtenu d'adultes à partir de l'élevage des chenilles. Le verger d'Aubonne occupe également une position extrême et est caractérisé par 2 espèces, *Pandemis corylana* et *Acleris hastiana* ainsi que par une autres espèce du genre *Acleris*, *Acleris cristana*. *Archips rosana* détermine le verger de St Livres. Si l'on compare les vergers étudiés en 1991 et 1992 (Genolier, Malessert, Céligny, Trélex et Givrius) la proximité espèces-vergers observée ne concorde pas particulièrement bien. Seuls *Ypsolophus sp.* pour Genolier, *Recurvaria nanella* pour Malessert et *Acleris rhombana* pour Trélex sont observées en 1991 et 1992 auprès de ces mêmes vergers.

Sur la base des observations faites dans le chapitre 4.3 "La densité des populations de tordeuses ..." et les AFC étudiées dans ce chapitre-ci, on peut conclure que la variation dans la composition en espèces des vergers est faible d'une manière générale. En effet, si l'on ne tient pas compte du cas d'*Ypsolophus sp.*, seules 2 espèces n'ont pas été capturées les 2 années. Etant donné les valeurs propres des axes d'ordination, il est peu probable que les vergers soient distribués le long d'un fort gradient environnemental qui déterminerait la composition en espèces de leur faune de tordeuses. Par contre, les AFC montrent tout de même que les rapports de

dominance entre espèces varient d'une année à l'autre pour un verger donné.

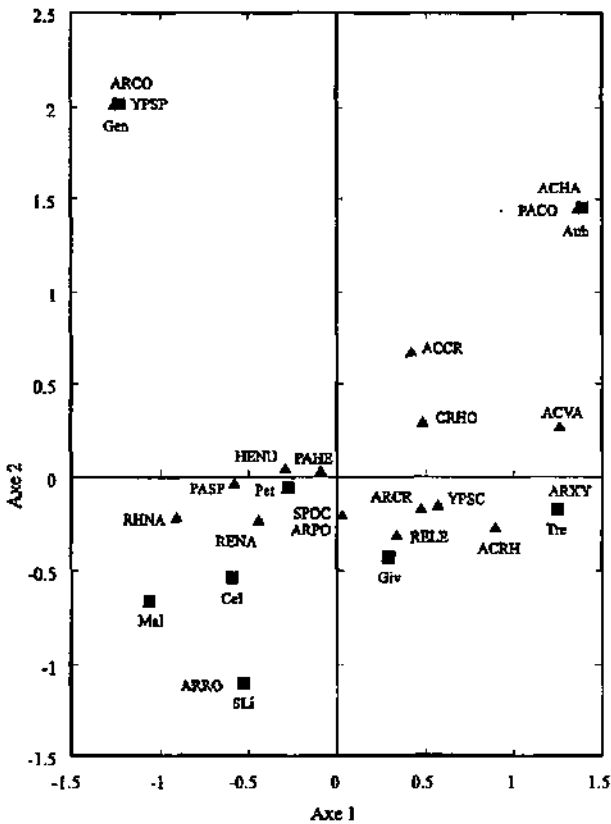


Fig. 9. AFC 1992 présentant les captures de 20 espèces de tordeuses phyllophages et espèces apparentées dans 8 vergers de pommiers. Les espèces représentées par moins de 5 individus ne sont pas incluses dans l'analyse. ■ : vergers. Les légendes des vergers sont composées des 3 premières lettres du nom (voir Tab. 3). ▲ : espèces. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce (voir Tab. 4).

4.5 L'influence des descripteurs environnementaux sur la distribution des tordeuses phyllophages et espèces apparentées: interprétation selon l'analyse canonique des correspondances

4.5.1 Introduction

La guildes est soumise à une variation spatiale, temporelle et environnementale. Les trois facteurs spatiaux, temporels et environnementaux peuvent également induire une part de variation commune à eux trois ou à deux d'entre eux (Fig. 10). En effet, on peut supposer que la composition en espèces ne varie pas temporellement de la même manière d'un verger à l'autre, et que les descripteurs environnementaux, par exemple, n'ont pas la même influence au cours du temps.

Comme nous avons échantillonné les tordeuses au stade larvaire, il est possible que l'influence de l'entourage du verger change au cours des 3 périodes d'échantillonnage. Par exemple, la dispersion des larves d'un milieu à un autre, qui est susceptible de dépendre du temps, pourrait modifier les abondances relatives. Ce phénomène n'est pas exclu puisque certaines expériences menées par BAREL (1973) montrent que les jeunes chenilles de la tordeuse de la pelure, *Adoxophyes orana*, se déplacent avec le vent suspendues à leur fil. Un deuxième cas de figure pourrait être l'action des facteurs de mortalité induits par les prédateurs et parasitoïdes, différenciée selon la structure du paysage entourant le verger et qui peut également varier au cours du temps.

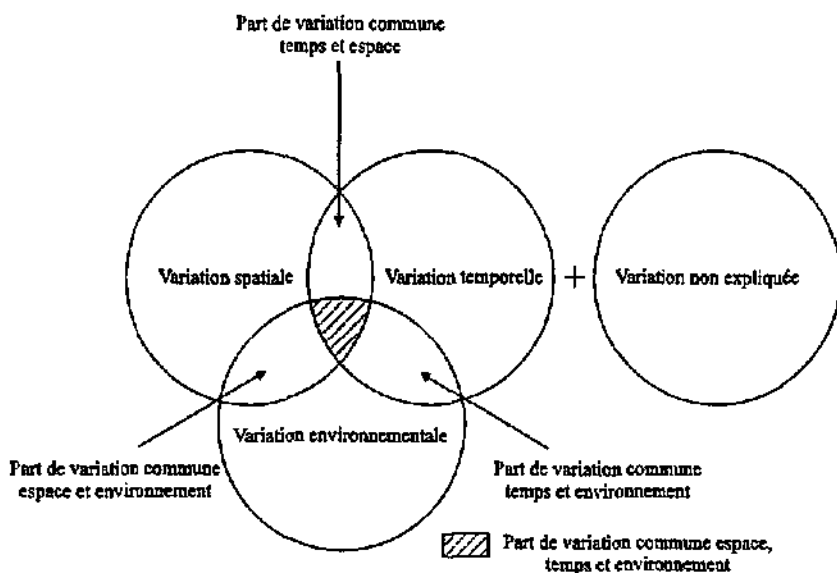


Fig. 10. Modèle de décomposition de la variance de la matrice espèces montrant le chevauchement de la part due aux descripteurs temporels, spatiaux et environnementaux.

4.5.2 L'effet temporel

Résumé du chapitre 4.5.2

L'activité des larves des tordeuses phyllophages inféodées au pommier se limite au printemps et au début de l'été. Passée cette période, toutes les espèces sont au stade de nymphe, d'adultes ou ont déjà commencé la génération suivante. Seule *P. heparana* maintient une population larvaire importante de la mi-avril à la mi-juin.

L'évolution des populations et l'abondance relative des espèces au cours du temps varie fortement d'une année à l'autre.

Les vergers traditionnels non cultivés représentent une source de nourriture pour l'avifaune à un moment crucial, c'est-à-dire au début du printemps, mais passé cette période, l'offre en nourriture dans la couronne des arbres est faible.

Le but de ce sous-chapitre est de décrire la succession des captures dans le temps. L'activité des larves des tordeuses phyllophages inféodées au pommier se limite au printemps et au début de l'été. Passée cette période, toutes les espèces sont au stade de nymphe, d'adultes ou ont déjà commencé la génération suivante avec la ponte des oeufs.

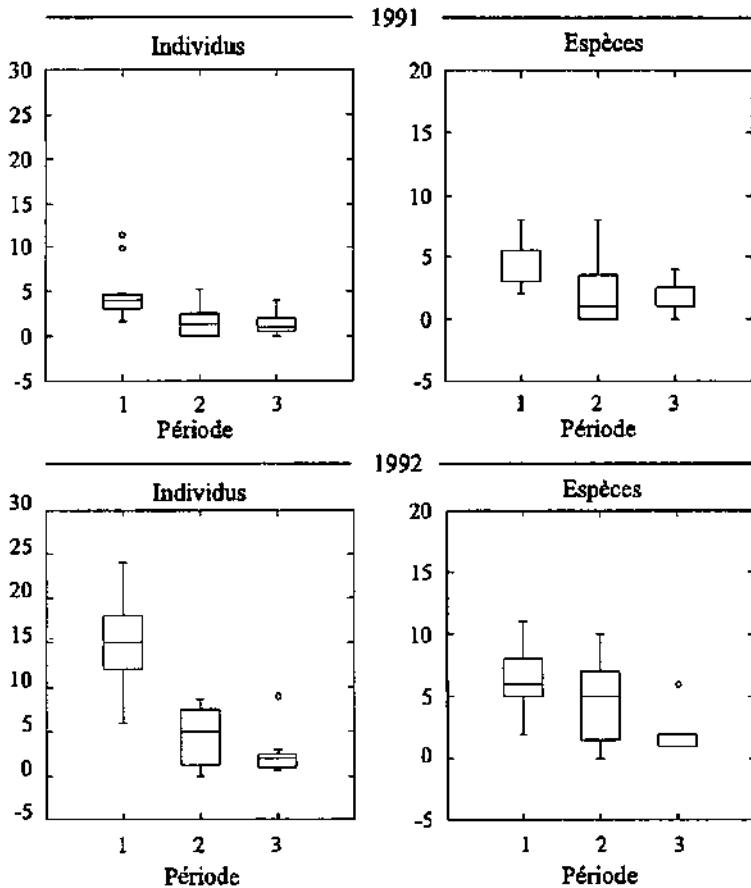


Fig. 11. "Box-plot" de la distribution temporelle des captures de larves de tordeuses et espèces apparentées. La médiane, le 25, 50 et 75% des captures sont calculés à chacune des périodes pour 11 et 8 vergers en 1991 et 1992, respectivement. o : valeur extrême (plus de trois fois la longueur de la "boîte"). Périodes: 1 = fin avril - mi mai; 2 = mi mai - fin mai; 3 = fin mai - mi juin.

3 = fin mai - mi juin.

Le schéma de la distribution temporelle toutes espèces confondues est similaire en 1991 et 1992, et décrit aussi bien une nette diminution du nombre des individus que du nombre des espèces en fonction du temps (Fig. 11). D'un point de vue écologique, cela signifie que les vergers traditionnels non cultivés représentent une source de nourriture pour l'avifaune à un moment crucial, c'est-à-dire au début du printemps, mais que passé cette période, l'offre en nourriture dans la couronne des arbres est faible. Durant l'été, le feuillage est essentiellement occupé par les mineuses, qui en biomasse représentent une quantité beaucoup plus faible que les "chenilles de printemps" réunies (essentiellement tordeuses, noctuelles et géométrides).

Il faut souligner néanmoins que l'échantillonnage peut avoir une influence non négligeable et difficilement mesurable sur la chute des populations. Pour le vérifier, il serait nécessaire d'échantillonner quelques vergers à partir de fin mai seulement et de comparer le résultat avec les vergers échantillonnés depuis le début de la saison, ce qui représenterait une étude en soi. Une autre solution consisterait à échantillonner les populations à un autre stade, plus tard dans la saison.

La question de l'influence prépondérante du temps ou de l'effet de l'échantillonnage peut également être résolue par l'observation de la variance inter-vergers, d'une période à l'autre. Cette analyse nous montre que les variances sont loin d'être homogènes. De fin avril à mi mai, la variance inter-vergers du nombre d'individus est égale à 7.1 en 1991 et 10.0 en 1992; elle vaut 2.2 (1991) et 4.2 (1992) pour la période de mi mai à fin mai; et finalement 1.0 (1991) et 1.2 (1992) pour la période de fin mai à mi juin.

La variance inter-vergers chute au cours du temps, ce qui signifie qu'on a de moins en moins de différence entre les vergers. Cette analyse est très bien illustrée par un "box-plot" (Fig. 11). Si la chute des populations était due à un effet de l'échantillonnage seul, nous aurions une variance inter-vergers comparable d'une période à l'autre, puisque nous avons soutiré la même proportion de larves dans les

différents vergers.

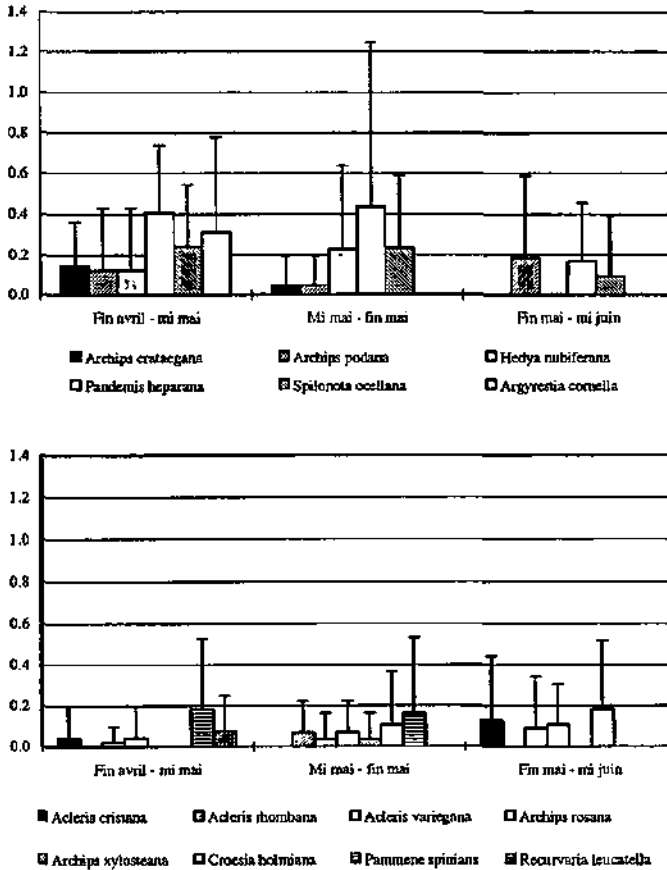


Fig. 12. Distribution temporelle des tordeuses et espèces apparentées inféodées au pommier en 1991. Les nombres d'individus sont pondérés par le plus petit nombre de bouquets échantillonnés (Gingins, mi mai - fin mai, 300 bouquets). Les moyennes et écart-types sont calculés sur les échantillonnages de 11 vergers.

La variation du nombre d'espèces suit le même schéma, la première période étant la plus riche. Dans ce cas aussi, les variances sont relativement dissemblables puisque la première période a une variance de 3.4 (1991) et 8.3 (1992); la deuxième période a une variance de 6.8 (1991) et 12.8 (1992); et la troisième période a une variance de 1.4 (1991) et 2.7 (1992). Dans ce cas aussi, la troisième période présente une différence nettement plus petite entre les vergers. Le nombre d'individus et d'espèces tend vers

zéro et cela est dû au passage des larves au stade de nymphes, que nous n'avons pas échantillonnées.

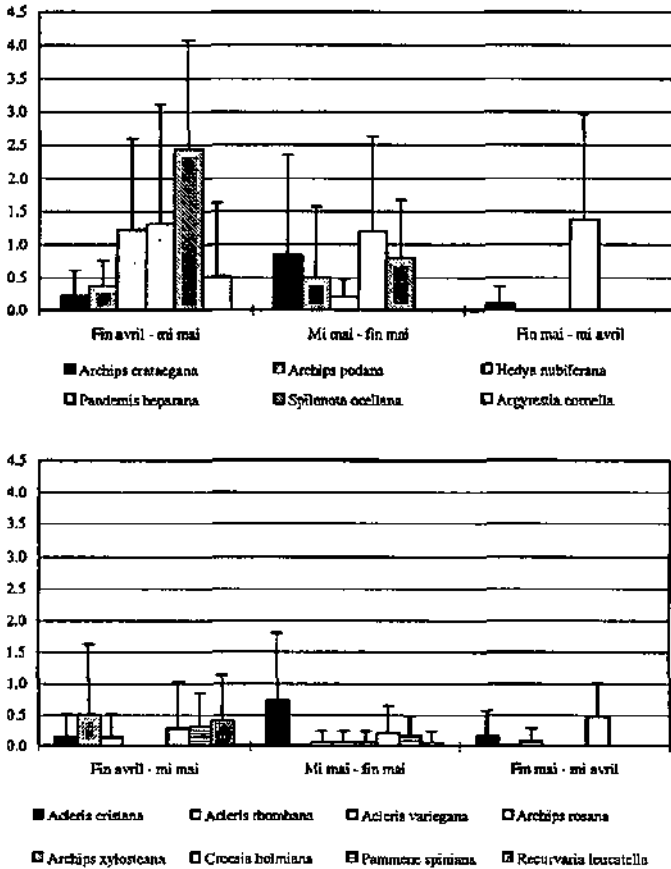


Fig. 13. Distribution temporelle des tordeuses et espèces apparentées inféodées au pommier en 1992. Les nombres d'individus sont pondérés par le plus petit nombre de bouquets échantillonnés (Gingins, mi mai - fin mai, 300 bouquets). Les moyennes et écart-types sont calculés sur les échantillonnages de 8 vergers.

A ce stade de l'analyse, nous ne pouvons pas tester la différence entre les périodes par une analyse de variance classique sur les totaux d'individus, puisque justement l'homogénéité des variances n'est pas vérifiée. De plus, si le temps a un effet, l'indépendance des échantillons d'une période à l'autre pour le même verger n'est pas

l'indépendance des échantillons d'une période à l'autre pour le même verger n'est pas vérifiée non plus (nous sommes en présence d'une série temporelle). La technique qui permet de palier aux aléas d'une analyse de variance classique, dans ce cas, consiste à faire une analyse canonique des correspondances (ACC) avec les 3 périodes comme variables explicatives et de tester l'hypothèse de l'influence de la période sur les tordenses avec le test de Monte Carlo par permutations. Cette analyse est décrite plus loin.

L'étude de la distribution espèce par espèce (Fig. 12 et 13) montre qu'une succession existe bel et bien. Par succession des espèces, nous entendons que les abondances les plus fortes des différentes espèces ne sont pas enregistrées durant la même période. En effet, les espèces fortement et moyennement abondantes ont en majorité leur plus forte abondance au même moment, c'est-à-dire durant la période 1, de la fin du mois d'avril jusqu'à la mi mai (Fig. 12 et 13, graphiques placés en haut). Il faut observer que les écart-types sont importants et que plus l'espèce est abondante, plus l'écart-type est grand.

Cela signifie que, d'une part, les densités de populations varient fortement d'un verger à l'autre et que, d'autre part, la forte abondance de certaines espèces se manifeste dans certains vergers seulement. La distribution temporelle de *R. nanella* suit ce schéma (la distribution temporelle n'est pas présentée graphiquement pour des raisons d'échelle) puisque nous avons capturés 2.5 (± 2.8), 0.1 (± 0.2) et 0.2 (± 0.4) individus en moyenne pour les trois périodes, successivement en 1991; 8.1 (± 6.0), abondance nulle et 0.1 (± 0.3) en 1992.

Néanmoins, en 1991, les espèces moins abondantes (*Acleris cristana*, *Acleris rhombana*, *Croesia holmiana*, *Acleris variegana*, *Archips xylosteana* et *Archips rosana*) sont plus actives à la deuxième et à la troisième période (Fig 12, graphique placé en bas). En 1992, *Croesia holmiana*, *Acleris cristana*, *Archips xylosteana* et *Archips rosana* sont plus abondantes durant la période 2 et la période 3 (Fig 13, graphique placé en bas). Parmi les espèces les plus abondantes en 1991, *Pandemis heparana*, *Hedya nubiferana* et *Archips podana* atteignent leur maximum durant la période 2 ou 3.

En 1992, seule *Pandemis heparana* est plus abondante durant la période 3.

Si on réunit les observations de 1991 et 1992, parmi les espèces les plus abondantes, *Pandemis heparana* et *Archips podana* ont leur plus forte abondance durant la période 2 ou 3. Durant ces périodes-là, parmi les espèces les moins abondantes, *Croesia holmiana*, *Acleris cristana*, *Archips rosana* et *Archips xylosteana* ont leur abondance la plus forte. Il est donc assez clair que globalement, ces espèces succèdent à *Spilota ocellana* et *Argyrestia cornella* d'une part (espèces les plus abondantes) et, *Pammene spiniana* et *Recurvaria leucateella* d'autre part (espèces moins abondantes), qui ont été plus abondamment capturées durant la période 1.

Tab. 6. ACC 1991 et 1992. L'analyse est conduite sur une matrice de 9 espèces distribuées dans 11 vergers, en 1991; et sur une matrice de 11 espèces et 8 vergers en 1992. Les axes sont contraints par un descripteur environnemental représentant le temps, divisé en 3 classes nominales (3 périodes). L'appartenance d'une période à un verger est traitée comme covariable (vergers = blocs). Le test de Monte Carlo est réalisé sur la somme des valeurs propres canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

Axes	1991				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.135	0.105	0.407	0.348	2.667
Somme des valeurs propres canoniques					0.240
Pourcentage de variation					9
Test de Monte Carlo					<i>p</i> = 0.3
Axes	1992				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.328	0.157	0.205	0.159	1.722
Somme des valeurs propres canoniques					1.834
Pourcentage de variation					28.2
Test de Monte Carlo					<i>p</i> = 0.01

Pour tester l'influence du temps (3 périodes) sur la guildé des tordeuses phyllophages inféodées au pommier, nous avons procédé à 2 analyses canoniques des

correspondance, soit 1 par année (Tab. 6). Nous avons divisé la matrice des espèces de la guilda en trois périodes et testé l'influence de la période sur la distribution et l'abondance relative des espèces. Techniquement, nous avons introduit les 3 périodes comme variables explicatives, les vergers comme covariables, et demander au programme d'effectuer le test de Monte Carlo en permutant les périodes "à l'intérieur" de chaque verger (effet de bloc). On retire ainsi l'effet "verger". Le test de Monte Carlo par permutations indique une influence non significative à 5% de la période (Tab. 6; variation expliquée: 9%; $p = 0.3$) en 1991 et significative en 1992 (variation expliquée: 28.2%; $p = 0.01$). La période n'a donc pas la même influence en 1991 et en 1992. Cette différence est observable sur la Fig. 11, où effectivement les nombres d'individus et d'espèces chutent plus vite d'une période à l'autre en 1992 qu'en 1991. Le phénomène peut être dû aux conditions climatiques, qui ont permis aux chenilles de se nymphoser plus rapidement en 1992.

Le diagramme d'ordination de l'ACC, est présenté pour 1992 uniquement puisque les 3 périodes n'expliquent pas une part de variation significative en 1991. Sur le diagramme (Fig. 14), le descripteur environnemental temporel, soit la *période 1 (pér 1)*, la *période 2 (pér 2)* et la *période 3 (pér 3)* est représenté par le symbole Δ placé au centroïde des coordonnées de chaque verger - période (\blacksquare). Le diagramme indique relativement clairement les espèces (\blacktriangle) les plus marquées par l'effet de la période et corrobore bien les observations faites sur la Fig. 13.

D'une manière générale, la majorité des espèces sont plus abondantes durant la *période 1* (voir aussi Fig. 12 et 13). Cette période a un effet particulièrement marqué sur *Argyresthia cornella*, *Recurvaria nanella* et *R. nanella*. *Spilonota ocellana* et *Hedya nubiferana* leur sont associées. *Acleris cristana* et *Archips crataegana* ont leur plus forte abondance durant la *période 2* et domine celle-ci avec *Pandemis heparana*, qui elle a une abondance similaire durant les 3 périodes. La *période 3* est essentiellement dominée par *Pandemis heparana* et *Croesia holmiana*, et cette dernière espèce y a sa plus forte abondance (Fig. 13).

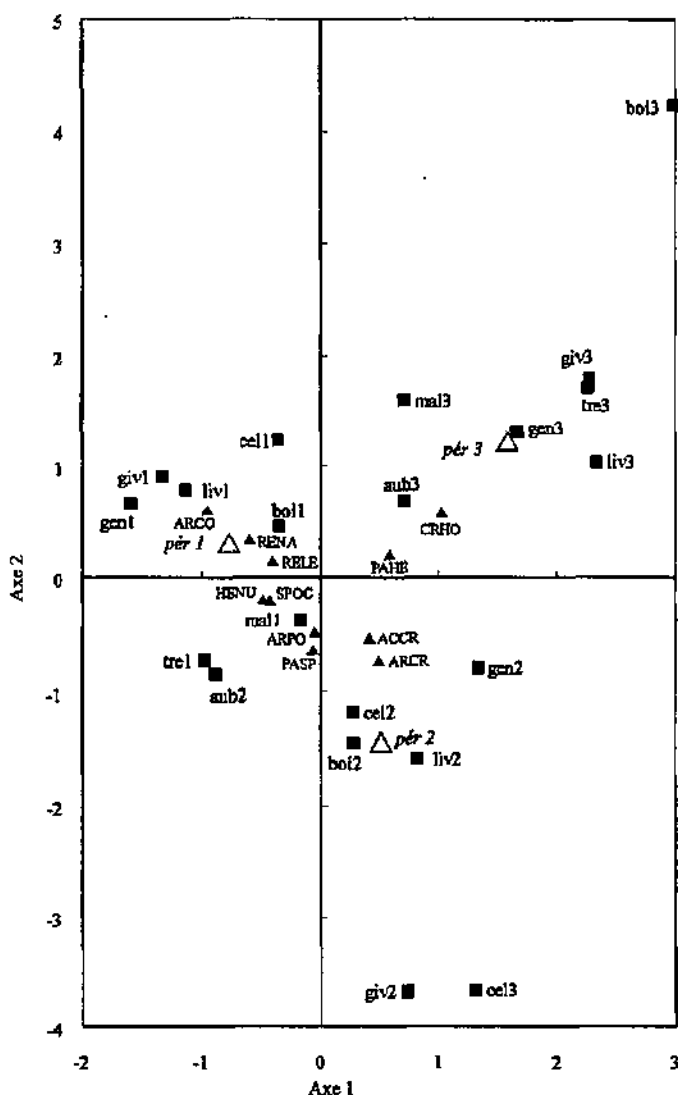


Fig. 14. ACC 1992. Diagramme des sites (vergers - périodes) et du descripteur environnemental temporel. ■ : vergers. Les légendes des vergers sont composées des 3 premières lettres du nom (voir Tab. 3). 1, 2 et 3: 3 périodes d'échantillonnage. ▲ : espèces. Les classes du descripteur environnemental nominal *période* (*pér 1*, *pér 2* et *pér 3*) sont situées aux centroïdes des coordonnées des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: △). Les espèces représentées par moins de 5 individus ne sont pas incluses dans l'analyse. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce (voir Tab. 4).

Il faut observer que deux conditions sont nécessaires à la proximité espèce - période sur le diagramme d'ordination. L'espèce doit dominer le peuplement à la période considérée et son abondance propre doit y être la plus élevée.

Pour analyser l'évolution sur les 2 années, nous avons construit une matrice des espèces regroupant les données des 5 vergers échantillonnés aux 3 périodes en 1991 et 1992. La matrice espèces comprend donc 30 lignes (5 vergers x 6 périodes).

Comme précédemment, le descripteur environnemental représentant le temps, dans ce cas divisé en 6 classes (6 périodes), est introduit comme variable explicative et les vergers comme covariables.

Tab. 7. ACC 1991 et 1992 formant une seule matrice. L'analyse est conduite sur une matrice de 20 espèces distribuées dans 5 vergers échantillonnés à 6 reprises (3 fois en 1991 et 3 fois en 1992). Les axes sont contraints par un descripteur environnemental représentant l'année (haut du tableau) ou 6 périodes (bas du tableau). L'appartenance d'une année à un verger est traitée comme covariable (vergers = blocs). Le test de Monte Carlo est réalisé sur la somme des valeurs propres canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

Axes	1991-1992 = 2 années				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.157	0.534	0.468	0.399	3.058
Somme des valeurs propres canoniques					0.157
Pourcentage de variation					5.1
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.3</i>
Axes	1991-1992 = 6 périodes				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.392	0.299	0.213	0.128	3.058
Somme des valeurs propres canoniques					1.132
Pourcentage de variation					37
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.01</i>

La période explique une part significative de la distribution des espèces au seuil de 5% (variation expliquée: 37%; $p = 0.01$). Par contre, en introduisant les 2 années comme variables explicatives et non pas les 6 périodes, leur influence n'est pas

significative à 5% (variation expliquée: 5.1%; $p = 0.3$). Cela signifie que la variation entre les périodes est importante et significative, mais pas d'une année à l'autre. En d'autres termes, la période à laquelle les échantillons sont pris influence significativement ce que ces échantillons contiennent mais cette influence se répète comparablement d'une année à l'autre.

4.5.3 L'effet spatial

Résumé du chapitre 4.5.3

Les chenilles des tordeuses sont distribuées selon un gradient spatial qui fait référence aux coordonnées géographiques des vergers d'arbres à haute tige dans la région de Nyon-La Côte

Pour l'étude de l'effet spatial, il faut extraire l'effet temporel, comme nous avons neutralisé l'effet spatial lors de l'étude de la distribution temporelle. Dans CANOCO, on introduit le descripteur environnemental représentant le temps (les 3 périodes) comme covariable et on indique au programme de permuter, dans le test de Monte Carlo, les vergers au sein des 3 périodes séparément. Le descripteur spatial est représenté par les *coordonnées géographiques*¹ des vergers. Ce descripteur permet de détecter un éventuel gradient spatial dans les données, s'il explique une part significative de variation. Sous une forme plus complexe (ajout de la forme carrée ou cubique des coordonnées), cette analyse représente une forme multidimensionnelle de "trend surface analysis" (BORCARD & BUTLER, 1993; TER BRAAK, 1987a).

En 1991, 5.2% de la variation totale est imputable aux coordonnées géographiques, et cette part de variation n'est pas significative (Tab. 8; $p = 0.81$). En 1992, les coordonnées géographiques expliquent une part significative de la variation au seuil de 5% (11.5%; $p = 0.05$) et démontrent que la guilda des tordeuses

¹ Les valeurs sont données avec les autres descripteurs environnementaux dans le Tab. 9.

inféodées au pommier et espèces apparentées est distribuée selon un gradient spatial. La différence d'une année à l'autre est imputable au lot différent de vergers étudiés.

Tab. 8. ACC 1991 et 1992. L'analyse est conduite sur une matrice de 9 espèces distribuées dans 11 vergers, en 1991; et sur une matrice de 11 espèces et 8 vergers en 1992. Les axes sont contraints par 1 descripteur environnemental représentant l'espace (*coordonnées géographiques*). Les trois périodes d'échantillonnage sont traitées comme covariables (périodes = blocs). Le test de Monte Carlo est réalisé sur la somme des valeurs propres canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

Axes	1991				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.098	0.046	0.511	0.450	2.667
Somme des valeurs propres canoniques					0.138
Pourcentage de variation					5.2
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.8</i>
Axes	1992				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.113	0.087	0.280	0.178	1.742
Somme des valeurs propres canoniques					0.200
Pourcentage de variation					11.5
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.05</i>

4.5.4 L'effet des descripteurs paysagers et autres descripteurs environnementaux sur les tordeuses et leur diversité

Résumé du chapitre 4.5.4

La proximité de forêt et le nombre d'arbre contenu dans le verger (effet de la surface) n'influencent pas significativement la composition en espèces des tordeuses et leurs abondances relatives.

L'influence de la proximité d'autres vergers explique la composition en espèces des tordeuses une des deux années d'étude seulement.

La diversité des espèces de tordeuses collectées dans les vergers d'arbres à haute tige, calculée selon l'indice de Margalef, n'augmente pas avec la taille du verger.

Nous avons supposé le temps et l'espace comme facteurs dominant l'explication de la variation de la guildes des tordeuses inféodées au pommier et les espèces apparentées. Il est clair que d'autres facteurs peuvent avoir de l'importance. Comme nous l'avons largement défini dans l'introduction, nous étions particulièrement intéressés à étudier l'effet de l'entourage de l'écosystème verger sur l'activité de vol des tordeuses à l'interface du verger et des écosystèmes adjacents et sur la guildes vivant au dépend du feuillage.

Nous avons défini 3 descripteurs environnementaux principaux, hypothétiquement importants dans l'explication de la variation au sein de la matrice des espèces:

Le premier concerne la *proximité d'autres vergers*, observée dans le terrain dans un rayon de 300 m autour de chaque verger et reportée sur une échelle de 1 à 5 (pas de vergers à proximité = 1), compte tenu du nombre de vergers et leurs distances.

Le deuxième considère la *proximité de forêts, haies ou bosquets*, relevée et également traduite sur une échelle de 1 à 5 (pas d'écosystèmes de ce type = 1). Il est

supposé que ces milieux-là sont susceptibles, plus que d'autres (prairies extensives, prairies maigres, etc.), d'abriter des plantes hôtes intéressantes pour la guilde (voir Tab. 4, liste des espèces avec leurs plantes hôtes).

Le troisième considère la taille du verger, mesurée par le *nombre d'arbres*. Nous précisons que la densité des arbres est tout à fait similaire d'un verger à l'autre.

La variation dans la composition en espèces des vergers est analysée à l'aide de descripteurs typiquement paysagers et d'un descripteur propre au verger, la taille de celui-ci. Il est clair que nous pourrions envisager d'autre type de descripteurs, tels que la nature de la prairie sous-jacente, l'âge des arbres, l'éventuelle taille automnale ou hivernale des arbres, les variétés de pommiers de chaque vergers.

Tab. 9. Valeurs attribuées aux descripteurs environnementaux. *Coordonnées géographiques, latitude et longitude. Proximité d'autres vergers, échelle de 1 à 5 (pas d'autres vergers à proximité = 1). Proximité de forêts, haies, bosquets, échelle de 1 à 5 (pas d'écosystèmes de ce type = 1). Nombres d'arbres.*

Vergers	Coordonnées géographiques		Autres vergers	Forêts, haies, bosquets	Nombre d'arbres
	Latitude	Longitude			
Genolier	506	143	3	4	22
Malessert	516	147	1	1	13
Céligny	504	133	2	3	16
Trélex	505	141	3	2	16
Petit Bois	503	135	1	5	28
Givins	505	142	4	3	13
St Livres	519	151	3	3	10
Aubonne	518	150	1	4	20
Gingins 1	503	140	4	2	8
La Rippe	501	137	2	3	8
Coinsins	507	142	2	3	16
Gingins2	503	140	4	2	8
Chataigneraie	502	132	4	3	15
Grens	504	139	1	2	7

Considérant les plantes hôtes des tordeuses de la guilde, nous ne pouvons supposer une influence importante de la prairie sous-jacente en terme de nourriture.

Par contre, il est possible que la composition botanique joue un rôle par l'intermédiaire du parasitisme ou de la prédation, les prairies naturelles, fleuries, offrant de nets avantages à la faune des parasitoïdes et prédateurs par rapport à une prairie uniforme de raygrass.

Et si les facteurs de mortalité varient d'un verger à l'autre, on peut supposer en conséquence que la guildes elle-même peut varier. Malheureusement, nous n'avons pas relevé de différence suffisamment grande dans la structure et la qualité des prairies pour pouvoir tester cette hypothèse (voir chapitre 2.2 "Les vergers traditionnels..."). En effet, la plupart de celles-ci sont mises en pâture aux bovins au printemps durant un mois environ, puis elles sont fauchées une fois en été. Elles ne sont pas ressemées, mais parfois engraisées au printemps avec du fiesier.

L'âge des arbres ne peut être introduit dans l'analyse. Comme nous l'avons déjà souligné, leur état général et les renseignements pris auprès des propriétaires prouvent que tous les vergers ont été plantés durant la période pré-cultures intensives (avant les années 60) et aucun d'entre eux n'est composé de jeunes arbres. D'une manière générale, on peut estimer l'âge des vergers traditionnels d'arbres à haute tige de la région de Nyon - La Côte à 50 ans environ (CORBAZ, R., comm. pers.).

Parmi les vergers étudiés, un seul est taillé régulièrement (tous les 2 ans), à Céligny. Nous ne pouvons donc pas tester l'influence de la taille sur la guildes, alors même que celle-ci est très certainement importante. Dans les vergers cultivés, couplée à l'arrosage durant la période de végétation, la taille aide à maintenir une proportion importante de jeunes pousses, favorables à certaines espèces. Nous citerons l'exemple bien connu de la tordeuse de la pelure, *Adoxophyes orana*, complètement absente des vergers traditionnels non cultivés mais ravageuse des cultures de pommiers. Nous savons effectivement que la présence quasi permanente de jeune feuillage induit la dynamique explosive des populations de cette espèce.

Les différentes variétés plantées dans les vergers traditionnels peuvent également avoir une influence importante sur la guildes des tordeuses, par la qualité

différente du feuillage et par le gradient temporel qu'elles créent en terme de ressources (variétés précoces, variétés tardives). Mais il faut admettre que l'oligophagie des tordeuses leur permet de s'adapter aux différentes variétés et qu'au printemps, la différence dans le temps d'apparition des bourgeons et du feuillage d'une variété à l'autre avoisine 10 jours (CORBAZ, R., comm. pers.). Nous avons également éliminé ce facteur, parce que la composition en variétés des vergers étudiés est très similaire et concerne 5 ou 6 variétés différentes toujours plantées en mélange: Boskoop, McIntosh, Gravenstein, Rose de Berne, Rainette grise vaudoise, Pomme cloche.

Une première série d'ACC est conduite avec les descripteurs environnementaux pris séparément. Comme pour l'étude de l'effet spatial, le temps, c'est-à-dire les trois périodes d'échantillonnage, est introduit comme covariable et conditionne les permutations dans le test de Monte Carlo (effet de bloc).

Pour "compenser" l'effet de l'échantillonnage plus important effectué dans les vergers plus grands, nous avons introduit des poids différents selon les vergers, calculés en proportion de la taille des échantillons. En ce qui concerne la relation à la surface du milieu (ou *nombre d'arbres*), le résultat est à comparer avec le calcul fait sans donner de poids, plus loin dans ce chapitre.

En 1991 (Tab. 10), seule la *proximité d'autres vergers* explique une part significative de la variation totale, au seuil de 5% (6.7% de variation expliquée; $p = 0.02$). La *proximité d'autres vergers* détermine la guildes des tordeuses phylophages vivant dans un verger donné et cela est indépendant de la période d'échantillonnage considérée. Les autres descripteurs environnementaux choisis, soit le *nombre d'arbres* et la *proximité de forêts*, sont peu explicatifs et le test de Monte Carlo les révèle non significatifs au seuil de 5%.

En 1992 (Tab. 11), les résultats des ACC sont différents puisqu'aucun descripteur environnemental explique seul une part significative de la variation de la guildes. Nous rappellerons que le lot des vergers étudiés en 1992 diffère du lot de

1991. La *proximité d'autres vergers* explique 5% de la variation totale ($p = 0.21$), la *proximité de forêts* 5.3% ($p = 0.28$) et le *nombre d'arbres* 6.8% ($p = 0.13$).

Tab. 10. ACC séparées (1991). L'analyse est conduite sur une matrice de 9 espèces distribuées dans 11 vergers. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: la *proximité d'autres vergers*, la *proximité de forêts* et le *nombre d'arbres* (avec pondération). Les trois périodes d'échantillonnage sont traitées comme covariables (périodes = blocs). Le test de Monte Carlo est réalisé sur la somme des valeurs propres canoniques avec 99 permutations.

Axes	Proximité d'autre vergers				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.180*	0.517	0.448	0.393	2.667
Somme des valeurs propres canoniques					180
Pourcentage de variation					6.7
Test de Monte Carlo					$p = 0.02$

Axes	Proximité d'autres forêts				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.056*	0.511	0.455	0.429	2.667
Somme des valeurs propres canoniques					56
Pourcentage de variation					2.1
Test de Monte Carlo					$p = 0.83$

Axes	Nombre d'arbres				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.122*	0.485	0.445	0.426	2.667
Somme des valeurs propres canoniques					122
Pourcentage de variation					5.1
Test de Monte Carlo					$p = 0.33$

* : la valeur propre du premier axe est égale à la somme des valeurs propres canoniques, puisqu'il n'y a qu'un descripteur écologique explicatif introduit dans l'analyse.

Sans vouloir refaire toute l'analyse de la diversité dans le détail (une partie des résultats a été étudiée sous cet angle et publiée, voir JEANNERET, 1992 et 1993), il nous a paru intéressant de comparer le résultat d'une analyse de régression d'un indice de diversité avec un descripteur environnemental, à savoir la surface des vergers, avec le résultat d'une ACC. Mais il est important de définir la problématique.

Tab. 11. ACC séparées (1992). L'analyse est conduite sur une matrice de 11 espèces distribuées dans 8 vergers. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: la *proximité d'autres vergers*, la proximité de forêts et le *nombre d'arbres* (avec pondération). Les trois périodes d'échantillonnage sont traitées comme covariables (périodes = blocs). Le test de Monte Carlo est réalisé sur la somme des valeurs propres canoniques avec 99 permutations.

Axes	Proximité d'autre vergers				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.087*	0.288	0.210	0.164	1.742
Somme des valeurs propres canoniques					87
Pourcentage de variation					5
Test de Monte Carlo					$p = 0.21$
Axes	Proximité d'autres forêts				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.093*	0.269	0.213	0.163	1.742
Somme des valeurs propres canoniques					93
Pourcentage de variation					5.3
Test de Monte Carlo					$p = 0.28$
Axes	Nombre d'arbres				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.119*	0.278	0.196	0.159	1.742
Somme des valeurs propres canoniques					6.8
Pourcentage de variation					6.8
Test de Monte Carlo					$p = 0.13$

* : la valeur propre du premier axe est égale à la somme des valeurs propres canoniques, puisqu'il n'y a qu'un descripteur écologique explicatif introduit dans l'analyse.

La diversité est proportionnelle à l'effort d'échantillonnage (voir aussi le chapitre 4.1 "Introduction"). Si nous considérons l'hypothèse alternative suivante: "il y a une relation entre la diversité et la surface du milieu", alors, *avec des échantillons de même taille*, si l'hypothèse est vérifiée (par régression de la diversité sur la surface et test du coefficient de régression), nous pouvons être sûr que cette relation existe. Par contre, si l'hypothèse n'est pas vérifiée, nous ne pouvons certifier que c'est effectivement la relation diversité - surface qui n'est pas vérifiée, car nous avons sous-estimé la diversité des grandes surfaces.

Dans l'autre cas, avec la même hypothèse alternative mais *avec des échantillons proportionnels à la taille du milieu*, si l'hypothèse est vérifiée, nous ne pouvons pas être sûr qu'il s'agisse d'un effet de la surface ou d'un effet de l'effort d'échantillonnage. Par contre, si l'hypothèse n'est pas vérifiée, nous pouvons affirmer qu'il n'y a pas d'effet de surface, puisque malgré l'effort d'échantillonnage plus important dans les milieux plus grands, la relation n'est pas démontrée.

Pour être sûr d'avoir la réponse à la question posée, il s'agirait donc de faire deux types d'échantillonnage, ou d'étudier la courbe d'augmentation des espèces en fonction d'échantillons de différentes tailles pris dans chaque verger. Ce que nous n'avons pas fait. Nous voyons alors, malgré les recommandations de MAGURRAN (1988, p. 52) qui insiste sur l'équivalence de la taille des échantillons dans tous les milieux étudiés pour l'estimation de la diversité, que si l'on s'intéresse à l'effet de la surface des milieux étudiés sur la diversité, on n'assure pas une réponse claire uniquement sur la base d'échantillons de même taille.

Pour palier au problème de la sous-estimation de la diversité dans les grands milieux, au cas où la surface est importante comme facteur explicatif, on peut faire un échantillonnage proportionnel et donner ensuite des poids différents selon la taille des échantillons dans l'analyse. On peut comparer le résultat obtenu avec le poids et sans le poids. Si on calcule un indice de diversité, on doit procéder à une *raréfaction* (par exemple, MAGURRAN, 1988).

La raréfaction ramène tous les échantillons à une taille standard (en fait à la taille du plus petit échantillon) et recalcule le nombre d'espèces en fonction de cette taille. On peut ensuite calculer un indice de diversité basé sur la richesse en espèce, par exemple l'indice de MARGALEF (Tab. 12) ou l'indice de MENHINICK (MAGURRAN, 1988).

Tab. 12. Résumé du nombre d'espèces capturées dans le feuillage de 11 et 8 vergers d'arbres à haute tige non traités de la région de Nyon - La Côte en 1991 et 1992, respectivement. L'indice de MARGALEF est calculé avec et sans raréfaction.

Vergers	Nombre d'espèces		Nombre d'espèces après raréfaction		Indice de MARGALEF		Indice de MARGALEF après raréfaction	
	1991	1992	1991	1992	1991	1992	1991	1992
	Genolier	12	12	5.52	5.1	3.09	2.64	1.27
Malessert	4	8	2.49	5.9	0.86	1.79	0.43	1.24
Céligoy	8	6	4.73	4.1	2.52	1.46	1.35	0.90
Trélex	4	6	2.74	4.4	1.00	1.40	0.58	0.96
Petit Bois		13		6.2		2.94		1.27
Givrins	5	7	2.98	4.6	1.56	2.34	0.77	1.40
St Livres		9		5.6		2.23		1.28
Aubonne		10		5		2.46		1.09
Gingins 1	7		3.73		2.73		1.24	
La Rippe	6		4.60		2.01		1.45	
Coinsins	6		2.99		2.17		0.86	
Gingins2	10		7.44		3.41		2.44	
Chataignerai	5		2.10		2.06		0.57	
Grens	4		3.85		0.93		0.88	

Nous avons fait une analyse de régression de l'indice de MARGALEF (avec et sans raréfaction) sur le nombre d'arbres. En 1991, l'indice de MARGALEF calculé sans raréfaction augmente très légèrement avec le nombre d'arbres (coefficient de détermination, $R^2 = 0.013$). La part de variation de l'indice due au nombre d'arbres est non significative au seuil de 5% (test de signification de R^2 par analyse de la variance, $p = 0.739$). L'indice de MARGALEF, recalculé après une raréfaction du nombre d'espèces, diminue légèrement avec le nombre d'arbres ($R^2 = 0.110$), mais la relation n'est pas significative ($p = 0.319$).

Comme le R^2 mesuré n'est significatif dans aucun des deux cas, nous ne pouvons conclure à une diversité dépendante du nombre d'arbres. Le léger effet décrit (R^2 n'est pas nul) est sans aucun doute dû à l'effort d'échantillonnage, puisque en enlevant du poids aux vergers plus intensément échantillonnés (raréfaction), la

relation s'inverse. En 1992, le résultat est similaire puisque sans raréfaction, $R^2 = 0.360$ ($p = 0.116$) et $R^2 = 0.044$ ($p = 0.618$) avec raréfaction. Dans ce cas également, le nombre d'espèces augmente légèrement en fonction du nombre d'arbres sans la raréfaction, mais cette relation est nulle avec la raréfaction. Par conséquent, nous avons également à faire à un effet de l'échantillonnage puisqu'en retirant leurs poids aux vergers plus grands, l'effet de la surface du verger est annulé.

Tab. 13. ACC 1991 et 1992. L'analyse est conduite sur une matrice de 9 espèces distribuées dans 11 vergers en 1991; et sur une matrice de 11 espèces dans 8 vergers en 1992. Les axes sont contraints par le descripteur environnemental *nombre d'arbres*. Les trois périodes d'échantillonnage sont traitées comme covariables (périodes = blocs). Le test de Monte Carlo est réalisé sur la somme des valeurs propres canoniques avec 99 permutations. Aucune pondération n'a été effectuée sur la taille des échantillons.

Axes	Nombre d'arbres 1991				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.119*	0.441	0.357	0.322	2.263
Somme des valeurs propres canoniques					0.119
Pourcentage de variation					5,3
Test de Monte Carlo					$p = 0.19$
Axes	Nombre d'arbres 1992				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.105*	0.228	0.206	0.142	1.540
Somme des valeurs propres canoniques					0.105
Pourcentage de variation					6,8
Test de Monte Carlo					$p = 0.14$

* : la valeur propre du premier axe est égale à la somme des valeurs propres canoniques, puisqu'il n'y a qu'un descripteur écologique explicatif introduit dans l'analyse.

Nous pouvons conclure que la diversité des tordeuses et espèces apparentées, calculée selon l'indice de MARGALEF, n'est pas dépendante du nombre d'arbres présents dans les vergers.

Le résultat obtenu avec l'ACC confirme parfaitement cette analyse. En 1991, le *nombre d'arbres* explique 5.1% de la variation de la matrice des espèces avec pondération par le nombre d'échantillons (Tab. 10; non significatif, $p = 0.33$). Sans

pondération, le pourcentage de variation expliquée est égal à 5.3% (Tab. 13; non significatif, $p = 0.19$;). Nous obtenons le même type de résultat en 1992, la variation expliquée étant de 6.8% avec pondération (Tab. 10; non significatif, $p = 0.13$) et également de 6.8% sans pondération (Tab. 13; non significatif, $p = 0.14$).

Nous pouvons conclure que la guildes des tordeuses inféodées au pommier n'est pas significativement influencée par la surface du verger (*nombre d'arbres*), sur la base des résultats conjoints de l'analyse de la diversité par le calcul d'un indice et d'une ACC.

4.5.5 Importance relative des descripteurs environnementaux et synthèse des résultats

Résumé du chapitre 4.5.5

Dans les vergers d'arbres à haute tige, l'évolution du peuplement de tordeuses (changement d'espèces) au cours de la saison (effet du temps) est plus important que l'effet spatial, dû à la position géographique du verger.

Ce sous-chapitre sera l'objet d'une partition de la variance pour les données de 1992. Puisque le temps et l'espace se sont révélés significatifs séparément, il est intéressant de savoir lequel des deux descripteurs est le plus important. Le seul descripteur écologique expliquant une part significative de variation en 1991 étant la *proximité d'autres vergers*, il n'y a pas lieu de faire un partitionnement de variance pour les données de cette année-là.

*L'importance relative du temps et de l'espace décrite par une série
d'analyses canoniques partielles*

Une analyse canonique partielle permet de calculer la part de variation due à certains descripteurs écologiques en ayant extrait la part due à d'autres descripteurs. La procédure "d'extraction" des descripteurs (il s'agit en fait de la variation due à ces descripteurs) est définie par TER BRAAK¹ (1987a et 1987b), et consiste à traiter les descripteurs intéressants comme covariables et les autres (en principe, ceux que nous voudrions éliminer) comme descripteurs environnementaux "explicatifs". Cette démarche permet d'avoir le part de variation due aux descripteurs "explicatifs" et aux descripteurs "covariables", et surtout, de tester la part restante après extraction des covariables, au moyen du test de Monte Carlo. Pour la décomposition de la variation et l'extraction de l'influence spatiale sur la matrice espèce, nous nous référons également à BORCARD *et al.* (1992).

En l'occurrence, dans notre étude, nous avons en 1992, une variation temporelle, une variation spatiale et une part commune de variation, qu'on pourrait appeler *variation spatio-temporelle* (Fig. 15). La procédure utilisée est reprise dans le chapitre 5.4.3 "L'influence des descripteurs environnementaux sur le peuplement complet de tordeuses: interprétation selon l'analyse canoniques des correspondances". Dans ce cas-ci, la partition se déroule comme suit:

- étape 1: ACC de la matrice espèces contrainte par les descripteurs temporels (sans contrainte spatiale).
- étape 2: ACC de la matrice espèces contrainte par l'espace (coordonnées géographiques). L'analyse se fait sans les descripteurs temporels.
- étape 3: ACC de la matrice espèces avec les descripteurs temporels, mais

¹ Cet auteur s'est lui-même inspiré de la théorie de la décomposition de la variance donnée par WHITTAKER (1984).

l'effet spatial est extrait en mettant les descripteurs spatiaux comme covariables.

étape 4: ACC de la matrice espèces avec les descripteurs spatiaux, mais l'effet temporel est extrait en mettant les descripteurs temporels comme covariables.

L'étape 1 permet de calculer la part de variation expliquée par les descripteurs temporels additionnée de la part de variation temporelle structurée spatialement (lettre a+b, Fig. 15). L'étape 2 conduit à calculer la part de variation expliquée par l'espace, additionnée de la part commune espace-temps (lettre b+c). L'étape 3 permet l'extraction de la variation exclusivement temporelle (lettre a, Fig. 15), et l'étape 4 donne la variation exclusivement spatiale (lettre c, Fig. 15).

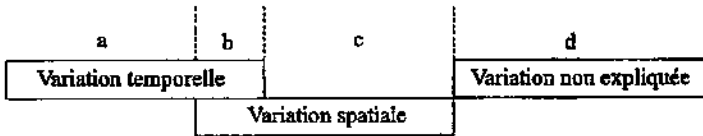


Fig. 15. Modèle de décomposition de la variation de la matrice espèces de 1992, montrant le chevauchement de la part due aux descripteurs temporels et spatiaux (d'après BORCARD, *et al.*, 1992). a = variation purement temporelle, b = variation spatio-temporelle, c = variation purement spatiale et d = variation non expliquée.

Quelques calculs simples permettent alors de résumer le partage de la variation totale. La part de variation due aux descripteurs temporels et à l'espace, séparément, est donnée par les étapes 3 et 4 (lettre a et c, Fig. 15). La part de variation temporelle structurée spatialement (lettre b) se calcul par :

$$b = (\text{étape 1}) - (\text{étape 3}), \text{ ou } b = (\text{étape 2}) - (\text{étape 4})$$

soit en pourcentage de variation :

$$b = \frac{\text{Somme des val.pro.can. (étape 1)} - \text{Somme des val.pro.can. (étape 3)}}{\text{Inertie totale}} \times 100$$

(*val.pro.can.* = *valeurs propres canoniques*)

ou par la même équation mais avec les étapes 2 et 4 à la place des étapes 1 et 3. La partie non expliquée de la variation, la lettre d (Fig. 15), se calcule comme suit:

$$d = (\text{variation totale de matrice peuplement}) - (a+b+c)$$

La variation totale est donnée sous "Inertie totale" ou "somme des valeurs propres non contraintes" dans le Tab. 14. En pourcentage de variation:

$$d = \frac{\text{Inertie totale} - (a+b+c) \times 100}{\text{Inertie totale}}$$

Le test de l'hypothèse d'une relation espèces-environnement peut être appliqué à chacune des étapes. En l'occurrence, en appliquant le test de Monte Carlo par permutations à l'étape 4, c'est la relation espèces-espace qui est testée. Si le test est appliqué à chaque étape, le seuil de rejet de l'hypothèse H_0 (aucune relation espèces-environnement) doit être modifié selon le principe de Bonferroni. Si nous effectuons un test sur chacune des 4 étapes des 3 séries d'ACC partielles, nous obtenons 12 tests, et nous devons diviser le seuil par 12 (si nous choisissons 1%, alors l'hypothèse H_0 doit être acceptée à $p > 0.00083$). Les chances d'accepter l'hypothèse d'une non relation espèces-environnement sont donc considérablement augmentées.

Dans ce cas précis, le test de l'hypothèse d'une relation espèces-temps et espèces-espace sera conduit avec le test de Monte Carlo sur les étapes 3 et 4. Le test étant appliqué sur 2 étapes, le seuil de rejet de l'hypothèse H_0 (aucune relation espèces-temps et espace) doit être modifié et divisé par 2. En conséquence, l'hypothèse d'une relation espèces-temps et espace (hypothèse alternative) sera rejetée si $p > 0.025$.

Tab. 14. ACC partielles (1992). L'analyse est conduite sur une matrice de 11 espèces capturées dans 8 vergers à 3 périodes de la fin avril à la mi juin. a: variation temporelle, c: variation spatiale (coordonnées géographiques). ○ : valeurs significatives ($p \leq 0.025$), ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	1.742	1.742
Somme des valeurs propres canoniques	0.557	0.190
Pourcentage de variation expliquée	32	10.9
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	1.742	1.742
Somme des valeurs propres non contraintes*	1.551	1.185
Somme des valeurs propres canoniques*	0.567	0.200
Pourcentage de variation expliquée	a = 32.5 ○	c = 11.5 ●

* après extraction des covariables.

Le pourcentage de variation expliquée par les variables concernées dans chacune des étapes se calcule comme suit:

$$\text{variation expliquée (en \%)} = (\text{somme des valeurs propres canoniques} / \text{inertie totale}) \times 100$$

Ainsi, les ACC partielles 1 conduisent à:

étape 1:	32% de variation	$\left(\frac{0.557}{1.742} \times 100 \right)$
étape 2:	10.9% de variation	$\left(\frac{0.190}{1.742} \times 100 \right)$
étape 3:	32.5% de variation (a)	$\left(\frac{0.567}{1.742} \times 100 \right)$
étape 4:	11.5% de variation (c)	$\left(\frac{0.200}{1.742} \times 100 \right)$

La variation environnementale spatialement structurée (b) se déduit comme ci-dessous: $32 - 32.5 = -0.5\%$ (ou $10.9 - 11.5 = -0.6\%$, le 0.1% de différence est dû aux arrondis). Le résultat obtenu est extrêmement surprenant puisque nous sommes en présence d'un pourcentage de variation commune négatif.

Le phénomène est rare puisque depuis la publication de BORCARD *et al.* (1992), ces auteurs n'ont jamais trouvé de données de terrain conduisant à un pourcentage de variation commune, expliquée par deux descripteurs environnementaux, qui soit négatif bien que cela soit théoriquement et mathématiquement possible (BORCARD, comm.pers.). Pourtant, pour justifier une tentative d'interprétation, il faudrait que ce pourcentage soit significatif. Or il ne l'est pas. La part de variation conjointement expliquée par l'environnement et l'espace pourrait donc aussi bien être le fruit du hasard.

4.6 Résumé du chapitre 4: Les tordeuses phyllophages des vergers d'arbres à haute tige dans le Bassin lémanique

Dans les vergers d'arbres à haute tige non cultivés, les espèces de tordeuses phyllophages inféodées au pommier les plus abondantes et les plus fréquentes sont des ravageurs reconnus des cultures. La densité des chenilles est faible dans ces vergers, représente moins de 1.5% du feuillage occupé, et reste stable d'une année à l'autre. Par contre la densité de certaines espèces (par exemple *P. heparana*) est très variable d'un verger à l'autre. L'activité des larves des tordeuses phyllophages inféodées au pommier se limite au printemps et au début de l'été. Par conséquent, les vergers traditionnels non cultivés représentent une source de nourriture pour l'avifaune à un moment crucial, c'est-à-dire au début du printemps, mais passé cette période, l'offre en nourriture est faible.

La proximité de forêt et le nombre d'arbre contenu dans le verger (effet de la surface) n'influencent pas significativement la composition en espèces des tordeuses et leurs abondances relatives. Mais la proximité d'autres vergers peut influencer leur peuplement. La diversité des espèces dans les vergers d'arbres à haute tige, n'est pas dépendante de la taille du verger.

CHAPITRE 5

L'activité de vol des tordeuses à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents

5.1 Résumé de la biologie des tordeuses capturées avec le piège Malaise

Les éléments importants de la biologie des tordeuses adultes capturées avec le piège Malaise bidirectionnel, à savoir les plantes hôtes et la période d'activité des adultes, sont résumés sous forme de tableaux. Nous avons joint l'année de piégeage à ces informations, ainsi que, pour les espèces inféodées, la capture au stade larvaire dans le feuillage, le cas échéant.

Tab. 15. Résumé de la biologie des *tordeuses inféodées* au pommier (selon la littérature¹) piégées dans 24 tentes Malaise en 1992 et 1993 dans la région de Nyon - La Côte. Les informations sur les espèces capturées comme chenilles en 1991 et/ou en 1992 (*) sont données dans le Tab. 4.

	Plante hôtes	Période(s) d'activité des adultes	
<i>Acleris hastiana</i> L.*			
<i>A. latifasciana</i> Wood	<i>Salix, Rubus, Populus, Prunus</i>	juin, juillet et septembre	##
<i>A. rhombana</i> Den.&Schiff.*			
<i>A. variegata</i> Den.&Schiff.*			
<i>Adoxophyes orana</i> F.v.R.	polyphage	mai, juin et juillet août	##
<i>Archips crataegana</i> Hbn.*			
<i>A. podana</i> Scop.*			
<i>A. rosana</i> L.*			

* capturée comme chenille en 1991 et/ou 92

piégée en 1992 uniquement

** capturée comme chenille en 1993 et/ou 94

piégée en 1993 uniquement

¹ Voir 4.2 "Résumé des éléments importants de la biologie des tordeuses...", p. 49.

	Plante hôtes	Période(s) d'activité des adultes	
<i>A. xylosteana</i> L.*			
<i>Batodes angustiorana</i> Haw.**	polyphage	juin-août	
<i>Clepsis unifasciana</i> Dup.	Rosaceae, <i>Ligustrum</i>	mai-août	
<i>Cnephasia longana</i> Haw.	polyphage	juin, juillet	##
<i>Croesia holmitana</i> L.*			
<i>Cydia pomonella</i> L.	Pomacées	juin-août	
<i>Eudemis parphyrana</i> Hbn.**	<i>Prunus</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Quercus</i>	juin-août	
<i>E. profundana</i> Den.&Schiff.	<i>Prunus</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Quercus</i>	juin-août	
<i>Grapholita funebrana</i> Tr.	<i>Prunus</i>	mai et juillet, août	##
<i>G. janthinana</i> Dup.	<i>Crataegus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Sorbus</i>	mai-août	##
<i>G. molesta</i> Busck	<i>Prunus</i>	mai, juin et septembre	#
<i>Hedya nubiferana</i> Haw.*			
<i>H. pruniana</i> Hbn.	Rosaceae	mai-juillet	##
<i>Neosphaleraptera nubilana</i> Hbn.	<i>Crataegus</i> , <i>Prunus</i>	juin, juillet	
<i>Notocelia cynosbatilla</i> L.	Rosaceae	mai-juillet	##
<i>N. ruborana</i> Ill.	Rosaceae	juin, juillet	##
<i>N. rosaecolana</i> Dbld.	Rosaceae	juin, juillet	##
<i>Pandemis cerasana</i> Hbn.**	polyphage	juin-août	
<i>P. corylana</i> F.*			#
<i>P. dumetana</i> Tr.	polyphage	juillet, août	
<i>P. heparana</i> Den.&Schiff.*			
<i>Pammene rhediella</i> Cl.	polyphage	juillet-septembre	#
<i>P. spiniana</i> Dup.*			#
<i>Ptycholama techeano</i> L.	polyphage	mai, juin	##
<i>Rhapobota naevana</i> Hbn.*			
<i>Spilanota acellana</i> F.*			
<i>Sparganothis pillertana</i> Den.&Schiff.	polyphage	juillet-septembre	

Tab. 16. Résumé de la biologie des *tordeuses non inféodées* au pommier (selon la littérature¹) piégées dans 24 tentes Malaise en 1992 et 1993 dans la région de Nyon - La Côte.

	Plantes hôtes	Période(s) d'activité des adultes	
<i>Acleris aspersana</i> Hbn.	rosaceae arborescentes et arbustives	juillet-septembre	#
<i>A. emargana</i> F.	<i>Salix, Populus, Betula</i>	juillet	##
<i>A. quercinana</i> Z.	<i>Quercus</i>	juin-août	##
<i>A. shepherdana</i> Steph.	<i>Filipendula, Sangusarba, Alchemilla</i>	juillet, août	
<i>Alcimma taeflingiana</i> L.	<i>Quercus</i>	juin, juillet	
<i>Ancylys ochotona</i> Den.&Schiff	<i>Crotaegus, Prunus</i>	mai, juin	
<i>A. badiana</i> Den.&Schiff.	<i>Lathyrus, Vicia, Trifolium</i>	avril, mai et juin, juillet	
<i>A. geminana</i> Don.	<i>Salix</i>	mai et juillet, août	#
<i>A. mitterbacheriana</i> Den.&Schiff.	<i>Quercus, Fagus</i>	mai-août	##
<i>Apotomis betuletona</i> Haw.	<i>Betula</i>	juin-août	
<i>Argyroplaca aurafasciana</i> Haw.	<i>Prunus, Quercus, Betula</i>	mai, juin	
<i>A. lacunana</i> Den.&Schiff.	<i>Betula, Salix, Rubus</i> + etc.	mai-septembre	
<i>A. olivana</i> Tr.	polyphage	juin, juillet	#
<i>Blastesthia turianella</i> L.	<i>Pinus</i>	mai-juillet	#
<i>Cacoecimorpha pronubana</i> Hbn.	<i>Rubus</i> + etc.	juin, juillet	#
<i>Celyphoides cespitanus</i> Hbn.	<i>Calluna, Thymus, Sarothamnus</i>	mai-août	
<i>Celypha rufana</i> Scop.	<i>Artemisia, Chrysanthemum</i>	juin, juillet	
<i>C. striana</i> Den.&Schiff.	<i>Taraxacum</i>	mai-septembre	
<i>Clepsis neglectana</i> H.-S.	<i>Fragaria</i>	juin-août	#
<i>C. semialbana</i> Guen.	<i>Rosa, Lonicera</i> + etc.	mai, juin et août	
<i>Cnephasia alternella</i> Dup.	polyphage	juin, juillet	
<i>C. communana</i> H.-S.	Résineux	juin, juillet	##
<i>C. incertana</i> Tr.	polyphage	juin, juillet	##
<i>C. pumicana</i> Z.	polyphage, céréales	juillet	
<i>C. tyrrhaenica</i> Ams.	?	?	
<i>C. virgaureana</i> Tr.	polyphage	juin, juillet	
<i>Croesia forskaleana</i> L.	<i>Acer</i>	juin-août	
<i>Crocidasema plebejana</i> Z.	<i>Malva</i>	juillet, août et octobre	
<i>Dichrorampha gueneana</i> Obr.	<i>Achillea, Chrysanthemum</i>	mai-septembre	
<i>D. petiverella</i> L.	<i>Achillea, Chrysanthemum</i>	juin-août	
<i>Dichrorampha sequana</i> Hbn.	<i>Achillea, Chrysanthemum</i>	mai, juin	##
# piégée en 1992 seulement	## piégée en 1993 seulement		

¹ Voir 4.2 "Résumé des éléments importants de la biologie des tordeuses...", p. 49.

	Plantes hôtes	Période(s) d'activité des adultes	
<i>D. simpliciana</i> Haw.	<i>Artemisia</i>	juin-août	#
<i>Eana osseana</i> Scop.	?	juin-août	##
<i>Endothenia carbanana</i> Dbld.	<i>Ajuga</i>	juin, juillet	
<i>E. ericesana</i> Westw.	<i>Mentha</i>	juin-août	
<i>E. gentianaeana</i> Hbn.	<i>Plantago, Gentiana</i>	juin, juillet	
<i>E. marginana</i> Haw.	<i>Stachys, Cirsium</i>	mai-août	
<i>E. nigricostana</i> Haw.	<i>Lamium, Stachys</i>	mai-juillet	
<i>E. ustulana</i> Haw.	<i>Ajuga, Stachys</i>	mai-août	#
<i>Epagoge griffana</i> F.	<i>Rosa, Rubus + etc.</i>	juin-août	
<i>Epiblema forfarae</i> Fletcher	<i>Tussilago</i>	mai-juillet	#
<i>E. foenella</i> L.	<i>Artemisia</i>	juin, juillet	
<i>Epinatia cruciana</i> L.	<i>Salix</i>	juin, juillet	#
<i>E. nanana</i> Tr.	<i>Picea</i>	mai-juillet	##
<i>E. nisella</i> Cl.	<i>Salix, Populus</i>	juin-août	
<i>E. pusillana</i> Peyerim.	<i>Abies</i>	juin, juillet	##
<i>E. sordidana</i> Hbn.	<i>Alnus</i>	septembre, octobre	#
<i>E. tenerana</i> Den.&Schiff.	<i>Alnus, Betula, Corylus</i>	juin, juillet	
<i>E. trimaculana</i> Cl.	<i>Ulmus</i>	juin, juillet	#
<i>Eupaecilia ambiguella</i> Hbn.	vigne + etc.	mai, juillet	#
<i>Eucosma cana</i> Haw.	<i>Carduus, Centaurea, Cirsium</i>	juin, juillet	
<i>E. conterminana</i> H.-S.	<i>Lactuca</i>	juin-août	##
<i>E. hahenwartiana</i> Den.&Schiff.	<i>Carduus, Centaurea, Cirsium</i>	juin, juillet	##
<i>Grapholita compositella</i> F.	Papilionaceae	avril, mai et juillet, août	
<i>Gypsonoma dealbana</i> Fröhl.	<i>Quercus, Salix, Populus, Corylus,</i> <i>Crataegus, Prunus, Pyrus</i>	juin, juillet	
<i>Isotrias rectifasciana</i> Haw.	<i>Crataegus, Quercus, Acer</i>	mai, juin et août, septembre	
<i>Laspeyresia aurana</i> F.	<i>Heracleum</i>	mai-août	#
<i>L. fagiglandana</i> Z.	<i>Fagus</i>	juin, juillet	
<i>L. splendana</i> Hbn.	<i>Quercus, Corylus</i>	juin, juillet	
<i>Lathronympha strigana</i> F.	<i>Hypericum</i>	mai-août	
<i>Lobesia batrana</i> Den.&Schiff.	vigne	mai, juin et juillet, août	
<i>Natacelia incarnatana</i> Zinck.	<i>Rosa</i>	juillet, août	#
<i>N. roborana</i> Ill.	<i>Rosa, Crataegus, Quercus, Rubus,</i> <i>Prunus</i>	juin, juillet	
<i>N. uddmanniana</i> L.	<i>Rubus</i>	juin-août	
<i>Olethreutes arcuella</i> Cl.	Mat. vég. morte	mai-juillet	##
<i>Orkotoaenia undulana</i> Den.&Schiff.	polyphage	juin-août	

	Planes hôtes	Période(s) d'activité des adultes	
<i>Pammene obscurana</i> Steph.	<i>Betula</i>	juin, juillet	#
<i>Pelochrista caecimaculana</i> Hbn.	<i>Ceanothus</i>	juin, juillet	##
<i>Pseudargyrotoza conwagana</i> F.	<i>Fraxinus, Berberis</i>	mai-juillet	
<i>Rhyacionia pinivora</i> Z.	<i>Pinus</i>	mai-juillet	#
<i>Spatalistis bifasciana</i> Hbn.	<i>Rhamnus, Cornus</i>	mai, juin	#
<i>Spilanota laricana</i> Hein.	<i>Larix</i>	juin, juillet	#
<i>Tortrix viridana</i> L.	<i>Quercus</i> + etc	juin, juillet	
<i>Zetaphera rufimitrana</i> H.-S.	<i>Abies</i>	juillet, août	#
<i>Z. isertana</i> F.	<i>Quercus</i>	juin, juillet	

5.2 Le mouvement global à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents

5.2.1 Analyse globale du peuplement de tordeuses capturées et comparaisons entre les 2 années de piégeage

Résumé du chapitre 5.2.1

A l'aide du piège Malaise d'interception, au total des 2 années, 2920 adultes de tordeuses ont été capturés. Les individus se distribuent dans 88 espèces en 1992 et 95 en 1993.

Les captures sont réparties à raison de 30% en bordure des cultures de pommiers et 70% aux abords des vergers traditionnels.

Environ 25% des espèces capturées sont des espèces inféodées au pommier.

Ce chapitre présente l'analyse des totaux d'individus et d'espèces capturées avec 24 pièges Malaise bidirectionnels, distribués sur les 4 côtés de 6 vergers et cultures de pommiers. Les tableaux présentent les nombres bruts. La Fig. 16 résume le texte.

En 1992, nous avons capturé 1543 tordeuses appartenant à 88 espèces (Tab. 17). Les individus capturés en bordure des cultures de pommiers (vergers 4, 5 et 6) représentent 28% du total (Fig. 16), c'est-à-dire 430 tordeuses contre 1113 (72%) pour les vergers traditionnels (vergers 1, 2 et 3). Le nombre d'espèces est également plus faible puisque 44 espèces (50% du total) ont été recensées pour les cultures de pommiers alors que la présence de 81 espèces (92% du total) a été enregistrée en bordure des vergers traditionnels. Nous remarquons la grande variabilité des nombres d'individus obtenus puisque le maximum est 152 (immigration Nord du verger 3) et le minimum 4 (émigration Ouest du verger 6 et immigration Est du même verger).

Tab. 17. Résumé du nombre total des tordeuses piégées en 1992 dans les 6 vergers. 1, 2, 3: vergers traditionnels. 4, 5, 6: cultures de pommiers. E: émigration. I: immigration.

1992	Orientation								Total	Nb. d'espèces
	Ouest		Nord		Est		Sud			
Verger	E	I	E	I	E	I	E	I		
1	53	77	28	29	18	38	46	58	347	62
2	34	14	27	44	10	16	15	25	185	33
3	36	67	55	152	60	144	35	32	581	44
4	10	12	24	18	19	17	24	9	133	24
5	19	28	15	26	12	22	17	30	169	30
6	4	5	60	16	7	4	15	17	128	21
Total	156	203	209	285	126	241	152	171	1543	88

Le total des captures de 1993 s'élève à 1377 individus et 95 espèces (Tab. 18). Pour la même période de piégeage, c'est-à-dire du 1 juillet au 4 septembre, le nombre d'individus est substantiellement plus petit puisqu'en 1993, 920 tordeuses seulement ont été capturées contre 1543 pour 1992. Par contre, le nombre d'espèces reste comparable puisque 79 espèces ont été recensées en 1993. Les captures du mois de juin 1993 représentent 32% du total mais nous relevons que ce pourcentage varie

fortement, c'est-à-dire de 10 à 42% selon le verger considéré. La proportion des individus capturés dans les 2 catégories de vergers se trouve néanmoins dans le même ordre de grandeur puisqu'elle est égale à 26% du total pour les cultures de pommiers, et donc de 74% pour les vergers traditionnels, contre 28% et 72% respectivement en 1992 (Fig. 16). Le nombre d'espèces capturées est tout à fait similaire pour les cultures de pommiers, c'est-à-dire 39 espèces (49% du total) et plus faible pour les vergers traditionnels, c'est-à-dire 65 espèces (82% du total).

Dans un but de comparaison, nous citerons le travail de GIGON (1978). Ce dernier a capturé pour la même période en 1976, 299 tordeuses distribuées dans 35 espèces et cela avec une seule tente Malaise disposée au centre d'un verger de pommiers et de pruniers. Le nombre moyen de captures pour une tente Malaise dans notre étude est de 64 individus (1992, année de plus forte abondance), ce qui représente 79% de moins que GIGON (1978).

Tab. 18. Résumé du nombre total de tordeuses piégées en 1993 dans les 6 vergers. 1, 2, 3: vergers traditionnels. 4, 5, 6: cultures de pommiers. E: émigration. I: immigration.

1993	Orientation								Total	Nb. d'espèces	
	Ouest		Nord		Est		Sud				
Verger	E	I	E	I	E	I	E	I	*	**	* **
1	28	38	41	35	21	30	44	27	264	193	49 42
2	25	30	76	74	11	7	8	7	238	168	30 19
3	65	68	23	70	37	186	49	52	550	319	63 53
4	13	19	10	10	45	14	5	10	126	114	22 22
5	10	5	3	1	26	33	13	19	110	82	27 26
6	3	4	21	8	4	3	13	12	68	44	28 16
Total	144	164	174	198	144	273	132	127	1377	920	95 79

* totaux calculés sur toute la période de piégeage

** totaux calculés sans le mois de juin

Etant donné la différence importante qui peut être observée entre 2 années, la comparaison doit être faite avec précaution. Exception faite de l'importance de l'effet "année", il faut remarquer que nos tentes Malaise étaient 1^o situées en bordure des vergers et 2^o construites de façon à piéger entre 1 m et 2 m de hauteur. Nous

ajouterons également à ces facteurs une situation biogéographique différente.

L'analyse a été conduite séparément pour les espèces inféodées au pommier. En 1992, nous avons capturé 460 tordeuses et 21 espèces (Tab. 19). Les individus capturés en bordure des cultures de pommiers représentent 32% du total, c'est-à-dire 162 tordeuses contre 349 (68%) pour les vergers traditionnels (Fig. 16). Le nombre d'espèces est également plus faible puisque 12 espèces inféodées (57% du total) ont été recensées pour les cultures de pommiers alors que la présence de 21 espèces (100%) a été enregistrée en bordure des vergers traditionnels. Les espèces inféodées au pommier, actives en bordure des cultures de pommiers, représentent donc un lot réduit des espèces capturées en bordure des vergers traditionnels.

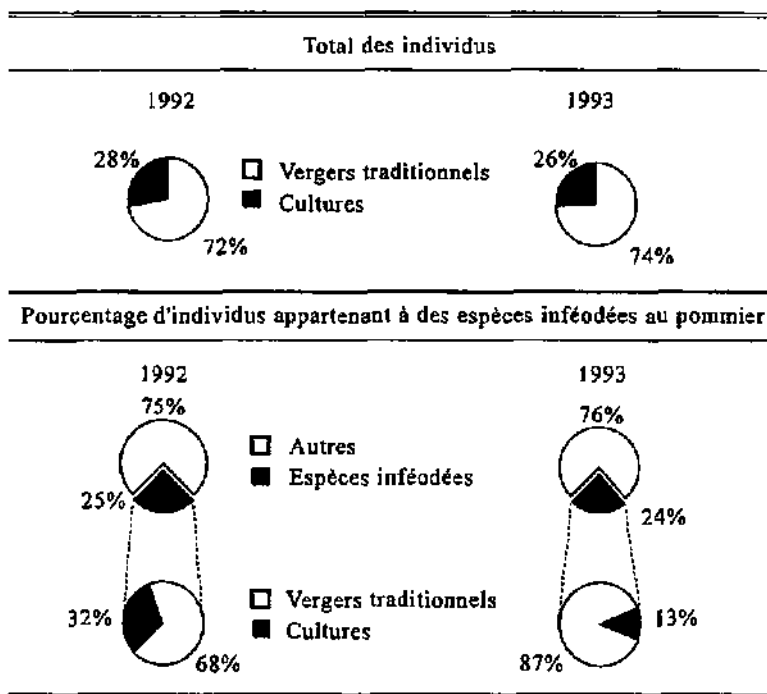


Fig. 16. Résumé des proportions de tordeuses piégées en bordure de 3 cultures de pommiers et 3 vergers traditionnels et pourcentage de tordeuses inféodées au pommier en 1992 et 1993.

En 1993, le total des captures de tordeuses inféodées s'élève à 440 individus et 27 espèces (Tab. 20). Pour la même période de piégeage, c'est-à-dire du 1 juillet au 4 septembre, la différence entre les 2 années est importante pour le nombre d'individus, puisqu'en 1993, 221 tordeuses seulement ont été capturées contre 460 en 1992. Les captures du mois de juin 1993 représentent 33% du total. La proportion des individus capturés dans les 2 catégories de vergers est différente puisqu'elle est égale à 13% du total pour les cultures de pommiers, et donc de 87% pour les vergers traditionnels, contre 32% et 68% respectivement en 1992 (Fig. 16).

Tab. 19. Résumé du nombre de tordeuses appartenant à des espèces inféodées au pommier, piégées en 1992 dans les 6 vergers. 1, 2, 3: vergers traditionnels. 4, 5, 6: cultures de pommiers. E: émigration. I: immigration.

1992	Orientation								Total	Nb. d'espèces
	Ouest		Nord		Est		Sud			
Verger	E	I	E	I	E	I	E	I		
1	12	26	12	8	9	17	18	16	118	19
2	12	2	8	7	2	5	5	11	52	12
3	21	29	13	36	12	35	15	18	179	16
4	1	3	10	7	2	3	7	6	39	9
5	1	3	5	15	6	10	3	8	51	9
6	3	3	35	8	4	3	6	10	72	7
Total	46	60	68	72	32	65	54	63	460	21

D'une année à l'autre, le nombre d'espèces capturées est tout à fait similaire pour les 2 types de vergers, c'est-à-dire 13 espèces (59% du total) pour les cultures de pommiers en 1993 contre 12 en 1992 et 20 espèces (91% du total) pour les vergers traditionnels en 1993 contre 21 en 1992.

Considérant le peuplement complet de tordeuses, nous mettons en évidence que la différence entre les 2 années de piégeage concerne essentiellement le nombre d'individus et moins le nombre d'espèces. La proportion des individus et des espèces dans les 2 catégories de vergers reste tout à fait similaire d'une année à l'autre.

Tab. 20. Résumé du nombre de tordeuses appartenant à des espèces inféodées au pommier, piégées en 1993 dans les 6 vergers. 1, 2, 3: vergers traditionnels. 4, 5, 6: cultures de pommiers. E: émigration. I: immigration.

1993	Orientation								Total	Nb. d'espèces			
	Ouest		Nord		Est		Sud			*	**	* **	**
Vergers	E	I	E	I	E	I	E	I	*	**	* **	**	
1	15	20	9	7	10	14	28	7	110	74	16	15	
2	9	2	19	7	1	1	2	3	38	19	11	7	
3	42	26	5	25	9	56	29	37	229	86	22	17	
4	2	2	2	4	2	2	0	1	15	11	9	7	
5	1	1	1	0	11	7	2	4	27	24	8	7	
6	1	0	6	2	0	2	2	2	15	7	5	3	
Total	70	51	42	45	33	82	63	54	440	221	27	22	

* totaux calculés sur toute la période de piégeage

** totaux calculés sans le mois de juin.

Les résultats sont différents si l'on considère la guilda des tordeuses inféodées au pommier. Le nombre d'individus est également plus faible en 1993, mais la proportion d'individus distribués dans les 2 catégories de vergers change d'une année à l'autre. Le nombre d'espèces reste similaire dans chacune des catégories.

5.2.2 Analyse de la structure des mouvements et distribution dans les six vergers et cultures

Résumé du chapitre 5.2.2

La structure des échanges est tout à fait similaire pour les 2 années. Globalement et séparément pour chaque piège Malaise, les immigrations compensent les émigrations.

Le schéma des mouvements (émigration-immigration) des espèces associées au pommier est très semblable à celui de tout le peuplement.

Les quatre figures suivantes permettent de visualiser les nombres moyens d'individus et d'espèces actifs en bordure des six vergers et d'analyser la structure des échanges. Les Fig. 17 et 18 nous montrent que les vergers 1 et 3 ont, en moyenne, le plus grand nombre d'individus et d'espèces. L'activité en bordure des cultures de pommiers est moins forte et se rapproche de celle du verger traditionnel 2. Les écart-types ne sont pas énormes et relèvent la grande similarité des mouvements entre les quatre côtés d'un verger ou d'une culture donnés. D'une manière générale, les mouvements sont équilibrés, les émigrations compensant les immigrations.

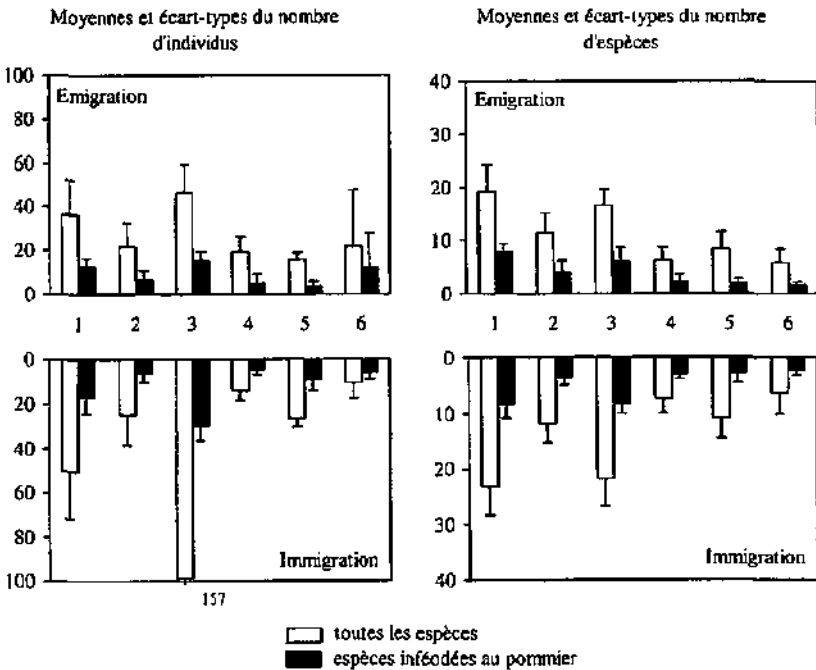


Fig. 17. Nombres moyens et écart-types des individus et des espèces de tordeuses piégées en bordure de 6 vergers en 1992, calculés sur la base des captures de 4 tentes Malaise. 1, 2, 3: vergers traditionnels. 4, 5, 6: cultures de pommiers.

Il faut néanmoins relever quelques exceptions qui ne concernent par ailleurs que les nombres d'individus: l'immigration de toutes les tordeuses du verger traditionnel 3 en 1992 et 1993, l'émigration de toutes les tordeuses de la culture 6 en 1992.

A l'évidence, la structure des échanges exprimée par la guilda des tordeuses inféodées au pommier est la même que celle relevée pour le total des espèces. Nous retrouvons un nombre plus grand de tordeuses inféodées immigrantes et émigrantes (en nombre d'individus et d'espèces) dans les interfaces où le mouvement global (toutes les tordeuses) est le plus grand. Il est remarquable de constater que le schéma de distribution des individus et des espèces est semblable en 1992 et 1993.

En fait, sur 12 situations différentes (6 vergers, 2 entités faunistiques différentes), nous avons, en 1992, 2 situations démontrant une variance importante entre les interfaces d'un verger ou d'une culture avec son environnement, et 3 situations de ce type en 1993, ce qui est peu. A l'échelle du verger/culture, la structure des échanges est très homogène.

A ce stade de l'analyse, il n'est pas évident de relever l'influence possible du paysage alentour sur les échanges puisque ces derniers semblent être homogènes à l'échelle du verger ou de la culture. Néanmoins, la présente analyse ne concerne que les totaux d'individus et d'espèces et non pas la distribution de ces individus dans les différentes espèces. L'utilisation d'analyses multivariées permettra d'étudier précisément la composition et les abondances relatives des espèces capturées dans les 24 interfaces vergers et cultures - écosystèmes adjacents.

Le lecteur se demandera certainement pourquoi aucune analyse statistique inférentielle classique n'a été faite sur ces données. En fait, le dispositif de piégeage utilisé nous conduit à soupçonner la présence d'autocorrélation spatiale, et cela induit l'impossibilité d'utiliser les tests statistiques classiques (BORCARD & BUTLER, 1993; LEGENDRE & LEGENDRE, 1984b). Nous ne sommes pas particulièrement intéressé par l'étude même de l'autocorrélation, mais nous avons voulu vérifier sa

présence.

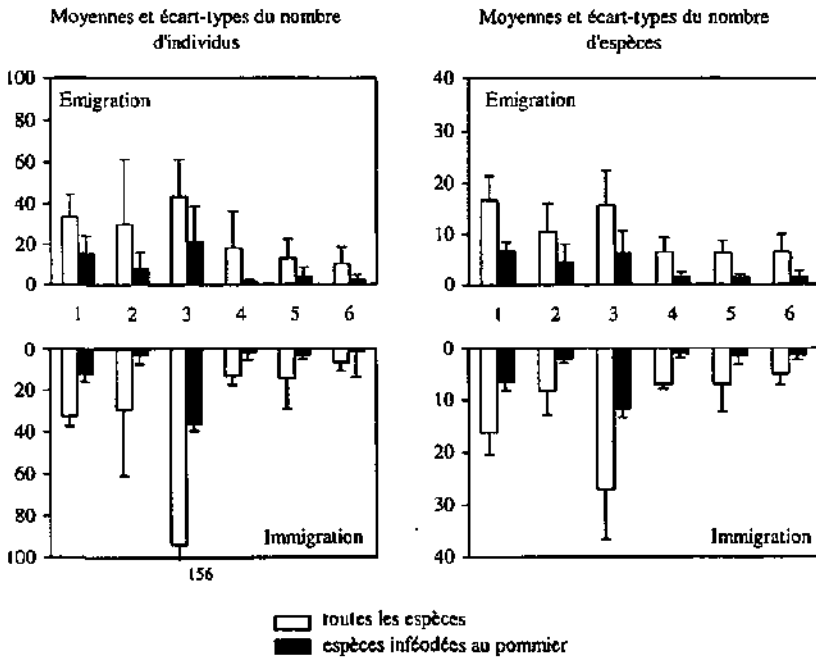


Fig. 18. Nombres moyens et écart-types des individus et des espèces de tordeuses piégées en bordure de 6 vergers en 1993, calculés sur la base des captures de 4 tentes Malaise. 1, 2, 3: vergers traditionnels. 4, 5, 6: cultures de pommiers.

Pour mettre en évidence la présence d'autocorrélation spatiale, nous avons utilisé le test de Mantel (pour cette application, voir par exemple LEGENDRE & TROUSSELLIER, 1988; autrement se référer à MANTEL, 1967). Dans l'application du test, la matrice des distances géographiques entre les échantillons, en l'occurrence les tentes Malaise¹ (distances euclidiennes tirées des coordonnées géographiques) est

¹ L'autocorrélation spatiale entre les collecteurs appartenant à la même tente paraît évidente. Les résultats de l'étude de la ressemblance entre collecteurs avec le test de Mantel sont donnés dans le chapitre suivant.

confrontée à la matrice des distances calculées sur la base des données (tableaux d'espèces). Sur les 6 vergers et cultures étudiés, nous avons calculés des statistiques de Mantel (probabilités) significatives et positives pour 3 d'entre eux (verger 3, cultures 4 et 5). Cela signifie que pour ces vergers, la faune des tordeuses capturée dans une tente Malaise permet de prévoir la faune piégée dans une autre des tentes. L'indépendance des échantillons n'est donc pas respectée et les analyses statistiques inférentielles ne peuvent pas être appliquées sur la base de tous les vergers. La comparaison utilisant un test statistique classique entre émigration et immigration, ou entre vergers et cultures utilisant les 4 tentes Malaises de chaque verger comme des échantillons n'est pas possible. Pour attribuer une signification statistique aux comparaisons faites, il faut utiliser dans ce cas un test par permutations. Le résultat du test ne fait alors pas référence à une "distribution modèle" (distribution normale, binomiale, etc.) mais aux données elles-mêmes. Dans notre étude, nous avons utilisé le test de Monte Carlo (partie intégrante du programme CANOCO) dans le cadre des analyses multidimensionnelles.

5.3 Le mouvement différencié à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents

5.3.1 Introduction

Les méthodes statistiques utilisées dans ce chapitre sont décrites sous leur forme générale dans 3.5 "*Les techniques d'analyse et traitements statistiques*". Les analyses complémentaires spécifiques et les interprétations sont présentées ici selon leur nécessité. La première partie décrira la position relative des six vergers/cultures selon leur composition en tordeuses grâce à un type d'ordination en espace réduit, *l'analyse factorielle des correspondances* (AFC). Nous montrerons que la notion d'échelle dans l'analyse des résultats est importante. La recherche de discontinuité entre les vergers/cultures et les 24 tentes Malaise sera effectuée par la technique du *groupement*, un cas particulier des techniques de *classification*, que nous présenterons superposé à l'AFC. Comme pour le chapitre précédent et dans l'optique de mieux cerner la position écologique du verger de pommier dans le paysage pour les tordeuses, nous extrairons les espèces inféodées au pommier dans une analyse séparée.

5.3.2 L'activité du peuplement complet de tordeuses à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents: interprétation selon l'analyse factorielle des correspondances et le groupement

La question de l'échelle à laquelle nous devons appliquer les analyses s'est d'emblée imposée. En effet, nous pouvons considérer les données à trois niveaux différents, chaque niveau ressemblant à une poupée russe dont la plus grande enveloppe complètement les deux autres et qu'on ouvre pour découvrir la deuxième, qui elle englobe la plus petite.

Résumé du chapitre 5.3.2

Les techniques d'analyses multivariées et les diagrammes d'ordination qui en sont le produit, montrent que les tordeuses capturées différencient bien les interfaces des vergers/cultures avec leur environnement.

Les vergers traditionnels 1 et 3 se ressemblent, et le verger traditionnel 2 est plus proche des cultures de pommiers.

L'analyse du poids des espèces montrent que les interfaces sont plus fortement différenciées par les espèces non inféodées.

Le test de la ressemblance entre l'émigration et l'immigration, ainsi qu'une expérience complémentaire de lâcher-recapture montrent que les pièges Malaise ont mesuré une activité globale à l'interface entre le verger/culture et son environnement et non pas une émigration et une immigration.

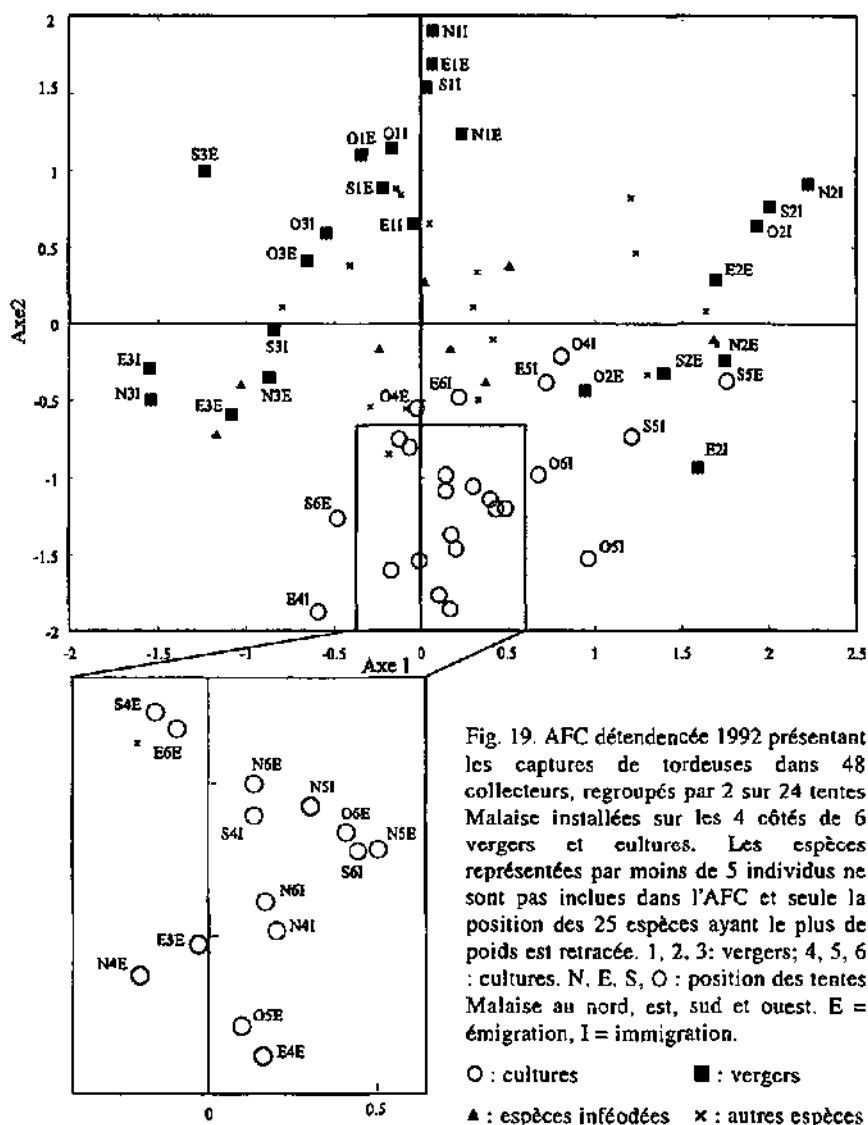
Le premier niveau de notre étude (la plus petite des poupées russes) est l'unité de base de l'échantillonnage, c'est-à-dire le collecteur (deux par tente Malaise, 48 au total). Le deuxième niveau (la poupée de moyenne taille) est représenté par la tente Malaise (24 au total) et le troisième par le verger (6 au total). L'analyse à chacun des niveaux apporte son lot d'observations intéressantes mais le choix d'un niveau et, par conséquent, d'une analyse, est conditionné par l'information que nous voulons recevoir. Au départ, pour obtenir le maximum d'information, nous avons procédé aux analyses des trois niveaux séparément pour 1992 et 1993. Mais, dans l'optique d'expliquer plus tard la variation dans les données à l'aide de facteurs environnementaux, seul le niveau "collecteurs" et "tente Malaise" sont illustrés ici. En effet, il devient délicat de tenter d'expliquer la variation d'une matrice de données à l'aide de facteurs environnementaux sur 6 échantillons seulement.

Les deux AFC des niveaux 1 (à l'échelle du collecteur; Fig. 19) et 2 (à l'échelle de la tente Malaise; Fig. 20) révèlent la même position relative des objets et des espèces. Deux collecteurs appartenant à la même tente sont très proches. La seule

différence est l'inversion complète des positions sur l'axe 1. Mais nous rappellerons que le signe des vecteurs propres (c'est-à-dire les axes) d'une AFC est donné arbitrairement. L'effet miroir observé ici n'est donc qu'une conséquence de ce choix arbitraire (voir LEGENDRE & LEGENDRE, 1984b, p. 109).

Etant donné la proximité évidente des collecteurs appartenant à la même tente Malaise, révélée par l'AFC, nous nous sommes intéressés à tester cette similarité avec le test de Mantel. Nous avons déjà utilisé ce test dans le but de voir si les tentes Malaise représentaient des échantillons autocorrélés spatialement (chapitre 5.2.2 "Analyse de la structure des mouvements ..."). Il s'agit cette fois de tester la similarité entre 2 collecteurs appartenant à la même tente sur l'ensemble des tentes Malaise. Nous avons donc fabriqué une matrice modèle, représentant l'hypothèse alternative (voir aussi LEGENDRE & FORTIN, 1989; HUDON & LAMARCHE, 1989), c'est-à-dire: "il y a une plus grande similarité entre 2 collecteurs appartenant à la même tente Malaise qu'entre 2 collecteurs de n'importe quelle autre paire formée"¹.

¹ Le détail de cette analyse est présenté dans JEANNERET & CHARMILLOT (1995).



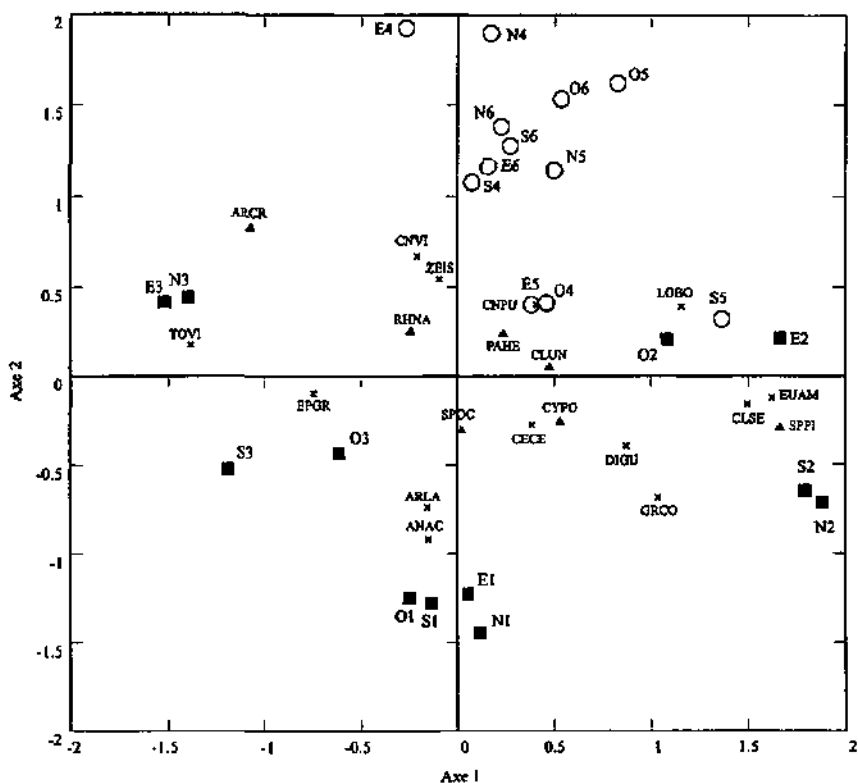


Fig. 20. AFC détendécée 1992 présentant les captures de tordouses dans 24 tentes Malaise installées sur les 4 côtés de 6 vergers et cultures. Les espèces représentées par moins de 5 individus ne sont pas incluses dans l'AFC et seule la position des 23 espèces ayant le plus de poids est retracée. 1, 2, 3: vergers; 4, 5, 6 : cultures. N, E, S, O : position des tentes Malaise au nord, est, sud, et ouest. ○ : cultures. ■ : vergers. ▲ : espèces infodées au pommier. × : autres espèces. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce.

Le test montre que nous devons rejeter l'hypothèse nulle qui stipule qu'il n'y a pas de similarité plus grande (probabilité $r = 0.004$; analyse effectuée avec le PROGICIEL "R", LEGENDRE & VAUDOR, 1991). On pourrait dire que l'hypothèse testée est triviale par le simple fait de la très grande autocorrélation spatiale qu'il y a entre 2 collecteurs appartenant à la même tente (BORCARD, comm. pers.).

Pourtant, cela signifie qu'on supposerait au départ que le piège n'est pas bidirectionnel, ce dont nous ne pouvions être sûr. Pour corroborer ces résultats, nous avons disposé, en 1994, 2 tentes Malaise dans le verger de Genolier et nous avons procédé à un lâcher massif de 2000 carpocapses des pommes (*Cydia pomonella*) et de 2000 *Pandemis heparana*, provenant d'élevage et colorés artificiellement. Nous avons recapturé 9 individus seulement, dont 6 dans les collecteurs internes (5 *Pandemis heparana* et 1 *Cydia pomonella*) et 3 *Pandemis heparana* dans les collecteurs externes. Cette expérience prouve bien que nous mesurons une activité à l'interface du verger/culture et des écosystèmes adjacents et que nous ne pouvons parler d'émigration et d'immigration. Nous nous sommes contentés de représenter par la suite les diagrammes d'ordination en prenant la tente Malaise comme unité d'échantillonnage.

Pour en revenir à la position des éléments, nous trouvons les cultures (ensemble des points numérotés 4, 5, 6; symbole ○) regroupées dans la partie inférieure (Fig. 19) ou supérieure (Fig. 20) du diagramme d'ordination et les vergers bien séparés les uns des autres (points numérotés 1, 2, 3; symbole ■). L'axe 1 sépare principalement les vergers traditionnels entre eux (d'un côté les vergers 1 et 3 et de l'autre, le verger 2) et l'axe 2 divise les deux catégories de vergers.

Globalement, les espèces sont distribuées le long de l'axe 1, distinguant essentiellement les vergers traditionnels entre eux (Fig. 20). La distribution des espèces inféodées est peu informative car, excepté *Archips crataegana* (ARCR) et *Sparganothis pilleriana* (SPPI), leurs positions respectives sont principalement confinées au centre du diagramme. Cette représentation est difficile à interpréter et le problème est inhérent à la méthode utilisée. En effet, le calcul des centroïdes (weighted averaging) utilisé dans les ordinations, ne permet pas de préciser la relation qu'entretiennent les points situés près du centre avec les axes (JONGMAN *et al.*, 1987).

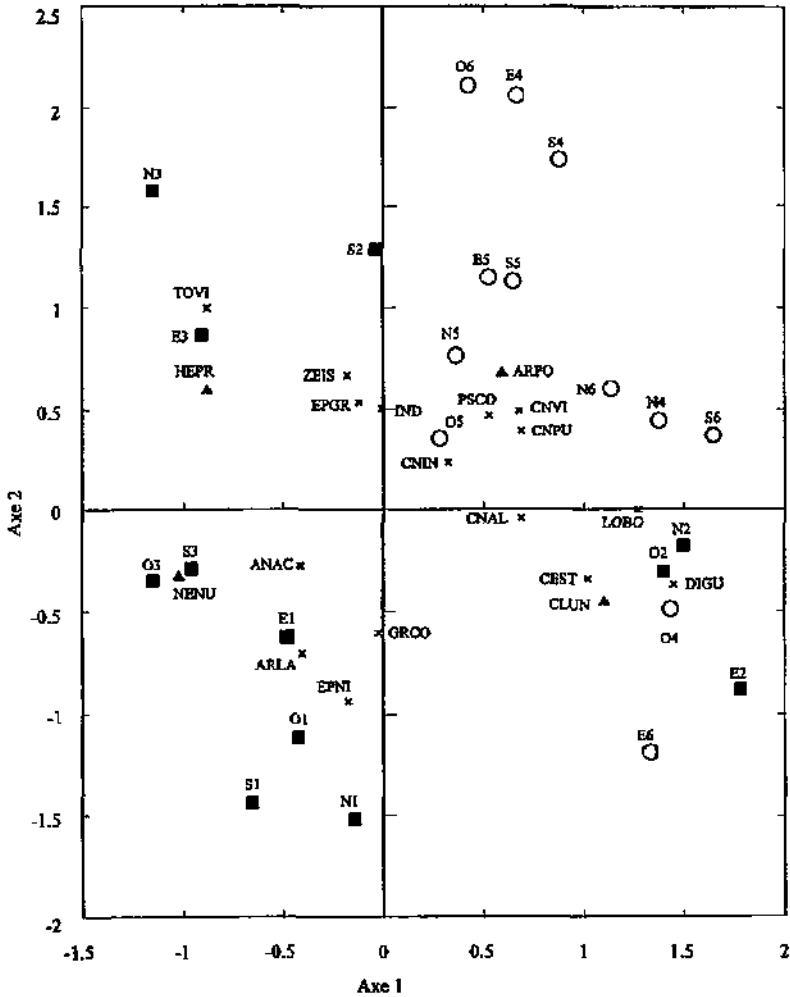


Fig. 21. AFC décentrée 1993 présentant les captures de tordeuses. Seule la position des 20 espèces ayant le plus de poids est retracée. 1, 2, 3 : vergers; 4, 5, 6 : cultures. N, E, S, O : position des tentes Malaise au nord, est, sud, et ouest. ○ : cultures. ■ : vergers. ▲ : espèces infodées au pommier. × : autres espèces. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce.

Ces points peuvent correspondre à des échantillons dont la distribution est soit unimodale (le modèle est basé sur cette assomption) avec un maximum au centre du

diagramme, ou bimodale avec une valeur nulle au centre, ou encore ne pas être reliée avec les axes. Ce problème est également soulevé par LEGENDRE et LEGENDRE (1984b, p. 153) et rend l'AFC relativement impropre à l'analyse d'associations d'espèces. Néanmoins, il serait logique de dire que les espèces inféodées au pommier sont plus concentrées au centre, parce qu'elles sont les plus communes aux interfaces des six vergers.

Sparganothis pilleriana (SPPI), *Clepsis semialbana* (CLSE), et *Eupoecilia ambiguella* (EUAM) caractérisent le verger 2. *E. ambiguella* est un ravageur clé dans la vigne et le verger 2 est inséré dans un paysage exclusivement viticole. *Sparganothis pilleriana*, est également ravageur dans la vigne, bien que moins virulente que *Eupoecilia ambiguella*. *Lobesia botrana* (LOBO), un deuxième ravageur clé dans cette même culture, est également proche des tentes Malaise du verger 2. *Tortrix viridana* (TOVI), la tordeuse du chêne, détermine très clairement les tentes Malaise situées à l'est et au nord du verger 3. Ces 2 tentes ont mesuré l'activité à l'interface du verger et d'une forêt de chêne. Il est probable qu' *Archips crataegana* (ARCR), inféodée au pommier, soit également installée dans la forêt de chêne (les différentes espèces de chêne sont citées comme plantes-hôtes dans la littérature, cf. chapitre 4.2 "Résumé des éléments importants..."). *Epagoge grotiana* (EPGR), *Argyroplote lacunana* (ARLA) et *Ancylis achatana* (ANAC) sont caractéristiques des vergers 1 et 3. L'espèce la plus influente sur l'ordination (cf. Tab. 23), *Cnephasia pumicana* (CNPU, la tordeuse des céréales) est confondue avec les tentes positionnées à l'est de la culture 5 et l'ouest de la culture 4. Elle reflète évidemment la présence de céréales cultivées à côté du verger.

L'image présentée par les données recueillies en 1993 est hautement similaire (Fig. 20). Néanmoins, les cultures et le verger 2 sont principalement séparés des vergers 1 et 3 par le premier axe, car les cultures sont plus clairement positionnées du côté du verger 2. Les espèces *Ancylis achatana* (ANAC), *Neosphaleroptera nubilana* (NENU), *Argyroplote lacunana* (ARLA), *Epinotia nisella* (EPNI), *Hedya*

pruniana (HEPR), et *Tortrix viridana* (TOVI) caractérisent clairement les interfaces des vergers traditionnels. *Archips podana* (ARPO) est proche des interfaces des cultures de même que *Cnephasia pumicana* (CNPU), *C. virgaureana* (CNVI) et *Pseudargyrotoza comvagna* (PSCO).

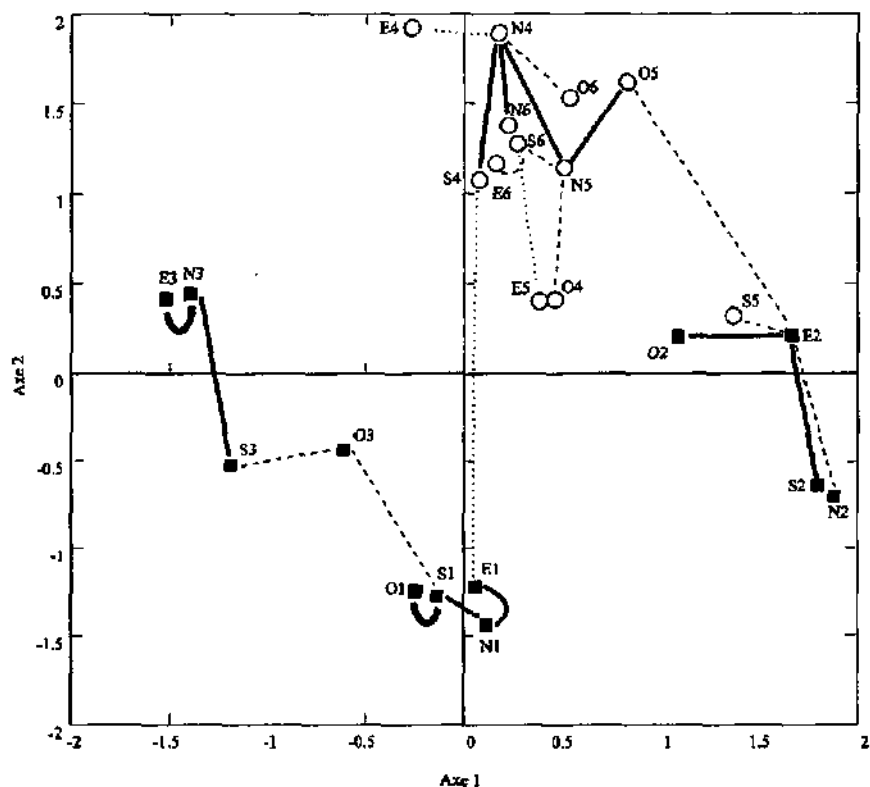


Fig. 22. Superposition de la chaîne des liens primaires (groupement à liens simples) à l'AFC de la Fig. 20. Les symboles utilisés sont les mêmes que pour la Fig. 20. Trait épais: distance < 0.3 ; trait fin: $0.3 \leq \text{distance} \leq 0.4$; trait-tillé: $0.4 < \text{distance} \leq 0.5$; trait-pointillé $0.5 < \text{distance}$.

Lobesia botrana (LOBO) et *Dichrorampha gueneana* (DIGU) se positionnent aux abords du verger 2. Les autres espèces sont plutôt confinées près du centre du diagramme.

Connaissant les terrains étudiés, nous pouvons déjà affirmer qu'une certaine logique est respectée et que la proximité de certaines espèces avec certaines des interfaces est évidente. En effet, sur les 20 espèces ayant le plus de poids, 10 sont communes aux 2 années d'étude (Tabs. 22 et 23).

Ces 10 espèces se positionnent à proximité des mêmes interfaces en 1992 et en 1993, excepté *Epagoge grotiana* (EPGR) et *Dichrorampha gueneana* (DIGU). Il s'agit de *Ancylis achatana* (ANAC), *Argyroplote lacunana* (ARLA), *Tortrix viridana* (TOVI), plutôt situées à proximité des interfaces des vergers traditionnels; de *Cnephasia pumicana* (CNPU) proche des interfaces des cultures; *Clepsis unifasciana* (CLUN) au centre, tendance verger 2; *Cnephasia virgaureana* (CNVI), au centre, tendance cultures; *Zeiraphera isertana* (ZEIS) entre les cultures et le verger 3; *Lobesia botrana* (LOBO), clairement à proximité des interfaces du verger 2.

Nous soulignerons néanmoins que la position des espèces, comme celles des sites (interfaces), peut être parfois mieux révélée sur les axes subséquents de l'ordination. Pour préciser la position des différents groupes, nous avons d'abord évalué l'image donnée par les axes 1 et 3 de l'ordination. Cette représentation n'a pas fondamentalement changé la disposition des objets. Nous avons ensuite superposé la chaîne des liens primaires du groupement à liens simples au diagramme de l'AFC, pour permettre la visualisation des distances exactes entre les objets (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984b; LEGENDRE & VAUDOR, 1991). Les Fig. 22 et 23 présentent les résultats obtenus. Pour une meilleure compréhension de l'utilité d'une telle procédure, nous prendrons l'exemple de quelques points de la Fig. 20. L'AFC place le point E5 très proche du point O4 dans le système des axes 1 et 2, mais le groupement nous montre qu'en réalité ces 2 points sont fort éloignés l'un de l'autre, puisque ils se lient à S6 et N5 (liens faibles; similarités petites). Cette disposition est

rendue possible par le simple fait que les 2 points sont éloignés sur les axes 3 ou 4 de l'AFC, ce qui ne peut évidemment pas être rendu sur un diagramme à 2 dimensions.

Tant en 1992 qu'en 1993, les interfaces des vergers 1 et 3 forment un groupe bien détaché des autres interfaces et les tentes Malaise de ces vergers se lient d'abord entre elles avant de rejoindre un autre groupe. Les tentes Malaise du verger 2 sont mêlées aux tentes des cultures 4, 5 et 6. La distance entre les 2 groupes principaux est grande (distance = 0.5 en 1992 et 0.6 en 1993).

Le résumé des résultats des deux ordinations donné par CANOCO est présenté dans le Tab. 21. Les valeurs propres expriment l'importance de chaque axe parce qu'elles sont égales à la dispersion maximale des coordonnées des espèces sur ces axes. Elles sont plus faibles en 1992 qu'en 1993. Pour JONGMAN *et al.* (1987), les valeurs au-dessus de 0.5 signifient une bonne séparation des espèces le long des axes. L'inertie totale, représentant la variance totale des données est également plus élevée en 1993 qu'en 1992. Le diagramme d'ordination de 1993 a donc plus de valeur mais, comme nous l'avons relevé ci-dessus, la disposition des sites est très comparable.

Tab. 21. AFC 1992 et 1993 du peuplement. L'analyse est conduite sur une matrice de 44 et 38 espèces en 1992 et 1993 respectivement, distribuées dans 24 tentes Malaise.

Axes	1992			
	1	2	3	4
Valeurs propres	0.364	0.222	0.144	0.90
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	1.629			
Axes	1993			
	1	2	3	4
Valeurs propres	0.406	0.206	0.153	0.100
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	1.804			

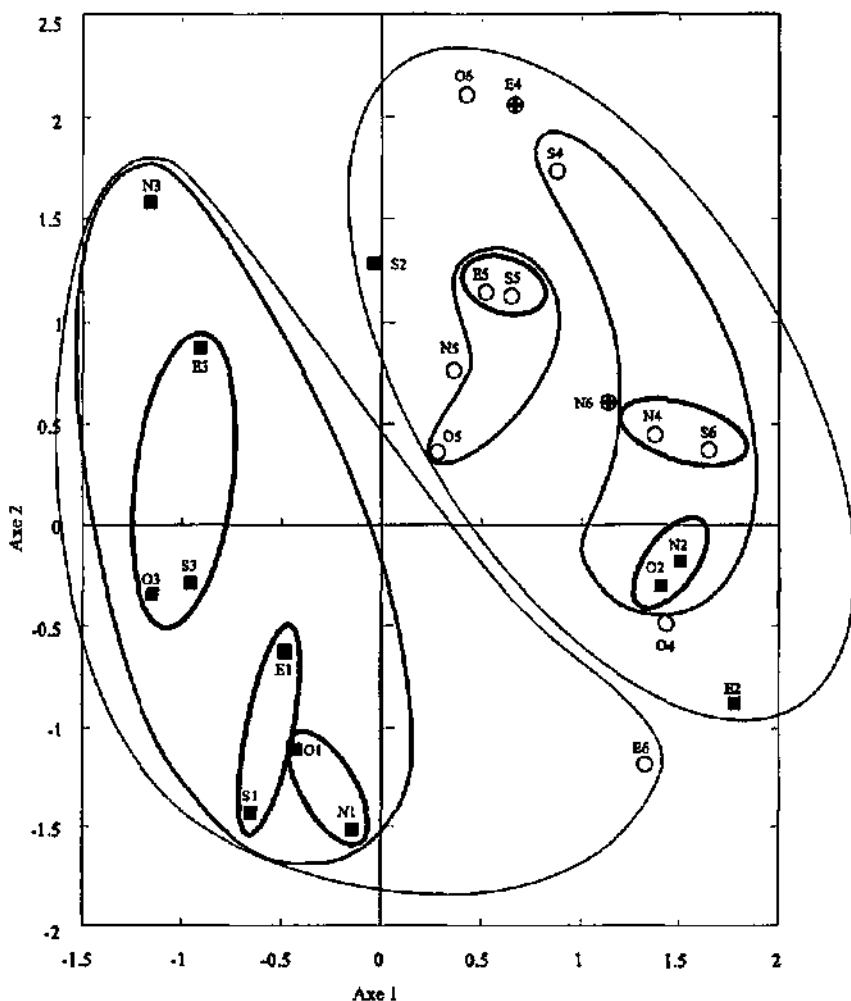


Fig. 23. Superposition de la chaîne des liens primaires (groupement à liens simples) à l'AFC de la Fig. 21. Les symboles utilisés sont les mêmes que pour la Fig. 21. Ellipse épaisse: distance < 0.4 ; ellipse moyenne: $0.4 \leq \text{distance} \leq 0.5$; ellipse fine: $0.5 < \text{distance} \leq 0.6$. Les éléments marqués d'une croix n'appartiennent pas au groupe défini par la patatoïde et se groupent à des distances plus élevées.

Les Tabs. 22 et 23 présentent l'influence de chacune des espèces sur l'ordination, c'est-à-dire leur poids dans l'analyse multiplié par leur variance (TER BRAAK, 1990a). En 1992, parmi les 20 espèces ayant la plus grande influence sur la distribution des interfaces, 7 sont inféodées au pommier (espèces soulignées dans le Tab. 22), soit un peu plus de 35%. Ces espèces représentent 23% du total des individus (Fig. 16) et ont donc une influence plus marquée sur l'ordination que leur seule abondance laisserait supposer. En 1993, par contre, l'influence des espèces associées est à la même échelle que leurs abondances relatives puisque 4 d'entre elles sont dans les 20 espèces prépondérantes (20%, Tab. 23) et qu'elles représentent 19% des captures (Fig. 16). Quatre espèces seulement sont communes aux 2 années: *Clepsis unifasciana*, *Cnephasia pumicana*, *Dichrorampha gueneana*, et *Grapholita compositella*. Parmi celles-ci, seule *Cnephasia unifasciana* est inféodée au pommier.

Tab. 22. Espèces les plus influentes dans l'AFC de 1992. Les espèces inféodées au pommier sont soulignées.

Espèces	Poids*Variance ¹	Espèces	Poids*Variance ¹
<i>Argyroplaca lacunana</i>	16.8	<i>Dichrorampha gueneana</i>	20.5
<i>Epagoge grotiana</i>	17.3	<i>Cnephasia virgureana</i>	22.2
<i>Tortrix viridana</i>	17.7	<i>Clepsis semialbana</i>	22.8
<u><i>Cydia namonella</i></u>	17.8	<i>Grapholita compositella</i>	23.0
<u><i>Eudemis heparana</i></u>	18.2	<u><i>Sparganothis pilleriana</i></u>	23.8
<i>Zeiraphera isertiana</i>	18.6	<i>Celyphoides cespitanus</i>	24.7
<i>Ancylis achatana</i>	18.7	<u><i>Clepsis unifasciana</i></u>	37.2
<u><i>Salkonota ocellana</i></u>	19.7	<i>Eupoecilia ambiguella</i>	37.2
<u><i>Archips crataegana</i></u>	20.0	<i>Lobesia botrana</i>	38.6
<u><i>Rhopobota naevana</i></u>	20.3	<i>Cnephasia pumicana</i>	39.5

¹ plus son poids et sa variance sont grands, plus l'espèce est influente dans l'ordination. La multiplication des deux paramètres permet de classer hiérarchiquement les espèces.

La distinction entre les interfaces verger/culture - écosystèmes adjacents est la même pour 1992 et 1993 (cf. Fig. 20, 21, 22, 23) mais les espèces qui contribuent le plus à cette distinction ne sont pas les mêmes, excepté les 4 espèces citées ci-dessus. Les 4 espèces communes aux deux années peuvent être considérées comme les indicateurs les plus sûrs de la distinction entre les interfaces et contribuent donc clairement à la séparation d'un côté des vergers 1 et 3 et de l'autre des cultures 4, 5, 6 et du verger 2.

Tab. 23. Espèces les plus influentes dans l'AFC de 1993. Les espèces inféodées au pommier sont soulignées.

Espèces	Poids*Variance ¹	Espèces	Poids*Variance ¹
<i>Ancylis achatana</i>	14.12	<i>Grapholita compositella</i>	22.72
<i>Indéterminés</i>	14.25	<i>Epinoia ntsella</i>	22.83
<i>Neosphaleroptera mibilana</i>	15.32	<i>Cnephasia virgaurana</i>	23.28
<i>Epinoia grotiana</i>	16.96	<i>Cnephasia incertana</i>	23.64
<i>Argyroplote lacunana</i>	17.84	<i>Pseudargyrotoza conwaguana</i>	27.25
<i>Archips padana</i>	19.11	<i>Dichrarampha gueneana</i>	28.23
<i>Hedya pruniana</i>	19.58	<i>Tortrix viridana</i>	31.55
<i>Cnephasia alternella</i>	19.61	<i>Clepsis unifasciana</i>	38.72
<i>Zetraphera iseriana</i>	21.20	<i>Cnephasia pumicana</i>	49.31
<i>Celypha striana</i>	21.42	<i>Lobesia botrana</i>	52.24

¹ plus son poids et sa variance sont grands, plus l'espèce est influente dans l'ordination. La multiplication des deux paramètres permet de classer hiérarchiquement les espèces.

Sur la base des observations des AFC de 1992 et 1993, nous pouvons déjà affirmer que les facteurs écologiques sous-jacents qui pourraient expliquer cette distribution, seront les caractéristiques qui différencient les vergers 1 et 3 du verger 2 et des cultures 4, 5 et 6.

5.3.3 L'activité de la guildes des tordeuses inféodées à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents: interprétation selon l'analyse factorielle des correspondances et le groupement

Résumé du chapitre 5.3.3

Les tordeuses inféodées capturées différencient moins fortement les interfaces des vergers/cultures avec leur environnement que les espèces non inféodées.

Malgré le poids important de *Pandemis heparana* et de *Clepsis unifasciana* dans la différenciation des interfaces, les résultats contradictoires des deux années ne permettent pas de tirer de conclusion sur leur valeur indicatrice.

Les diagrammes d'ordination représentant les résultats des AFC faites avec une matrice des espèces réduite, c'est-à-dire ne contenant que les abondances des espèces inféodées au pommier (guilde des espèces inféodées), différencient mieux les 24 interfaces que les analyses précédentes. En effet, les axes ont des valeurs propres plus importantes, démontrant une meilleure séparation des espèces (Tab. 24). En 1993, la valeur propre de l'axe 1 atteint pratiquement 0.5. Par contre, la représentation graphique des ces analyses a posé plus de problèmes, puisqu'avec quelques points très éloignés, le centre du diagramme devient très "fourmi".

Pour pouvoir juxtaposer le résultat du groupement nous avons choisi de représenter les axes 1 et 3 pour les données de 1992, car en particulier, la différenciation des vergers et des cultures se fait sur ce dernier axe (Figs. 24 et 25).

Pour les données de 1993, nous avons représenté séparément le diagramme d'ordination et le groupement, pour ne pas surcharger l'image (Figs. 26 et 27).

En 1992, nous retrouvons dans les grandes lignes la séparation observée lors de l'analyse du peuplement complet. Les tentes Malaise des vergers 1 et 3 sont très regroupées et les deux ensembles sont relativement proches. Nous trouvons également dans le haut du diagramme un groupe homogène formé d'une majorité des tentes posées à l'interface des cultures et des écosystèmes adjacents.

Tab. 24. AFC 1992 et 1993 de la guildes des espèces inféodées. L'analyse est conduite sur une matrice de 17 et 15 espèces en 1992 et 1993 respectivement, distribuées dans 24 tentes Malaise.

Axes	1992			
	1	2	3	4
Valeurs propres	0.397	0.273	0.165	0.104
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	1.557			
Axes	1993			
	1	2	3	4
Valeurs propres	0.468	0.244	0.194	0.098
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	1.552			

La séparation des espèces est importante le long de l'axe 1 (haute valeur propre de cet axe) et correspond à la séparation des vergers traditionnels entre eux (Fig. 24). Nous relevons que *Sparganothis pilleriana* (SPPI) caractérise plutôt le verger 2, *Archips crataegana* (ARCR), *Batodes angustiorana* (BAAN), *Pandemis cerasana* (PACE), *Archips xylosteana* (ARXY), *Acleris rhombana* (ACRH), et *Archips podana* (ARPO) sont proches du verger 3. Les cultures de pommiers ne sont pas caractérisées par une ou plusieurs espèces en particulier mais *Pandemis heparana* (PAHE) s'en rapproche.

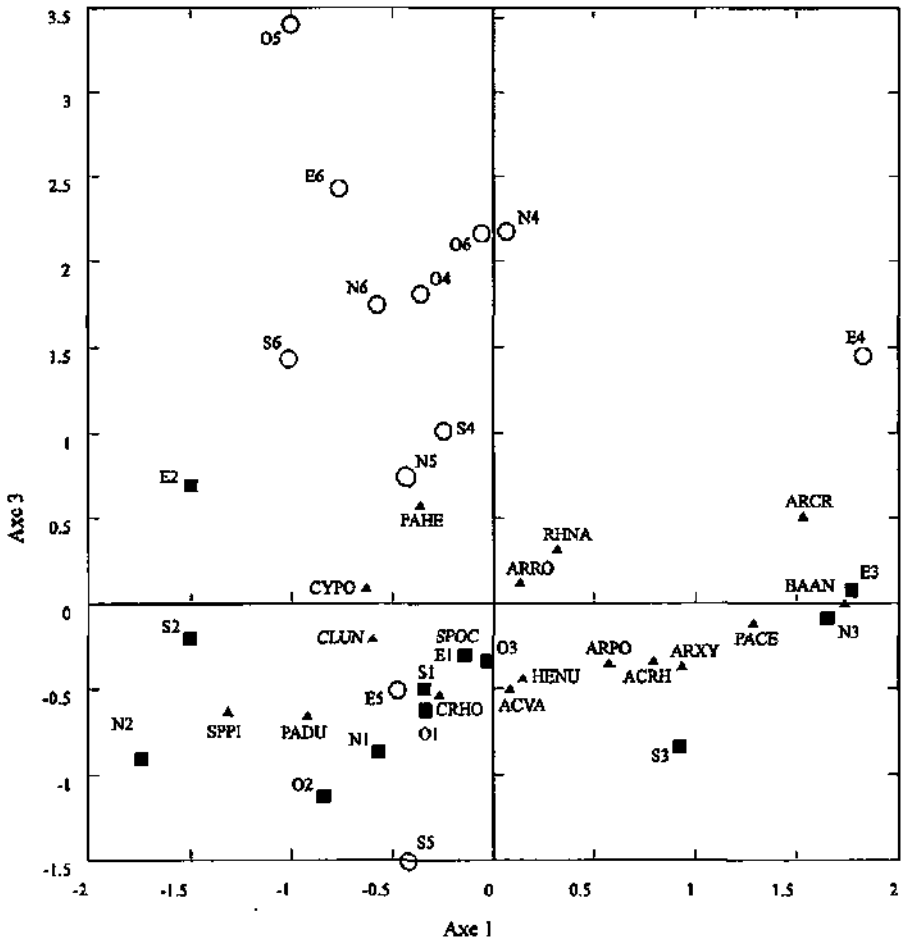


Fig. 24. AFC détendécée 1992 présentant les captures de tordeuses inféodées au pommier dans 24 tentes Malaise installées sur les 4 côtés de 6 vergers et cultures. Les espèces représentées par moins de 5 individus ne sont pas incluses dans l'AFC. 1, 2, 3: vergers; 4, 5, 6: cultures. N, E, S, O: position des tentes Malaise au nord, est, sud, et ouest. ○ : cultures. ■ : vergers. ▲ : espèces inféodées au pommier. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce.

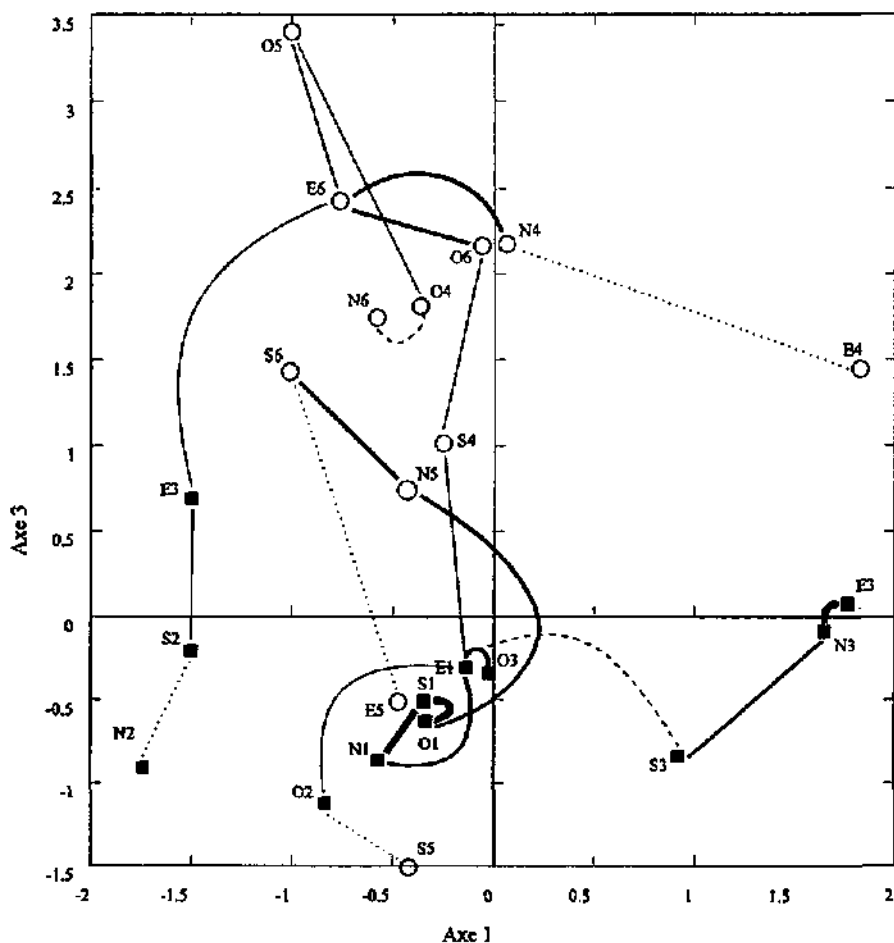


Fig. 25. Superposition de la chaîne des liens primaires (groupement à liens simples) à l'AFC (axes 1 et 3) de la Fig. 24. Les symboles utilisés sont les mêmes que pour la Fig. 24. Trait épais: distance < 0.25; trait moyen: $0.25 \leq$ distance < 0.35; trait fin: $0.35 \leq$ distance < 0.42; trait-riilé: $0.42 \leq$ distance < 0.48; trait-pointillé: $0.48 \leq$ distance \leq 0.6.

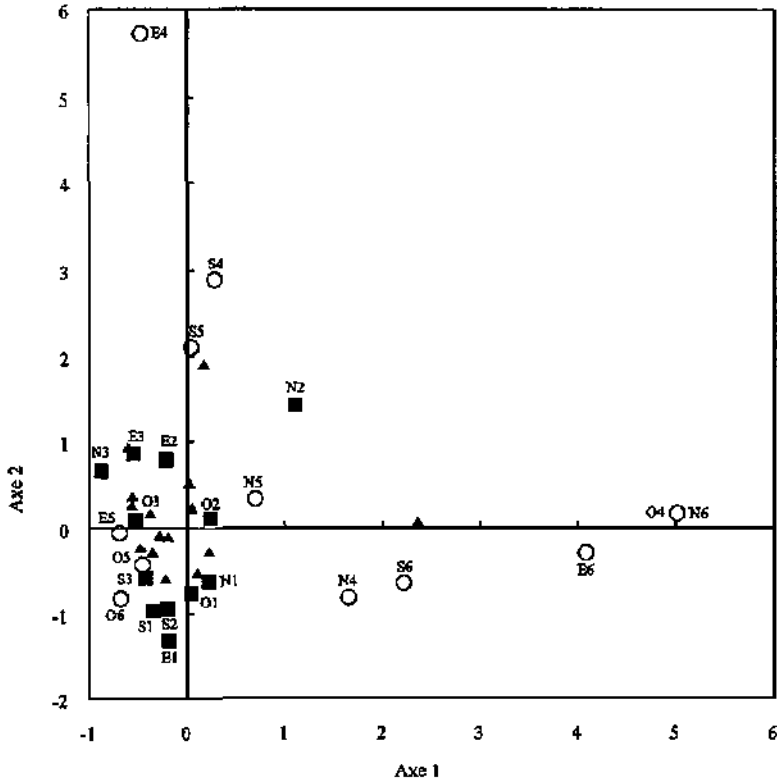


Fig. 26. AFC décentrée 1993 présentant les captures de tordeuses inféodées au pommier dans 24 tentes Malaise installées sur les 4 côtés de 6 vergers et cultures. Les espèces représentées par moins de 5 individus ne sont pas incluses dans l'AFC. 1, 2, 3: vergers; 4, 5, 6: cultures. N, E, S, O: position des tentes Malaise au nord, est, sud, et ouest. ○ : cultures. ■ : vergers. ▲ : espèces inféodées au pommier.

Pour les données de 1993, nous avons une situation un peu différente puisque l'axe 1 représente un fort gradient et que 4 tentes Malaise (E6, N6, O4 et E4) se trouvent éloignées du centre du diagramme¹ (Fig. 26). Le résultat du groupement est représenté séparément et révèle que, comme pour les données de 1992, les tentes Malaise des vergers 1 et 3 sont proches (Fig. 27). Les interfaces correspondant aux

¹ Les noms des espèces n'ont pas été introduits pour ne pas surcharger.

cultures de pommiers sont divisées en trois groupes.

Le premier groupe se lie aux vergers traditionnels et réuni les tentes O5, E5 et O6. Sur le diagramme d'ordination, les éléments de ce groupe sont au milieu des tentes Malaise des vergers traditionnels, mais l'examen du diagramme des axes 1 et 3 montre qu'ils en sont éloignés sur l'axe 3 (pas présenté). Les autres tentes des cultures de pommiers sont groupées par deux (O4, N6 et N4, S6) ou représente des cas particuliers (S4, E4 et E6).

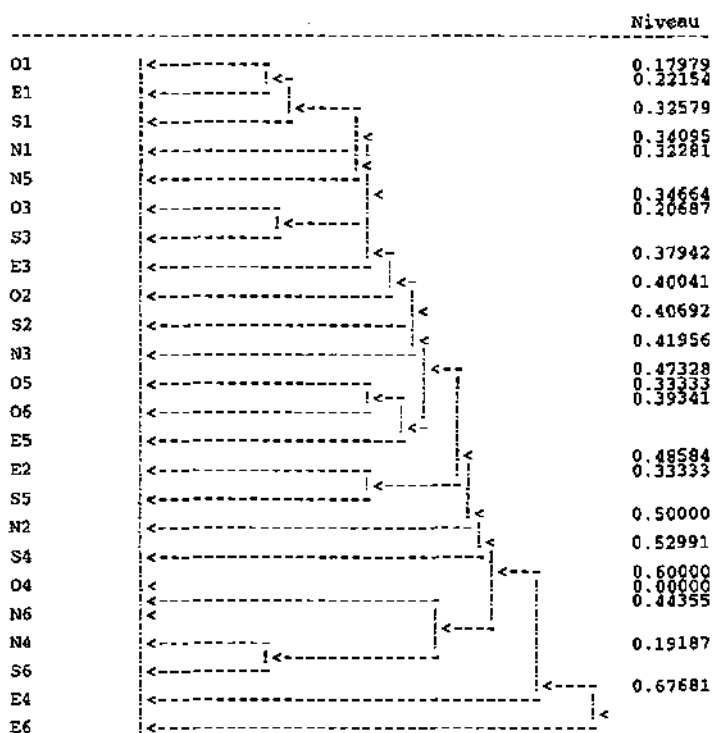


Fig. 27. Groupement à liens simple (connexité: 0) des tentes Malaise en 1993 avec la matrice des espèces inféodées. Le niveau représente la distance entre les éléments et est égale 1- la similarité.

L'espèce inféodée ayant le plus grand poids dans les AFC de 1992 et 1993 est la même, c'est-à-dire *Clepsis unifasciana* (CLUN). Pourtant, en 1992, cette espèce est située entre les vergers 1 et 2, alors qu'en 1993, elle est proche des interfaces E6, N6, et O4, très éloignées du centre. Les espèces les plus influentes les deux années, comme *Pandemis heparana* (PAHE) et *Rhopobota naevana* (RHNA), donnent également des résultats contradictoires puisqu'elles sont "tirées" vers les cultures en 1992 mais au milieu des vergers traditionnels en 1993.

Nous ne pouvons donc dégager les espèces "indicatrices" des échanges entre les vergers ou les cultures et les écosystèmes adjacents sur la base de cette étude. Les résultats de l'ordination et du groupement effectués avec la matrice de la guildé des espèces inféodées au pommier sont globalement homogènes d'une année à l'autre et ne diffèrent pas de l'analyse du peuplement.

Les analyses faites jusqu'ici permettent de voir que les échanges entre les différents vergers et cultures sont bien caractérisés par la faune des tordenses et qu'essentiellement ce peuplement sépare les vergers traditionnels 1 et 3 des cultures et vergers 2, 4, 5 et 6.

Tab. 25. Influence (poids*variance) des espèces inféodées dans l'AFC de 1992.

Espèces	Poids*Variance	Espèces	Poids*Variance
<i>Hedya nubiferana</i>	6.8	<i>Archips rosana</i>	15.1
<i>Croesia holmiara</i>	8.8	<i>Pandemis dumetana</i>	15.2
<i>Acleris rhombana</i>	9.7	<i>Spilonota ocellana</i>	15.5
<i>Acleris variegana</i>	10.1	<i>Rhopobota naevana</i>	16.0
<i>Archips xylosteana</i>	10.8	<i>Archips crataegona</i>	19.2
<i>Archips podana</i>	12.1	<i>Pandemis heparana</i>	21.8
<i>Batodes angustiorana</i>	14.5	<i>Sparganothis pilleriana</i>	31.1
<i>Pandemis cerasana</i>	14.6	<i>Clepsis unifasciana</i>	41.8
<i>Cydia pomonella</i>	14.9		

Tab. 26. Influence (poids*variance) des espèces inféodées dans l'AFC de 1993.

Espèces	Poids*Variance	Espèces	Poids*Variance
<i>Hedya nubiferana</i>	7.1	<i>Rhopobota naevana</i>	12.7
<i>Spilonota ocellana</i>	7.3	<i>Archips xylosteana</i>	16.5
<i>Pandemis cerasana</i>	7.5	<i>Hedya pruniana</i>	17.3
<i>Archips crataegana</i>	8.5	<i>Pandemis heparana</i>	18.4
<i>Acleris variegana</i>	8.5	<i>Archips rosana</i>	18.5
<i>Croesia halmiana</i>	8.6	<i>Archips podana</i>	24.7
<i>Cydia pomonella</i>	8.7	<i>Clepsis unfusciana</i>	60.1
<i>Neosphaeroptera nubilana</i>	9.5		

Par contre, l'analyse de l'influence des espèces sur la distinction ne permet pas de dégager d'indicateur puisqu'une espèce influente peut se rapprocher d'un certain groupe d'interfaces en 1992 et d'un autre groupe en 1993. Cela prouve que dans le contexte de cette étude, 2 années ne suffisent pas à extraire les espèces indicatrices potentielles des différents types d'interfaces. Il est à remarquer néanmoins que l'approche globale (analyse multivariable) permet une différenciation des échanges d'une année à l'autre.

5.4 L'influence des descripteurs environnementaux sur le mouvement des tordeuses à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents

5.4.1 Introduction

L'hypothèse de départ du travail supposait l'existence de facteurs environnementaux influents sur l'activité des tordeuses en bordure des vergers de pommier. La mesure de cette influence et sa signification statistique nous permettra de situer le rôle écologique du verger pour les tordeuses dans le paysage environnant. Dès le départ, l'environnement direct de la tente Malaise fût hypothétiquement considéré comme un des facteurs les plus influents. En effet, nous avons peine à imaginer que la faune d'un verger bordé par une forêt ne soit pas influencée par cette forêt. Cette remarque est particulièrement vraie pour les insectes mobiles. Nous pouvons également affirmer que le verger est certainement régulièrement visité par des espèces forestières (ou d'autres milieux) et que vice versa, la forêt est explorée par des espèces typiques du verger. Ces visites régulières ne signifient pas pour autant que les espèces en question soient installées dans le milieu adjacent.

Les résultats du test de Mantel (5.3.2 "L'activité du peuplement...") nous ont montré que nous avons mesuré l'activité de vol des tordeuses dans une zone de transition ou écotone entre deux écosystèmes et qu'il ne s'agissait pas véritablement d'une émigration et d'une immigration d'un milieu vers l'autre. Selon la définition de l'écotone (HOLLAND, 1988), la faune active dans cette zone devrait refléter la présence des deux écosystèmes en contact. Malgré le résultat du test de Mantel, nous avons utilisé le collecteur comme unité de base de l'échantillonnage dans les analyses avec les descripteurs environnementaux, afin de garder le plus de finesse possible.

En procédant de cette manière, on rend l'analyse plus sensible aux descripteurs puisqu'on a la même valeur pour 2 unités d'échantillonnage qui se ressemblent

fortement, c'est-à-dire 2 collecteurs appartenant à la même tente Malaise. Par ce fait, nous tenons compte de la variabilité entre 2 collecteurs, si petite soit-elle. Nous ajouterons que les analyses ont toujours été faites aux deux niveaux (24 tentes Malaise et 48 collecteurs) pour vérifier l'homogénéité des résultats. Les conclusions sont semblables sauf en ce qui concerne la sélection pas à pas des classes des descripteurs paysagers mais il s'agit là, à notre avis, d'une question de sensibilité du test de Monte Carlo eu égard au nombre d'échantillons. Nous y reviendrons au chapitre "ACC descripteur par descripteur ...", p. 139.

Les facteurs d'influence principaux ont été définis et introduit dans une analyse canonique des correspondances ou ACC, afin de cerner leur impact sur le peuplement de tordeuses actives dans la zone de transition entre le verger et son environnement. Nous avons d'abord trié les (trop) nombreux descripteurs choisis. Afin de partager la variation totale de la matrice espèces en variation expliquée par l'environnement, nous avons ensuite réalisé une série d'ACC partielles. La démarche est expliquée par la Fig. 27. L'influence des descripteurs a ensuite été testée avec les axes de l'AFC pour confirmer les résultats obtenus par l'ACC, selon la démarche de TER BRAAK (1986).

De même que dans les chapitres 5.2 "Le mouvement global ..." et 5.3 "Le mouvement différencié ...", nous avons toujours effectué en parallèle les analyses concernant le peuplement complet de tordeuses et la guildes des espèces inféodées au pommier. Cette démarche se justifie évidemment pour les analyses canoniques, puisque celles-ci révéleront en détail les relations des espèces avec les descripteurs environnementaux choisis. Nous comprendrons alors qu'une analyse différenciée peuplement - guildes prend toute son importance quant au rôle des descripteurs environnementaux.

Par la suite, nous séparerons les analyses faites sur les données de 1992 et de 1993, et les analyses concernant le peuplement et la guildes. Il est évident qu'un intérêt particulier sera porté à la comparaison des résultats obtenus.

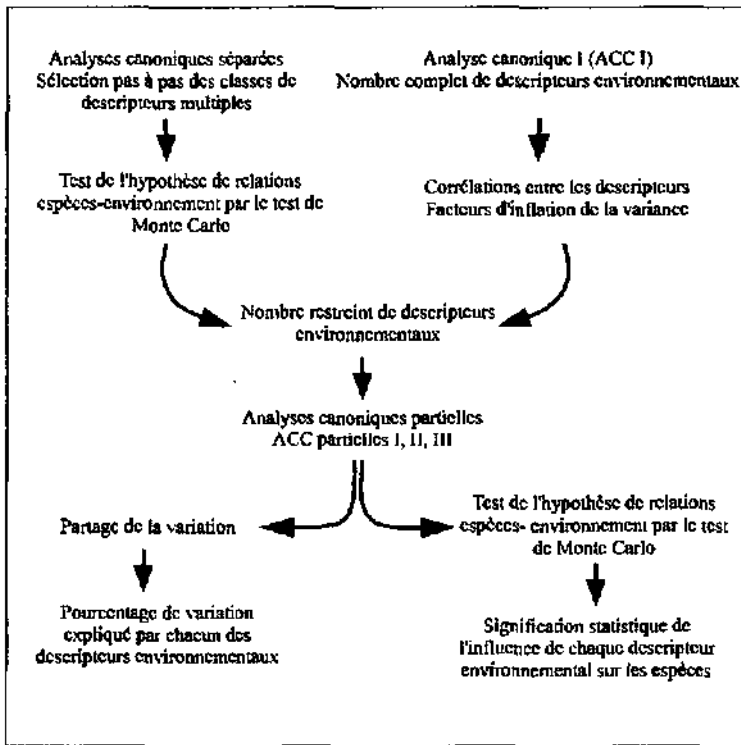


Fig. 28. Représentation schématique des analyses permettant une sélection des variables explicatives (descripteurs environnementaux), suivi du partage de la variation expliquée et de sa signification statistique.

Soit que nous nous référons à l'ensemble des tordeuses capturées ou aux tordeuses inféodées au pommier, nous utiliserons les termes de matrice peuplement ou de matrice guild. Un des avantages de l'analyse canonique est de révéler des relations entre les descripteurs environnementaux, devenus variables explicatives, et les axes d'ordination qui ne peuvent être décelées par une ordination sans contrainte. La comparaison des valeurs propres obtenues par ACC ou AFC, ainsi que des coefficients de corrélations

entre les coordonnées des sites dérivées des coordonnées des espèces¹, et les coordonnées des sites calculées par combinaisons linéaires des variables explicatives² ("species-environment correlations") nous permettent de cerner l'importance de ces variables dans l'explication de la distribution des espèces et des sites (TER BRAAK, 1986). Pour l'interprétation, nous emploierons les diagrammes d'ordination, les coefficients canoniques (ACC), les coefficients de régression (AFC), ainsi que les corrélations intrasets³.

L'ACC permet de tester l'hypothèse d'une relation espèces - environnement. Dans notre cas, l'hypothèse⁴ est: "les tordeuses actives dans la zone de transition entre un verger/culture et les milieux voisins sont significativement influencées par: le type de milieu environnant, l'entourage éloigné du verger, le type de verger (verger vs. culture), l'orientation de la zone de transition et la position géographique du verger". La procédure utilisée dans CANOCO est le test de Monte Carlo (test par permutations).

Nous effectuons la première analyse canonique (ACC 1) avec le lot complet de descripteurs environnementaux, pour avoir un premier aperçu de la réaction de la matrice espèces (Fig. 28). Cette première étape nous révélera le trop grand nombre de descripteurs par rapport au nombre d'échantillons.

La deuxième étape conduit à faire le tri dans les descripteurs environnementaux. Pour trouver le set de descripteurs le plus restreint mais expliquant la part de variation la plus intéressante de la matrice espèce, nous avons procédé à une série d'analyses canoniques, considérant les descripteurs séparément. Chacune des parts de variation

¹ Pour simplifier, nous utiliserons les termes employés dans CANOCO, c'est-à-dire, "axes-espèces".

² Dans CANOCO, "axes-environnements".

³ Corrélations entre les variables explicatives et les axes, calculés par combinaison linéaire de ces variables.

⁴ Il s'agit en l'occurrence de l'hypothèse alternative. C'est l'hypothèse nul H_0 , qui nie la relation biologique, qui sera testée.

obtenues a été testée avec le test de Monte Carlo.

Après avoir éliminé les descripteurs n'expliquant pas significativement une part de la variation dans la matrice espèces, nous avons sélectionné, par des régressions pas à pas, les descripteurs restants, classe par classe. Par exemple, nous avons extrait dans les descripteurs *paysage I* et *paysage II*, les classes expliquant une part significative de la matrice espèce.

Pour terminer, nous avons procédé aux ACC partielles I, II et III afin de délimiter la part de variation due à chacun des descripteurs environnementaux et d'en tester l'influence.

5.4.2 Les descripteurs environnementaux

Nous présenterons ici le set de descripteurs de base défini *a priori*. Les 8 descripteurs choisis caractérisent l'environnement du verger ou de la tente Malaise. Quatre d'entre eux sont nominaux, deux forment les coordonnées du verger, un est quantitatif et le dernier est semi-quantitatif.

Le premier descripteur, définissant le **type de verger**, est divisé en deux classes, soit *culture* (v1) et *verger* (v2). C'est une variable explicative nominale.

Nous pouvons supposer que le paysage agirait à deux échelles sur l'activité à l'interface. Le premier rayon d'action est donné par l'abord immédiat du verger (écosystème directement adjacent); nous l'appellerons "effet direct du paysage", puisqu'il provient d'un contact direct entre les deux écosystèmes. Le descripteur définissant le **type d'écosystème adjacent au verger** (descripteur nominal), est divisé en 6 classes soit *forêt* (v3), *grande culture* (v4), *vigne* (v5), *autre verger* (v6), *prairie* (v7), et *jardin* (v8). Cette variable explicative fait référence à l'impact direct du paysage sur l'activité des tordeuses dans l'interface et a été nommée **paysage I**.

Le second rayon d'action est l'entourage éloigné du verger (300 m depuis l'interface) et est appelé "effet indirect du paysage". C'est le troisième descripteur, il est nominal et divisé en 6 classes identiques aux 6 classes du *paysage I* (v9-14). Il fait référence à l'impact régional du paysage sur l'activité des tordeuses. Cette variable explicative est logiquement appelée *paysage II*.

Le quatrième descripteur, nominal également, donne l'orientation de la tente Malaise selon les quatre points cardinaux, *ouest* (v15), *nord* (v16), *est* (v17) et *sud* (v18). Il exprime également le déplacement possible des tordeuses à longue distance et le transport par le vent, selon les directions nord-sud et est-ouest, par exemple. Dans la région de la Côte, la direction nord-sud coupe perpendiculairement l'axe de la chaîne du Jura et du lac Léman et se caractérise par un vent, le Joran, qui souffle durant l'été. L'axe est-ouest représente la direction des vents dominants dans la région.

Le cinquième descripteur est défini par les coordonnées géographiques des vergers, relevées sur la carte topographique à l'échelle 1/25.000 (v19 et v20).

Le sixième descripteur correspond au rapport *longueur de la bordure / surface du verger* (descripteur quantitatif) et a été appelé *bordure/surface* (v21).

Le septième descripteur caractérise la structure (v22) du milieu adjacent selon son degré d'ouverture au passage (descripteur semi-quantitatif, échelle de 1 à 3). Par exemple, un bâtiment représente un obstacle et prend la valeur 1, de même qu'une lisière de forêt.

Nous avons considéré que l'influence d'un descripteur environnemental donné est la même sur les 2 collecteurs appartenant à la même tente (Tab. 28). Les multiples classes des 8 descripteurs environnementaux sont introduites dans l'analyse comme v1 à v22 variables explicatives.

Tab. 27. Descripteurs environnementaux multiclassés utilisés comme facteurs explicatifs dans l'analyse de la variance dans l'activité des tordeuses à l'interface entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents.

Descripteurs environnementaux		Classes des descripteurs		
Type de verger		v1	Culture	
		v2	Verger	
Type de milieu adjacent ou paysage I		v3	Forêt I	
		v4	Grande culture I	
		v5	Vigne I	
		v6	Autre verger I	
		v7	Prairie I	
		v8	Jardin I	
		v9	Forêt II	
		v10	Grande culture II	
ou paysage II		v11	Vigne II	
		v12	Autre verger II	
		v13	Prairie II	
		v14	Jardin II	
Espace	Orientation	v15	Ouest	
		v16	Nord	
		v17	Est	
		v18	Sud	
	Coordonnées géographiques	v19	x	
		v20	y	
		Bordure/surface	v21	quantitative
		Structure	v22	semi-quantitative
Emigration-Immigration	v23	émigration		
	v24	immigration		

Tab. 28. Valeurs des variables explicatives multiclassées utilisées avec les AFC et les ACC.

	Variables explicatives																					
	v1	v2	v3	v4	v5	v6	v7	v8	v9	v10	v11	v12	v13	v14	v15	v16	v17	v18	v19	v20	v21	v22
Collecteurs																						
O1E	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	506	143	4.52	1
O1I	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	506	143	4.52	1
N1E	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	506	143	2.51	3
N1I	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	506	143	2.51	3
E1E	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	506	143	4.02	3
E1I	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	506	143	4.02	3
S1E	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	506	143	2.21	3
S1I	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	506	143	2.21	3
O2E	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	516	147	2.29	3
O2I	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	516	147	2.29	3
N2E	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	516	147	1.59	2
N2I	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	516	147	1.59	2
E2E	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	516	147	1.9	2
E2I	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	516	147	1.9	2
S2E	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	516	147	1.43	3
S2I	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	516	147	1.43	3
O3E	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	503	135	6.51	2
O3I	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	503	135	6.51	2
N3E	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	503	135	2.17	1
N3I	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	503	135	2.17	1
E3E	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	503	135	6.38	1
E3I	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	503	135	6.38	1
S3E	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	503	135	2.04	3
S3I	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	503	135	2.04	3
O4E	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	502	136	0.22	3
O4I	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	502	136	0.22	3
N4E	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	502	136	1	2
N4I	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	502	136	1	2
E4E	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	502	136	0.65	3
E4I	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	502	136	0.65	3
S4E	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	502	136	1.09	3
S4I	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	502	136	1.09	3
O5E	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	509	143	0.25	3
O5I	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	509	143	0.25	3
N5E	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	509	143	0.41	1
N5I	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	509	143	0.41	1
E5E	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	509	143	0.25	1
E5I	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	509	143	0.25	1
S5E	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	509	143	0.41	2
S5I	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	509	143	0.41	2
O6E	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	519	146	0.31	2
O6I	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	519	146	0.31	2

	Variables explicatives																					
	v1	v2	v3	v4	v5	v6	v7	v8	v9	v10	v11	v12	v13	v14	v15	v16	v17	v18	v19	v20	v21	v22
N6E	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	519	146	0.57	2
N6I	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	519	146	0.57	2
E6E	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	519	146	0.35	3
E6I	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	519	146	0.35	3
S6E	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	519	146	0.53	1
S6I	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	519	146	0.53	1

En ce qui concerne les codes des sites ou collecteurs, nous rappellerons que la première lettre correspond à l'orientation, soit O pour ouest, N pour nord, E pour est et S pour sud. Le nombre donne le numéro du verger et la deuxième lettre la position du collecteur, soit E pour émigration et I pour immigration. Les valeurs des variables nominales sont binaire, soit 0 ou 1. A chaque fois qu'une classe caractérise une bordure de verger, la valeur 1 est donnée. Par exemple, les côtés nord et est du verger 3 sont bordés de forêt (en gras dans le tableau). Le titre de chacune des variables (en gras dans leurs définitions) seront par la suite imprimés en italique.

5.4.3 L'influence des descripteurs environnementaux sur le peuplement complet de tordeuses: interprétation selon l'analyse canonique des correspondances

Résumé du chapitre 5.4.3

Les descripteurs environnementaux déterminant l'activité du peuplement complet de tordeuses à l'interface des vergers/cultures de pommiers et de leur environnement sont la position géographique du verger (coordonnées géographiques), le type de verger (traditionnel/cultivé), le paysage alentour et distant.

Une sélection plus précise des descripteurs paysagers montre qu'essentiellement la présence de forêts et de vignes aux alentours et aussi à plus grande distance du verger/culture est prépondérante.

Un partitionnement permet de relever que les coordonnées géographiques du verger/culture expliquent la part la plus importante de la variance, suivent le type de verger, la présence de forêt et de vigne aux alentours du verger/culture.

Les diagrammes d'ordination résultant des ACC caractérisent bien les proximités des vergers/cultures.

L'étude des relations espèces-environnement relève que certaines espèces sont significativement influencées, positivement ou négativement par les descripteurs environnementaux les plus importants. Notamment, tant en 1992 qu'en 1993, 3 espèces sont négativement et significativement influencées par les cultures de pommiers.

Analyse canonique I (peuplement)

Cette première analyse nous a essentiellement permis d'éliminer les descripteurs environnementaux en surnombre. Nous ne présenterons pas le diagramme d'ordination correspondant à cette analyse. Nous nous contenterons de mettre en évidence les informations qui ont effectivement permis d'éliminer quelques descripteurs. Nous avons utilisé la forme détendue de l'ACC, précaution qu'il ne sera plus nécessaire de prendre avec le lot restreint de descripteurs.

Le Tab. 29 permet de réaliser qu'en 1992, 63.6% $\left(\frac{1.678}{2.640} \times 100 \right)$ de la variation de la matrice espèce est expliquée par les 24 descripteurs environnementaux sélectionnés. En 1993, ce pourcentage s'élève à 64.5 % $\left(\frac{1.834}{2.845} \times 100 \right)$. Ces pourcentages sont importants. Il faut relever que nous pourrions, en poussant à l'extrême le nombre de descripteurs environnementaux, avoir un pourcentage de variation expliquée proche de 100%. Ce n'est pas le but de telles analyses. Nous devons plutôt chercher le lot le plus simple de descripteurs. En éliminant certains des descripteurs, le pourcentage de variation expliquée, les valeurs propres et les corrélations espèces-environnement diminuent, mais l'analyse gagne en validité.

Une ACC réalisée avec 48 échantillons (collecteurs) et 24 descripteurs environnementaux pose un problème important. En effet, les descripteurs environnementaux sont généralement multicollinéaires, c'est-à-dire qu'ils s'expliquent les uns les autres. CANOCO nous permet d'analyser cette multicollinéarité en calculant le facteur d'inflation de la variance des descripteurs dans l'équation de la régression multiple (Variance Inflation Factor, ou VIF).

Tab. 29. ACC 1992 et 1993. L'analyse est conduite sur une matrice de 44 (1992) et 38 (1993) espèces (peuplement) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par 7 descripteurs environnementaux divisés en 24 classes.

Axes	1992				
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.372	0.230	0.156	0.094	
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes					2.640
Somme des valeurs propres canoniques					1.678
Axes	1993				
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.449	0.227	0.151	0.119	
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes					2.845
Somme des valeurs propres canoniques					1.834

Plus son facteur d'inflation est grand, plus le descripteur est corrélé avec les autres et moins il a de contribution unique à l'équation de régression. TER BRAAK (1987b) note qu'un facteur d'inflation dépassant 20 indique que le descripteur n'a pas de contribution unique à la régression. Nous ajouterons que dans le cas de forte multicollinéarité, les coefficients canoniques deviennent instables (ils sont utilisés dans l'interprétation de l'influence des descripteurs environnementaux).

Dans notre analyse des données de 1992, 7 descripteurs ou classes de descripteurs sur 22 ont un facteur d'inflation de la variance qui dépasse 20. En 1993, ce nombre s'élève à 8. Il est donc impératif de mieux cerner les descripteurs importants. Nous ajouterons que d'un point de vue biologique et écologique, il est plus intéressant de dégager les quelques descripteurs environnementaux qui ont une influence prépondérante sur les espèces.

Nous avons d'abord utilisé les corrélations entre les descripteurs environnementaux pour en éliminer certains. La première analyse révèle que le descripteur *bordure/surface* (v21) est fortement corrélée avec le *type de verger* ($r = 0.66$). Cette corrélation reflète parfaitement la situation puisque les vergers traditionnels ont généralement une surface modeste (un rapport *bordure/surface* grand) comparés aux cultures. Les corrélations intrasets¹ indiquant que le *type de verger* est important dans l'explication de la variation sur l'axe 2, nous avons éliminer le rapport *bordure/surface* des analyses subséquentes. La *structure* de la bordure (v22) est très corrélée à la présence de forêt comme milieu adjacent au verger/culture. En effet, la valeur 3 a toujours été attribuée à ce descripteur en présence de forêt (Tab. 28). Nous garderons la classe *forêt* pour respecter l'entité du descripteur *paysage 1*. Mais nous ne saurons évidemment pas si l'effet sur la matrice espèces est dû à la forêt en tant que type de milieu adjacent ou si c'est l'influence de sa structure qui prédomine.

¹ Ces corrélations permettent de juger de l'importance de chacun des descripteurs environnementaux sur les axes de l'ordination.

*ACC descripteur par descripteur et sélection pas à pas des descripteurs
environnementaux multiclassés (peuplement)*

Les corrélations entre les descripteurs ne suffisent pas toujours à révéler et à éliminer les descripteurs les moins intéressants ou les moins importants. Elles servent surtout à regrouper les descripteurs qui ont une influence très voisine sur les espèces (par exemple, l'influence de la structure de la bordure s'exprime essentiellement par la présence de forêt ou non). Or, parmi les descripteurs restants, certains ont peut-être une influence minimale sur la matrice espèces. Pour juger de leur importance, nous avons procédé à des ACC descripteur par descripteur. Les résultats sont résumés sous forme de tableaux séparés pour 1992 et 1993 (Tab. 30 et 31). Nous avons estimé utile de présenter dans les tableaux les valeurs propres des axes de l'ACC, afin de juger de l'importance des descripteurs sur les premiers axes en particulier.

Nous avons séparé dans cette analyse l'*orientation* des *coordonnées géographiques*, car malgré que nous les ayons regroupées sous la dénomination *espace* dans la présentation des descripteurs environnementaux, leur influences respectives et surtout les facteurs expliquant leurs influences sont très différents. En effet, l'*orientation* peut révéler un effet des courants de vents dominants dans la région alors que les *coordonnées géographiques* peuvent dévoiler une variation biogéographique.

L'importance de la position du collecteur sur la tente Malaise est faible puisque le pourcentage de variation de la matrice espèces due à ce descripteur n'est que de 2.9% en 1992 et 1.4% en 1993 (Tab. 30 et 31). Cette influence n'est d'ailleurs pas significative, considérant le résultat du test de Monte Carlo ($p = 0.16$ et $p = 0.91$ en 1992 et 1993 respectivement). Ce résultat confirme les conclusions du test de Mantel effectué pour comparer l'émigration à l'immigration. On peut alors affirmer que l'émigration n'est pas significativement différente de l'immigration, si l'on examine l'ensemble des tentes Malaise. Néanmoins, cela ne signifie pas que localement, à l'échelle d'une tente Malaise ou d'un verger/culture, l'émigration ne soit pas différente

de l'immigration.

Tab. 30. ACC séparées (1992). L'analyse est conduite sur une matrice de 44 espèces (peuplement) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: direction du mouvement (*émigration-immigration*), l'*orientation* (ouest, nord, est et sud), les *coordonnées géographiques* et le *type de verger*. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

Emigration - Immigration					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.076	0.398	0.270	0.218	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.076
Pourcentage de variation					2.9
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.16</i>
Orientation					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.087	0.051	0.028	0.388	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.167
Pourcentage de variation					6.3
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.45</i>
Coordonnées géographiques					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.286	0.177	0.236	0.224	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.463
Pourcentage de variation					17.5
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.01</i>
Type de verger					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.191	0.387	0.266	0.195	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.191
Pourcentage de variation					7.2
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.01</i>

L'*orientation* de la tente Malaise n'explique pas non plus une part significative

de la variation de la matrice (6.3% et 7.4%, $p = 0.45$ et $p = 0.18$, en 1992 et 1993 respectivement). La position des tentes Malaise selon les 4 points cardinaux n'influe donc pas sur la capture des tordeuses. Nous avons, en présentant les descripteurs environnementaux, relevé l'importance de celui-ci puisqu'il représente l'impact possible du vent et de ces courants principaux. L'analyse révèle que sur l'ensemble des tentes Malaise, la capture des tordeuses n'est pas significativement influencées par les courants des vents dominants.

Les *coordonnées géographiques*, représentant la variation possible de la matrice espèces le long d'un gradient spatial, sont plus intéressantes puisqu'elles expliquent 17.5% et 16.4% de la variation en 1992 et 1993 respectivement. Cette variation expliquée est significative ($p = 0.001$ en 1992 et 1993). Ce résultat met en lumière le gradient spatial dans les captures d'un verger à l'autre (on a attribué le même point géographique aux 4 tentes Malaise d'un même verger). Cette influence dévoile le changement paysager observable du verger le plus à l'ouest (Petit Bois) à la culture la plus à l'est (Allaman), passant d'un ensemble d'écosystèmes variés (plusieurs types de culture, forêt, haies, bosquets, etc.) à une configuration quasi monoculturale de vigne. Il sera donc important de séparer dans les analyses subséquentes, l'effet purement spatial de l'effet environnemental, ou, dans notre cas, de l'effet paysager (pour autant que le paysage en tant que tel ait une influence significative sur la matrice espèces).

L'examen des valeurs propres permet de souligner l'importance de chacun des descripteurs sur les axes de l'ACC. Dans le cas de l'*émigration-immigration*, la seule valeur propre canonique, celle du premier axe est très faible et reflète parfaitement le peu d'importance de ce descripteur. Les autres valeurs propres ne sont pas canoniques (les axes 2, 3, 4 ne sont pas contraints, puisqu'il n'y a qu'un descripteur) et sont l'équivalent des valeurs propres d'une AFC. L'*orientation* contraint les 3 premiers axes de l'ACC (il y a 4 orientations possibles, mais la dernière est récurrente). Les valeurs propres canoniques sont faibles et démontrent également le

peu de variation expliquée par ce descripteur. Les *coordonnées géographiques* s'expriment fortement sur le premier axe et prouvent ainsi l'importance du gradient spatial.

Tab. 31. ACC séparées (1993). L'analyse est conduite sur une matrice de 38 espèces (peuplement) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: direction du mouvement (*émigration-immigration*), l'*orientation* (ouest, nord, est et sud), les *coordonnées géographiques* et le *type de verger*. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

Axes	Emigration - Immigration				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.039	0.472	0.311	0.257	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.039
Pourcentage de variation					1.4
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.91</i>
Axes	Orientation				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.101	0.067	0.044	0.456	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.212
Pourcentage de variation					7.4
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.18</i>
Axes	Coordonnées géographiques				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.311	0.157	0.292	0.249	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.468
Pourcentage de variation					16.4
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.01</i>
Axes	Type de verger				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.257	0.406	0.304	0.199	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.257
Pourcentage de variation					9.0
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.01</i>

La répétition exacte des résultats de 1992 en 1993 nous permet d'affirmer que l'influence respective, significative ou non, des descripteurs environnementaux est claire. Les résultats obtenus en procédant aux analyses à l'échelle de la tente Malaise, soit sur une matrice de 24 échantillons, sont exactement semblables.

En ce qui concerne les descripteurs multiclassés (*paysage I* et *paysage II*), nous avons ajouté la procédure de sélection pas à pas qui permet d'extraire les classes expliquant une part significative de la variation dans la matrice espèces. Cette méthode est utilisée pour trier les classes entre elles, au sein même des deux descripteurs environnementaux précités. Cette méthode se justifie ici, bien qu'elle représente quelques dangers, car c'est le *paysage I* et le *paysage II* en tant qu'entité qui nous intéressent en premier lieu et moins le détail des classes de ces descripteurs.

Dans un premier temps, la procédure de sélection pas à pas trie les descripteurs dans l'ordre d'importance dans l'ACC. Le but est de tester l'influence du premier descripteur sur la matrice, de l'introduire dans le modèle et de tester ensuite la variation restante avec le deuxième descripteur désigné, et ainsi de suite jusqu'au descripteur n'expliquant plus une part significative de la variation restante. En 1992, le *paysage I* explique 24.8% de la variation totale (Tab. 32). La sélection pas à pas désigne la *forêt* puis la *vigne* et les *grandes cultures* comme descripteurs expliquant une part significative de la variation restante au seuil de 1%. Après la sélection pas à pas, les 3 classes sus-mentionnées expliquent 19.5% de la variation. Nous observerons que nous perdons logiquement une partie du pourcentage de variation expliqué en éliminant 3 classes de descripteurs pour le *paysage I* (*autre verger*, *prairie*, et *jardin*) mais que la part expliquée restante représente tout de même 79% ($0.516/0.654 \times 100$) de ce qu'on avait au départ.

Appliquant la même procédure pour le *paysage II*, la sélection pas à pas révèle l'importance de la *forêt* et de la *vigne* mais élimine les autres (Tab. 32). Après l'élimination de *grande culture*, *autre verger*, *prairie* et *jardin*, le pourcentage de variation expliquée est de 12.3%. Dans ce cas-ci, on peut donc expliquer la moitié

de la variation due au *paysage II* par la *vigne* et la *forêt* (54%).

Tab. 32. ACC séparées (1992). L'analyse est conduite sur une matrice de 44 espèces (peuplement) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par 2 descripteurs environnementaux représentant le paysage à 2 échelles (*paysage I* et *paysage II*). L'ACC est suivie d'une sélection pas à pas des classes des descripteurs. Les descripteurs sont numérotés selon leur ordre de sélection dans l'analyse. La somme des valeurs propres canoniques et le pourcentage de variation expliqué par les descripteurs sélectionnés dans une deuxième ACC sont également donnés. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations.

Axes	Paysage I				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.286	0.193	0.090	0.060	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.654
Pourcentage de variation					24.8
Sélection pas à pas des classes	1	2	3	4	
	Forêt	Vigne	Grde culture	Autre verger	
Valeurs après introduction des descripteurs sélectionnés					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.254	0.179	0.084	0.247	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.516
Pourcentage de variation					19.5
Axes	Paysage II				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.256	0.142	0.079	0.060	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.601
Pourcentage de variation					22.8
Sélection pas à pas des classes	1	2			
	Forêt	Vigne			
Valeurs après introduction des descripteurs sélectionnés					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.224	0.100	0.259	0.234	2.640
Somme des valeurs propres canoniques					0.325
Pourcentage de variation					12.3

En 1993, le *paysage I* explique 22.6%. La sélection désigne les mêmes classes qu'en 1992, aditionnées d'*autre verger*, mais dans le désordre, à savoir, la *vigne*, les *grandes cultures*, la *forêt* et *autre verger* (Tab. 33). Les 5 classes sélectionnées expliquent 20.5% de la variation, soit le 90% de la variation expliquée par toute les classes ensemble. Le *paysage II* explique 24.1% de la variation après la sélection pas à pas des classes de *paysage vigne* et *forêt* (idem à 1992). Cette variation représente 53% de la variation expliquée par le *paysage II* au complet.

L'influence à distance du *paysage (paysage II)* sur l'activité à l'interface du verger et des milieux adjacents est marquée par 2 grandes classes, à savoir la *vigne* et la *forêt*, alors que les milieux directement adjacents au verger (*paysage I*) ont un impact plus sensible puisque l'analyse ajoute la classe *grande culture* au modèle (et même *autre verger*). Si on réalise l'analyse à l'échelle de la tente Malaise (24 échantillons), la sélection pas à pas engage les classes des descripteurs exactement dans le même ordre (tant en 1992 qu'en 1993, et pour les deux descripteurs paysagers). Mais la probabilité que la classe sélectionnée explique une part de variance significative, calculée par le test de Monte Carlo, est toujours plus petite tant et si bien que *grande culture (paysage I, en 1992)*, par exemple, n'est pas significative, alors qu'elle l'est dans l'analyse que nous venons de décrire (Tab. 32). A notre avis, il s'agit là d'une question de sensibilité du test au nombre d'échantillons.

La répétition des résultats sur les 2 années est frappante et ne peut que rendre plus valide le modèle proposé. Après avoir éliminé les descripteurs environnementaux n'expliquant pas, seuls, une part significative de la variation, nous allons introduire les descripteurs dans une série d'analyses canoniques partielles. Celles-ci serviront à extraire les parts dues aux descripteurs seuls ainsi que les parts communes à plusieurs descripteurs, et à tester leurs influences sur la matrice espèces.

Tab. 33. ACC séparées (1993). L'analyse est conduite sur une matrice de 38 espèces (peuplement) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par 2 descripteurs environnementaux représentant le paysage à 2 échelles (*paysage I* et *paysage II*). L'ACC est suivie d'une sélection pas à pas des classes des descripteurs. Les descripteurs sont numérotés selon leur ordre de sélection dans l'analyse. La somme des valeurs propres canoniques et le pourcentage de variation expliqué par les descripteurs sélectionnés dans une deuxième ACC sont également donnés. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations.

Axes	Paysage I				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.317	0.158	0.070	0.054	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.642
Pourcentage de variation					22.6
Sélection pas à pas	1	2	3	4	
	Vigne	Grde culture	Forêt	Autre verger	
Valeurs après introduction des descripteurs sélectionnés					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.316	0.157	0.065	0.044	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.582
Pourcentage de variation					20.5
Axes	Paysage II				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.321	0.140	0.085	0.059	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.686
Pourcentage de variation					24.1
Sélection pas à pas	1	2			
	Vigne	Forêt			
Valeurs après introduction des descripteurs sélectionnés					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.263	0.100	0.316	0.269	2.845
Somme des valeurs propres canoniques					0.363
Pourcentage de variation					12.8

Diagrammes d'ordination ACC, interprétation des axes et comparaison avec les résultats de l'AFC (peuplement)

Les résultats présentés ici sont le fruit des analyses réalisées avec la matrice des pièges Malaise (24 échantillons), essentiellement pour laisser un sens à l'interprétation graphique des diagrammes d'ordination. Cette dernière n'est pratiquement plus possible avec 48 échantillons, les descripteurs environnementaux et qu'on y ajoute encore les ellipses de similarité, calculées par un groupement. Les descripteurs environnementaux introduits sont néanmoins ceux sélectionnés dans les ACC du sous-chapitre précédant "ACC descripteur par descripteur ...".

Le diagramme d'ordination de la Fig. 29 représente l'ACC réalisée sur la base des résultats obtenus avec les ACC séparées et les régressions pas à pas des descripteurs paysagers. Dans cette analyse, nous avons introduit les 4 descripteurs environnementaux ayant séparément une influence significative sur la matrice peuplement, soit le *type de verger*, les *coordonnées géographiques*, le *paysage I* représenté par les classes *forêt*, *vigne* et *grande culture*, le *paysage II* représenté par les classes *forêt* et *vigne*.

L'image des tentes Malaise donnée par le diagramme d'ordination représentant l'analyse canonique des correspondances est très similaire à celle obtenue avec l'AFC détendécée (Fig. 19). La seule différence est l'inversion du signe des valeurs le long de l'axe 2, due au choix arbitraire du signe des vecteurs propres (voir p. 107). Les vergers 1 et 3 sont principalement regroupés dans les cadrans II et III, les cultures 4, 5 et 6 sont essentiellement disposées dans le cadran IV, ainsi que le verger 2. Il est possible maintenant d'analyser cette disposition grâce aux descripteurs environnementaux introduits. Cette analyse permet de résumer les valeurs que prennent les descripteurs environnementaux pour chaque tente ou groupe de tentes.

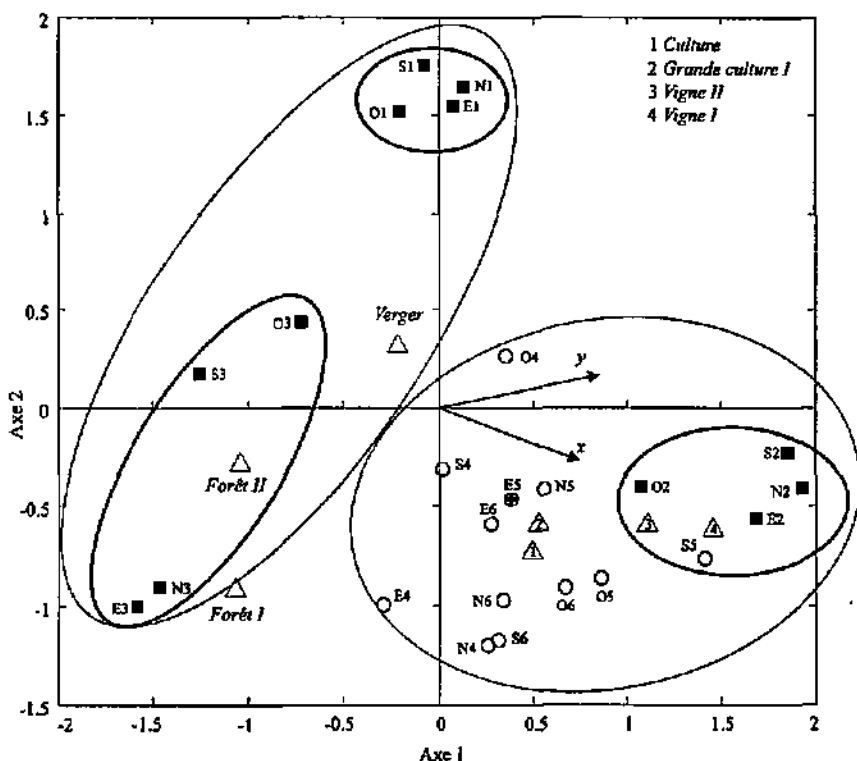


Fig. 29. ACC du peuplement (1992). Diagramme des sites (tentes Malaise) et de 4 descripteurs environnementaux (le type de verger, le paysage I, le paysage II et les coordonnées géographiques). \circ : cultures, \blacksquare : vergers. 1, 2, 3, 4, 5, 6 : vergers/cultures. N, E, S, O : position des tentes Malaise au Nord, Est, Sud et Ouest. Les classes des descripteurs environnementaux nominaux sont situés aux centroïdes des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: Δ). Les coordonnées géographiques (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. La chaîne des liens primaires (groupement à liens simples) a été superposée pour définir les groupes principaux. Ellipse épaisse: distance < 0.5 ; ellipse fine: $0.5 \leq$ distance < 0.7 . Les éléments marqués d'une croix d'appartiennent pas à la patatoïde et se groupent à des distances plus élevées.

Les descripteurs environnementaux nominaux (le type de verger, le paysage I et le paysage II) sont représentés par les classes qui les composent (Δ) placées aux centroïdes des coordonnées des tentes Malaise. Ainsi, la classe culture du descripteur type de verger se trouve "au milieu" des tentes installées sur le côté des vergers

cultivés. La classe *grande culture* caractérise presque exclusivement l'alentour des cultures; la classe *vigne*, le verger 2; la classe *forêt*, le verger 3. La direction des flèches des *coordonnées géographiques* (x et y) indiquent parfaitement la dérive du sud-ouest au nord-est des vergers/cultures le long de la Côte. Cette dérive correspond géographiquement au passage du verger 3 (extrême sud-ouest) au verger 2 (extrême point nord-est, à la hauteur de la culture 6). Elle influence fortement l'axe 1 du diagramme (le résultat sera confirmé par les coefficients canoniques et les corrélations intrasets).

La superposition de la chaîne des liens primaires obtenue par un groupement à liens simples, permet de visualiser la proximité réelle de certaines des tentes Malaise. Notamment, les ellipses de distances indiquent clairement que les tentes Malaise du verger 3 sont en premier lieu liées entre elles, puis avec le verger 1, alors que le diagramme d'ordination seul aurait pu laisser supposer un lien plus étroit avec les cultures. Comme nous avons pu l'observer sur le diagramme de l'AFC (Fig. 20), le verger 2 est plus proche des cultures que des deux autres vergers. Le diagramme de l'ACC indique que cette proximité est due essentiellement à la présence de vigne, tant comme milieu adjacent que comme entourage éloigné.

Parallèlement à l'analyse canonique des correspondances, il est utile d'essayer d'interpréter les axes de l'AFC avec les descripteurs environnementaux et de comparer les deux types de résultats obtenus. L'AFC laisse les données s'exprimer selon leurs axes principaux de variation et permet donc de voir leur structure sans influence externe. Par contre, l'ACC est une ordination sous contrainte et par là, transmet la variabilité sur des axes qui doivent non seulement exprimer la variation maximale des données (matrice espèces), mais aussi être une combinaison linéaire des descripteurs environnementaux.

Cette analyse comparative n'est pas superflue puisqu'elle permet de mettre en évidence les coefficients de corrélation intraset obtenus par l'ACC et l'AFC avec le lot de descripteurs le plus influent. Elle rend également possible une analyse plus fine

de l'influence de chaque classe des descripteurs environnementaux nominaux à l'aide des corrélations intraset (corrélations entre les descripteurs environnementaux et les axes calculés par combinaison linéaire de ces descripteurs) et des coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) (TER BRAAK, 1986).

Les méthodes d'interprétation des axes sont inspirées de JONGMAN *et al.* (1987), TER BRAAK, (1987a), du manuel d'utilisation de CANOCO (TER BRAAK, 1987b) et des notes de mise à jour du programme (TER BRAAK, 1990a et 1991). Une partie des commentaires s'inspire également d'autres exemples traitant d'analyses multivariées, tels que BROWN *et al.* (1992), STERLING *et al.* (1992), VAN WINGERDEN *et al.* (1992), FIELDING et BRUSVEN (1993), MYKLESTAD et BIRKS (1993), SPITZER *et al.* (1993), TER BRAAK et JAAP (1994).

Le Tab. 34 résume les résultats de l'AFC et de l'ACC (ceux de l'AFC sont également présentés dans le chapitre précédent). Les valeurs propres sont importantes dans le diagnostic de l'analyse puisqu'elles représentent une mesure de la séparation des distributions d'espèces le long des axes de l'ordination. Selon TER BRAAK (1987b), les valeurs propres d'environ 0.3 et plus sont communes en écologie. Chaque valeur propre peut directement être interprétée comme pourcentage de variance expliquée par l'axe auquel elle se rapporte. En l'occurrence, l'axe 1 de l'AFC explique 22.3% (0.364/1.629) de la variation totale, le deuxième 13.6% (0.222/1.629), le troisième 8.8% (0.144/1.629) et le quatrième 5.5% (0.090/1.629).

Les résultats comparés de l'AFC et de l'ACC, sont relativement typiques (cf. TER BRAAK, 1986). Les valeurs propres sont plus petites dans l'ACC mais les coefficients de corrélations espèces-environnement augmentent (Tab. 34). En l'occurrence, seule la valeur propre du premier axe de l'ACC est plus faible que celle de l'AFC. La corrélation espèces-environnement est une mesure de l'association entre les espèces et l'environnement (c'est-à-dire les descripteurs environnementaux), mais les axes avec des valeurs propres très basses peuvent occulter ces liens. Dans ce cas, l'importance de la relation est mieux exprimée par les valeurs propres elles-mêmes,

puisqu'elles mesurent la variation expliquée dans la matrice espèce par les axes et donc par les descripteurs environnementaux (JONGMAN *et al.*, 1987, p.139).

Néanmoins, dans notre étude, il est à noter que les descripteurs environnementaux sont étroitement liés aux axes-espèces de l'AFC. Ainsi, nous aurions pu nous contenter de l'AFC, sans contraindre les axes dans une ACC. Les valeurs propres sont moyennement élevées (par comparaison avec les exemples cités par TER BRAAK, 1986). Les résultats obtenus avec les deux types d'analyses ne se différencient pas fondamentalement et ceci est confirmé par les coefficients de corrélation intraset, et les coefficients de régression et canoniques (Tab. 35 et 36).

Tab. 34. AFC et ACC 1992. L'analyse est conduite sur une matrice de 44 espèces (peuplement) capturées dans 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes de l'ACC sont contraints par 4 descripteurs environnementaux divisés en 9 classes. Valeurs propres et coefficients de corrélations entre les "axes-espèces" et les "axes-environnements" pour les 4 premiers axes (corrélations espèces-environnement).

	Axes			
	1	2	3	4
	Valeurs propres			
AFC	0.364	0.222	0.144	0.090
ACC	0.331	0.226	0.160	0.109
	Corrélations espèces-environnement			
AFC	0.948	0.957	0.800	0.587
ACC	0.960	0.977	0.966	0.903
Inertie totale				1.629
Somme des valeurs propres canoniques				1.002

Le lot de descripteurs environnementaux est satisfaisant puisque la plus haute corrélation entre 2 descripteurs est égale à -0.6 (corrélation négative *forêt II - longitude*), excepté la latitude (*X*) et la longitude (*Y*). Les valeurs du facteur d'inflation de la variance révèlent une faible multicollinéarité puisqu'elles ne dépassent pas 6.1. L'interprétation des coefficients canoniques est ainsi rendue valide. TER BRAAK (1986, p.1170-71) précise que les informations obtenues à partir des coefficients canoniques et des corrélations intraset sont les mêmes si les descripteurs environnementaux ne sont pas mutuellement corrélés, ce qui est partiellement le cas dans notre étude. L'information obtenue est néanmoins très similaire.

La valeur explicative des différents descripteurs est bien estimée, d'une part par comparaisons des corrélations intraset obtenues indépendamment par l'AFC et l'ACC et, d'autre part, par les coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC).

Tab. 35. Coefficients de corrélation intraset de l'AFC et de l'ACC peuplement (1992). Les coefficients des 3 descripteurs environnementaux les plus importants en valeur absolue sont marqués en gras. Des signes opposés pour les valeurs des descripteurs déterminant le même axe (par exemple la *forêt* et *y* sur l'axe 1) indiquent une influence opposée.

Axes	Coefficients de corrélation intraset							
	AFC				ACC			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Descripteurs								
Type de verger	0.32	0.79	0.22	0.08	0.33	-0.47	-0.75	-0.03
Forêt I	-0.58	0.30	0.56	0.07	-0.58	-0.49	0.11	0.60
Grde culture I	0.20	0.41	-0.39	0.06	0.19	-0.22	-0.32	-0.51
Vigne I	0.63	0.03	0.00	-0.18	0.62	-0.26	0.42	-0.01
Forêt II	-0.69	0.02	0.01	0.14	-0.69	-0.18	0.23	0.06
Vigne II	0.59	0.29	0.02	0.06	0.58	-0.31	-0.05	-0.11
X	0.76	0.16	0.20	-0.60	0.76	-0.24	0.12	0.16
Y	0.86	-0.18	0.29	-0.33	0.87	0.18	0.01	0.27

Ainsi, nous déduisons des coefficients de corrélation intraset que l'axe 1 est un gradient géographique, puisque les *coordonnées géographiques* ont les coefficients les plus élevés (Tab. 35). Le long de ce gradient, les vergers les plus à l'ouest sont le plus entourés de forêt, à moyenne distance (*forêt II*). L'axe 2 montre un grand contraste entre les cultures et les vergers (*type de verger*), ainsi que l'influence de la forêt, comme milieu adjacent (*forêt I*). Les axes 3 et 4 sont moins bien déterminés.

Pour estimer l'importance des descripteurs environnementaux choisis, CANOCO calcule les coefficients de la régression multiple des coordonnées des sites (tentes Malaise) sur les descripteurs environnementaux. Dans le cas de l'AFC, ces coefficients sont de réels coefficients de régression puisque les coordonnées des sites

sont dérivées des données espèces sans l'intervention des descripteurs environnementaux (la régression est calculée après l'extraction des coordonnées des espèces et des sites). En ce qui concerne l'ACC, ces coefficients sont appelés canoniques, car la régression fait partie de l'algorithme de l'ordination. Les paramètres du modèle calculé par le programme donnent le poids de chaque descripteur environnemental. Dans le cas d'analyses sans contrainte (AFC), ces coefficients sont de réels coefficients de régression avec les propriétés statistiques qui leur sont connues (JONGMAN *et al.*, 1987).

Tab. 36. Coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) de 1992 (peuplement). Les 3 indices les plus élevés en valeur absolue sont marqués en gras. Des signes opposés pour les valeurs des descripteurs déterminant le même axe indiquent une influence opposée.

Axes	Coefficients de régression (AFC)				Coefficient canoniques (ACC)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Descripteurs								
Type de verger	0.11	0.65	0.35	0.20	0.14	-0.31	-0.90	0.17
Forêt I	-0.15	0.25	0.75	0.21	-0.16	-0.45	0.01	0.94
Grde culture I	0.10	0.19	-0.33	0.00	0.08	-0.19	0.03	-0.43
Vigne I	0.40	0.07	-0.03	0.03	0.40	-0.38	0.52	-0.04
Forêt II	-0.04	0.02	-0.01	0.07	-0.04	-0.08	0.07	-0.06
Vigne II	0.13	0.28	0.14	0.47	0.13	-0.34	-0.12	0.03
X	-0.08	0.48	-0.79	-1.28	-0.10	-0.80	0.82	-0.82
Y	0.59	-0.75	1.13	0.74	0.66	0.99	-0.61	1.33

L'examen des coefficients de régression et canoniques donne une réponse claire (Tab. 36), et confirme les résultats de l'analyse des coefficients de corrélation intraset pour le premier axe (Tab. 35). En l'occurrence, la longitude (*y*) détermine l'axe 1. Mais les coefficients soulignent également l'importance du *paysage I* puisque les valeurs de la *vigne I* et de la *forêt I* sont élevées. Sur cet axe, les tentes Malaise, placées sur les côtés des vergers situés plus à l'est avaient plus de vigne aux alentours. Il est vrai qu'en remontant de Coppet (GE) à Morges (du Sud-Ouest au

Nord-Est), le paysage est de plus en plus dominé par la vigne. Les axes 2, 3, et 4 mettent toujours en évidence les *coordonnées géographiques* et montrent l'importance du *type de verger* et de la *forêt I*.

Comme les coefficients de régression de l'AFC sont véritables, il est possible de calculer les valeurs de *t* de chacun d'eux (= valeur estimée du coefficient / son erreur standard) et les utiliser dans un test *t* de Student. Il est alors possible de donner la signification statistique de chaque descripteur en fonction d'un seuil choisi.

Pour déterminer la valeur critique à comparer avec les valeurs de *t* (en valeur absolue) des coefficients de régression obtenus, nous devons calculer le nombre de degré de liberté. Ce dernier est égal à $n-v-1$ où n = le nombre d'échantillons (24 dans notre cas) et v = le nombre de descripteurs environnementaux ou nombre de classes de descripteurs (en l'occurrence 8). Le nombre de degré de liberté est donc égal à 14 dans notre analyse. La valeur critique du test *t* correspondante, au seuil 5%, est de 2.1.

Tab. 37. Valeurs de *t* des coefficients de régression multiples (AFC) des coordonnées des sites (collecteurs) sur 4 descripteurs environnementaux (divisés en 8 classes)(1992).

	Axes			
	1	2	3	4
Type de verger	1.19	7.63*	2.01	0.83
Forêt I	-1.40	2.59*	3.72*	0.77
Grde culture I	1.03	2.20*	-1.84	0.00
Vigne I	4.32*	0.88	-0.20	0.14
Forêt II	-0.37	0.18	-0.03	0.23
Vigne II	1.21	2.71*	0.68	1.68
X	-0.39	2.64*	-2.10	-2.50*
Y	2.92*	-4.03*	2.96*	1.44

* Valeurs significatives au seuil 5% (test *t* de Student)

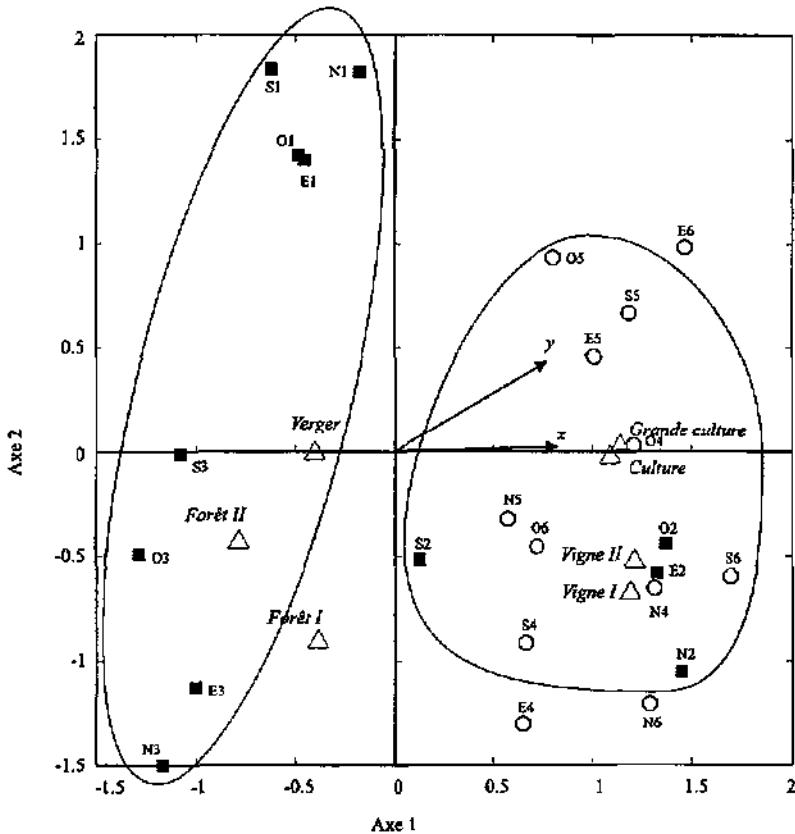


Fig. 30. ACC du peuplement (1993), diagramme des sites (tentés Malaise) et de 4 descripteurs environnementaux (le type de verger, le paysage I, le paysage II, et les coordonnées géographiques). ○ : vergers, ■ : cultures. 1, 2, 3, 4, 5, 6 : vergers/cultures. N, E, S, O : position des tentés Malaise au Nord, Est, Sud et Ouest. Les classes des descripteurs environnementaux nominaux sont situés aux centroïdes des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: △). Les variables spatiales (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. Les patatoïdes (chaîne des liens primaires) définissent les mêmes groupes que sur la Fig. 22: $0.5 \leq \text{distance} \leq 0.6$.

En 1992, le descripteur environnemental *paysage I* participe significativement à la régression sur le premier axe par le descripteur *vigne*. La position géographique, en particulier la latitude (y), est également significative sur cet axe ($t = 2.92$). Le type

de verger est significatif sur l'axe 2 ($t = 7.63$), de même que les coordonnées géographiques, les descripteurs *vigne II*, *forêt I* et *grande culture*). L'axe 3 est marqué par les descripteur *forêt I* et y . Sur l'axe 4, la latitude (x) est le seul descripteur encore significatif.

En résumé, l'axe 1 de nos analyses représente un gradient géographique, essentiellement longitudinal, sur lequel la présence de vigne comme milieu adjacent est important. L'axe 2 est lié au *type de verger* et à la présence de *forêt* à proximité immédiate du verger/culture.

Le diagramme d'ordination des données de 1993 ressemble beaucoup au diagramme des données de 1992 (Fig. 29, p. 148) ainsi qu'au diagramme de l'AFC de 1993 (Fig. 21, p. 111). Les cultures et le verger 2 sont distinctement groupés autour des descripteurs environnementaux *culture* (vergers cultivés), *grande culture*, *vigne I*, et *vigne II*, alors que les vergers sont proches des descripteurs *verger*, *forêt I* et *forêt II*. Les tentes Malaise E4 et N6 sont des cas particuliers. La dérive géographique observée dans l'ACC des données de 1992 est toujours observable.

Nous noterons cependant que la position des tentes Malaise du verger 2 est moins homogène qu'en 1992. Cette année-là, les tentes Malaise de ce verger se groupaient avec S5 et O5 à une distance plus petite que 0.5 (Fig. 22, p. 113). En 1993 (Fig. 23, p. 116), N2 et O2 ont une distance de 0.36, se groupent ensuite aux tentes Malaises des autres cultures (distance de 0.42). E2 et S2 sont éloignées et viennent se grouper aux tentes des cultures à des distance de 0.59 et 0.58, respectivement.

Excepté sur le premier axe, les valeurs propres des 2 analyses sont plus élevées en 1992 (Tab. 34). Les corrélations espèces-environnement sont également plus importantes en 1992.

Tab 38. AFC et ACC 1993. L'analyse est conduite sur une matrice de 38 espèces (peuplement) capturées dans 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes de l'ACC sont contraint par 4 descripteurs environnementaux divisés en 9 classes. Valeurs propres et coefficients de corrélations entre les "axes-espèces" et les "axes-environnements" pour les 4 premiers axes (corrélations espèces-environnement).

	Axes			
	1	2	3	4
	Valeurs propres			
AFC	0.406	0.206	0.153	0.100
ACC	0.356	0.190	0.143	0.088
	Corrélations espèces-environnement			
AFC	0.909	0.815	0.558	0.595
ACC	0.954	0.929	0.911	0.901
Inertie totale				1.804
Somme des valeurs propres canoniques				0.947

Cependant, les données de 1993 sont moins informatives car la variance totale expliquée de la matrice peuplement est égale à 52.5% ($0.947/1.804 \times 100$), ce qui est plus faible que le pourcentage de variance expliquée en 1992 (61.5%). L'axe 1 de l'AFC explique 22.5% de la variance; l'axe 2, 11.4%, l'axe 3, 8.5%; et l'axe 4, 5.5%. Les résultats de l'ACC sont du même ordre de grandeur (axe 1, 19.7%; axe 2, 10.5%; axe 3, 7.9%; axe 4, 4.9%). Par contre, les corrélations espèces-environnement sont élevées, révélant une haute association entre les espèces et les descripteurs environnementaux. Les résultats obtenus par les 2 types d'analyses sont tout à fait semblables et confirment parfaitement les résultats de 1992. Le diagramme d'ordination de l'ACC donne logiquement également la même information.

Les corrélations intraset de l'AFC et de l'ACC donnent des résultats qui ne sont pas tout à fait concordants pour les 2 premiers axes. Mais le premier axe est tout de même géographique (x et y ; comme en 1992) et lié également au *type de verger* et à la présence de vigne à moyenne distance (*vigne II*), alors que l'axe 2 est également géographique (y) mais surtout paysager (*forêt I et II*) et lié au *type de verger*. Les résultats sur les axes 3 et 4 sont moins clairs.

Tab. 39. Coefficients de corrélation intraset de l'AFC et de l'ACC peuplement (1993). Les coefficients des 3 descripteurs environnementaux les plus importantes sont marqués en gras. Des signes opposés pour les valeurs des descripteurs déterminant le même axe (par exemple la forêt et y sur l'axe 1) indiquent une influence opposée.

Axes	Coefficients de corrélation intraset							
	AFC				ACC			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Variables								
Type de verger	0.61	0.45	-0.78	-0.46	0.66	-0.01	-0.65	0.33
Forêt I	-0.26	0.68	-0.18	-0.04	-0.22	-0.50	-0.49	-0.56
Grde culture I	0.49	0.05	-0.32	0.35	0.47	0.01	-0.09	0.06
Vigne I	0.51	0.16	0.35	0.30	0.48	-0.27	0.33	-0.03
Forêt II	-0.58	0.40	0.27	-0.27	-0.56	-0.30	-0.35	-0.19
Vigne II	0.63	-0.04	0.28	0.35	0.58	-0.25	0.56	-0.12
X	0.83	-0.13	-0.11	0.02	0.81	0.02	0.28	-0.06
Y	0.76	-0.41	0.11	0.04	0.76	0.42	0.34	-0.22

Tab. 40. Coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) de 1993. Les 3 indices les plus élevés sont marqués en gras. Des signes opposés pour les valeurs des descripteurs déterminant le même axe indiquent une influence opposée.

Axes	Coefficients de régression (AFC)				Coefficient canoniques (ACC)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Variables								
Type de verger	0.36	0.42	-0.37	-0.53	0.47	0.05	-0.79	0.42
Forêt I	0.04	0.47	-0.02	0.27	0.08	-0.36	-0.30	-1.00
Grde culture I	0.17	0.13	0.08	0.51	0.17	-0.03	-0.11	-0.45
Vigne I	0.27	0.34	0.25	0.33	0.28	-0.33	0.05	-0.30
Forêt II	-0.04	0.24	0.26	-0.27	-0.01	0.02	-0.37	-0.19
Vigne II	0.20	0.20	0.12	0.04	0.18	-0.48	0.34	-0.04
X	0.21	0.03	-0.44	-0.18	0.11	-0.99	0.51	1.22
Y	0.21	-0.38	0.49	-0.03	0.38	1.52	-0.44	-1.58

Par comparaison avec les résultats de 1992, la tendance est claire pour l'axe 1; il est essentiellement géographique. L'axe 2 est considéré en 1992 et en 1993 comme lié au *type de verger* et à la *forêt I*.

L'examen des coefficients de régression et canoniques rend l'analyse plus complexe car ces 2 types ne donnent pas tout à fait les mêmes résultats. Nous observerons en effet que la *vigne I* apparaît cette fois dans les 3 coefficients les plus importants sur l'axe 1. Ces coefficients relatent néanmoins l'importance du *type de verger* sur l'axe 1, et ajoutent la *latitude (y)* et la *vigne I*. Sur l'axe 2, la *forêt I* a le coefficient de régression le plus important mais c'est la *latitude (y)* qui a le coefficient canonique le plus grand. Globalement, les coefficients canoniques et de régression calculés pour les données de 1992 et 1993 concordent. La *latitude (y)* est toujours dans les 3 plus importants coefficients sur l'axe 1, avec la *vigne I*. Sur l'axe 2, c'est encore la *latitude* qui est représentée partout.

Tab. 41. Valeurs de t des coefficients de régression multiples (AFC) des scores des sites (collecteurs) sur 4 descripteurs environnementaux (divisées en 8 classes)(1993).

	Axes			
	1	2	3	4
Type de verger	2.81*	2.34*	-1.43	-2.11*
Forêt I	0.28	2.53*	-0.08	1.04
Grde culture I	1.16	0.63	0.29	1.83
Vigne I	2.04	1.84	0.97	1.30
Forêt II	-0.26	1.20	0.90	-0.97
Vigne II	1.38	1.03	0.42	0.16
X	0.82	0.10	-0.87	-0.36
Y	0.81	-1.06	0.94	-0.05

* Valeurs significatives au seuil 5% (test t de Student)

Le résultat du calcul des valeurs de t des coefficients de régression correspond bien aux analyses précédentes des coefficients de corrélation intraset, et des coefficients de régression et canoniques. Le *type de verger* est dans les 3 plus

important facteurs pour 3 des coefficients cités sur le premier axe. Sur l'axe 2, on trouve la présence de *forêt I* dans 3 cas sur 4 pour les coefficients et de nouveau le *type de verger* (2 cas sur 4). Aucun descripteur n'est significatif sur l'axe 3 et le *type de verger* ressort également sur l'axe 4.

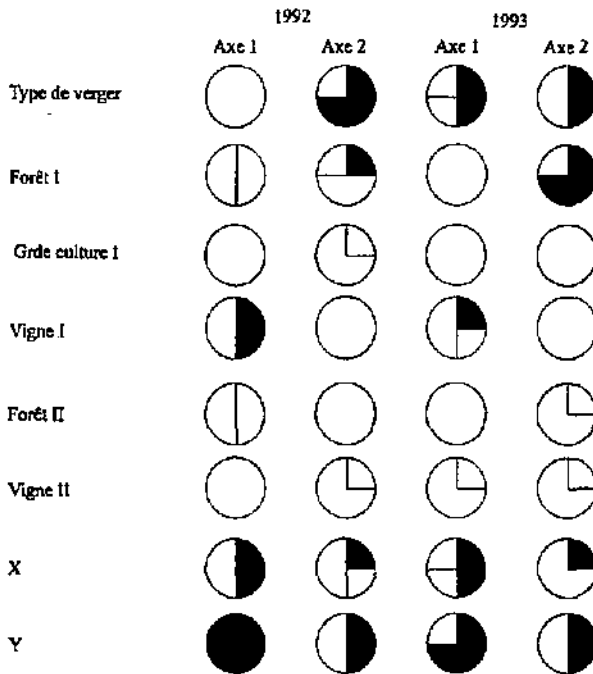


Fig. 31. Résumé des valeurs des coefficients de corrélations intraset (AFC et ACC) et des coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) prises par chacun des descripteurs sur l'axe 1 et 2 des AFC et ACC de 1992 et 1993. Noir = rang 1; gris foncé = rang 2; gris clair = rang 3; blanc = pas dans les 3 premiers rangs. Un quart du diagramme circulaire représente un rang obtenu 1 fois (il y a 4 coefficients calculés par axe et par année).

La différence entre les 2 années et l'importance de chaque descripteur, décrite par les coefficients de corrélation et les coefficient de régression et canoniques, sur les 2 premiers axes (plus grande partie de l'information) des AFC et ACC est très

bien rendue par les diagrammes circulaires représentant les rangs des 4 coefficients mis ensemble (Fig. 31).

Ainsi, la *latitude* (y) a les 4 coefficients les plus élevés (rang 1) en 1992 sur le premier axe, tandis qu'elle a 1 fois le premier rang, 1 fois le deuxième rang et 2 fois le troisième rang en 1993 sur l'axe 2. Nous observons clairement que l'axe 1 est un axe géographique (*latitude*) en 1992 et qu'il l'est encore en 1993 mais avec, dans ce cas, une forte influence du *type de verger*. L'axe 2 est toujours sous l'influence des *coordonnées géographiques* et du *type de verger* mais on doit ajouter l'influence importante de la présence de *forêt* comme milieu directement adjacent.

Plusieurs remarques doivent être mises en évidence. Les résultats légèrement différents d'une année à l'autre montrent que les conclusions d'une telle étude sur une année seulement pourraient conduire à des interprétations écologiques erronées, en égard aux sensibilités différentes des espèces vis à vis de l'effet "année". Cet effet est à la fois, par exemple, la conséquence de facteurs abiotiques de mortalité (climat) et de facteurs biotiques (prédation, parasitisme). Cependant, et tenant compte qu'à cela s'ajoute la période légèrement différente de piégeage d'une année à l'autre, les résultats concordent.

Relations espèces-environnement (peuplement)

Le diagramme d'ordination d'une ACC est intéressant lorsqu'on positionne sur le même graphique les descripteurs environnementaux et les espèces (Fig. 32). Ce diagramme nous permet de visualiser le lien qu'entretiennent les espèces avec les descripteurs car les coordonnées des points-espèces sont les moyennes pondérées de ces espèces sur les sites, compte tenu des descripteurs environnementaux. En particulier, nous pouvons lire les liens entre les espèces et les descripteurs nominaux en terme de proximité sur le diagramme. Pour les descripteurs quantitatifs, en dessinant une perpendiculaire du point-espèce sur le vecteur représentant le descripteur, nous avons la position du centre de la distribution de l'espèce le long de ce descripteur.

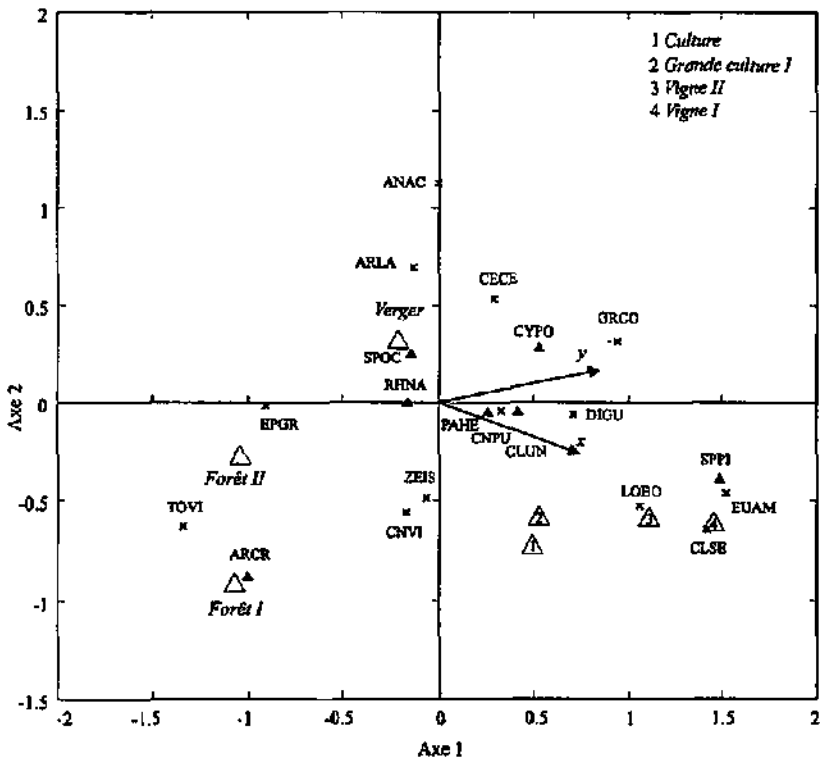


Fig. 32. ACC du peuplement (1992). Diagramme des espèces et de 4 descripteurs environnementaux (le type de verger, le paysage I, le paysage II et les coordonnées géographiques). Les classes des descripteurs environnementaux nominaux sont situés aux coordonnées des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: △). Les coordonnées géographiques (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. Seules les 20 espèces ayant le plus de poids dans l'analyse sont représentées. ▲ : espèces inféodées. × : espèces non inféodées. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce.

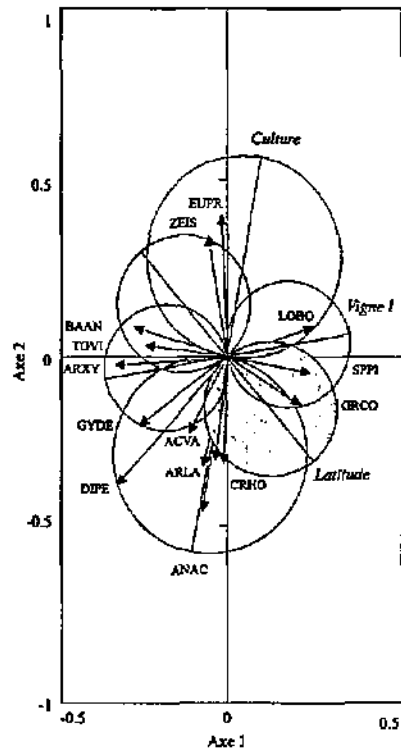
Pour ne pas surcharger le diagramme, nous avons procédé de la même manière que pour l'AFC (Fig. 20), c'est-à-dire que nous avons représenté les 20 espèces ayant le quotient "poids" * "variance" le plus élevé. Une bonne partie des espèces est distribuée près du centre du diagramme (idem au diagramme de l'AFC). Néanmoins, *Argyroplote lacunana* (ARLA), *Spilonota ocellana* (SPOC, espèce inféodée) et

Rhopobota naevana (RHNA, espèce inféodée), sont les espèces piégées plus abondamment aux abords des vergers. *Tortrix viridana* (TOVI), *Archips crataegana* (ARCR, espèce inféodée) et *Epinotia grotiana* (EPGR) sont les espèces les plus liées à la présence de forêt. Pour *Tortrix viridana*, ce résultat est logique puisque les larves de cette espèce accomplissent leur développement sur le chêne. Très logiquement également, *Lobesia botrana* (LOBO), et *Eupoecilia ambiguella* (EUAM), les deux espèces ravageuses en vigne (vers de la grappe), se retrouvent très proche des classes *vigne I* et *vigne II*. Ces espèces ne restent pas confinées à l'agroécosystème-vigne mais voyagent, puisqu'on les retrouve aux abords des vergers, même à moyenne distance. Parmi les vingt espèces qui ont le plus de poids dans l'analyse, sept sont inféodées, ce qui représente 35% du nombre d'espèces. Elles sont mieux représentées dans les vingt plus importantes que sur le total des espèces, puisque dans ce cas, elles représentent 25% des espèces (Fig. 16, chap. 5.2.1 "Analyse globale du peuplement ..."). Cela signifie que dans l'ACC 1992, les espèces inféodées sont déterminantes.

Pour obtenir la statistique des relations de chacun des descripteurs environnementaux avec chacune des espèces, nous pouvons utiliser la projection double des valeurs de t (t -value biplot) des coefficients canoniques et des coordonnées des espèces (après régression sur les descripteurs environnementaux). Mais les coefficients canoniques de l'ACC, ne sont pas utilisables au même titre que les coefficients de régression de l'AFC, en raison de leur trop grande variance (TER BRAAK, 1987b). Suivant les buts poursuivis, TER BRAAK & JAAP (1994) propose aussi d'utiliser les analyses univariées pour étudier les relations espèce par espèce avec les descripteurs environnementaux.

Dans notre étude, nous avons utilisé les valeurs de t de l'AFC, fournies par CANOCO (Fig. 33). La construction du graphique et son interprétation sont tirés de TER BRAAK (1987b, 1990a, 1990b, 1991), TER BRAAK & LOOMAN (1994).

Fig. 33. Diagramme des coordonnées en espace réduit des valeurs de t (coefficient de régression de l'AFC) des descripteurs environnementaux induisant des coefficients de régression significatifs sur les espèces.



Ainsi, de nouvelles coordonnées des espèces et des descripteurs environnementaux sont calculées dans un espace réduit, à partir des coefficients de régression. Il est possible ensuite de dessiner un cercle du diamètre de la distance reliant les coordonnées du descripteur environnemental à l'origine. Le descripteur environnemental a alors, en approximation, un coefficient de régression positif et significatif sur les espèces qui se trouvent à l'intérieur de ce cercle. Nous n'avons représenté sur ce graphique que les espèces qui réagissent significativement aux descripteurs environnementaux.

Tab. 42. Résumé des influences significatives, positives ou négatives des 3 descripteurs environnementaux sur les espèces, données par les valeurs de t des coefficients de régression.

Espèces	Descripteurs environnementaux		
	Type de verger	Vigne I	Latitude
<i>Z. isertana</i>	+		
<i>E. profundana</i>	+		
<i>L. boirana</i>	+	+	
<i>S. pilleriana*</i>		+	+
<i>G. compositella*</i>		+	+
<i>C. thyraneica</i>	-		
<i>C. holmiana*</i>	-		
<i>A. uchatana</i>	-		
<i>A. lacumana</i>	-		
<i>A. variegana</i>	-		
<i>D. peiviverella</i>	-		
<i>G. dealbana</i>	-		
<i>A. xylasteana*</i>		-	
<i>T. viridana</i>		-	
<i>B. angustiarana*</i>		-	

* espèces inféodées

Afin de ne pas surcharger le diagramme, nous n'avons dessiné que les descripteurs environnementaux influençant significativement les espèces. Nous retrouvons logiquement les variables déterminées comme les plus importantes après examen des corrélations intrasets. En l'occurrence, il s'agit du *type de verger*, de la *vigne I* et y (latitude). Une rotation de 180° autour de l'origine de chacun des cercles correspondant aux descripteurs environnementaux permet de définir la plage significative et négative d'influence du descripteur. Dans le cas du *type de verger*, le cercle coloré représente l'influence positive de la classe *culture*. La rotation de 180° fait apparaître la plage d'influence positive de la classe *verger*.

Ainsi, 15 espèces sur 44 sont individuellement significativement influencées par le *type de verger*, la présence de *vigne* et la *latitude*. Les espèces inféodées ne sont pas particulièrement influencées par le *type de verger*, excepté *C. halmiana* qui préfère les vergers. En fait, la majorité des espèces est influencée négativement par

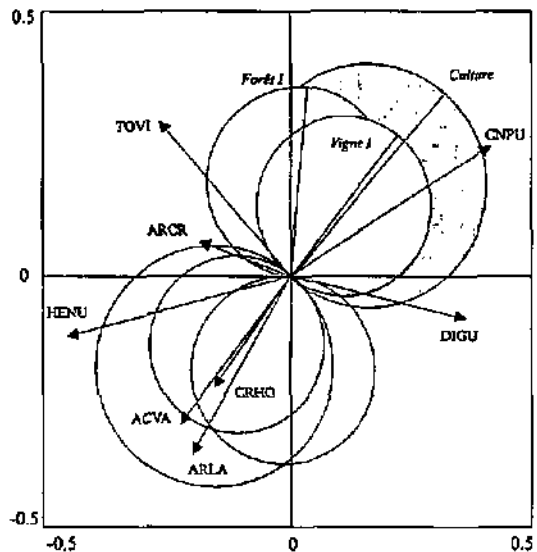
les 3 descripteurs, et en particulier par le *type de verger*. Cela confirme les résultats précédents de l'analyse globale du vol des tordeuses à l'interface et l'analyse détaillées qui soulignaient la pauvreté en espèces et en individus piégés en bordure des cultures.

En 1993, le diagramme d'ordination de l'ACC des espèces et des descripteurs environnementaux révèle que le lot d'espèces les plus influentes sur le diagramme, ne sont pas tout à fait les mêmes qu'en 1992 (Fig 34). Onze espèces pourtant sur 20 se retrouvent dans les 2 lots. Parmi ces 11 espèces, 1 seule est inféodée, il s'agit de *Clepsis unifasciana* (CLUN). Parmi les 20 plus influentes, 4 espèces inféodées seulement sont présentes (20% contre 35% en 1992). Le pourcentage d'espèces inféodées sur le total des espèces est égal à 24% en 1993 (Fig. 16). Dans le lot des espèces les plus influentes, les espèces inféodées sont donc légèrement sous représentées, contrairement à 1992, où elles étaient sur représentées (35% des espèces les plus influentes par rapport à 25% du total). Certaines espèces sont à proximité immédiate des descripteurs environnementaux et révèlent les relations espèces-environnement. *Hedya pruniana* (HEPR), *Neosphaleroptera nubilana* (NENU) et *Tortrix viridana* (TOVI) sont sensibles à la présence de forêt.

logique qu'elle soit présente à proximité de la forêt. Ce qui est néanmoins intéressant est de voir que cette espèce ne reste pas confiné au milieu de la forêt mais est active en bordure de celle-ci. Un lot important caractérise les tentes Malaise placées à proximité de *grande culture*, *culture*, *vigne I* et *vigne II*. Notamment, *Cnephasia pumicana* (CNPU) est inféodée aux céréales et se situe logiquement proche de *grande culture*. L'espèce inféodée *Cnephasia unifasciana* (déjà présente en 1992) a été piégée en bordure des cultures et se trouvent donc proche de ce descripteur environnemental sur le diagramme.

En 1993, les seuls descripteurs écologiques ayant une influence significative sur 3 des espèces sont *culture*, *forêt I* et *vigne I* (Fig. 35). Trois espèces sont individuellement et significativement sensibles à ces 3 descripteurs. *Croesia holmiana* (CRHO, inféodée) réagit négativement à la présence de cultures, de la vigne et de la forêt. *Argyroploce lacunana* (ARLA) et *Acleris variegana* (ACVA) réagissent négativement aux cultures de pommiers.

Fig. 35. Diagramme des coordonnées en espace réduit des valeurs de t (coefficients de régression de l'AFC) des descripteurs environnementaux, induisant des coefficients de régression significatifs sur les espèces.



Les résultats des diagrammes 1992 et 1993 des valeurs de t en espace réduit, révèlent quelques ambiguïtés. En effet, nous aurions pu attendre une meilleure correspondance entre ce que nous savons de la littérature, notamment les plantes hôtes des tordeuses et la représentation graphique de l'influence des descripteurs écologiques sur ces espèces. Par exemple, les tordeuses dont on sait à coup sûr qu'elles sont inféodées à la vigne, comme *Eupoecilia ambiguella* et *Lobesia botrana*, devraient réagir positivement et significativement au descripteur paysager *vigne*. Or, seule *Lobesia botrana* est dans cette situation en 1992. De façon similaire, nous pourrions logiquement attendre que *Cnephasia pumicana* soit significativement influencée par le descripteur *grande culture*.

Néanmoins, il est possible de tirer quelques interprétations intéressantes. Notamment, les résultats de 1992 et 1993 sont très proches, avec une différence de sensibilité. Il y a beaucoup moins d'espèces significativement influencées en 1993 qu'en 1992, mais *Acleris variegana*, *Argyroplote lacunana* et *Croesia holmiana*, seules espèces sensibles en 1993, sont également négativement influencées par le même descripteur, les cultures, en 1992.

Les descripteurs paysagers, *paysage I* et *paysage II*, révèlent essentiellement une différence globale entre un environnement cultivé intensivement et un paysage plus extensif. Il ne faut en effet pas oublier que les tentes Malaise étaient disposées à l'interface du verger et de l'écosystème adjacent et non pas dans chacun des milieux définis comme descripteur écologique. Il en résulte une perte logique d'information sur la relation espèces-environnement, et on ne peut considérer chacune des classes des descripteurs paysagers comme des milieux qu'on aimerait qualifier par des espèces indicatrices. Le but de la présente étude n'est pas de trouver des indicateurs de certains milieux ou de certains paramètres de ces milieux, mais bien de quantifier l'influence paysagère sur les échanges entre écosystèmes.

Analyses canoniques partielles 1992 (peuplement)

Les analyses canoniques partielles permettent de cerner les effets de certains descripteurs environnementaux sur les espèces, après avoir retiré les effets d'autres descripteurs. En outre, elles rendent possible le partage de la variance de la matrice espèces, expliquée par les différents descripteurs environnementaux. Suivies du test de Monte Carlo, elles permettent de tester l'hypothèse d'une influence des descripteurs environnementaux sur la matrice espèces (pour le détails des calculs, se référer au chapitre 4.5.5 " Importance relative des descripteurs environnementaux ..." p. 85 et suivantes) .

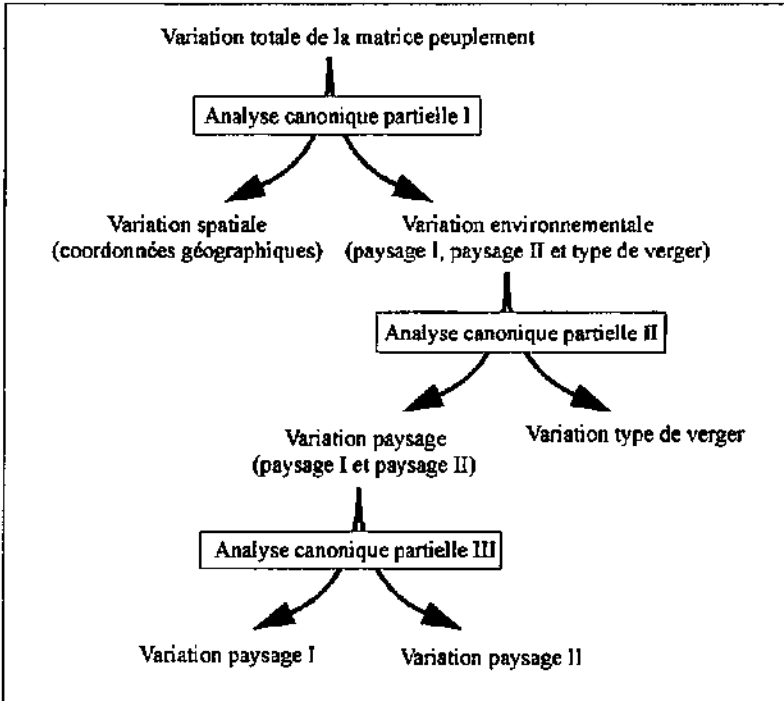


Fig. 36. Résumé des ACC partielles réalisées avec les données de 1992. Chaque groupe d'analyses se compose de 4 ACC partielles dont l'enchaînement est expliqué dans le texte.

Les ACC partielles conduisant à la partition de la variation, contiennent pourtant une restriction majeure. Le nombre de classes dans chacun des descripteurs doit être comparable (BORCARD, comm. pers.), mais nous relèverons que le sujet est encore en discussion puisque par exemple, OKLAND & EILERTSEN (1994) montrent qu'il n'y a aucun inconvénient à avoir des nombres différents de classes dans les descripteurs, pour autant que celles-ci soient significatives. Dans notre étude, l'introduction dans une partition de la variation de tous les descripteurs du *paysage I* et du *paysage II* extraits par sélection pas à pas, conduit à des résultats plus ou moins aberrants.

Les analyses canoniques partielles sont réalisées sur un lot de 4 descripteurs environnementaux comprenant le *type de verger* (culture ou verger), le type de milieu adjacent (*paysage I*, réduit au descripteur *forêt*), l'entourage éloigné du verger (*paysage II* réduit au descripteur *forêt*) et l'espace, représenté par les *coordonnées géographiques* (x et y).

Dans la première série d'ACC partielles (*Analyses canoniques partielles I*, abrégées par la suite *ACC partielles I*), la variation expliquée par les descripteurs environnementaux est décomposée en *variation spatiale*, en l'occurrence les coordonnées géographiques et en *part environnementale*, réunissant le *paysage I*, le *paysage II* et le *type de verger* (Fig. 36).

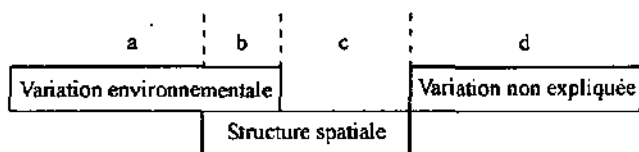


Fig. 37. Décomposition de la variation de la matrice espèces montrant le chevauchement de la part due aux descripteurs environnementaux et à l'espace (d'après BORCARD *et al.*, 1992).

La deuxième série d'analyses partielles (*Analyses canoniques partielles II*, abrégées par la suite *ACC partielles II*) permet de décomposer la variation environnementale en

part due au *type de verger* et en part *paysage* qui réunit l'influence du *paysage I* (milieu adjacent au verger) et du *paysage II* (entourage éloigné du verger). La *variation paysage* est ensuite elle-même décomposée (*Analyses canoniques partielles III*, abrégées par la suite *ACC partielles III*) en part due au *paysage I* et en part due au *paysage II*. La décomposition de la variation doit tenir compte du fait que les parts se superposent, et qu'une partie de la variation expliquée est due, par exemple, à l'effet des descripteurs environnementaux spatialement structuré (Fig. 36).

Chaque série d'analyses se compose de 4 étapes (comme au chapitre 4.5.5). La première série se décompose de la manière suivante:

Analyses canoniques partielles I

- étape 1: ACC de la matrice peuplement contrainte par les descripteurs environnementaux (sans contrainte spatiale).
- étape 2: ACC de la matrice peuplement contrainte par l'espace (*coordonnées géographiques*). L'analyse se fait sans les descripteurs environnementaux.
- étape 3: ACC de la matrice peuplement avec l'ensemble des descripteurs environnementaux, mais l'effet spatial est extrait en mettant les variables spatiales comme covariables.
- étape 4: ACC de la matrice peuplement avec l'ensemble des descripteurs environnementaux, mais l'effet environnemental est extrait en mettant les descripteurs environnementaux comme covariables.

L'étape 1 permet de calculer la part de variation expliquée par les descripteurs environnementaux, additionnée de la part de variation environnementale structurée spatialement (lettre a+b, Fig. 37). L'étape 2 conduit à calculer la part de variation expliquée par l'espace, additionnée de la part commune espace-environnement (lettre b+c). L'étape 3 permet l'extraction de la variation exclusivement environnementale (lettre a,

Fig. 37), et l'étape 4 donne la variation exclusivement spatiale (lettre c, Fig. 37). Les calculs simples qui permettent de résumer le partage de la variation totale sont expliqués au chapitre 4.5.5 "Importance relative des descripteurs environnementaux ...".

Le test de l'hypothèse d'une relation espèces-environnement peut être appliqué à chacune des étapes. En l'occurrence, en appliquant le test de Monte Carlo par permutations à l'étape 4, c'est la relation espèces-espace qui est testée. Si le test est appliqué à chaque étape, le seuil de rejet de l'hypothèse H_0 (aucune relation espèces-environnement) doit être modifié selon le principe de Bonferroni. Si nous effectuons un test sur chacune des 4 étapes des 3 séries d'ACC partielles, nous obtenons 12 tests, et nous devons diviser le seuil par 12 (si nous choisissons 1%, alors l'hypothèse H_0 doit être acceptée à $p > 0.00083$). Les chances d'accepter l'hypothèse d'une non relation espèces-environnement sont donc considérablement augmentées.

Tab. 43. ACC partielles I (1992) du peuplement. L'analyse est conduite sur une matrice de 44 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a: variation environnementale, c: variation spatiale (coordonnées géographiques). ○ : valeurs significatives ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	2.640	2.640
Somme des valeurs propres canoniques	0.511	0.463
Pourcentage de variation expliquée	19.4	17.5
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.640	2.640
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.177	2.128
Somme des valeurs propres canoniques*	0.361	0.313
Pourcentage de variation expliquée	a = 13.7 ○	c = 11.9 ○

* après extraction des covariables.

Dans notre cas, nous sommes uniquement intéressés à tester la signification des relations entre la matrice des tordeuses et les descripteurs environnementaux "purs" (sans la part de variation commune à 2 variables). Cela nous conduit à 2 tests par groupe d'ACC (sur les étapes 3 et 4), et par conséquent, à 6 tests simultanés sur l'ensemble des analyses. Le seuil corrigé de rejet de l'hypothèse H_0 se trouve alors à $p = 0.0017$ ($0.01/6 = 0.0017$). Le test a été appliqué sur l'ensemble des valeurs propres canoniques ("Trace" dans

CANOCO).

Les résultats de l'ACC étape 1 permettent d'extraire le pourcentage de variation expliqué par l'environnement et la partie spatialement structurée de cet environnement (Tab. 43).

Le pourcentage de variation expliquée par les variables concernées dans chacune des étapes se calcule comme suit:

$$\text{variation expliquée (en \%)} = (\text{somme des valeurs propres canoniques} / \text{inertie totale}) \times 100$$

Ainsi, les ACC partielles 1 conduisent à:

étape 1:	19.4% de variation	$\left(\frac{0.511}{2.640} \times 100 \right)$
étape 2:	17.5% de variation	$\left(\frac{0.463}{2.640} \times 100 \right)$
étape 3:	13.7% de variation (a)	$\left(\frac{0.361}{2.640} \times 100 \right)$
étape 4:	11.9% de variation (c)	$\left(\frac{0.313}{2.640} \times 100 \right)$

La variation environnementale spatialement structurée (b, Fig. 37) se déduit comme ci-dessous: $19.4 - 13.7 = 5.7\%$ (ou $17.5 - 11.9 = 5.6\%$, le 0.1% de différence est dû aux arrondis).

Dans cette première série d'analyses, la part de variation expliquée par les descripteurs environnementaux et qui est spatialement structurée (b = 5.7%) représente approximativement 29% de la variation totale due aux descripteurs environnementaux (étape 1, variation = 19.4%), soit moins d'un tiers. Cela signifie que les espèces et les données environnementales ne sont pas spatialement structurées de la même manière et qu'il n'y a pas de causes géographiques sous-jacentes communes à leur distribution. La part due aux descripteurs environnementaux considérés en un seul bloc est égale à 13.7% et significative ($p = 0.001$). La part de variation expliquée par les variables spatiales est également significative (11.9%, $p = 0.001$). La part de variation expliquée par chacun des facteurs est résumée dans la Fig. 38.

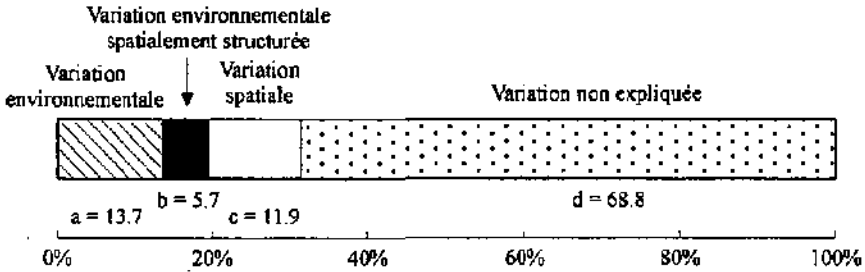


Fig. 38. Décomposition de la variation totale de la matrice peuplement. Les résultats découlent des *ACC partielles I* (Tab. 43).

La part importante de variation non expliquée ($d = 68.8\%$), est due d'une part, à des fluctuations non déterminées, et d'autre part, à des descripteurs non mesurés. L'histoire du verger et de son alentour est certainement un facteur très important et que nous n'avons pas étudié. Par exemple, l'évolution temporelle d'une structure paysagère a été décrite par BUREL et BAUDRY (1990) et l'influence "historique" du paysage sur une communauté d'insectes a été soulignée par BUREL (1993). Le pool d'espèces présent à l'échelle locale et régionale dépend de l'évolution du lieu et de la région dans le temps. Ainsi, dans notre cas, deux vergers peuvent être dans une situation écologique (âge des arbres, traitements, exploitation de la strate herbacée, etc.), paysagère (arrangement régional des écosystèmes) et biogéographique (climat) identiques actuellement mais avoir été sous l'influence de facteurs complètement différents durant dix ou vingt ans. Une part non négligeable de la variation totale de la matrice peuplement pourrait très certainement être attribuée à l'histoire des vergers et des paysages qui les entourent.

La deuxième série d'analyses (*ACC partielles II*) décompose la variation environnementale en deux parts; l'une est appelée variation paysage et se réfère aux descripteurs environnementaux caractérisant les milieux adjacents et l'entourage éloigné du verger; et l'autre, la variation type de verger (Fig. 36). Dans un premier temps les influences respectives des deux échelles du paysage sont groupées. L'étape suivante les

séparera (ACC partielles III). Dans cette étape, les variables spatiales sont mises comme covariables pour que la variation qui leur est due soit extraite et ne soit pas "mêlée" à la variation expliquée par les descripteurs typiquement environnementaux.

Techniquement, les 4 étapes sont configurées comme suit:

Analyses canoniques partielles II

- étape 1: ACC de la matrice peuplement contrainte par *le paysage*. Le *type de verger* est omis et *l'espace* est introduit comme covariable.
- étape 2: ACC de la matrice peuplement contrainte par *le type de verger* et *l'espace* comme covariable (*le paysage* est omis).
- étape 3: ACC de la matrice peuplement contrainte par *le paysage*. *L'espace* et *le type de verger* sont introduit comme covariables.
- étape 4: ACC de la matrice peuplement contrainte par *le type de verger*. *L'espace* et *le paysage* sont introduit comme covariables.

Tab. 44. ACC partielles II (1992) du peuplement. L'analyse est conduite sur une matrice de 44 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a_1 : variation *paysage*; a_2 : variation *type de verger*. ○ : valeurs significatives. ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	2.640	2.640
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.177	2.177
Somme des valeurs propres canoniques*	0.206	0.174
Pourcentage de variation	7.8	6.6
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.640	2.640
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.003	1.971
Somme des valeurs propres canoniques*	0.187	0.156
Pourcentage de variation	$a_1 = 7.1$ ○	$a_2 = 5.9$ ○

* après extraction des covariables.

Calculée de la même manière que précédemment, les *ACC partielles II* conduisent à:

étape 1:	7.8% de variation	$\left(\frac{0.206}{2.640} \times 100 \right)$
étape 2:	6.6% de variation	$\left(\frac{0.174}{2.640} \times 100 \right)$
étape 3:	7.1% de variation (a_1)	$\left(\frac{0.187}{2.640} \times 100 \right)$
étape 4:	5.9% de variation (a_3)	$\left(\frac{0.156}{2.640} \times 100 \right)$

La variation commune au *paysage* et au *type de verger* (a_2) se déduit comme ci-dessous:

$$7.8 - 7.1 = 0.7\% \text{ (ou } 6.6 - 5.9 = 0.7\%)$$

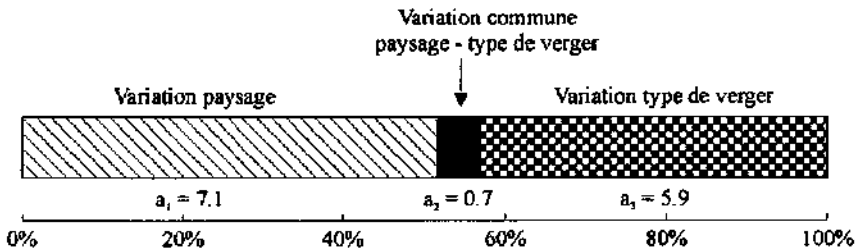


Fig. 39. Décomposition de la variation environnementale de la matrice peuplement. Les résultats découlent des *ACC partielles II* (Tab. 44).

Le calcul suivant permet de vérifier le résultat:

$$\begin{aligned} \text{variation paysage} + \text{variation commune} + \text{variation type de verger} \\ = \text{variation environnementale} \\ \text{soit} \\ 7.1 + 0.7 + 5.9 = 13.7\% \end{aligned}$$

L'échelle de la Fig. 39 est ajustée à 100% pour visualiser les proportions respectives expliquées par les variables (le 100% est dans ce cas égal à 13.7). Le test de Monte Carlo appliqué sur les étapes 3 et 4 indique que la part de variation expliquée par le *type de verger* ainsi que celle due au descripteur *paysage I* et *paysage II* sont significatives ($p = 0.001$). La dernière étape décompose la part de variation due au *paysage I* et au *paysage II*.

Le rôle des différents descripteurs dans les 4 étapes des *ACC partielles III* est expliqué comme suit:

Analyses canoniques partielles III

- étape 1: ACC de la matrice peuplement contrainte par le *paysage I*. L'*espace* et le *type de verger* sont introduits comme covariables (le *paysage II* est omis).
- étape 2: ACC de la matrice peuplement contrainte par le *paysage II*. L'*espace* et le *type de verger* sont introduits comme covariables (le *paysage I* est omis).
- étape 3: ACC de la matrice peuplement contrainte par le *paysage I*. L'*espace*, le *type de verger* et le *paysage II* sont introduits comme covariables.
- étape 4: ACC de la matrice peuplement contrainte par le *paysage II*. L'*espace*, le *type de verger* et le *paysage I* sont introduit comme covariables.

Tab. 45. ACC partielles III (1992) du peuplement. L'analyse est conduite sur une matrice de 44 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a_{11} : variation *paysage I*; a_{13} : variation *paysage II*. ○ : valeurs significatives. ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	2.640	2.640
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.003	2.003
Somme des valeurs propres canoniques*	0.142	0.059
Pourcentage de variation	5.4	2.2
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.640	2.640
Somme des valeurs propres non contraintes*	1.944	1.861
Somme des valeurs propres canoniques*	0.128	0.045
Pourcentage de variation	$a_{11} = 4.8$ ○	$a_{13} = 1.7$ ●

* après extraction des covariables.

Les ACC partielles III conduisent à:

étape 1: 5.4% de variation $\left(\frac{0.142}{2.640} \times 100 \right)$

étape 2: 2.2% de variation $\left(\frac{0.059}{2.640} \times 100 \right)$

étape 3: 4.8% de variation (a_{11}) $\left(\frac{0.128}{2.640} \times 100 \right)$

étape 4: 1.7% de variation (a_{13}) $\left(\frac{0.045}{2.640} \times 100 \right)$

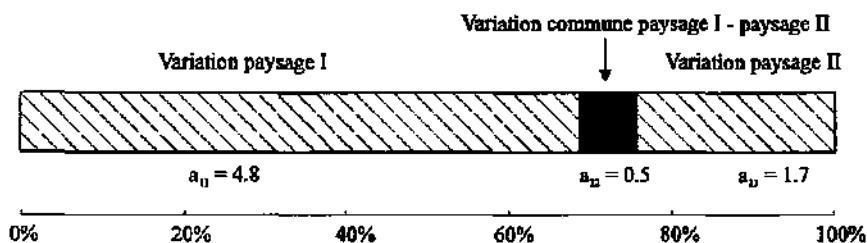


Fig. 40. Décomposition de la variation paysagère de la matrice peuplement. Les résultats découlent des ACC partielles III (Tab. 45).

La variation commune au *paysage I* et au *paysage II* (a_{13}) se déduit comme ci-dessous:

$$5.4 - 4.8 = 0.6\% \text{ (ou } 2.2 - 1.7 = 0.5\%, \text{ le } 0.1\% \text{ de différence est dû aux arrondis)}$$

Comme auparavant, le calcul suivant permet de vérifier le résultat:

$$\begin{aligned} & \text{variation paysage I} + \text{variation commune} + \text{variation paysage II} \\ & = \text{variation paysage} \\ & \text{soit} \end{aligned}$$

$$4.8 + 0.5 + 1.7 = 7\% \text{ (le } 0.1\% \text{ de différence est dû aux arrondis)}$$

L'échelle de la Fig. 39 est ajustée à 100% pour visualiser les proportions respectives expliquées par les descripteurs (le 100% est dans ce cas égal à 7). Le test de Monte Carlo indique que la part de variation due au *paysage I* (milieux adjacents) est significative ($p = 0.001$). Par contre, les 1.7% de variation expliquée par le *paysage II* (entourage éloigné du verger) ne le sont pas ($p = 0.3$).

En résumé, une part significative de la variation de la matrice peuplement est expliquée par le *paysage I* (*forêt*), le *type de verger* et l'*espace*.

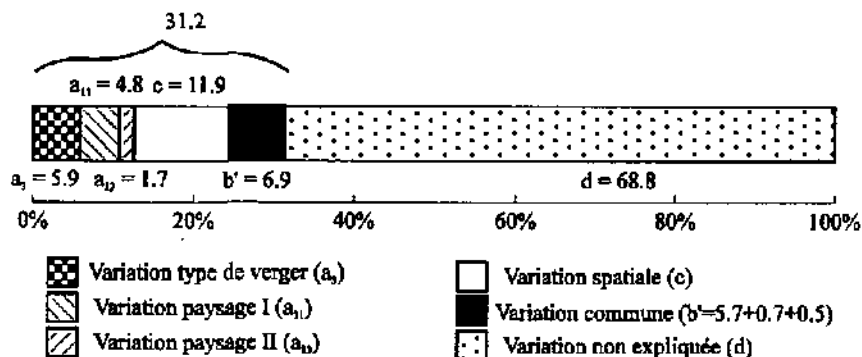


Fig. 41. Résumé de la décomposition de la variation totale de la matrice peuplement. Les résultats découlent des ACC partielles I, II et III (Tabs. 43, 44 et 45). a_{11} : *paysage I*, a_{12} : *paysage II*, a_1 : *type de verger*, b' : somme des variations communes, c : variation spatiale, d : variation non expliquée.

Analyses canoniques partielles 1993 (peuplement)

La procédure utilisée est la même que celle appliquée aux données de 1992. Chaque étape (4 au total) se compose d'une série de 3 ACC partielles dans lesquelles les descripteurs environnementaux sont à tour de rôle, contraignants, covariables ou omis. En 1993, la sélection pas à pas des descripteurs a extrait dans l'ordre la *vigne*, la *grande culture* et la *forêt* pour le *paysage I* et, la *vigne* et la *forêt* pour le *paysage II*. Eu égard aux restrictions de la partition de la variation soulignées dans le sous-chapitre précédent, nous avons uniquement considéré la *vigne* comme descripteur du *paysage I* et du *paysage II* dans les analyses suivantes.

Tab. 46. ACC partielles I (1993) du peuplement. L'analyse est conduite sur une matrice de 38 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a: variation environnementale (*paysage I*, *paysage II* et *type de verger*), c: variation spatiale (*coordonnées géographiques*). ○ : valeurs significatives ($p < 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	2.845	2.845
Somme des valeurs propres canoniques	0.558	0.468
Pourcentage de variation expliquée	19.6	16.4
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.845	2.845
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.377	2.287
Somme des valeurs propres canoniques*	0.369	0.279
Pourcentage de variation expliquée	a = 13.0 ○	c = 9.8 ○

* après extraction des covariables

Le calcul du pourcentage de variation expliquée par chacune des étapes de l'ACC partielle I s'effectue comme pour les données de 1992 et conduit aux résultats suivants:

$$\text{étape 1:} \quad 19.6\% \text{ de variation} \quad \left(\frac{0.558}{2.845} \times 100 \right)$$

$$\text{étape 2:} \quad 16.4\% \text{ de variation} \quad \left(\frac{0.468}{2.845} \times 100 \right)$$

étape 3 (a): 13.0% de variation $\left(\frac{0.369}{2.845} \times 100 \right)$

étape 4 (c): 9.8% de variation $\left(\frac{0.279}{2.845} \times 100 \right)$

Les valeurs sont très proches de celles obtenues avec les données de 1992 et la part de variation environnementale spatialement structurée (b) se déduit comme suit:

$$19.6 - 13.0 = 6.6\% \text{ (ou } 16.4 - 9.8 = 6.6\%).$$

En 1993, la part des descripteurs environnementaux structurée spatialement (b = 6.6%, Fig. 42) est du même ordre de grandeur que celle observée en 1992, puisqu'elle représente 34% (29% en 1992) de la variation environnementale totale (étape 1, variation = 19.6%). Ce résultat confirme qu'il n'y a pas de facteur déterminant une structure spatiale ou géographique commune aux espèces et aux descripteurs environnementaux. La part de variation due aux descripteurs environnementaux est légèrement plus faible qu'en 1992, et significative (13.0%, $p = 0.001$). La part de variation spatiale est également légèrement moins importante qu'en 1992 (9.8%, $p = 0.001$).

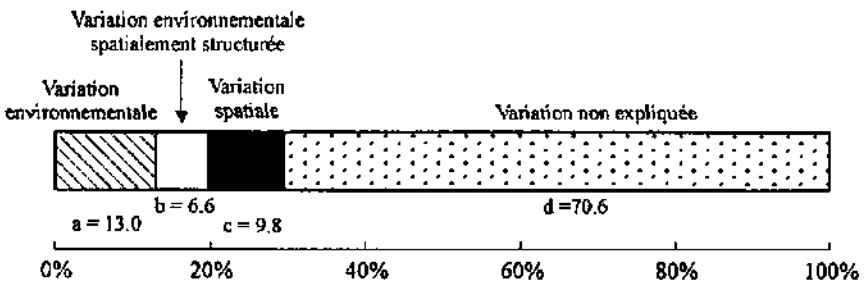


Fig. 42. Décomposition de la variation totale de la matrice peuplement. Les résultats découlent des ACC partielles I (Tab. 46).

La part de variation non expliquée (d) est plus élevée qu'en 1992 (70.6%). L'interprétation faite pour les données de 1992 de la part non expliquée, à savoir l'influence de facteurs non mesurés et l'histoire du verger et du paysage alentour, reste évidemment valable. D'une manière générale, le pourcentage de variation expliquée dans

chacune des étapes des ACC I est très similaire à celui obtenu avec les données de 1992 et confirme les commentaires fait à cette occasion.

Tab. 47. ACC partielles II (1993) du peuplement. L'analyse est réalisée sur une matrice de 38 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a: variation environnementale, c: variation spatiale (coordonnées géographiques). a_1 : variation *paysage*; a_2 : variation *type de verger*. ○ : valeurs significatives. ($p \leq 0,0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	2.845	2.845
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.377	2.377
Somme des valeurs propres canoniques*	0.178	0.195
Pourcentage de variation	6.3	6.8
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.845	2.845
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.183	2.183
Somme des valeurs propres canoniques*	0.175	0.192
Pourcentage de variation	$a_1 = 6.2$ ○	$a_2 = 6.7$ ○

*après extraction des covariables

Comme précédemment, les pourcentages respectifs de variation expliquée sont calculés comme suit:

$$\begin{aligned} \text{étape 1:} & \quad 6.3\% \text{ de variation} & \quad \left(\frac{0.178}{2.845} \times 100 \right) \\ \text{étape 2:} & \quad 6.8\% \text{ de variation} & \quad \left(\frac{0.195}{2.845} \times 100 \right) \\ \text{étape 3 (a):} & \quad 6.2\% \text{ de variation} & \quad \left(\frac{0.175}{2.845} \times 100 \right) \\ \text{étape 4 (c):} & \quad 6.7\% \text{ de variation} & \quad \left(\frac{0.192}{2.845} \times 100 \right) \end{aligned}$$

La série d'ACC partielles II sépare la variation *paysage* de la variation *type de verger* (Fig. 43). Le part de variations *paysage* est plus faible qu'en 1992, alors que la part *type de verger* est plus élevée.

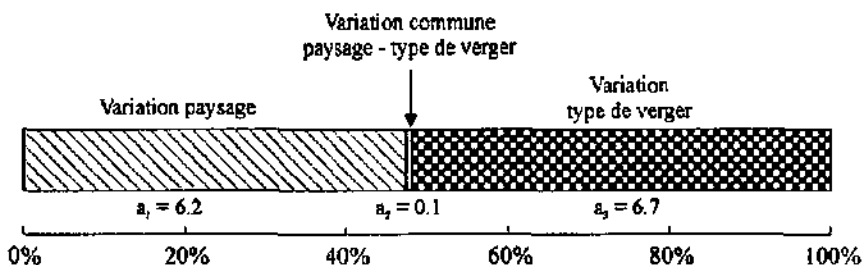


Fig. 43. Décomposition de la variation environnementale de la matrice peuplement. Les résultats découlent des ACC partielles II (Tab. 47).

La part de variation commune au *paysage* et au *type de verger* (a_2), quasi inexistantes, est calculée comme auparavant:

$$6.3 - 6.2 = 0.1\% \text{ (est équivalent à } 6.8 - 6.7)$$

Nous pouvons vérifier le résultat par le calcul suivant:

$$\begin{aligned} \text{variation paysage} + \text{variation commune} + \text{variation type de verger} \\ = \text{variation environnementale} \end{aligned}$$

soit

$$7.1 + 0.1 + 5.9 = 13.1 \text{ (0.1\% de différence dû aux arrondis)}$$

Le test de Monte Carlo appliqué sur les étapes 3 et 4 indique que la part de variation expliquée par le descripteur *type de verger* est significative ($p = 0.001$), ainsi que la part due au *paysage* ($p = 0.001$).

Tab. 48. ACC partielles III (1992) du peuplement. L'analyse est réalisée sur une matrice de 44 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a_{11} : variation *paysage I*; a_{13} : variation *paysage II*. ○ : valeurs significatives. ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	2.845	2.845
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.183	2.183
Somme des valeurs propres canoniques*	0.092	0.106
Pourcentage de variation	3.2	3.7

	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.845	2.845
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.076	2.091
Somme des valeurs propres canoniques*	0.068	0.083
Pourcentage de variation	$a_{11} = 2.4$ ●	$a_{13} = 2.9$ ●

* après extraction des covariables

Les ACC partielles III décomposent la part de variation due au *paysage I* et au *paysage II* (Fig. 44):

- étape 1: 3.2% de variation $\left(\frac{0.092}{2.845} \times 100 \right)$
- étape 2: 3.7% de variation $\left(\frac{0.106}{2.845} \times 100 \right)$
- étape 3 (a): 2.4% de variation $\left(\frac{0.068}{2.845} \times 100 \right)$
- étape 4 (c): 2.9% de variation $\left(\frac{0.083}{2.845} \times 100 \right)$

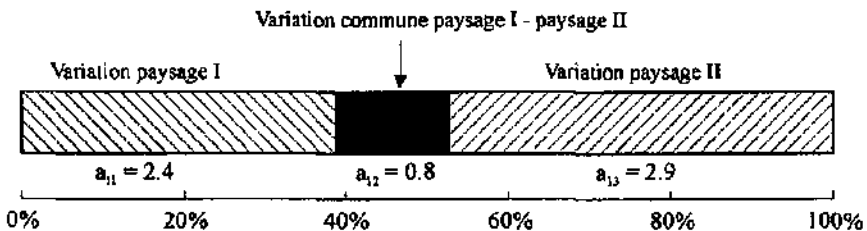


Fig. 44. Décomposition de la variation *paysage* de la matrice peuplement. Les résultats découlent des ACC partielles III (Tab. 48).

Nous pouvons déduire la part de variation commune au *paysage I* et au *paysage II*

(a_{13}): $3.2 - 2.4 = 0.8\%$ (ou $3.7 - 2.9\%$)

Et le résultat peut être vérifié comme suit:

$$\begin{aligned} & \text{variation paysage I} + \text{variation commune} + \text{variation paysage II} \\ & = \text{variation paysage} \\ & \text{soit} \end{aligned}$$

$$2.4 + 0.8 + 2.9 = 6.1\% \text{ (le } 0.1\% \text{ de différence est dû aux arrondis)}$$

La somme correspond bien à la variation *paysage* ($a_1 = 6.2\%$, Fig. 43), déterminée par les ACC partielles II. Finalement, par le test de Monte Carlo, la part de variation due au *paysage I* n'est pas significative ($p = 0.07$), ainsi que la part imputable au *paysage II* ($p = 0.01$). Le résultat obtenu pour le *paysage I* est donc contraire à celui découlant des données de 1992. En 1993, l'influence du *paysage II* représenté par la *vigne*, est plus importante que celle du *paysage I*. Ce résultat semble difficile à interpréter.

Néanmoins, cela signifie que la variation entre les vergers/cultures qui ont de la *vigne* comme écosystème éloigné et ceux qui n'en n'ont pas est plus grande que la différence entre les vergers/cultures qui ont de la *vigne* comme écosystèmes adjacents et ceux qui n'en n'ont pas.

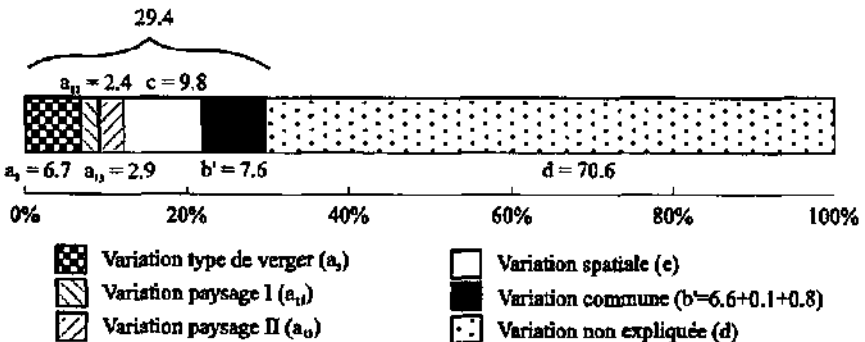


Fig. 45. Résumé de la décomposition de la variation totale de la matrice peuplement. Les résultats découlent des ACC partielles I, II et III (Tabs. 46, 47, 48). a_{11} : paysage I, a_{13} : paysage II, a_3 : type de verger, b' : somme des parts communes, c : variation commune, d : variation non expliquée.

Nous avons résumé les différentes parts de variation spatiales et environnementales

Nous avons résumé les différentes parts de variation spatiales et environnementales obtenues en 1993 dans la Fig. 45.

Pour résumer, les parts de variation expliquées par les descripteurs environnementaux sont très semblables d'une année à l'autre (Tab. 49). La part de variation de la matrice des espèces est significativement expliquée par le *type de verger*, le *paysage I*, et les *coordonnées géographiques*. La part commune à plusieurs descripteurs environnementaux est du même ordre de grandeur en 1993 et en 1992 (6.9% contre 7.6%, respectivement). La différence entre les 2 années concerne essentiellement les descripteurs paysagers puisque le pourcentage de variation expliquée sont plus bas en 1993 et que le *paysage II* n'est pas significatif en 1993.

Deux facteurs (au moins) peuvent partiellement expliquer cette différence. Le premier implique la période différente de piégeage, plus longue et comportant le mois de juin en 1993. Nous pouvons en effet supposer que plusieurs espèces, fortement actives durant cette période, et dépendantes de milieux plus éloignés du verger, expliquent l'effet significatif de ces derniers. Le deuxième facteur, peut-être plus plausible, met en cause l'effet "année". Nous devons en effet admettre que l'activité des tordeuses à l'interface des vergers et des écosystèmes adjacents peut dépendre de l'année d'observation par l'intermédiaire de facteurs tels que les conditions météo, qui influent sur le cycle et la dynamique des populations des espèces.

Ce qui peut surprendre, c'est la part très importante de variation qui reste inexpliquée. Celle-ci est due soit à des variations stochastiques ou à des facteurs (descripteurs) que nous n'avons pas mesurés et qui pourraient encore expliquer une part importante de la variation totale. Comme nous l'avons déjà souligné, l'histoire de l'écosystème, ainsi que celle du paysage alentour font partie de ces facteurs non mesurés qui ont très probablement une influence non négligeable sur les observations écologiques faites à un moment précis, et toujours relativement court par rapport à des processus écologiques naturels élaborés sur plusieurs dizaines, centaines voir milliers d'années, ou

dus à l'activité humaine.

Tab. 49. Résumé des pourcentages de variation expliqués par les descripteurs environnementaux en 1992 et 1993 sur la matrice peuplement et leur signification statistique. ○ : valeurs significatives ($p \leq 0.0017$); ● : valeurs non significatives; * : part non testée.

Descripteurs environnementaux	1992 ¹		1993 ²	
	%	p	%	p
<i>Type de verger</i>	5.9	○	6.7	○
<i>Paysage I</i>	4.8	○	2.4	●
<i>Paysage II</i>	1.7	●	2.9	●
<i>Coordonnées géographiques</i>	11.9	○	9.8	○
Variation commune	6.9	*	7.6	*
Variation non expliquée	68.8	*	70.6	*

¹: le *paysage I* et le *paysage II* sont représentés par la classe forêt.

²: le *paysage I* et le *paysage II* sont représentés par la classe vigne.

5.4.4 L'influence des descripteurs environnementaux sur la guilde des tordeuses inféodées au pommier: interprétation selon l'analyse canonique des correspondances

Résumé du chapitre 5.4.4

Les descripteurs environnementaux influençant significativement l'activité de la guilde des tordeuses inféodées au pommier à l'interface des vergers/cultures et de leur environnement sont globalement les mêmes que ceux qui dirigeaient le peuplement complet, à savoir la position géographique du verger/culture, le type de verger/culture et le paysage.

La sensibilité de la guilde aux descripteurs paysagers est moins grande, et seule la présence de forêt aux abords immédiats du verger/culture explique une part significative de variance, en 1992 seulement.

Le partitionnement révèle qu'en 1992, les coordonnées géographiques du verger/culture explique la plus grande part de variance, suivies de la présence de forêt aux abords immédiats et du type de verger/culture. L'influence paysagère est perdue en 1993.

L'étude des relations espèces inféodées-environnement montrent que certaines espèces sont négativement influencées par la présence de forêt et que d'autres sont liées aux cultures.

Analyse canonique I (guilde)

La démarche utilisée est tout à fait semblable à celle employée pour le peuplement complet de tordeuses, le but premier de cette analyse étant d'éliminer les descripteurs environnementaux hautement corrélés aux autres. Sans donner le détail des valeurs propres de chaque axe, 60.5% (1992) et 59.9% (1993) de l'inertie totale des matrices guildes sont expliqués par les 24 descripteurs environnementaux introduits. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus pour le peuplement complet (Tab. 29). Cela signifie que le comportement de la guilde des tordeuses inféodées au pommier face aux descripteurs

environnementaux devrait être approximativement le même. En effet, si la guilde avait une toute autre réaction, on ne pourrait pas, par exemple, expliquer un aussi haut pourcentage de variation avec les même descripteurs. Nous avons vu précédemment, que le rapport *bordure/surface* et la *structure* étaient des descripteurs largement expliqués par d'autres descripteurs (r de Pearson > 0.5), cette affirmation reste évidemment vraie puisque nous avons ici le même "set" de descripteurs environnementaux.

ACC descripteur par descripteur et sélection pas à pas des descripteurs environnementaux multiclassés (guilde)

Il est intéressant d'étudier le comportement de la guilde des tordeuses inféodées au pommier face aux descripteurs environnementaux, selon la même démarche que pour le peuplement complet, afin en particulier de dégager le rôle du paysage sur l'activité de la guilde. Nous avons donc procédé par une série d'ACC séparées pour chacun des descripteurs suivi d'une sélection pas à pas des classes de descripteurs paysagers (*paysage I* et *paysage II*). Les résultats de ces ACC sont parfaitement similaires aux résultats obtenus avec le peuplement complet de tordeuses (Tabs. 30, 31, 49 et 50).

Les valeurs propres des axes et les pourcentages de variance sont parfois différents, mais ont dans l'ensemble le même ordre de grandeur. Comme précédemment, la position du collecteur, capturant la faune émigrante ou immigrante, n'a pas d'importance à l'échelle des 6 vergers (Tab. 50 et 51).

Pour une interface donnée, l'émigration et l'immigration des tordeuses inféodées au pommier sont statistiquement identiques, puisque le descripteur *émigration - immigration* n'explique pas une part significative de la matrice guilde ($p = 0.14$ et 0.58 en 1992 et 1993, respectivement). De même, l'*orientation* de la tente Malaise n'explique pas une part significative de la matrice espèces ($p = 0.23$ et 0.17 en 1992 et 1993 respectivement). Par contre, les *coordonnées géographiques* influent sur la distribution de l'activité, puisque ce descripteur explique 13.7% (1992) et 12.3% (1993) de la variation. Les

pourcentages expliqués sont sensiblement plus faibles que pour le peuplement complet (17.5% et 16.4%).

Tab. 50. ACC séparées (1992). L'analyse est conduite sur une matrice de 17 espèces (guilde) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: direction du mouvement (*émigration-immigration*), l'*orientation* (ouest, nord, est et sud), les *coordonnées géographiques* et le *type de verger*. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

		Émigration - Immigration				
Axes		1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres		0.075	0.407	0.394	0.296	2.532
Somme des valeurs propres canoniques						0.075
Pourcentage de variation						3
Test de Monte Carlo						<i>p = 0.14</i>
		Orientation				
Axes		1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres		0.121	0.046	0.021	0.433	2.532
Somme des valeurs propres canoniques						0.188
Pourcentage de variation						7.4
Test de Monte Carlo						<i>p = 0.23</i>
		Coordonnées géographiques				
Axes		1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres		0.276	0.071	0.397	0.306	2.532
Somme des valeurs propres canoniques						0.348
Pourcentage de variation						13.7
Test de Monte Carlo						<i>p = 0.001</i>
		Type de verger				
Axes		1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres		0.182	0.432	0.381	0.281	2.532
Somme des valeurs propres canoniques						0.182
Pourcentage de variation						7.2
Test de Monte Carlo						<i>p = 0.001</i>

Cela signifie que la guilde est moins sensible au gradient spatial que l'on observe le long de La Côte, de Céligny à Aubonne. Cette observation est confirmée par le raisonnement logique suivant: la matrice espèces est cette fois composée d'espèces typiques du verger ou de la culture de pommier, donc en premier lieu sensible à la

présence de pommier mais visiblement moins influencée par la "dérive" général du paysage de l'ouest à l'est (paysage mixte vers vigne).

Tab. 51. ACC séparées (1993). L'analyse est conduite sur une matrice de 25 espèces (guilde) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: direction du mouvement (*émigration-immigration*), l'*orientation* (ouest, nord, est et sud), les *coordonnées géographiques* et le *type de verger*. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 1% sont marquées en gras.

Axes	Émigration - Immigration				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.079	0.577	0.512	0.366	3.766
Somme des valeurs propres canoniques					0.079
Pourcentage de variation					2.1
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.58</i>

Axes	Orientation				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.187	0.093	0.038	0.574	3.766
Somme des valeurs propres canoniques					0.318
Pourcentage de variation					8.4
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.17</i>

Axes	Coordonnées géographiques				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.291	0.173	0.522	0.382	3.766
Somme des valeurs propres canoniques					0.464
Pourcentage de variation					12.3
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.001</i>

Axes	Type de verger				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.224	0.524	0.443	0.358	3.766
Somme des valeurs propres canoniques					0.224
Pourcentage de variation					5.9
Test de Monte Carlo					<i>p = 0.001</i>

On devrait donc trouver également et logiquement une influence plus faible des descripteurs environnementaux *paysage I* et *paysage II*. La sélection pas à pas des classes des descripteurs paysagers est ordonnée comme pour le peuplement complet. Une

première ACC calcule les valeurs propres des axes et le pourcentage de variation expliqué par l'ensemble des multiples classes du descripteur, et sélectionne ensuite les classes, si elles expliquent une part significative de la variation restante.

Tab. 52. ACC séparées (1992). L'analyse est conduite sur une matrice de 17 espèces (guilde) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par 2 descripteurs environnementaux représentant le paysage à 2 échelles (*paysage I* et *paysage II*). L'ACC est suivie d'une sélection pas à pas des classes des descripteurs. Les descripteurs sont numérotés selon leur ordre de sélection dans l'analyse. La somme des valeurs propres canoniques et le pourcentage de variation expliqué par les descripteurs sélectionnés dans une deuxième ACC sont également donnés. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations.

Axes	Paysage I				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.247	0.154	0.053	0.039	2.532
Somme des valeurs propres canoniques					0.497
Pourcentage de variation					19.6
Sélection pas à pas	1				
	Forêt				
Valeurs après introduction des variables sélectionnées					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.230	0.435	0.297	0.260	2.532
Somme des valeurs propres canoniques					0.230
Pourcentage de variation					9.1
Paysage II					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.258	0.127	0.088	0.046	2.532
Somme des valeurs propres canoniques					0.555
Pourcentage de variation					21.9
Sélection pas à pas	1				
	Forêt				
Valeurs après introduction des variables sélectionnées					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.233	0.400	0.297	0.263	2.532
Somme des valeurs propres					0.233
Pourcentage de variation					9.2

Une deuxième ACC calcule ensuite les nouvelles valeurs propres et le nouveau pourcentage expliqué avec les classes sélectionnées. Comme précédemment, nous avons utilisé le test de Monte Carlo pour évaluer statistiquement l'influence de chaque classe (au seuil de 1%).

En 1992, une part significative de la matrice espèce est expliquée par le *paysage I* et le *paysage II* par l'intermédiaire de leur classe *forêt* (Tab. 52). En 1993, par contre, aucun descripteur ne passe le cap de la sélection pas à pas et de son seuil, c'est-à-dire 1% (Tab. 53). Il est important de souligner néanmoins que la classe *forêt* en tant que milieu adjacent au verger (*paysage I*) explique une part significative de variation au seuil de 5% ($p = 0,016$).

Nous relèverons ici l'importance du seuil de signification choisi, pour l'interprétation des résultats. En effet, il est souvent important d'avoir la valeur réelle de p pour pouvoir interpréter, tant les valeurs peuvent parfois être très proches du seuil de signification. Les valeurs de p obtenues dans les tests par permutations, conduisant à l'élimination des descripteurs environnementaux tels que l'*orientation* et la direction du mouvement, étaient nettement plus élevées, et ne permettaient pas, même à 5% de les conserver pour la suite des analyses. Cette affirmation est aussi vraie pour le peuplement complet. Par contre, en prenant le seuil de 5%, ce qui pourrait se justifier dans le cas d'une étude écologique de ce type, on modifierait les résultats des sélections successives des classes de descripteurs *paysage I* et *paysage II* (Tab. 54).

En effet, pour le peuplement complet, le descripteur *verger* du *paysage II* serait sélectionné ($p = 0,04$) en 1992. Pour la guilda des espèces inféodées, la *vigne* (*paysage I* et *II*) serait admise dans le modèle ($p = 0,02$ et $0,04$) en 1992. En 1993, la *forêt* du *paysage I* influencerait significativement la matrice ($p = 0,016$) comme nous l'avons vu ci-dessus.

Par conséquent et pour résumer les résultats des sélections pas à pas, et considérant les 2 années d'étude, l'influence de la présence de *forêt* et de *vigne* à deux échelles

différentes du paysage est prépondérante pour expliquer la variation de la matrice du peuplement complet de tordeuses d'une interface à l'autre. Cependant, d'autres descripteurs paysagers seraient à considérer si nous décidions d'être moins sévère dans le test statistique.

Tab. 53. ACC séparées (1993). L'analyse est conduite sur une matrice de 25 espèces (gilde) distribuées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes sont contraints par 2 descripteurs environnementaux représentant le paysage à 2 échelles (*paysage I* et *paysage II*). L'ACC est suivie d'une sélection pas à pas des classes des descripteurs. Les descripteurs sont numérotés selon leur ordre de sélection dans l'analyse. La somme des valeurs propres canoniques et le pourcentage de variation expliqué par les descripteurs sélectionnés dans une deuxième ACC sont également donnés. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations.

Axes	Paysage I				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.269	0.216	0.080	0.042	3.766
Somme des valeurs propres canoniques					0.629
Pourcentage de variation					16.7
Sélection pas à pas	aucune variable				
Axes	Paysage II				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.404	0.205	0.087	0.079	3.766
Somme des valeurs propres canoniques					0.892
Pourcentage de variation					23.7
Sélection pas à pas	aucune variable				

La variation dans l'activité de la gilde des tordeuses inféodées au pommier est, en premier lieu, influencée par la forêt en tant que milieu adjacent, mais la présence de vigne est également importante en 1992.

Tab. 54. Résumé des valeurs de p obtenues dans les sélections pas à pas des descripteurs du paysage (*paysage I* et *paysage II*) sur la matrice peuplement et la matrice guildes.

Classes	Paysage I							
	Peuplement				Guildes			
	*	1992	*	1993	*	1992	*	1993
<i>Forêt</i>	1	$p = 0.01$	3	$p = 0.01$	1	$p = 0.01$	1	$p = 0.016$
<i>Grande culture</i>	3	$p = 0.01$	2	$p = 0.01$				
<i>Vigne</i>	2	$p = 0.01$	1	$p = 0.01$	2	$p = 0.02$		
<i>Verger</i>			4	$p = 0.01$				
<i>Prairie</i>	n.s.	$p = 0.09$	n.s.	$p = 0.25$				

	Paysage II							
	Peuplement				Guildes			
		1992		1993		1992		1993
<i>Forêt</i>	1	$p = 0.01$	2	$p = 0.01$	1	$p = 0.01$		
<i>Vigne</i>	2	$p = 0.01$	1	$p = 0.01$	2	$p = 0.04$	n.s.	$p = 0.08$
<i>Verger</i>	n.s.	$p = 0.04$						
<i>Prairie</i>			n.s.	$p = 0.07$				

* : ordre d'apparition dans la sélection pas à pas.

Diagrammes d'ordination ACC, interprétation des axes et comparaison avec les résultats de l'AFC (guildes)

L'ACC 1992 des espèces inféodées a été réalisée avec un lot de 17 espèces et contrainte par les 4 descripteurs environnementaux suivants, déterminés après examen des corrélations entre descripteurs et sélections pas à pas: *type de verger*, *coordonnées géographiques*, *paysage I* (une seule classe = *forêt I*) et *paysage II* (une seule classe = *forêt II*).

Le diagramme d'ordination de l'ACC 1992 des espèces inféodées comporte des groupes de tentes Malaise mieux définis que le diagramme du peuplement, mais l'image générale est très similaire.

Les tentes Malaise situées en bordure des vergers 1 et 3 sont très proches et à proximité des descripteurs *forêt II* et *verger non cultivé* (Fig. 46). Les tentes Malaise installées aux abords des vergers cultivés se retrouvent logiquement proches de ce descripteur. Nous relèverons la formation d'un groupe, que nous n'avons pas marqué afin de garder la meilleure appréciation globale possible du diagramme, et qui rassemble à une distance plus petite que 0.5 les tentes O6, E6, S4 et N4.

En comparaison avec les diagrammes d'ordination provenant de l'ACC établie sur la base de la matrice peuplement (Fig. 29), la principale différence apparente réside dans l'isolement des tentes Malaise du verger 2. Pour définir cet isolement, il est nécessaire de comparer la distance représentée par les ellipses dessinées. Les ellipses épaisses représentent une distance plus petite que 0.5 (comme pour le diagramme du peuplement), alors que les ellipses fines donnent une distance comprise entre 0.6 et 0.7 ($0.5 < \text{distance} < 0.7$, pour le peuplement). En étudiant le détail des résultats du groupement à liens simples, nous déduisons que le groupe des tentes du verger 2 s'unit au groupe des tentes des cultures à une distance de 0.64.

Si nous avons utilisé la même échelle pour les ellipses dans le diagramme *gilde* et le diagramme *peuplement*, le verger 2 et les cultures seraient donc groupées dans une ellipse fine. L'échelle a été définie séparément dans chaque diagramme pour des raisons de lisibilité. Ainsi la distribution des tentes Malaise des différents vergers/cultures est finalement très similaire, mais l'image à 2 dimensions des axes 1 et 2 de l'ACC *gilde* est moins claire que celle de l'ACC *peuplement* (l'interprétation correcte est faite grâce à la superposition du groupement).

En étudiant les valeurs propres et les corrélations espèces-environnement de l'AFC et de l'ACC, nous concluons que nous sommes de nouveau dans un cas typique car les valeurs propres de l'ACC sont légèrement plus faibles et les coefficients de corrélations plus élevés (Tab. 55). Comme pour le *peuplement*, les premiers axes de l'AFC sont relativement informatifs. Néanmoins, l'axe 2 de l'ACC relève particulièrement la corrélation espèces-environnement.

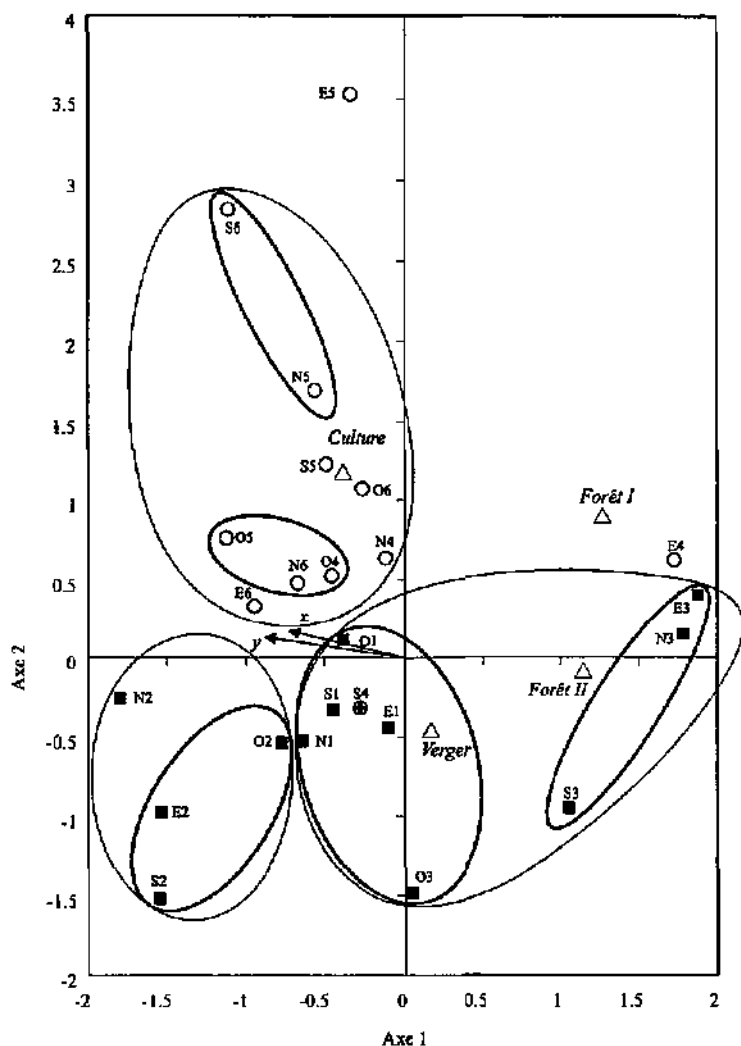


Fig. 46. ACC de la guide (1992). Diagramme des sites (tentés Malaise) et de 4 descripteurs environnementaux (le type de verger, le paysage I, le paysage II et les coordonnées géographiques). ○ : cultures, ■ : vergers. 1, 2, 3, 4, 5, 6 : vergers/cultures. N, E, S, O : position des tentes Malaise au Nord, Est, Sud et Ouest. Les classes des descripteurs environnementaux nominaux sont situés aux centroides des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole : Δ). Les coordonnées géographiques (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. La chaîne des liens primaires (groupement à liens simples) a été superposée pour définir les groupes principaux. Ellipse épaisse: distance < 0.6; ellipse fine: $0.6 \leq \text{distance} < 0.7$. Les éléments marqués d'une croix n'appartiennent pas au groupe défini par la patatoïde et se groupent à des distances plus élevées.

Tab. 55. AFC et ACC 1992. L'analyse est conduite sur une matrice de 17 espèces (guilde) capturées dans 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes de l'ACC sont contraints par 4 descripteurs environnementaux divisés en 6 classes. Valeurs propres et coefficients de corrélations entre les "axes-espèces" et les "axes-environnement" pour les 4 premiers axes (corrélations espèces-environnement).

	Axes			
	1	2	3	4
	Valeurs propres			
AFC	0.397	0.273	0.165	0.104
ACC	0.344	0.225	0.093	0.074
	Corrélations espèces-environnement			
AFC	0.925	0.821	0.741	0.311
ACC	0.936	0.942	0.757	0.697
Inertie totale				1.557
Somme des valeurs propres canoniques				0.751

Comme pour l'ACC du peuplement, l'examen des corrélations entre les descripteurs environnementaux révèle de faibles liens entre elles, puisque le plus grand coefficient est égal à 0.53 (excepté la corrélation *latitude-longitude*). Il est donc possible d'interpréter les coefficients canoniques, et ceux-ci devraient amener les mêmes conclusions que les corrélations intraset.

Tab. 56. Coefficients de corrélation intraset de l'AFC et de l'ACC guilde (1992). Les coefficients des 3 descripteurs les plus importants en valeur absolue sont marqués en gras.

Axes	Coefficients de corrélation intraset							
	AFC				ACC			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Descripteurs								
Type de verger	-0.21	0.55	0.93	0.39	-0.25	0.73	0.60	-0.04
Forêt I	0.67	0.58	0.08	-0.06	0.67	0.49	-0.45	0.31
Forêt II	0.80	-0.07	-0.08	0.22	0.80	-0.06	0.08	0.25
Longitude	-0.75	0.21	0.28	0.50	-0.74	0.22	-0.04	0.63
Latitude	-0.90	0.22	-0.02	0.07	-0.89	0.18	-0.21	0.21

Les corrélations intraset de l'AFC et de l'ACC donnent des résultats homogènes. L'axe 1 est sans conteste un axe géographique puisque la *latitude* a la plus grande valeur.

Sur cette axe, les tentes Malaise le plus à l'Est (*longitude*) sont aussi celles qui ont le moins de forêt aux alentours. L'axe 2 est déterminé par la *forêt I* et le *type de verger*. L'axe 3 est à nouveau un axe *type de verger*, et l'axe 4 un axe longitudinal.

Les coefficients de régression et canoniques désignent la *latitude* comme déterminante sur l'axe 1 (Tab. 57). Pour ces coefficients, l'axe 2 est également latitudinal, mais la *forêt I*, le *type de verger* et la *longitude* apparaissent également sur cet axe. Le *type de verger* et la *latitude* se manifestent communément sur l'axe 3, et l'axe 4 est purement géographique.

Nous pouvons conclure que les axes de l'AFC et l'ACC de la guilda en 1992 ont une signification claire et qu'ils désignent les mêmes descripteurs environnementaux. L'axe 1 est déterminé par la *latitude* (descripteur spatial) et la *forêt II* (descripteur paysager). Les analyses désignent la *forêt I* et le *type de verger* sur l'axe 2 (sauf les coefficients de régression, pour lesquels le *type de verger* n'apparaît pas). Le *type de verger* est encore déterminant sur l'axe 3, et l'axe 4 est longitudinal.

Tab. 57. Coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) de 1992 (guilda). Les 3 indices les plus élevés en valeur absolue sont marqués en gras.

Axes	Coefficients de régression (AFC)				Coefficients canoniques (ACC)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Descripteurs								
Type de verger	0.04	0.53	0.66	0.08	-0.01	0.84	0.68	-0.28
Forêt I	0.26	0.78	-0.05	-0.16	0.29	0.76	-0.89	0.05
Forêt II	0.32	-0.06	0.11	0.18	0.34	0.05	0.52	0.28
X	-0.15	-0.66	0.46	0.52	-0.12	-0.65	0.55	1.79
Y	-0.43	0.93	-0.47	-0.41	-0.49	0.93	-0.84	-1.12

Il est remarquable de constater que, considérant le peuplement ou les 17 espèces inféodées de la guilda, la signification des axes 1 et 2 de l'AFC et de l'ACC (les plus informatifs) est la même. La *latitude* détermine l'axe 1 de la distribution des espèces et

le *type de verger* défini l'axe 2. L'interprétation de ce résultat sera faite après avoir examiné les données de 1993.

Tab. 58. Valeurs de t des coefficients de régression multiples (AFC) des coordonnées des sites (collecteurs) sur 4 descripteurs environnementaux divisés en 5 classes (1992).

	Axes			
	1	2	3	4
Type de verger	0.36	3.53 *	3.75 *	0.33
Forêt I	2.37 *	4.75 *	-0.25	-0.60
Forêt II	2.67 *	-0.33	0.53	0.58
X	-0.77	-2.27 *	1.34	1.08
Y	-2.09	3.00 *	-1.27	-0.78

* Valeurs significatives au seuil 5% (test t de Student)

En 1993, l'ACC des espèces inféodées et des descripteurs environnementaux a été réalisée avec 25 espèces et 2 descripteurs: *type de verger* (2 classes) et *coordonnées géographiques* (2 classes). Le résultat du groupement à liens simples (Fig. 27) n'a pas été superposé à l'ACC pour des raisons de lisibilité.

L'information apportée par l'ACC (Fig. 47) est similaire à celle de l'AFC. Les tentes Malaise du verger 3 sont distinctement regroupées (excepté N3) et l'analyse conjointe du groupement et du diagramme d'ordination montre que les tentes du verger 1 sont également très semblables. Les éléments des vergers 1 et 3 sont faiblement distants (distance < 0.5). Deux des tentes du verger 2, O2 et S2, rejoignent le groupe des vergers 1 et 3. Ce résultat diffère de celui obtenu avec les ACC et groupements du peuplement de 1992 et 1993, ainsi que de l'analyse de la guildes en 1992. En effet, dans tous les cas, les tentes Malaise du verger 2 rejoignaient d'abord les tentes des cultures. Néanmoins, l'analyse de la guildes en 1992 montre que le verger 2 occupe une position intermédiaire.

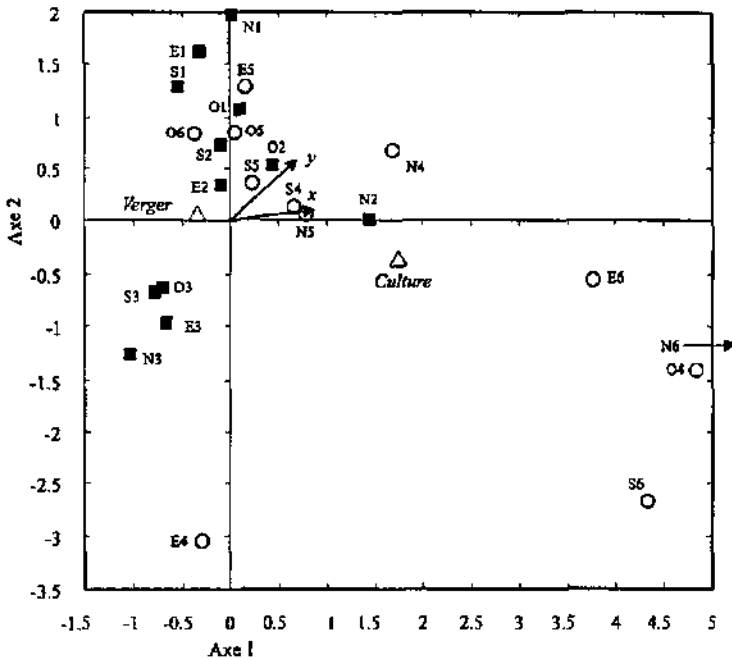


Fig. 47. ACC de la guilde (1993). Diagramme des sites (tentes Malaise) et de 2 descripteurs environnementaux (le type de verger et les coordonnées géographiques). ○ : cultures, ■ : vergers. 1, 2, 3, 4, 5, 6 : vergers/cultures. N, E, S, O : position des tentes Malaise au Nord, Est, Sud et Ouest. Les classes du descripteur environnemental nominal sont situées aux centroïdes des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: Δ). Les coordonnées géographiques (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. Les 25 espèces capturées sont représentées. ▲ : espèces inféodées. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce.

La réponse de la guilde dans les ACC et groupements en 1992 et 1993 s'apparente aux conclusions des analyses du peuplement. Les tentes Malaise des vergers 1 et 3 sont incontestablement très proches. Les tentes Malaise des cultures sont moins liées les unes aux autres, et l'emplacement des tentes du verger 2 reflète la position intermédiaire de ce verger.

L'examen des valeurs propres et des corrélations espèces-environnement révèle une

situation légèrement différente de celles observées précédemment. Le pourcentage de variance totale expliquée est faible et vaut 22.8% (0.542/2.384). En 1992, la variance totale de la matrice guildes expliquée valait 48.2%. Les valeurs propres de l'AFC sont élevées et indiquent une bonne dispersion des sites, particulièrement le long de l'axe 1.

Une fois contraints (ACC), les axes perdent nettement de leur valeur, puisque l'axe 1 explique 13.5% de la variance (0.321/2.384; 22.1% en 1992), l'axe 2 en explique 6% (0.170/2.384; 14.4% en 1992), l'axe 3, 2.1% (0.05/2.384; 6% en 1992) et l'axe 4, non contraint puisque l'analyse est faite avec 3 descripteurs (*x*, *y*, et *type de verger*) en explique 15.7% (0.374/2.384; axe contraint en 1992, 4.7%; Tab. 59).

Tab. 59. AFC et ACC 1993. L'analyse est conduite sur une matrice de 25 espèces (guilde) capturées dans 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. Les axes de l'ACC sont contraints par 2 descripteurs environnementaux divisés en 4 classes. Valeurs propres et coefficients de corrélation entre les "axes-espèces" et les "axes-environnement" pour les 4 premiers axes (corrélations espèces-environnement).

	Axes			
	1	2	3	4
	Valeurs propres			
AFC	0.508	0.348	0.246	0.141
ACC	0.321	0.170	0.050	0.374
	Corrélations espèces-environnement			
AFC	0.745	0.143	0.525	0.280
ACC	0.831	0.890	0.634	0.000
Inertie totale				2.384
Somme des valeurs propres canoniques				0.542

Les corrélations espèces-environnement sont les plus faibles de toutes les analyses réalisées jusqu'à présent. L'analyse des valeurs propres et des corrélations espèces-environnement de la guildes en 1993 révèlent qu'on ne doit pas s'attendre à une distribution claire des espèces le long d'un gradient quelconque. Il ne faut néanmoins pas oublier que le nombre de descripteurs environnementaux engagés dans cette analyse est restreint, puisqu'il ne concerne que le *type de verger* et les *coordonnées géographiques*. Il est donc tout à fait logique d'avoir des valeurs plus faibles. Nous rappelons qu'aucune des classes des descripteurs paysager *paysage I* et *paysage II* n'a passé le cap de la sélection pas à pas. Cela signifie que pour la guildes, en 1993, le lot de descripteurs environnementaux

n'est pas aussi performant que dans le cas des autres analyses pour expliquer la variance de la matrice guildes. Les espèces inféodées piégées en 1993, à l'interface des vergers et des écosystèmes adjacents, sont moins sensibles aux descripteurs environnementaux choisis que les espèces du peuplement et que les espèces inféodées capturées en 1992.

Tab. 60. Coefficients de corrélation intraset de l'AFC et de l'ACC guildes (1993). Les coefficients des 3 descripteurs les plus importants en valeur absolue sont marqués en gras.

Axes	Coefficients de corrélation intraset							
	AFC				ACC			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Descripteurs								
Type de verger	0.74	0.99	0.02	-0.85	0.76	-0.15	0.64	0.00
X	0.87	0.39	-0.07	-0.77	0.87	0.14	-0.47	0.00
Y	0.67	0.18	-0.57	-0.65	0.70	0.63	-0.34	0.00

Les coefficients de corrélation intraset désignent clairement la longitude (x) sur l'axe 1 (Tab. 60). Les autres axes n'ont pas de signification claire. En 1992, sur l'axe 1, la latitude (y) possédait les coefficient de corrélation les plus élevés. La latitude et la longitude étant fortement corrélées, nous considérerons que ces deux résultats sont identiques et la distribution des espèces inféodées suit un gradient géographique le long de la Côte.

Tab. 61. Coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) de 1993 (guildes). L'indice les plus élevé en valeur absolue est marqué en gras.

Axes	Coefficients de régression (AFC)				Coefficients canoniques (ACC)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Descripteurs								
Type de verger	0.37	0.13	-0.06	-0.19	0.52	-0.07	0.94	0.00
Longitude	0.64	0.05	0.86	-0.11	0.72	-1.46	-1.21	0.00
Latitude	-0.13	-0.04	-1.02	-0.05	-0.03	1.89	0.49	0.00

Les coefficients de régression donnent la même réponse (Tab. 61). Les coefficients de corrélation intraset, de régression et canoniques ne s'accordent par contre pas pour la signification du deuxième axe. Etant donné la relative faiblesse des axes, nous ne pouvons pas accorder trop d'importance au coefficient canonique mais plutôt au coefficient de régression de l'AFC. Celui-ci signale l'importance du *type de verger* sur l'axe 2, résultat identique à l'analyse des données de 1992.

Tab. 62. Valeurs de *t* des coefficients de régression multiples (AFC) des coordonnées des sites (collecteurs) sur 4 descripteurs environnementaux divisés en 5 classes (1993).

	Axes			
	1	2	3	4
Type de verger	2.28 *	0.56	-0.29	-0.83
X	2.12 *	0.11	2.22 *	-0.25
Y	-0.45	-0.10	-2.75 *	-0.11

* Valeurs significatives au seuil 5% (test *t* de Student)

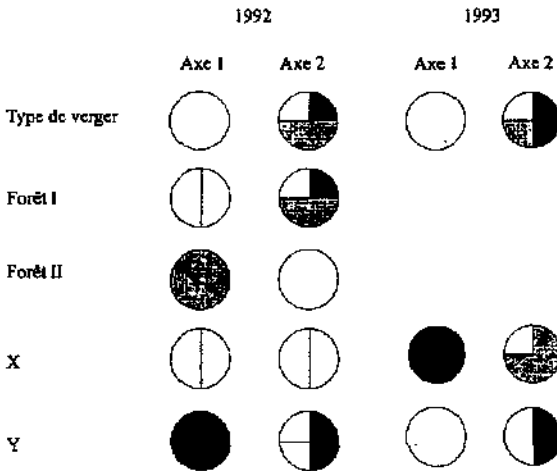


Fig. 48. Résumé des valeurs des coefficients de corrélation intraset (AFC et ACC) et des coefficients de régression (AFC) et canoniques (ACC) prises par chacun des descripteurs sur l'axe 1 et 2 des AFC et ACC de 1992 et 1993. Noir = rang 1; gris foncé = rang 2; gris clair = rang 3; blanc = pas dans les 3 premiers rangs. Un quart du diagramme circulaire représente un rang obtenu 1 fois (il y a 4 coefficients calculés par axe et par année).

Les valeurs de t des coefficients de régression donnent le *type de verger* et la longitude comme significatif à 5% sur le premier axe et la latitude (y) et la longitude (x) sur l'axe 3 (Tab. 62).

La Fig. 48 est construite comme la Fig. 31 et résume parfaitement le résultat obtenu par l'analyse des coefficients de corrélations intrasets, de régression et canoniques. L'axe 1 est en 1992 comme en 1993, un axe géographique. L'axe 2 est plutôt lié au type de verger (verger vs culture), bien que les coordonnées géographiques y jouent également un rôle.

Relations espèces-environnement (guilde)

Sur le diagramme des espèces de la guilde et des descripteurs environnementaux (Fig. 49), la proximité des espèces inféodées et des descripteurs est la même que sur le diagramme des espèces du peuplement (7 espèces inféodées font partie des 20 espèces les plus importantes du peuplement). Nous trouvons près du centre *Pandemis heparana* et *Rhopobota naevana* (Fig. 49). *Archips crataegana* est clairement influencée par la présence de forêt. La position de *Spilonota ocellana* confirme sa préférence pour les alentours des cultures. *Clepsis unifasciana*, proche du centre sur le diagramme du peuplement est également influencée par la présence de culture. Les autres espèces (*Sparganothis pilleriana* et *Cydia pomonella*) ne montrent pas d'affinités claires pour les descripteurs présents dans cette analyse¹.

L'étude des relations privilégiées de certaines espèces du peuplement avec les descripteurs écologiques (étude des valeurs de t des coefficients de régression de l'AFC, Fig. 32), a montré que 5 des espèces réagissant significativement à certains descripteurs étaient des espèces inféodées.

¹ Dans l'analyse du peuplement, *Sparganothis pilleriano* était significativement influencée par la présence de vigne aux abords du verger. Comme ce descripteur a été éliminé dans l'étude de la guilde, nous ne pouvons effectivement pas voir cette relation ici.

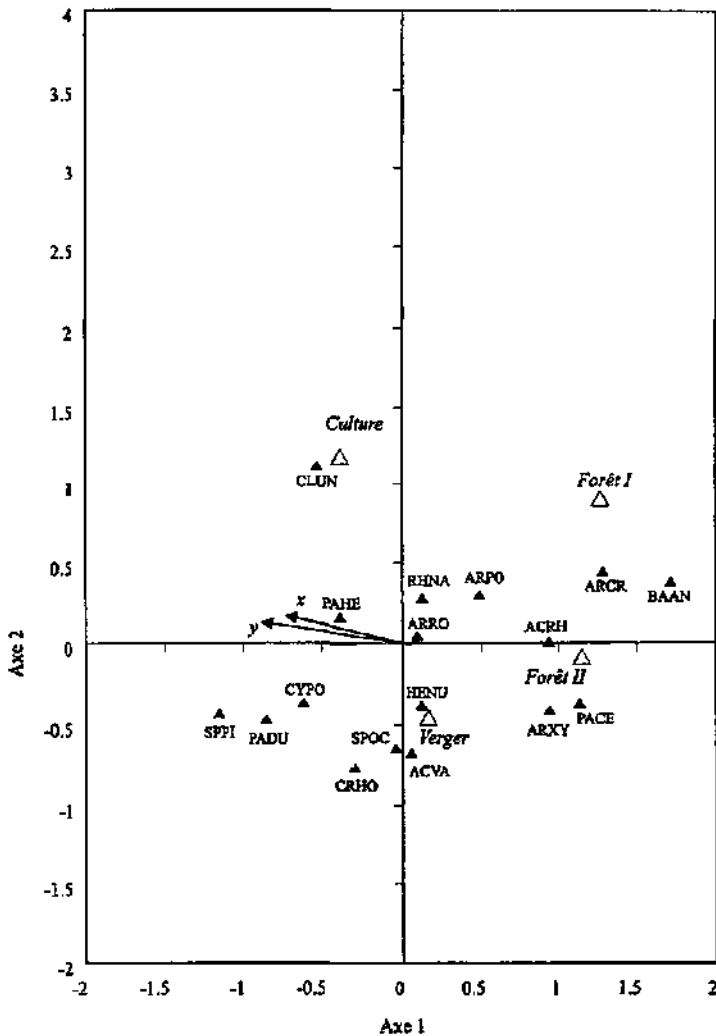


Fig. 49. ACC de la guildé (1992). Diagramme des espèces et de 4 descripteurs environnementaux (le type de verger, le paysage I, le paysage II et les coordonnées géographiques). Les classes des descripteurs environnementaux nominaux sont situées aux centroïdes des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: △). Les coordonnées géographiques (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. Les 17 espèces capturées sont représentées. ▲ : espèces inféodées. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce.

Cette espèce compte parmi ces plantes hôtes nombre d'arbres fruitiers et le troène, plante typique des sous-bois de la région, et qui notamment a été relevée abondamment dans la chênaie bordant le verger 3. Il est donc certain que cette espèce voyage entre les cultures de pommiers et la forêt. *Batodes angustiorana* est significativement influencée par le descripteur *forêt*. Cette espèce est très polyphage et se développe sur certains arbustes forestiers comme le noisetier, les espèces du genre *Crataegus*, le troène, et un grand nombre d'arbres fruitiers et d'ornement.

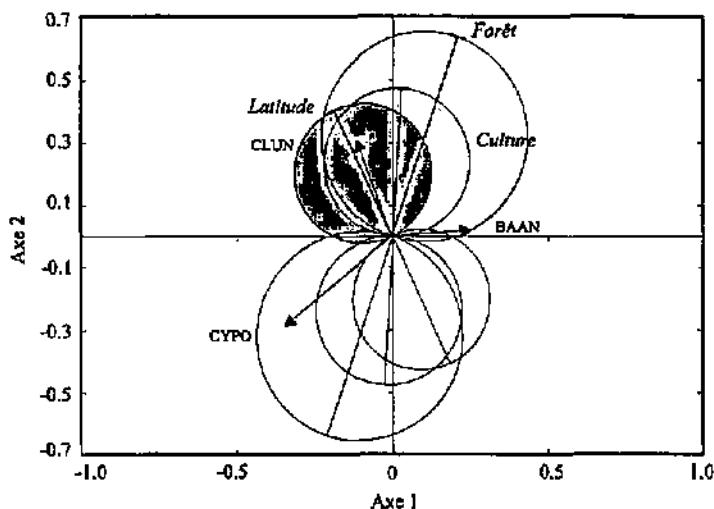


Fig. 50. Diagramme des coordonnées en espace réduit des valeurs de t (coefficient de régression de l'AFC) des descripteurs écologiques, induisant des coefficients de régression significatifs sur les espèces.

Le carpocapse des pommes, *Cydia pomonella* (CYPO) est négativement influencé par la présence de forêt (Fig. 50). Cela signifie que, là où les vergers sont entourés de forêt, le carpocapse voyage peu en bordure. Il est probable que d'une part, la structure de la lisière, en général très "fermée", représente un obstacle perçu de loin pour le carpocapse et, que d'autre part, cette espèce ne rencontre que peu de plantes hôtes disponibles dans les forêts de la Côte. Effectivement, cette espèce est carpophage et mis à part les arbres fruitiers et les noyers (peu fréquents et peu attaqués dans la région), elle n'est pas capable de se développer sur les espèces communes des forêts présentes.

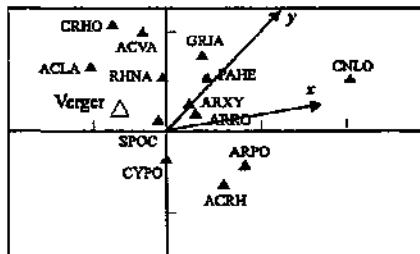
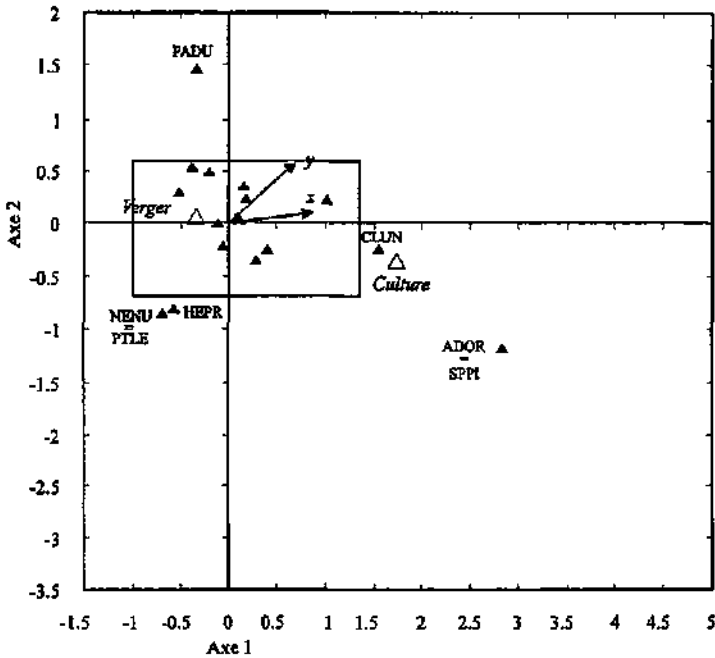
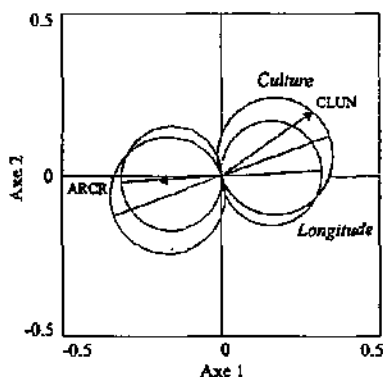


Fig. 51. ACC de la guilda (1993). Diagramme des espèces et de 2 descripteurs environnementaux (le type de verger et les coordonnées géographiques). Les classes des descripteurs environnementaux nominaux sont situées aux centroïdes des scores des échantillons appartenant à chaque classe (symbole: △). Les coordonnées géographiques (x et y) sont représentées par des flèches indiquant la direction de plus grande variation. Les 25 espèces capturées sont représentées. ▲ : espèces inféodées. Les légendes des espèces sont composées des 2 premières lettres du genre et de l'espèce. Les 18 espèces ayant le plus de poids dans l'analyse sont représentées.

Pourtant, la lutte avec des moyens sélectifs comme la confusion sexuelle contre ce ravageur est rendue plus difficile lorsque la culture de pommier est bordée de forêt. Notamment, les premières lignes d'arbres fruitiers sont toujours plus endommagées. Le fait a certainement trait au comportement du carpocapse, qui pourrait voler au-dessus du piège Malaise, quand celui-ci est placé au bord d'une forêt (se dirige en fonction de la silhouette), et de ce fait ne pas être capturé. La même observation peut être faite pour la petite tordeuse des fruits, *Grapholita lobarzewskii*, connue dans la région de la Côte comme ravageur, et dont les attaques sont remarquées dans les cultures entourées de forêt mais que nous n'avons jamais capturée avec le piège Malaise.

Concernant les données de 1993, la faiblesse des axes et la médiocre valeur des descripteurs environnementaux pour expliquer la distribution des espèces capturées dans les tentes Malaise se traduit sur le diagramme d'ordination (Fig. 52). Mis à part *Clepsis unifasciana*, *Adoxophyes orana* et *Sparganothis pilleriana*, influencées par la classe *culture*, les espèces de la guildes sont concentrées au centre du diagramme.

Fig. 52. Diagramme des coordonnées en espace réduit des valeurs de t (coefficient de régression de l'FC) des descripteurs environnementaux, induisant des coefficients de régression significatifs sur les espèces.



Seules 2 espèces sont individuellement significativement influencées par les descripteurs environnementaux (Fig. 52). Il s'agit de *Clepsis unifasciana* et de *Archips crataegana*. *Clepsis unifasciana* réagissait également positivement à la classe *culture* en 1992. Cette espèce est donc clairement indicatrice de l'activité à l'interface entre les cultures et les écosystèmes adjacents. *A. crataegana* réagit par contre négativement à la

présence de cultures et montre une préférence significative pour les vergers/cultures situés plus au Sud. Comme nous l'avons souligné à de multiples reprises, les vergers/cultures les plus au Sud - Ouest sont aussi ceux qui sont principalement bordés de forêts et non cultivés. La descripteur *forêt* n'ayant pas été retenu après la sélection pas à pas, la relation *Archips crataegana* - *forêt* ne peut être soulignée, mais celle-ci était marquée en 1992 puisque l'ACC du peuplement relevait le lien étroit entre l'espèce et le descripteur.

Analyses canoniques partielles 1992 (guilde)

En 1992, nous avons vu que la direction du mouvement (*émigration-immigration*), ainsi que l'*orientation* n'influençaient pas significativement la matrice des espèces de la guilde. Après avoir sélectionné pas à pas les classes du descripteur *paysage I*, seule la classe *forêt* est admise dans le modèle. Nous avons obtenu le même résultat avec le descripteur *paysage II*. Les descripteurs environnementaux sont mis en compétition dans une série d'analyses canoniques partielles. Pour les données de 1992, les ACC partielles sont effectuées avec le *type de verger*, le *paysage I* (représenté par la *forêt*), le *paysage II* (*forêt*) et les *coordonnées géographiques*.

Tab. 63. ACC partielles I (1992) de la guilde. L'analyse est conduite sur une matrice de 17 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a : variation environnementale (*paysage I, paysage II et type de verger*), c : variation spatiale (*coordonnées géographiques*). ○ : valeurs significatives ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale = Somme des valeurs propres non contraintes	2.532	2.532
Somme des valeurs propres canoniques	0.551	0.348
Pourcentage de variation expliquée	21.8	13.7
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.532	2.532
Somme des valeurs propres non contraintes ¹	2.185	1.981
Somme des valeurs propres canoniques ¹	0.428	0.224
Pourcentage de variation expliquée	a = 16.9 ○	c = 8.8 ○

¹ après extraction des covariables

La part de variation expliquée communément par les descripteurs environnementaux et l'espace (b) est égale à $21.8 - 16.9 = 4.9\%$ ($= 13.7 - 8.8$). Le calcul de la part non expliquée de la variation s'effectue comme précédemment, c'est-à-dire: $d = 100 - (16.9 - 8.8 - 4.9) = 69.4\%$ (Fig. 53). Cette part est très importante et est due en partie aux descripteurs environnementaux éliminés et qui participaient également à l'explication de la variation dans la matrice de la guild. Dans cette première série d'analyses, nous avons extrait la part de variation due aux *coordonnées géographiques* (8.8%), et testé cette part avec le test de Monte Carlo (Tab. 63). La part de variation de la matrice des espèces de la guild expliquée par les *coordonnées géographiques* est significative ($p = 0.001$). Du Tab. 60, nous déduisons qu'environ 80% $\left(\frac{16.9}{21.8} \times 100\right)$ de la variation environnementale est dû à des effets locaux, et n'est pas influencé spatialement. D'autre part, deux tiers $\left(\frac{8.8}{13.7} \times 100\right)$ de la variation expliquée par les *coordonnées géographiques* est indépendante des descripteurs environnementaux.

Moins d'un quart de la variation expliquée par les descripteurs environnementaux $\left(\frac{4.9}{21.8} \times 100\right)$ peut également être prédit par les *coordonnées géographiques*. Nous déduisons de ce chiffre que la structure spatiale sous-jacente commune aux descripteurs environnementaux et à la guild, est faible.

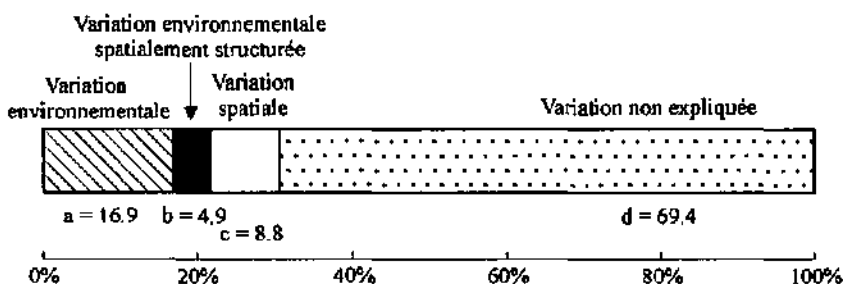


Fig. 53. Décomposition de la variation totale de la matrice de la guild des espèces inféodées. Les résultats découlent des *ACC partielles I* (Tab. 63).

La composante spatiale de la variation de la guild est légèrement plus faible que

celle du peuplement complet, mais du même ordre de grandeur (8.8 et 11.9%, cf. Fig. 38). Nous pouvons donc affirmer que la guildes des tordeuses inféodées réagit de la même manière que l'ensemble des tordeuses à la variation géographique dans la région d'étude. Par contre, la variation environnementale (*paysage I*, *paysage II* et *type de verger*) est plus élevée (16.9% contre 13.7% pour le peuplement complet, cf. Fig. 38). Les ACC partielles suivantes indiqueront si le déficit en pourcentage de variation expliqué est dû, en premier lieu, à l'influence plus faible du *type de verger* ou de celle du *paysage*.

La seconde série d'analyses partielles sépare la variation due au *paysage I* et *II* (considérés ensemble) de la variation due au *type de verger* (Tab. 64). Nous avons complété cette analyse du test de Monte Carlo afin d'estimer la signification statistique de l'influence des descripteurs environnementaux. L'analyse démontre que le *type de verger* influe significativement sur la variation de la matrice des espèces appartenant à la guildes ($p = 0.001$), de même que le *paysage* ($p = 0.001$).

Tab. 64. ACC partielles II (1992) de la guildes. L'analyse est conduite sur une matrice de 17 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a_1 : variation *paysage*; a_2 : variation *type de verger*. ○ : valeurs significatives. ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	2.532	2.532
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.185	2.185
Somme des valeurs propres canoniques*	0.267	0.162
Pourcentage de variation expliquée	10.5	6.4
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.532	2.532
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.023	1.918
Somme des valeurs propres canoniques*	0.266	0.161
Pourcentage de variation expliquée	$a_1 = 10.5$ ○	$a_2 = 6.4$ ○

* après extraction des covariables

Il est important de noter que la part commune au *type de verger* et au *paysage* est égale à 0. Il n'y a donc pas de variation de la matrice de la guildes qui soit commune au *type de verger* et au *paysage*. Si nous interprétons cela selon BORCARD *et al.* (1992), cela implique que la structure du paysage ne peut pas être tenue pour responsable des

changements de *type de verger* d'un endroit à l'autre et en même temps de la variation de la guilde. Les deux descripteurs environnementaux sont complètement indépendants.

Comparativement aux résultats obtenus avec le peuplement complet, la variation due aux descripteurs environnementaux est plus élevée parce que le *paysage* est plus influent (10.5% pour la guilde contre 7.1% pour le peuplement). Le pourcentage expliqué par le *type de verger* est également plus élevé pour la guilde (6.4% contre 5.9%, cf. Fig. 39). Cela signifie que l'activité de la guilde des tordeuses à l'interface est plus sensible aux conditions générales qui règnent dans le verger/culture et au paysage environnant.

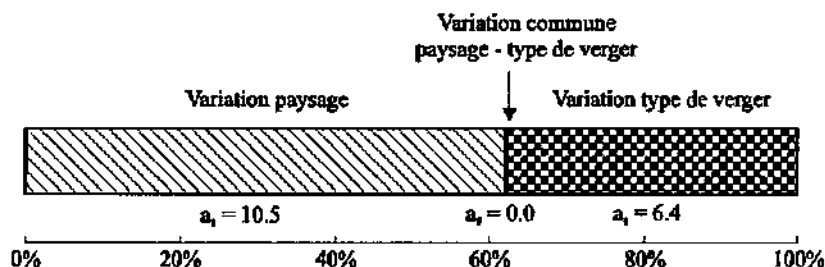


Fig. 54. Décomposition de la variation totale de la matrice de la guilde des espèces inféodées. Les résultats découlent des *ACC partielles II* (Tab. 64).

La dernière série d'analyses canoniques partielles conduit à l'extraction et à la séparation des influences respectives du *paysage I* et du *paysage II* (Tab. 65). Le *paysage I* est responsable de 7.0% de variation dans la matrice de la guilde et le *paysage II* de 2.4%. Le test de Monte Carlo effectué dans l'analyse indique que la part due au *paysage I* est significative ($p = 0.001$), alors que celle due au *paysage II* ne l'est pas ($p = 0.09$). Globalement, le résultat est le même que celui obtenu avec le peuplement complet. Le *paysage I* explique une part importante de la variation des matrices (7.0% pour la guilde et 12.2% pour le peuplement) alors que le *paysage II* n'explique dans aucun cas une part significative de la variation.

Tab. 65. ACC partielles III (1992) de la guild. L'analyse est conduite sur une matrice de 17 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a_{11} : variation *paysage I*; a_{12} : variation *paysage II*. ○ : valeurs significatives ($p \leq 0.0017$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	2.532	2.532
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.023	2.023
Somme des valeurs propres canoniques*	0.205	0.09
Pourcentage de variation expliquée	8.1	3.6
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	2.532	2.532
Somme des valeurs propres non contraintes*	2.023	1.918
Somme des valeurs propres canoniques*	0.176	0.061
Pourcentage de variation expliquée	$a_{11} = 7.0$ ○	$a_{12} = 2.4$ ●

* après extraction des covariables

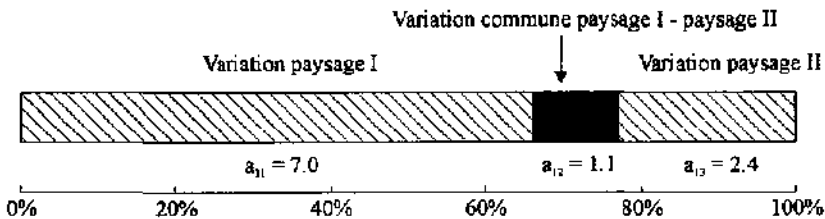


Fig. 55. Décomposition de la variation totale de la matrice de la guild des espèces inféodées. Les résultats découlent des ACC partielles III (Tab. 65).

En résumé, la part de variation imputable aux descripteurs environnementaux (variation environnementale) est plus importante pour la guild que pour le peuplement. Cette différence se distribue équitablement entre les descripteurs paysagers et le type de verger, puisque ceux-ci expliquent toujours, séparément, une part plus importante de la variation dans le cas de la guild. D'autre part et par contre, la part de variation imputable à l'espace (*coordonnées géographiques*) est plus grande dans le cas du peuplement.

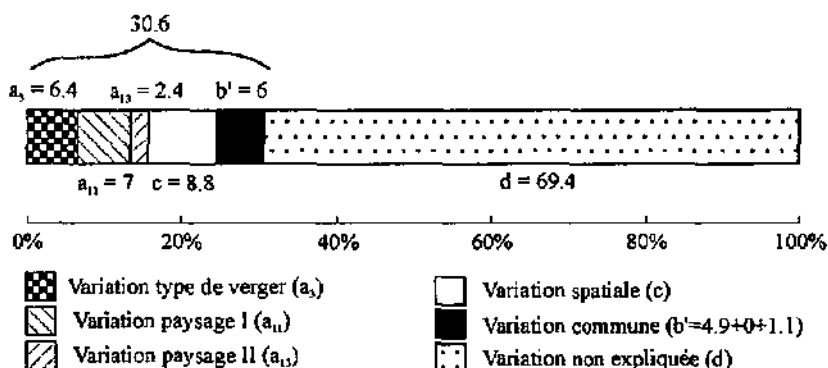


Fig. 56. Résumé de la décomposition de la variation totale de la matrice guildes. Les résultats découlent des ACC partielles I, II et III (Tabs. 63, 64 et 65). a_{11} : paysage I, a_{12} : paysage II, a_3 : type de verger, b' : somme des variations communes, c : variation spatiale, d : variation non expliquée.

La guildes est moins sensible à une éventuelle dérive biogéographique à l'échelle de la région, ce qu'exprime les *coordonnées géographiques*, et plus sensible à des descripteurs paysagers, plus locaux. Le résultat peut être logiquement interprété comme suit: le lot d'espèces qui compose la guildes trouve le milieu qui lui convient, c'est-à-dire essentiellement le verger (comme culture ou non), tout au long de la Côte et le "pool" d'espèces est le même. La différence au niveau du piégeage avec les tentes Malaise se marque sur des facteurs plus locaux comme les milieux entourant le verger. Le peuplement complet, essentiellement influencé par les espèces non inféodées, qui dépendent d'autre milieux par ailleurs non répertoriés comme *paysage I et II*, est plus sensible à la dérive biogéographique, car celle-ci signifie certainement la disparition ou l'apparition de ces milieux.

Analyses canoniques partielles 1993 (guildes)

La partition de la variation de la matrice de la guildes, pour les données de 1993, se résume à une seule série d'ACC partielles, puisque deux descripteurs environnementaux

seulement ont été retenus des analyses précédentes. En effet, aucune classe des descripteurs *paysage I* et *paysage II* n'a été sélectionnée dans la sélection pas à pas. Par conséquent, nous avons réalisé les ACC partielles avec le *type de verger* et les *coordonnées géographiques* comme descripteurs environnementaux. Parce que nous n'effectuons qu'une seule ACC partielle et que nous testons dans ce cas 2 parts de variation seulement (au lieu de 6), le seuil corrigé de Bonferroni est alors de 0.005 (0.01/2).

En 1993, seul les *coordonnées géographiques* ont finalement une importante influence sur la guilda puisque le 9.2% ($p = 0.001$, Tab. 66) de la variation sont expliqués par ce descripteur, alors que seulement 2.9% sont imputables au *type de verger* ($p = 0.09$). La Fig. 57 résume les pourcentages de variation expliqués par chacun des descripteurs environnementaux.

Tab. 66. ACC partielles I (1993) de la guilda. L'analyse est conduite sur une matrice de 25 espèces capturées dans 48 collecteurs réunis par 2 sur 24 tentes Malaise disposées en bordure de 6 vergers/cultures. a : variation *type de verger*. c : variation spatiale (*coordonnées géographiques*). ○ : valeurs significatives ($p \leq 0.005$). ● : valeurs non significatives.

	ACC étape 1	ACC étape 2
Inertie totale	3.766	3.766
Somme des valeurs propres canoniques	0.224	0.464
Pourcentage de variation expliquée	5.9	12.3
	ACC étape 3	ACC étape 4
Inertie totale	3.766	3.766
Somme des valeurs propres non contraintes*	3.302	3.542
Somme des valeurs propres canoniques*	0.109	0.348
Pourcentage de variation expliquée	a = 2.9 ●	c = 9.2 ○

* après extraction des covariables

La différence dans les résultats obtenus avec le peuplement et la guilda est marquée par la disparition de l'effet *type de verger* sur la guilda. Contrairement aux données de 1992, en aucun cas les descripteurs paysagers n'ont d'influence significative, quand ils sont mis en compétition avec les autres descripteurs environnementaux (Tab. 66). En 1992, la matrice des espèces de la guilda est beaucoup plus sensible aux descripteurs

environnementaux utilisés comme facteurs explicatifs. Le *paysage I* expliquait une part significative de la variation de même que le *type de verger*, ce qui n'est pas le cas en 1993.

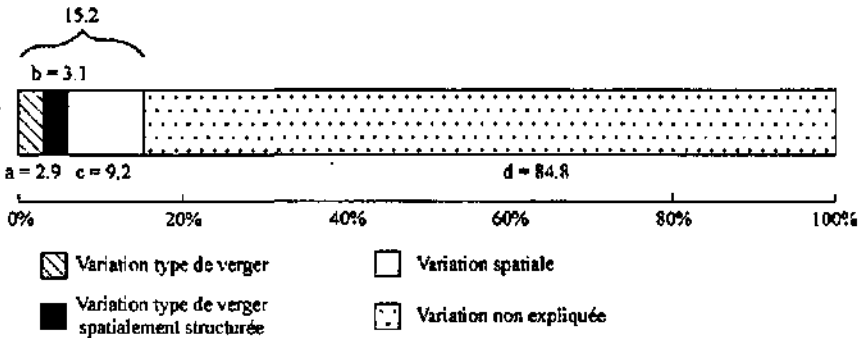


Fig. 57. Résumé de la décomposition de la variation totale de la matrice guildes. Les résultats découlent des *ACC partielles I* (Tabs. 66). a: *type de verger*, b: variation commune, c: variation spatiale, d: variation non expliquée.

Les effets des descripteurs environnementaux sur le peuplement entier sont moins marqués par la différence entre les 2 années, puisque ce sont les mêmes descripteurs qui expliquent l'essentiel de la variance (les *coordonnées géographiques* et le *type de verger*). La sensibilité aux descripteurs est néanmoins plus faible en 1993, puisque le *paysage I* n'est pas significatif. L'importance des descripteurs en pourcentage de variation expliquée est semblable. Les *coordonnées géographiques* sont le facteur le plus important suivi du *type de verger*. Le même schéma d'analyse peut être appliqué aux résultats de la guildes. Les *coordonnées géographiques* sont prépondérantes dans l'explication de la variation observée et sont suivies du *type de verger*.

La différence entre les 2 années est marquée par la disparition de l'effet *paysage I* en 1993. La différence dans l'input des données entre 1992 et 1993 est la période de piégeage plus grande en 1993, celle-ci débutant au début du mois de juin. Si on se réfère à la Fig. 16 et aux commentaires qui l'accompagnent, nous rappelons que le mois de juin apporte beaucoup d'individus (33%), mais que la balance vergers traditionnels / cultures

n'est pas différente puisque le pourcentage d'individus actifs en bordure des cultures représente 28 et 26% du total en 1992 et 1993, respectivement. Le pourcentage d'espèces inféodées n'est pas non plus affecté par le supplément "mois de juin" puisque 25 et 24% des individus appartiennent aux espèces inféodées en 1992 et 1993, respectivement. Par contre, la distribution des espèces inféodées entre les 2 types de verger est différente, puisque la proportion est de 68 et 87% en 1992 et 1993, respectivement. Les captures du mois de juin influent donc sur la proportion des individus appartenant à des espèces inféodées entre les 2 types de verger.

Tab. 67. Résumé des pourcentages de variation expliquée par les descripteurs environnementaux sur les matrices peuplement et guildes en 1992 et 1993. O : valeur de *p* significative. Les valeurs de *p* non significatives sont données. *: part non testée. Pour le peuplement, les données proviennent du Tab. récapitulatif 48.

Descripteurs environnementaux	Peuplement				Gilde			
	1992 ¹		1993 ²		1992 ¹		1993	
	%	<i>p</i>	%	<i>p</i>	%	<i>p</i>	%	<i>p</i>
Type de verger	5.9	O	6.7	O	6.4	O	2.9	0.09
Paysage I	4.8	O	2.4	0.07	7.0	O	non séf.	
Paysage II	1.7	0.3	2.9	0.01	2.4	0.1	non séf.	
Coordonnées géographiques	11.9	O	9.8	O	8.8	O	9.2	O
Variation commune	6.9	*	7.6	*	6.0	*	3.1	*
Variation non expliquée	68.8	*	70.6	*	69.4	*	84.8	*

¹: le paysage I et le paysage II sont représentés par la classe forêt

²: le paysage I et le paysage II sont représentés par la classe vigne

Si nous mettons l'analyse de ces résultats en parallèle avec la partition de variance, nous déduisons qu'en modifiant la part des individus inféodés en faveur des vergers traditionnels, nous perdons l'influence du paysage I. Par conséquent, les facteurs paysagers, en particulier les milieux adjacents aux vergers/cultures ont une influence plus forte sur les cultures (Tab. 67).

5.5 Résumé du chapitre 5: L'activité de vol des tordeuses à l'interface des vergers/cultures et des écosystèmes adjacents

A l'aide du piège Malaise d'interception, au total des 2 années, 2920 adultes de tordeuses ont été capturés, distribués dans 88 espèces en 1992 et 95 en 1993. Les captures sont réparties à raison de 30% à l'interface des cultures de pommiers et 70% à l'interface des vergers traditionnels et de leurs environnements. Environ 25% des espèces capturées sont des espèces inféodées au pommier.

La structure des échanges entre le verger/culture et les écosystèmes adjacents est tout à fait similaire pour les 2 années d'étude. Globalement et séparément pour chaque piège Malaise, les immigrations compensent les émigrations, tant pour les espèces associées au pommier que pour tout le peuplement. Le test de la ressemblance entre l'émigration et l'immigration, ainsi qu'une expérience complémentaire de lâcher-recapture montrent que les pièges Malaise ont mesuré une activité globale à l'interface entre le verger/culture et son environnement et non pas une émigration et une immigration.

La position géographiques du verger (coordonnées géographiques), le type de verger (traditionnel/cultivé), le paysage alentour et distant déterminent l'activité du peuplement complet et la guildes des tordeuses inféodées à l'interface des vergers/cultures de pommiers et de leur environnement. Une sélection plus précise des descripteurs paysagers montre qu'essentiellement la présence de forêts et de vignes aux alentours et aussi à plus grande distance du verger/culture est prépondérante. Un partitionnement de variance permet de relever que les coordonnées géographiques du verger/culture expliquent la part la plus importante de la variance, suivent le type de verger, la présence de forêt et de vigne aux alentours du verger/culture.

CHAPITRE 6

Le processus de recolonisation des vergers non cultivés d'arbres à haute tige après l'application d'un insecticide

6.1 Introduction

Les travaux les plus importants relatant la recolonisation d'un milieu après une défaunation sont certainement ceux de WILSON & SIMBERLOFF (1969), SIMBERLOFF & WILSON (1969) et plus tard ceux de REY (1981). Ces auteurs ont essentiellement travaillé dans le but de tester la théorie de la biogéographie des îles (équilibre entre l'extinction et l'immigration des espèces). Après un traitement, ils ont observé la recolonisation d'un groupe de vraies îles par l'ensemble des arthropodes. REY (1981) a plus particulièrement étudié l'influence de l'isolation et de la surface sur la communauté d'arthropodes, concluant à un effet nul de l'isolation et à un effet positif de la surface (plus la surface est grande, plus le nombre d'espèces est grand).

Le processus de recolonisation du verger après un traitement avec un insecticide a été étudié afin essentiellement de mieux cerner l'évolution temporelle du phénomène et le rôle possible des milieux adjacents dans la recolonisation.

La première analyse considère la guildes des "chenilles de printemps" dans son ensemble et étudie l'évolution temporelle de la guildes en terme de nombre d'individus. La deuxième analyse fait référence aux tordeuses en particulier, et prendra en compte les abondances relatives des espèces (analyse multidimensionnelle).

6.2 Analyse temporelle de l'effet d'un traitement insecticide sur la guildes des "chenilles de printemps"

Résumé du chapitre 6.2

L'évolution au cours du temps de l'effet d'un traitement insecticide printannier est testé sur la faune des chenilles de printemps (Géléchides, Noctuelles, Géométrides et Tordeuses), occupant les vergers traditionnels. Excepté sur les Tordeuses, l'effet n'a pu être démontré statistiquement.

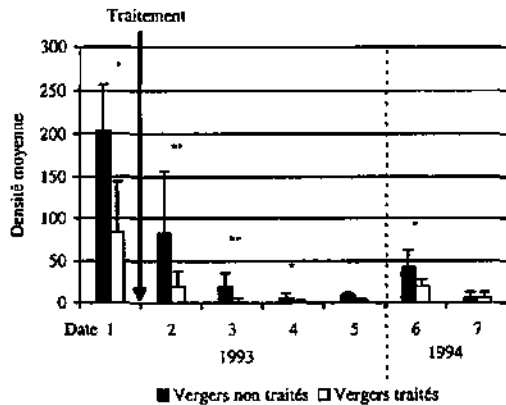
Les populations de Tordeuses diminuent fortement après l'application, et restent faible durant la saison qui suit le traitement. La saison suivante, l'effet de l'insecticide n'est plus perceptible.

Nous avons d'emblée été confrontés à une grande difficulté pour l'analyse, puisque dans les 5 vergers qui furent traités, la densité des chenilles échantillonnées avant le traitement est faible (densité moyenne de 83.6 chenilles / 1000 bouquets, $n=5$, Fig. 58) comparé à la densité obtenue dans les vergers qui ne furent pas traités (densité moyenne de 203.6 chenilles / 1000 bouquets, $n=5$, Fig. 58).

Nous avons pourtant défini au hasard les vergers qui seraient traités (le hasard fait parfois mal les choses !). La diminution des populations de la fin avril au début juin est spectaculaire, tant dans les vergers traités que non traités. Ce résultat est conforme à l'évolution des populations de tordeuses étudiées en 1991 et 1992 (chapitre 4). Dans cette partie de l'étude, nous sommes intéressés à l'évolution des populations dans le temps et dans les 2 types de vergers. Les densités moyennes des chenilles obtenues dans les vergers non traités et les vergers traités sont comparées date par date, avec le test non paramétrique de Mann-Whitney (Fig. 58). Ainsi, à la première date d'échantillonnage, avant le traitement, les 2 types de vergers ne sont pas identiques en terme de densité moyenne des chenilles, puisque le test statistique indique une différence significative à 5%. Les résultats des échantillonnages suivant le traitement sont donc plus difficiles à interpréter, puisqu'on ne saurait dire si la

différence observée après le traitement est effectivement due à l'application de l'insecticide ou si elle est le résultat d'autres facteurs. Néanmoins, la différence à partir de la mi-mai est plus grande, puisque significative à 1%. En automne, la différence reste grande (significative à 1%), malgré que certaines espèces débutent une nouvelle génération et que les chenilles échantillonnées ont pu éclore d'oeufs pondus par des adultes venu de l'extérieur du verger¹.

Fig. 58. Densité moyenne/1000 bouquets des "chenilles de printemps" (tordeuses, géométrides, noctuelles, géléchides, argyrestides et plurelides) et écart-type calculés sur 5 vergers non traités et 5 vergers traités avec un insecticide polyvalent. Date 1 = fin avril 1993; 2 = mi-mai; 3 = fin mai; 4 = début juin; 5 = fin septembre; 6 = fin avril 1994; 7 = fin mai. Mann-Whitney: ** = significatif à 1%; * = significatif à 5%.



Au début de l'année 1994, les populations sont basses, tant dans les vergers qui ont été traités que dans les autres. Nous voyons là l'effet de facteurs de mortalité et l'influence certainement prépondérante de conditions climatiques défavorables. Ainsi, la différence entre les 2 catégories de vergers n'est plus significative au seuil de 1%. Nous pouvons tirer deux conclusions importantes de cette analyse. Premièrement, le traitement administré n'est pas efficace à 100%, puisque on trouve encore des

¹ Il faut noter à ce propos que sur l'ensemble des familles considérées, les espèces ayant des stades larvaires de deuxième génération actifs en automne ne sont pas la majorité.

chenilles dans les vergers traités après l'application.

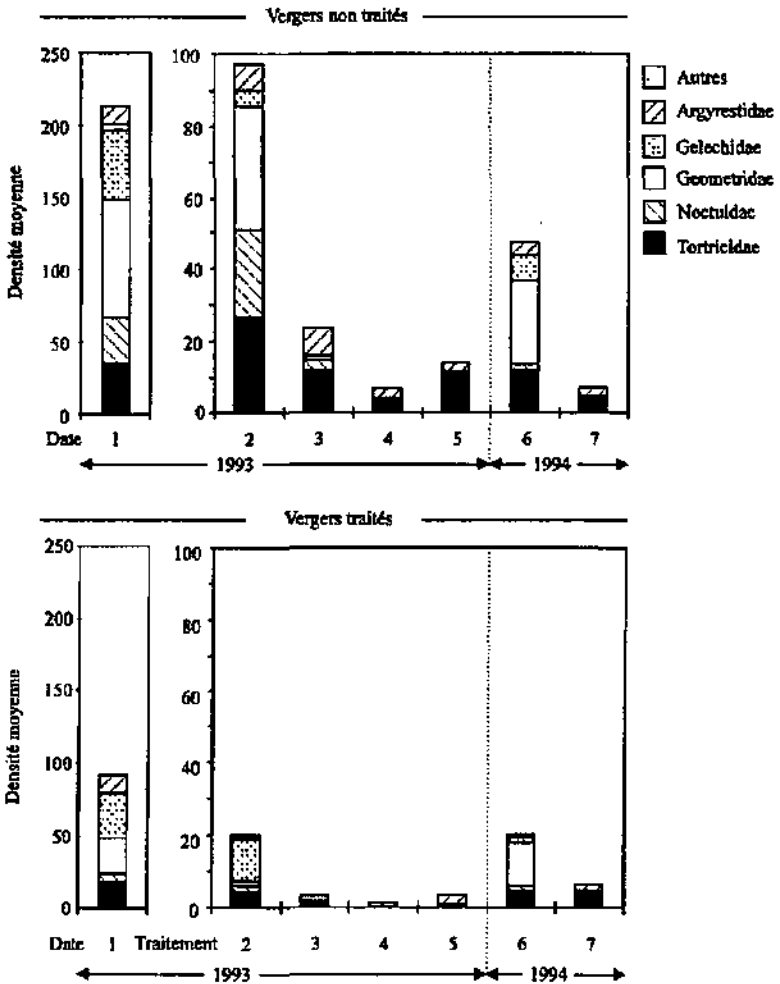


Fig. 59. Densité moyenne/1000 bouquets et proportions relatives des chenilles de tordeuses, noctuelles, géométrides, géléchiides, argyrestides et autres (regroupe les plutellides et les chenilles indéterminées) au cours du temps. Date 1 = fin avril 1993; 2 = mi-mai; 3 = fin mai; 4 = début juin; 5 = fin septembre; 6 = fin avril 1994; 7 = fin mai.

Deuxièmement, l'effet du traitement ne se reporte pas d'une année à l'autre et les populations des vergers traités semblent pouvoir se reconstituer aussi bien que celles des vergers non traités. Il est important de noter que le mélange de familles dont les espèces ont des biologies différentes ne permet pas d'analyses fines et c'est pourquoi nous avons traité séparément le cas des tordeuses sous forme d'analyses multivariées, plus avant dans ce chapitre.

La Fig. 59 montre l'évolution des populations au cours du temps, en détaillant la proportion de chaque famille. Il est évident qu'à la première date d'échantillonnage, la grosse différence entre le groupe des vergers non traités et le groupe des vergers traités est essentiellement due à la densité totale des géométrides (vergers non traités: 369.4 /1000 bouquets; vergers traités: 116.6 / 1000 bouquets) et des noctuelles (vergers non traités: 149.3 /1000 bouquets; vergers traités: 26.0 / 1000 bouquets). L'abondance des tordeuses et des géléchides est par contre tout à fait comparable dans les vergers traités et non traités. Nous avons donc "mal choisi" les vergers pour l'étude de l'effet temporel d'un traitement printanier sur les géométrides et les noctuelles.

Nous avons alors repris les données des quatre familles principales séparément, pour tester la différence entre les vergers traités et les vergers non traités, période par période. Comme le laissait supposer le graphique de la Fig. 59, nous constatons alors que les géométrides et les noctuelles ont, à la première date d'échantillonnage déjà, des abondances statistiquement différentes au seuil de 5% (Tab. 68). Nous ne pouvons donc conclure statistiquement à une efficacité évidente du traitement sur les géométrides et sur les noctuelles. Par contre, les tordeuses et les géléchides ont des populations identiques, et les tordeuses montrent ensuite une nette différence d'abondance entre les deux types de vergers, jusqu'à la fin de l'année 1993. L'échantillonnage du début du mois de juin est la seule exception. Il faut préciser que concernant cette date, nous avons trouvé des chenilles de tordeuses dans 4 des vergers non traités et dans un seul des vergers traités. Etant donné les petits nombres

d'individus, le test ne fait pas la différence.

Le traitement semble n'avoir eu aucun effet sur les gélechés, puisqu'à aucun moment la différence entre les vergers traités et non traités n'est significative. Nous précisons que cette famille est représentée par deux espèces vivant dans le feuillage du pommier, *Recurvario nanella*, très fréquente, et *R. leucateila*, beaucoup plus rare. Les chenilles de *R. nanella* sont extrêmement bien protégées par le tissage qu'elles fabriquent et qui leur sert à lier les feuilles en un étroit fourreau très serré. Il est probable qu'une fois installées dans cet étui, elles ne sortent que pour consommer le feuillage le plus proche, c'est-à-dire les feuilles même qui constituent leur habitat et celles qui y sont liées. Lors de la capture d'une larve de cette espèce, il est facile de constater, par le dégât fait aux feuilles, que le nourrissage est très local. Dans ces conditions, il est évident qu'un traitement sur des arbres à haute tige est peu efficace contre cette espèce.

Tab. 68. Valeurs de p du test de Mann-Whitney, comparant les nombres d'individus des quatre familles principales capturés dans 5 vergers traités et 5 vergers non traités. Les valeurs démontrant une différence significative au seuil de 5% sont inscrites en gras.

Comparaison du nombres d'individus capturés en vergers traités et vergers non traités				
	Tortricidae	Noctuidae	Geometridae	Gelechidae
Date	1993			
Fin avril	$p = 0.094$	$p = 0.011$	$p = 0.047$	$p = 0.251$
Traitement	-----			
Mi-mai	$p = 0.027$	$p = 0.008$	$p = 0.015$	$p = 0.596$
Fin mai	$p = 0.007$	~	~	~
Début juin	$p = 0.058$	~	~	~
Fin septembre	$p = 0.008$	~	~	~
	1994			
Fin avril	$p = 0.6$	$p = 0.456$	$p = 0.347$	$p = 0.203$
Fin mai	$p = 0.751$	~	~	~

-- : le nombre d'individus capturés ne permet pas la réalisation d'un test.

6.3 Analyse temporelle et multidimensionnelle de l'effet d'un traitement insecticide et d'autres descripteurs environnementaux sur la recolonisation des vergers par la guilde des tordeuses phyllophages et espèces apparentées

Résumé du chapitre 6.3

La proximité d'autres vergers, de forêts ou le nombre d'arbres du verger n'influence pas significativement la recolonisation, séparément. Pourtant, associés à la position géographique du verger, ces facteurs expliquent une part significative de la variance après le traitement. C'est l'assemblage de ces facteurs qui détermine la recolonisation.

6.3.1 Introduction

Après avoir mené l'analyse sur les nombres d'individus et les densités des tordeuses et de quelques familles associées au feuillage du pommier, nous nous sommes intéressés à l'influence du traitement sous l'aspect multidimensionnel, c'est-à-dire en prenant en considération les abondances relatives des espèces. Dans ce chapitre, nous avons considéré ensemble les tordeuses et les géléchides. Il nous a paru également intéressant d'établir quels étaient les descripteurs environnementaux autres que le traitement pouvant expliquer une part intéressante de variation dans les données.

Notamment, il s'agit de voir si l'impact de ces facteurs potentiels peut être dépendant du temps et corrélé à l'effet du traitement. Le traitement peut, par exemple, perdre de son efficacité en fonction du temps. On peut supposer que la recolonisation d'un verger traité se fera plus vite si ce verger est entouré d'écosystèmes sources de plantes hôtes pour les tordeuses et les géléchides.

Nous avons défini les mêmes descripteurs environnementaux que pour l'analyse de la composition en espèces des vergers d'arbres à haute tige du chapitre 4: *les coordonnées géographiques, la proximité d'autres vergers, la proximité de forêts et le nombre d'arbres du verger*. A ces quatre facteurs, nous ajoutons maintenant *le traitement*. Nous avons vu au chapitre précédent que les nombres d'individus de la famille des tordeuses et de la famille des géléchides, capturés dans les 5 vergers traités et les 5 vergers non traités, étaient statistiquement identiques avant le traitement (au seuil de 1%). L'analyse multidimensionnelle permet l'étude détaillée de la distribution des différentes espèces capturées et de leurs abondances relatives. Cette analyse n'est pas superflue puisque nous pourrions avoir des nombres d'individus statistiquement identiques mais des lots d'espèces complètement différents, d'un verger à l'autre.

6.3.2 Analyse temporelle et multidimensionnelle de l'effet d'un traitement insecticide sur la recolonisation des vergers par la guildes des tordeuses phyllophages et espèces apparentées

La première analyse examine l'effet du traitement date par date, comme dans le chapitre 6.2 "Analyse temporelle de l'effet d'un traitement insecticide...". Dans le domaine multivariable, cette étude nécessite l'utilisation de l'analyse canonique des correspondances, avec *le traitement* comme variable explicative, différenciant les vergers traités des vergers non traités.

Nous avons appliqué l'ACC à 4 des 7 dates d'échantillonnage, regroupant les dates 3 et 4 (fin mai et début juin 1993), 6 et 7 (fin avril et fin mai 1994), et en éliminant la date 5 (fin septembre 1993), car 4 espèces seulement ont été capturées en petit nombre à ce moment-là (la différence entre vergers traités et non traités à cette date-là sera analysée plus loin par d'autres moyens). Le résultat montre qu'il n'y a pas de différence statistique entre le lot des 5 vergers traités et les 5 vergers non

traités, avant le traitement, soit à la fin avril.

Tab. 69. ACC date par date. L'analyse est conduite sur une matrice de 7 espèces distribuées dans 10 vergers. Les axes sont contraints par le descripteur environnemental *traitement*. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations. Les valeurs significatives au seuil de 5% sont marquées en gras.

Axes	Fin avril 1993				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.063*	0.144	0.090	0.053	0.406
Somme des valeurs propres canoniques					0.063
Pourcentage de variation					15.5
Test de Monte Carlo					$p = 0.12$

Axes	Mi-mai 1993				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.277*	0.273	0.193	0.054	0.867
Somme des valeurs propres canoniques					0.277
Pourcentage de variation					31.9
Test de Monte Carlo					$p = 0.02$

Axes	Fin mai et début juin 1993				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.478*	0.261	0.212	0.101	1.056
Somme des valeurs propres canoniques					0.478
Pourcentage de variation					0.453
Test de Monte Carlo					$p = 0.01$

Axes	Fin avril et fin mai 1994				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.122*	0.326	0.295	0.261	1.262
Somme des valeurs propres canoniques					0.122
Pourcentage de variation					0.097
Test de Monte Carlo					$p = 0.56$

* : la valeur propre du premier axe est égale à la somme des valeurs propres canoniques, puisqu'il n'y a qu'un descripteur environnemental explicatif introduit dans l'analyse.

La valeur propre de l'axe 1, conditionné par le descripteur environnemental est très faible et détermine un pourcentage de variation expliquée peu important et non

significatif ($p = 0.12$, Tab. 69). Par contre, l'effet du traitement est perceptible toute la saison qui suit son application ($p = 0.02$ à la mi-mai, et $p = 0.01$ à la fin mai et début juin), mais le début de l'année suivante n'est plus sous son influence ($p = 0.56$ à la fin avril et fin mai 1994). Nous relèverons que l'application du seuil change ici l'interprétation des résultats, puisqu'à 1% le traitement n'a pas n'influence significative sur la matrice juste après son application. Mais il faut souligner que les valeurs de p à la fin avril ou au début de l'année 1994 sont très nettement plus élevées et ne donneraient en aucun cas la variable explicative comme significative, même au seuil de 10%.

D'une manière globale, la guilda des tordeuses inféodées au pommier et espèces apparentées n'est pas significativement influencée plus d'une année par un traitement avec un insecticide polyvalent appliqué au printemps, avant l'apparition de la fleur.

Il est également intéressant d'étudier d'un peu plus près l'évolution des populations de quelques espèce. L'examen des Fig. 60 et 61 montre que les populations de toutes les espèces chutent, tant dans les vergers traités que dans les vergers non traités, jusqu'à la date d'échantillonnage 4 y compris. A la date 5, échantillonnage de la fin du mois de septembre, les populations de certaines espèces remontent très clairement. Ces espèces sont typiquement celles qui ont une deuxième génération de larves actives en automne, c'est-à-dire *Spilonota ocellana*, *Pandemis heparana*, *Adoxophyes orana* et *Archips podana*. Ce sont ces espèces aussi, et particulièrement *A. orana*, qui créent des dégâts irrémédiables dans les vergers commerciaux, à cette période-là. En effet, bien que phyllophages, ces chenilles "broutent" fréquemment la pelure du fruit alors arrivé à maturité, durant la construction de leur nid.

Nous n'avons pas testé la différence entre vergers traités et non traités pour la date 5 à l'échelle multivariable, à cause de la trop grande différence dans le nombre d'individus des quatre espèces présentes (*A. orana*, 1 seul individu; *Archips podana*, 4 individus, *P. heparana*, 7 individus et *S. ocellana*, 52 individus).

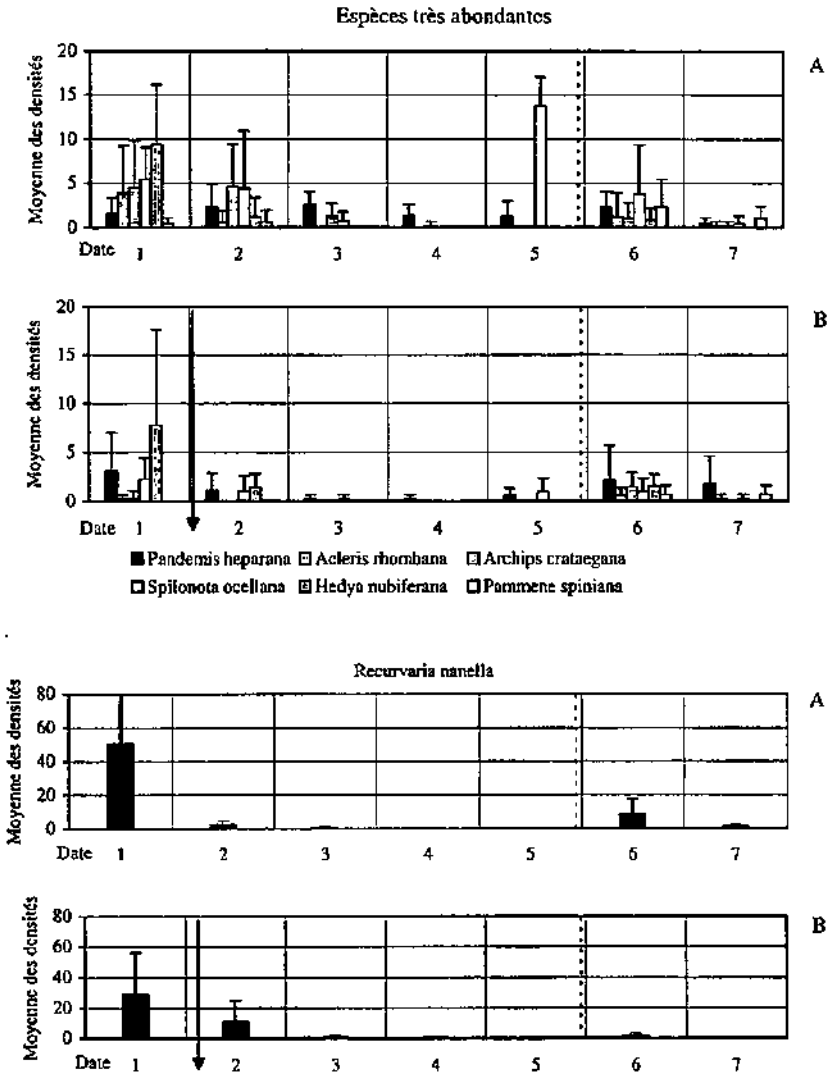


Fig. 60. Moyennes des densités des tordeuses les plus abondantes et de *Recurvaria nanella*. Date 1 = fin avril; 2 = mi-mai; 3 = fin mai; 4 = début juin; 5 = fin septembre; 6 = avril; 7 = fin mai. A = vergers non traités; B = vergers traités. →: moment du traitement. ---- : limite 1993-1994.

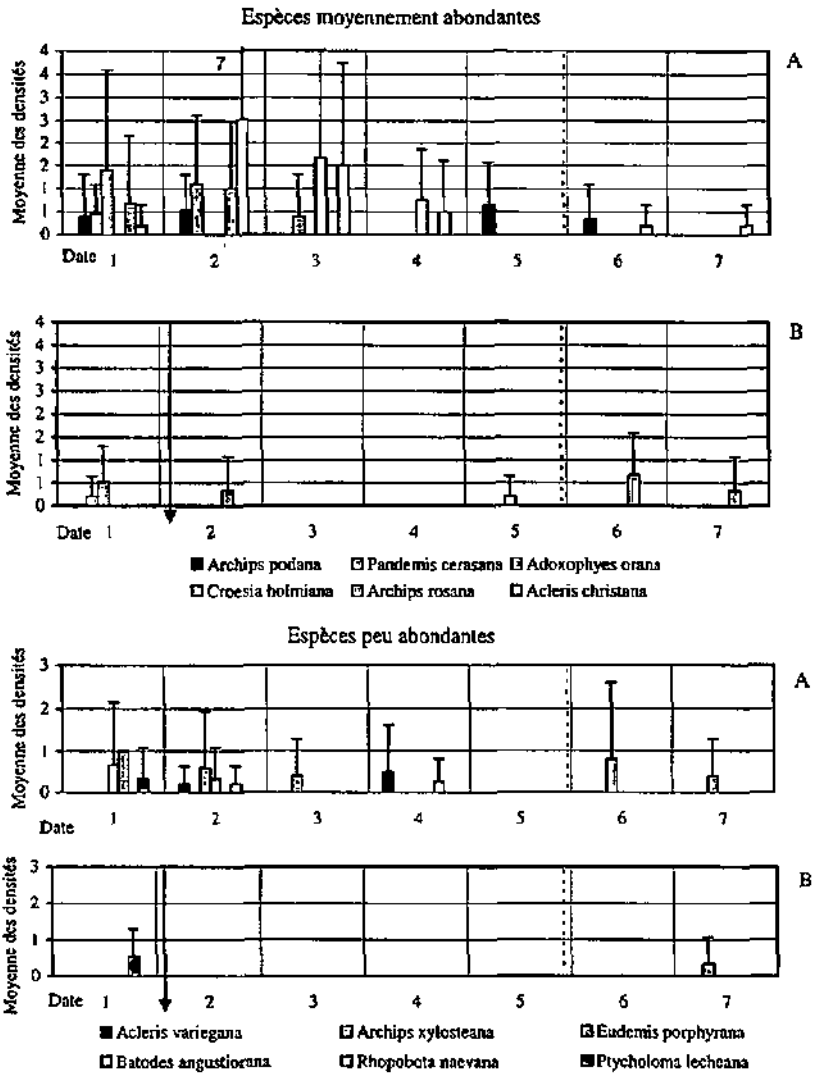


Fig. 61. Moyennes des densités des tordeuses moyennement et peu abondantes. Date 1 = fin avril; 2 = mi-mai; 3 = fin mai; 4 = début juin; 5 = fin septembre; 6 = avril; 7 = fin mai. A = vergers non traités; B = vergers traités. →: moment du traitement. ---- : limite 1993-1994.

Seule *S. ocellana* se prête à une analyse statistique qui montre que la différence

entre vergers traités et non traités est significative au seuil de 1% (Mann-Whitney, $p = 0.008$). Ce résultat prouve qu'un traitement insecticide appliqué avant l'apparition de la fleur diminue suffisamment la population de cette espèce pour que celle-ci ne puisse pas se reconstituer complètement lors de la deuxième génération. Cela prouve aussi que la colonisation à partir de sources extérieures aux vergers étudiés, par les adultes de la première génération actifs au mois de mai et juin, est faible.

6.3.3 Analyse temporelle et multidimensionnelle de l'effet des descripteurs environnementaux sur la recolonisation des vergers par la guildes des tordeuses phyllophages et espèces apparentées

La partie la plus intéressante de cette étude consiste certainement à analyser l'effet des facteurs écologiques sur la recolonisation des vergers qui ont été traités. Cette recolonisation des vergers (cas particulier) est évidemment dépendante des aptitudes générales des espèces à la dispersion et à la colonisation d'un nouveau milieu (cas général). L'"efficacité" de la dispersion et de la colonisation, pour des insectes dont l'activité de vol est importante, est dépendante de multiples facteurs tels que les conditions climatiques durant la période d'activité des adultes, la distance d'un milieu favorable à un autre, la connectivité générale du paysage, etc. Dans notre analyse, nous avons utilisé les descripteurs écologiques définis au chapitre précédent et dont nous avons rappelés les définitions ci-dessus.

Il est important également de définir le laps de temps auquel nous voulons appliquer l'analyse. Nous avons estimé que la période durant laquelle les espèces sont au stade larvaire de la première génération, soit jusqu'à mi-juin pour la majorité d'entre elles, la dispersion est faible¹.

¹ La dispersion concerne les jeunes larves et leur possible déplacement avec leur fil. Nous avons vu au chapitre précédent que l'utilisation de ce moyen de locomotion était probablement négligeable.

Pour les espèces dont l'activité de vol est précoce, même si la dispersion des adultes et la ponte des oeufs ont lieu avant cette période, les échantillonnages des vergers non traités prouvent qu'il faut attendre l'automne pour voir le résultat de cette dispersion. Nous avons donc comparé les 5 vergers traités pour les dates d'échantillonnage de l'automne 1993 et du printemps 1994, soit sur 3 dates.

Tab. 70. ACC des vergers traités. L'analyse est conduite sur une matrice de 7 espèces distribuées dans 5 vergers. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: les coordonnées géographiques, la proximité d'autres vergers, la proximité de forêts, le nombre d'arbres. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations conditionnées par les 3 dates d'échantillonnage.

Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.494	0.168	0.096	0.030	1.551
Somme des valeurs propres canoniques					0.788
Pourcentage de variation					47.7
Test de Monte Carlo					$p = 0.01$

La première analyse est conduite avec les 5 descripteurs écologiques précités et le temps (3 dates) comme covariable. Dans le test de Monte Carlo, le temps conditionne les permutations (effet de bloc), c'est-à-dire que le programme permute les valeurs des descripteurs écologiques au sein de chaque période, indépendamment. Cette analyse montre que les descripteurs choisis expliquent une part significative de la variation de la matrice espèces au seuil de 1% ($p = 0.01$, Tab. 70).

Tab. 71. Coefficients de corrélation intraset de l'ACC. Le coefficient du descripteur le plus important en valeur absolue est marqué en gras.

Axes	Coefficients de corrélation intraset			
	1	2	3	4
Descripteurs				
Longitude	-0.59	-0.58	-0.13	-0.55
Latitude	-0.75	-0.51	0.13	-0.41
Proximité de vergers	-0.28	0.93	0.23	0.05
Proximité de forêts	0.17	-0.76	0.10	-0.61
Nombre d'arbres	0.49	-0.80	0.12	0.32

Les coefficients de corrélation intraset donnés par l'analyse situent sur l'axe 1 *la latitude* comme descripteur le plus important, puis viennent en suivant, *la longitude*, *le nombre d'arbres*, *la proximité de vergers* et *la proximité de forêts* (Tab. 71). La variation de la matrice espèces est donc d'abord due aux *coordonnées géographiques*.

Les coefficients de corrélation entre les descripteurs montrent que ceux-ci sont fortement corrélés les uns aux autres, notamment, *la latitude et la longitude* ($r = 0.94$), *la proximité de vergers et la proximité de forêts* ($r = -0.83$), *la proximité de vergers et le nombre d'arbres* ($r = -0.77$). Néanmoins, le facteur d'inflation de la variance (VIF), qui permet d'analyser la multicollinéarité, ne dépasse pas 16^1 .

Nous pouvons simplifier l'analyse et mieux cerner les descripteurs essentiels en éliminant d'abord *la longitude*, car la position géographique des vergers le long de l'axe Sud-Ouest - Nord-Est est très bien exprimée par *la latitude* seule. Avant d'éliminer d'autres descripteurs hautement corrélés, nous avons conduit 4 ACC engageant les descripteurs séparément (Tab. 72). Le résultat montre qu'aucun descripteur environnemental introduit seul explique une part de variation significative. La recolonisation dépend donc à la fois des *coordonnées géographiques*, de *la proximité de vergers* et de *forêts*, et du *nombre d'arbres*. La sélection pas à pas des descripteurs n'apporte pas de résultat plus précis puisque la *latitude* est extraite en premier, mais n'explique pas une part de variation significative.

Pour étudier plus spécifiquement l'effet de l'entourage du verger et du nombre d'arbres sur la recolonisation, nous avons fait une nouvelle ACC, en mettant les *coordonnées géographiques* comme covariable pour en extraire l'effet.

¹ Rappel: un facteur d'inflation de la variance aux alentours de 20 ne permet pas une analyse claire des descripteurs environnementaux introduits comme facteurs explicatifs.

Tab. 72. ACC séparées des vergers traités. L'analyse est conduite sur une matrice de 7 espèces distribuées dans 5 vergers. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: la latitude, la proximité d'autres vergers, la proximité de forêts, le nombre d'arbres. Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations conditionnées par les 3 dates d'échantillonnage.

Axes	Latitude				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.239	0.404	0.246	0.162	1.651
Somme des valeurs propres canoniques					0.239
Pourcentage de variation					14.5%
Test de Monte Carlo					$p = 0.15$
Axes	Proximité de vergers				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.189	0.487	0.236	0.142	1.651
Somme des valeurs propres canoniques					0.189
Pourcentage de variation					11.4%
Test de Monte Carlo					$p = 0.25$
Axes	Proximité de forêts				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.125	0.498	0.258	0.180	1.651
Somme des valeurs propres canoniques					0.125
Pourcentage de variation					7.6%
Test de Monte Carlo					$p = 0.66$
Axes	Nombre d'arbres				Inertie totale
	1	2	3	4	
Valeurs propres	0.230	0.442	0.197	0.174	1.651
Somme des valeurs propres canoniques					0.230
Pourcentage de variation					13.9%
Test de Monte Carlo					$p = 0.12$

Puis, nous avons calculé une indice d'isolement, qui tient compte, conjointement de la proximité d'autres vergers et de la proximité de forêts. Nous avons attribué un rang (ou un nombre de points) de 1 à 5 aux vergers, tenant compte de la proximité de chacun des descripteurs séparément (5 = proximité la plus petite). L'indice

d'isolement synthétise l'information des 2 facteurs précédents, puisqu'il est simplement la somme des 2 (Tab. 73). Le maximum possible est 10 et représente l'isolement le plus grand.

Tab. 73. Valeur de l'indice d'isolement calculé pour chaque verger sur une échelle de 1 à 10 (isolement le plus grand = 10).

Genolier	Malessert	Petit Bois	La Rippe	Grens
3	8	4	5	7
Céligny	Trélex	Givrins	St Livres	Aubonne
5	5	3	4	5

L'utilisation de cet indice permet de pallier la forte corrélation entre les 2 descripteurs. De plus, nous avons mesuré l'interaction entre *la latitude et l'isolement*, en introduisant dans l'analyse le produit des deux. Selon TER BRAAK (1987b), l'introduction d'une "variable produit" ("product variable") permet de voir si l'effet d'une variable (descripteur) dépend de celui d'une autre variable, et rend possible l'analyse de l'interaction entre les deux. Cette démarche s'apparente à celle utilisée communément dans une analyse de régression multiple. Dans le programme CANOCO, si la valeur propre de l'axe 1 est plus grande avec la variable produit que sans cette variable, alors l'interaction est importante. De plus, cette interaction est aussi mise en évidence si la valeur de t du coefficient de régression de la variable produit est plus grande que 2.1 en valeur absolue¹. En l'occurrence, la valeur propre de l'axe 1 vaut 0.293 avec la variable produit et 0.239 sans cette variable. La valeur de t du coefficient de régression correspondant à cette variable est égal à 2.5. On peut donc conclure que la variable produit augmente la part de variation expliquée mais pas d'une façon spectaculaire. L'interaction entre les 2 descripteurs n'est pas prépondérante.

¹ Rappel: la valeur de t du coefficient de régression = valeur estimée du coefficient / son erreur standard, cf. p. 154.

Le Tab. 74 résume les analyses sus-mentionnées et montre que *la latitude, l'isolement et le nombre d'arbres* introduit ensemble expliquent une part importante de la variation (38.3%) dans la matrice espèces, et que cette part est significative au seuil de 5% ($p = 0.03$). Par contre, si on extrait la part spatiale (représentée par *la latitude*), les 2 descripteurs écologiques *isolement et nombre d'arbres* ne suffisent plus à expliquer une part de variation significative au même seuil (variation = 20.3%; $p = 0.09$). L'entourage des vergers, la proximité de milieux favorables aux tordeuses dans le paysage (mesuré par le degré d'isolement) et leur taille (mesurée par le nombre d'arbres) ne suffisent pas seuls à expliquer la différence observée dans la recolonisation. Une part importante de variation est imputable à leur position géographique. Néanmoins, l'introduction des trois descripteurs écologiques ensemble (*latitude, isolement et nombre d'arbres*) explique une part significative de la variation.

Tab. 74. ACC des vergers traités. L'analyse est conduite sur une matrice de 7 espèces distribuées dans 5 vergers. Les axes sont contraints par les descripteurs environnementaux suivants: *l'isolement, le nombre d'arbre et la latitude* (covariable dans la deuxième analyse). Le test de Monte Carlo est effectué sur l'ensemble des axes canoniques avec 99 permutations conditionnées par les 3 dates d'échantillonnage. Les valeurs significatives au seuil de 5% sont marquées en gras.

Latitude, Isolement et Nombre d'arbres					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.423	0.165	0.074	0.199	1.651
Somme des valeurs propres canoniques					0.633
Pourcentage de variation					38.3
Test de Monte Carlo					$p = 0.03$
Isolement et Nombre d'arbres (Latitude = covariable)					
Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0.230	0.097	0.199	0.174	1.651
Somme des valeurs propres canoniques					0.336
Pourcentage de variation					20.3
Test de Monte Carlo					$p = 0.09$

La très petite sensibilité de ce type d'analyse au processus étudié ici est très certainement simplement due au nombre de "cas" ou d'échantillons appréciés. En effet, on doit rappeler que comme pour la majorité des tests statistiques, il est difficile de démontrer pour une variable mesurée une quelconque différence entre 5 échantillons seulement. Le test de Monte Carlo qui suit ici une ACC est simplement incapable, comme le serait aussi n'importe quel type de test, de prouver que nos 5 vergers sont différents pour la guilde de tordeuses et que cette différence est très clairement expliquée par les descripteurs environnementaux introduits. Le nombre de cas observés n'est tout simplement pas assez grand. Il est important de retenir que les populations de tordeuses sont reconstituées dans les vergers traités une année après le traitement. Cette recolonisation à partir de sources extérieures devrait pouvoir être quantifiées mais le nombre de vergers étudiés devraient être suffisamment élevé.

6.4 Résumé du chapitre 6: Le processus de recolonisation des vergers non cultivés d'arbres à haute tige après l'application d'un insecticide

L'effet d'un traitement insecticide printannier sur la faune des chenilles de printemps (Géléchides, Noctuelles, Géométrides et Tordeuses), occupant les vergers traditionnels, n'a pu être démontré statistiquement, excepté sur les tordeuses. Les populations de Tordeuses diminuent fortement après l'application, et restent faible durant la saison qui suit le traitement. La saison suivante, l'effet de l'insecticide n'est plus perceptible.

La proximité d'autres vergers, de forêts ou le nombre d'arbres du verger n'influence pas significativement la recolonisation. Pourtant, associés à la position géographique du verger, ces facteurs expliquent une part significative de la variance après le traitement. C'est l'assemblage de ces facteurs qui détermine la recolonisation.

CHAPITRE 7

Discussion et Conclusions

7.1 Discussion

Pour l'essentiel, la discussion reprendra les questions posées comme cadre de l'étude dans l'introduction (chap. 1.2 "But de l'étude") et auxquelles correspond pour chacune un chapitre particulier. Comme les résultats ont toujours été traités sous l'aspect unidimensionnel (totaux d'espèces et totaux d'individus) d'une part et sous l'angle multidimensionnel (abondances relatives des espèces) d'autre part, la discussion est aussi divisée selon ce schéma.

Question (a)

Quelle est la distribution régionale des tordeuses phyllophages inféodées au pommier dans les vergers traditionnels de la région de Nyon - La Côte (bassin lémanique) et quelle est l'influence des descripteurs environnementaux caractéristiques de ces vergers et en particulier l'entourage du verger, sur cette distribution (chapitre 4) ?

Généralités - Sur les 2 années d'étude et tous les vergers échantillonnés, 17 espèces de tordeuses (Lep. Tortricidae) ont été capturées, ainsi que 2 espèces de géléchides (Lep. Gelechiidae), 1 espèce d'argyrestide (Lep. Argyrestidae) et 2 espèces de plutellide (Lep. Plutellidae). Toutes les espèces trouvées sont régulièrement décrites dans la littérature comme ravageurs secondaires, voire parfois comme ravageurs clefs dans les cultures d'arbres fruitiers en Europe. En l'occurrence, nos résultats rejoignent parfaitement ceux de STRICKLER & WHALON (1985), qui observent que les espèces capturées dans les cultures de pommiers représentent un sous-groupe de celles trouvées dans les vergers abandonnés.

Analyse unidimensionnelle - La distribution des espèces de tordeuses phyllophages inféodées au pommier dans les vergers étudiés de la région de Nyon - La Côte est entachée d'une grande variance quand au nombre d'individus capturés par espèce et par verger. Par contre, la densité des populations d'une année à l'autre pour un verger donné varie peu. Selon l'année, la densité des populations d'une espèce donnée peut varier du simple au double sur l'ensemble des vergers, mais les espèces les plus abondantes sont les mêmes en 1991 et 1992.

Analyse multidimensionnelle - Les diagrammes d'ordination des AFC (Analyses Factorielles des Correspondances) montrent qu'aucune espèce n'est particulièrement associée à l'un ou l'autre des vergers puisque leurs positions varient fortement d'une année à l'autre. Ils confirment en cela les résultats des analyses unidimensionnelles. Une étude de la distribution temporelle montre que les stades larvaires des espèces capturées occupent une plage relativement étroite au printemps, mais qu'au sein de cette plage, les espèces se succèdent par petits groupes. Les ACC (Analyse Canonique des Correspondances) montrent que le temps explique une part significative de la variation des espèces pour une des deux années. La composition en espèces des vergers semble être influencée par la proximité d'autres vergers mais ce résultat n'est pas reproduit les deux années d'étude. La proximité de forêts et le nombre d'arbres n'ont par contre pas d'influence significative sur la faune échantillonnée dans les vergers. En ce sens, les résultats ne montrent pas clairement l'effet de l'isolement du verger et de sa taille, contrairement à ce que prédit la théorie des îles (MAC ARTHUR & WILSON, 1967; JANZEN 1968 et 1973; CROFT & HULL, 1983). Néanmoins, nous ne pouvons conclure, contrairement à DUELLI *et al.* (1990) que les milieux étudiés ne fonctionnent pas comme vraies îles dans la mosaïque que représente un paysage cultivé, puisque l'effet de la proximité d'autres vergers a été démontré une des deux années d'étude. Nous pouvons expliquer cela par le fait que les tordeuses ne sont pas ubiquistes.

Question (b)

Quelles est l'intensité des immigrations et émigrations des tordeuses phyllophages entre les vergers et les milieux adjacents, et en particulier, cette intensité dépend-elle des milieux adjacents (chapitre 5) ?

Généralités - Un total de 1543 et 1377 individus appartenant aux espèces de la famille des tortricidae (Lep. Tortricidae) ont été capturées en 1992 et 1993, respectivement. Ces individus appartiennent à 88 (1992) et 95 (1993) espèces.

Analyse unidimensionnelle - L'activité en bordure des cultures de pommier est plus faible que celle observée aux abords des vergers traditionnels, puisque un peu moins des trois quarts des individus capturés à l'aide du piège Malaise proviennent des interfaces entre les vergers traditionnels et leurs écosystèmes adjacents. Ce résultat est contraire aux observations de ALTIERI & SCHMIDT (1986), qui bien que sans s'être occupé des tordeuses, montrent que les échanges sont plus importants entre les cultures de pommiers et leurs milieux adjacents qu'entre les vergers abandonnés leur environnement. Nous ne pouvons donc conclure, comme ces auteurs, à l'effet d'un tube en U, les milieux "vides" (cultures) aspirant les espèces.

Le mouvement global est variable d'un(e) verger/culture à l'autre, mais varie peu d'une année à l'autre pour un(e) verger/culture donné(e). La structure globale des mouvements est homogène dans le sens où l'émigration et l'immigration sont les plus fortes ou les plus faibles aux mêmes interfaces et que la variabilité intra vergers/cultures (4 piège Malaise par verger/culture) est plus faible que la variabilité inter vergers/cultures (6 vergers/cultures). Ces observations se répètent les 2 années d'étude.

Le peuplement de tordeuses piégées se compose aux trois quarts d'espèces non inféodées au pommier. L'activité des espèces inféodées au pommier aux abords, soit des cultures soit des vergers traditionnels, est très fluctuante d'une année à l'autre. Par contre la proportion de tordeuses inféodées capturées est stable pour un verger donné

et aucune prédominance de l'émigration ou de l'immigration n'a pu être décelée. Le patron des mouvements est semblable à celui du peuplement complet.

Analyse multidimensionnelle - Tout d'abord, nous avons montré par la statistique de Mantel que la faune des tordeuses émigrant du verger/culture n'était pas significativement différente de la faune d'immigrants, considérant l'ensemble des captures sur la saison. En conséquence, nous pouvons affirmer qu'avec ce dispositif de piégeage, nous n'avons pas réellement mesuré d'émigration et d'immigration mais plutôt une activité à l'interface. Ce résultat est confirmé par l'expérience de lâcher-recapture effectuée dans un des vergers, puisque celle-ci nous a permis de piéger comme immigrants, des individus marqués et lâchés à l'intérieur du verger. Ce résultat souligne parfaitement les difficultés méthodologiques existantes à vouloir quantifier les mouvements d'arthropodes, déjà relevées par TURCHIN *et al.* (1991) et WIENS *et al.* (1993).

Les diagrammes d'ordination obtenus à partir des AFC montrent la variabilité d'une interface à l'autre et indiquent les proximités en terme d'abondances relatives d'espèces. Les changements sont faibles d'une année à l'autre et les diagrammes séparent clairement deux des vergers d'un côté, et le troisième verger et les cultures de l'autre. Les résultats obtenus avec une fraction de la faune, c'est-à-dire les tordeuses inféodées au pommier, vont également dans cette direction.

L'analyse de l'influence des descripteurs environnementaux (caractéristiques des vergers/cultures) révèle l'importance de certains d'entre eux dans l'explication de la variation de la matrice des espèces (analyse canonique des correspondances, ACC). L'activité du peuplement est particulièrement sensible à la position géographique du verger/culture (coordonnées géographiques), au type de verger (verger traditionnel vs. culture) et aux écosystèmes adjacents tels que la forêt, la vigne et les grandes cultures. Les pourcentages de variation observés séparément pour chaque descripteur, et leur signification statistique (test de Monte Carlo), ainsi que le calcul des coefficients de régression et canoniques fournissent la base à cette analyse. Dans une

partition de variance (ACC partielles), il ressort clairement que les coordonnées géographiques sont le principal facteur explicatif, suivi du type d'habitat (verger vs. culture). Le paysage directement adjacent (*paysage I*), représenté par la forêt en 1992 et la vigne en 1993 (classes sélectionnées en premier lieu dans le processus pas à pas) n'explique une part significative de variation qu'en 1992 dans la partition de variance. Le paysage éloigné (*paysage II*), représenté par les mêmes classe que le paysage adjacent n'explique pas une part significative de variation. Le contraste observé au niveau de l'influence du paysage, que nous regardions la sélection pas à pas des classes de descripteurs ou la partition de variance, peut s'expliquer par le fait que, dans la sélection pas à pas, la part de variance commune aux classes des descripteurs paysagers et aux autres descripteurs environnementaux n'est pas extraite. La part de variance expliquée par une classe ou un descripteur environnemental contient une part commune à cette classe et aux autres descripteurs, si bien que le test de Monte Carlo la "déclare" significative. Mais seule, après avoir extrait la part commune de variation, ce que fait la partition de variance en introduisant les autres descripteurs comme covariables, la classe en question n'explique plus une part significative de variation. Concrètement, la vigne comme *paysage I et II* en 1993, et la forêt comme *paysage II* en 1992 n'expliquent pas une part significative de variation lors d'une partition de variance (Tab. récapitulatif 64) mais sortent significatifs de la sélection pas à pas (Tab. récapitulatif 53). Ces 2 descripteurs n'expliquent donc pas seuls, une part de variation de la distribution des espèces dans les interfaces qui soit significative.

L'activité de la guilde des tordeuses inféodées au pommier est également dépendante des coordonnées géographiques des vergers/cultures et du type d'habitat (verger vs. culture), tant en 1992 qu'en 1993. Cette influence est clairement exprimée par les ACC séparées et les coefficients de corrélations intrasets, de régression et canoniques. Le paysage alentour et éloigné expliquent une part significative de la variation par l'intermédiaire de la classe *forêt* dans le processus pas à pas, mais seulement en 1992. En 1993, aucune classe paysagère n'est déclarée significative

dans le processus pas à pas. Dans la partition de variance des données de 1992, les coordonnées géographiques expliquent la part la plus importante de la variation, vient ensuite le paysage adjacent, puis le type d'habitat (verger vs. culture) et le paysage éloigné (non significatif). En 1993, seul les coordonnées géographiques expliquent significativement une part de variance. L'influence des milieux adjacents au verger sur les tordeuses inféodées au pommier a été révélée par les études de FASSOTTE *et al.* (1986), THOMAS & SHAW (1982) et GBIER & BRIESE (1980). Notre étude prouve quantitativement cette influence.

L'effet des coordonnées géographiques démontre la présence d'un gradient spatial, lié à la situation paysagère (effet environnemental structuré spatialement) dans lequel évolue les tordeuses et qui correspond au passage d'un paysage diversifié à une région monoculturale de vigne. La partition de variance donne également la part imputable aux coordonnées des vergers seules, et cette part représente alors une partie de la variation due à des descripteurs environnementaux non mesurés.

Il est logique de voir que le peuplement complet de tordeuses actives à l'interface des vergers/cultures soit sensible (en 1992) au paysage alentour et en particulier aux écosystèmes directement adjacents, puisque ce peuplement est composé d'espèces directement dépendantes de cet environnement. Mais ce résultat montre que les milieux en contact avec le verger/culture, et le verger/culture lui-même, ne sont pas fermés pour les tordeuses. Pourtant, en 1993, les descripteurs paysagers pris seuls (partition de variance) ne sont pas significatifs. La période de piégeage, plus avancée en 1993, peut expliquer le phénomène, les espèces piégées durant le mois de juin (pas en 1992) étant peut-être moins sensibles aux facteurs paysagers et pourraient ainsi "noyer" l'effet que ces facteurs ont sur d'autres espèces. Il ne faut pas oublier néanmoins que les descripteurs paysagers sont représentés par une seule classe (forêt ou vigne) dans les ACC partielles, eu égard aux restrictions de la partition, bien qu'un article récent nous rassure sur ce sujet (OKLAND & EILERTSEN, 1994).

Pour une partie du peuplement, à savoir la guilda des espèces inféodées au pommier, la situation est la même avec un effet de dilution. L'impact des descripteurs est fondamentalement le même (coordonnées géographiques et type de verger), mais par exemple, moins de classes paysagères sont sélectionnées dans le processus pas à pas. En 1993, le paysage n'apparaît même pas. Il est remarquable de constater tout de même que le paysage directement adjacent, représenté en 1992 par la forêt, explique une part de variation plus grande que le type de verger (7.0 vs. 6.4). Que le verger/culture soit entouré de forêt semble particulièrement important pour expliquer les échanges. Les espèces inféodées au pommier ne restent donc pas confinées au verger mais voyagent entre le milieu adjacent et le verger, en particulier si ce milieu adjacent est une forêt. Néanmoins, nous ajouterons que les distances parcourues en règle générale ne dépassent certainement pas 200m., comme le soulignent les études de WILDBOLZ & BAGGIOLINI (1959), NAGY & JERMY (1972), HOWELL & CLIFF (1974) et CAUSSE & FERRON (1979). En comparaison avec les études effectuées par BUREL & BAUDRY (1995) montrant l'importance de la structure paysagère sur les processus de colonisation, les tordeuses des vergers se situent entre le modèle "carabes" (colonisation très fortement dépendante de la proximité de milieux favorables) et le modèle "asaignées" (tous les "patches" disponibles sont colonisés).

Question (c)

A quelle échelle temporelle la recolonisation des vergers traditionnels après un traitement insecticide s'effectue-t-elle et quelle est l'influence des milieux adjacents sur cette recolonisation (chapitre 7) ?

Généralités - Parmi 10 vergers échantillonnés au mois d'avril 1993, 5 furent ensuite traités avec un insecticide polyvalent. L'effet du traitement a été mesuré sur la densité des populations d'argyrestides (Lep. Argyrestidae), de géléchides (Lep.

Gelechiidae), de géométrides (Lep. Geometridae), de noctuelles (Lep. Noctidae) et de tordeuses (Lep. Tortricidae).

Analyse unidimensionnelle et multidimensionnelle - La variabilité des populations d'un verger à l'autre a fortement influencé l'analyse, puisque une grande différence existe avant le traitement entre les vergers traités et les vergers non traités. L'effet du traitement n'a pu être relevé sur les populations de noctuelles et de géométrides car celles-ci étaient marquées d'une grande différence entre les 2 groupes de vergers avant le traitement. Le traitement a un effet marqué sur les tordeuses, puisque les densités de population des 2 groupes de vergers sont significativement différentes après le traitement. Par contre, les géléchides n'y sont pas sensible et cela est principalement dû à leur autoécologie ainsi qu'à une mauvaise efficacité du traitement dans les arbres à haute tige. Sur les tordeuses, l'effet du traitement se prolonge toute la saison qui suit le traitement, mais n'est plus décelable l'année suivante.

En analyse multidimensionnelle, considérant les abondances relatives des espèces, nous obtenons le même résultat. L'effet sur les tordeuses est observable et significatif toute la saison qui suit le traitement, mais n'a plus d'impact l'année suivante.

Les effets du paysage alentour sur la recolonisation sont faibles puisque la proximité de vergers ou de forêts n'a pas d'influence marquée sur la variation des 5 vergers traités. Nos résultats rejoignent ceux de SIMBERLOFF & WILSON (1969) et de REY (1981), qui n'ont pu démontrer un effet clair de l'isolation sur la recolonisation de vraies îles. Dans notre cas, la différence entre les 5 vergers traités, lors de la phase de recolonisation, est due à un ensemble de facteurs (descripteurs) environnementaux. Les coordonnées géographiques, comme la proximité de forêts et/ou de vergers et le nombre d'arbres du verger ne peuvent expliquer seuls une part de variation significative.

7.2 Conclusions

Dans le cadre d'une gestion globale du paysage, intégrant des éléments naturels et cultivés, le cas des tordeuses des vergers représente un cas particulier, mais qui reflète parfaitement la problématique. Il est difficile, en ce qui concerne un groupe entomologique qui comprend beaucoup d'espèces ravageuses des cultures, de défendre leurs habitats naturels ou semi-naturels, car on ne peut admettre, dans un contexte agricole, d'avoir des réinfestations continues à partir de ces sources. Il s'agit essentiellement de trouver un équilibre, ce qui est déjà tenté par l'introduction de techniques de lutte intégrée (lutte biologique et chimique) contre les ravageurs dans les cultures, mais qui ne concerne que la culture propre. Le pas suivant concerne maintenant l'intégration de ces cultures et de leur gestion dans un contexte plus large, paysager. Pour ce faire, il est indispensable de regarder effectivement ce qui se passe à l'extérieur de la culture et des interactions entre les milieux concernés.

Dans le cas des vergers et des tordeuses, nous avons montré que les échanges entre le verger et ses alentours étaient importants et dépendants des milieux avoisinants. Nous avons également mis en évidence la présence des tordeuses dans les vergers traditionnels d'arbres à haute tige. Il faut souligner néanmoins que certaines espèces non déclarées à ce jour comme ravageuses ont été collectées dans ces vergers. Dans un contexte écologique, il est important de conserver les vergers traditionnels comme élément paysager, puisque certaines espèces y sont liées. Nous ajouterons qu'ils représentent des milieux intéressants pour la faune ornithologique et comme source de variétés fruitières traditionnelles. Pour éviter la réinfestation massive des cultures, il serait indispensable de gérer la distance entre les vergers traditionnels et les cultures fruitières, essentiellement en ce qui concerne le ravageur principal, le carpocapse des pommes. Nous suggérerions 200m. Mettre en place un système doux de lutte contre le carpocapse dans les vergers traditionnels (lutte par confusion) paraît illusoire d'un point de vue du rendement, puisque les moyens engagés ne permettent pas directement de protéger une production (excepté dans les

régions à production de cidre). De plus, l'efficacité d'une telle procédure dans les vergers traditionnels n'est pas prouvée. Nous pourrions recommander l'installation dans les vergers traditionnels, de bandes-pièges (carton ondulé dans lequel les larves diapausantes du carpocapse vont se loger) qui sont ensuite détruites, afin de limiter les populations parfois importantes du carpocapse dans ces milieux. Alliée à une bonne disponibilité des sources de nourriture pour les parasitoïdes naturels, à savoir le pollen des fleurs de la prairie sous-jacente au verger (ce qui est rarement le cas dans la pratique puisque la prairie est exploitée tôt dans la saison pour le bétail puis fauchée), la collecte et la destruction des larves pourraient permettre le contrôle partiel des populations.

En ce qui concerne les ravageurs secondaires, les populations ne sont pas dramatiquement élevées dans les vergers traditionnels et l'effort concernerait plutôt l'acceptation, de la part du marché (chaînes de distribution et consommateurs) et des producteurs, un seuil plus élevé de dégâts à la récolte.

CHAPITRE 8

Remerciements

C'est pour moi un agréable devoir d'exprimer ici mes sincères remerciements aux personnes et institutions qui ont contribué à la réalisation de ce travail. D'ailleurs, par respect et gratitude, j'ai choisi d'utiliser la première personne du pluriel pour m'exprimer tout au long du travail:

Le Dr. P.-J. Charmillot et le Prof. W. Matthey qui, après m'avoir enseigné l'écologie des insectes théorique et appliquée, ont été les instigateurs de ce travail, m'y ont soutenu et guidé.

L'équipe de la Station fédérale de Changins, section entomologie, dont les conseils et le soutien ont toujours été d'un grand secours:

Les Dr. J. Freuler (chef de section), J. Derron, M. Bailod et L. Schaub.

Messieurs D. Pasquier, pour le soutien logistique sur le terrain et l'informatique, M. Hächler, pour l'aide aux déterminations, C. Linder, S. Fischer, B. Bloesch et G. Goy.

Mesdames et Messieurs M. Rhy, V. Michel, E. Röhrlisberger, O. Gilbrin, M. Meiwald, N. Alipaz, J. Mugnier et E. Jaccard, M. Gex, pour le travail de terrain et la confection des tentes Malaise.

Monsieur le directeur de la Station fédérale de Changins, A. Vez, qui m'a autorisé à réaliser ce travail avec l'appui de la station.

Mesdames et Messieurs Prof. M. Rowell-Rahier (Neuchâtel, directrice du jury), Dr. F. Burel (Rennes), Prof. J. Casas (Tours), Prof. J.-M. Gobat (Neuchâtel), Dr. A.

Buttler (Neuchâtel) et Dr. P.-J Charmillot (Changins) pour avoir accepté de faire partie du jury et de critiquer ce travail.

Le Dr. D. Borcard, sans les publications et les conseils duquel les analyses multidimensionnelles n'auraient pu être réalisées.

Les agriculteurs qui m'ont autorisé à travailler sur leurs terres, en particulier Messieurs J. Perrot, P.-A Nussbaumer et G. Pfister.

Mesdames A. Lips et A. Jeanneret pour la traduction du résumé en allemand et anglais.

Mes parents, mes frères et soeurs, et tout ma famille, qui ont suivi avec beaucoup d'intérêts (et parfois de soucis) la progression du travail.

Et enfin je remercie tout particulièrement mon épouse Alexandra, pour son soutien à chaque instant, ses encouragements, son intérêt et sa patience admirable, sans lesquels ce travail n'eût jamais été réalisé. A Zoé et Marc, j'exprime ma reconnaissance pour avoir excusé les absences trop répétées de leur papa.

CHAPITRE 9

Résumé - Summary - Zusammenfassung

9.1 Résumé

Ce travail a pour but de décrire trois aspects liant les tordeuses (Lep. Tortricidae) aux vergers traditionnels d'arbres à haute tige et aux cultures de pommier du bassin lémanique (Suisse):

1. Etude de la distribution des tordeuses dans les vergers traditionnels non cultivés par échantillonnage des chenilles; recherche de succession; analyse uni- et multidimensionnelle de l'effet temporel, spatial et environnemental (en particulier la structure du paysage) sur cette distribution à l'aide d'analyses factorielles et canoniques des correspondances (AFC et ACC).
2. Quantification des échanges de papillons appartenant aux espèces inféodées et non inféodées ayant lieu entre les vergers/cultures et les écosystèmes adjacents, à l'aide d'un piège Malaise bidirectionnel placé à l'interface des 4 côtés de 6 vergers et cultures et leurs écosystèmes adjacents; analyse uni- et multidimensionnelle de l'effet spatial et environnemental (structure du paysage et type de verger) sur les échanges à l'aide d'analyses factorielles et canoniques des correspondances (AFC et ACC).
3. Etude de la recolonisation des vergers traditionnels par échantillonnage des chenilles après l'application d'un traitement avec un insecticide polyvalent et analyse uni- et multidimensionnelle de l'effet temporel, spatial et environnemental à l'aide d'analyses factorielles et canoniques des correspondances (AFC et ACC).

L'étude de la distribution des tordeuses dans les vergers traditionnels d'arbres à haute tige montre que les densités d'individus varient fortement d'une année à l'autre et d'un verger à l'autre. La fenêtre temporelle de l'activité des larves est relativement étroite (de mi-avril à début juin pour les espèces n'ayant qu'une génération) mais une succession d'espèces a néanmoins été relevée. Du printemps au début de l'été, le facteur temps explique une part significative de la variation des espèces pour une des années d'étude, de même que la proximité d'autres vergers comme élément du paysage environnant et la position géographique.

La structure des échanges est homogène du point de vue de la proportion des espèces inféodées, ainsi que d'une année à l'autre, les émigrations compensant les immigrations pour un piège Malaise donné. Une expérience de lâcher-recapture et l'utilisation de la statistique de Mantel pour données multidimensionnelles prouvent que le piège Malaise bidirectionnel mesure une activité à l'interface. Les facteurs écologiques expliquant significativement la différence observée dans l'activité des tordeuses sont la position géographique du verger/culture (effet spatial), le type d'habitat (verger traditionnel vs. culture fruitière) et le paysage directement adjacent, en particulier s'il s'agit de forêt. A une distance plus grande des interfaces, le paysage n'a plus d'influence. Pour une fraction du peuplement, c'est-à-dire la guilde des espèces inféodées au pommier, l'influence des facteurs écologiques est semblable. L'effet des facteurs écologiques est plus faible en 1993 qu'en 1992.

Le traitement insecticide affecte significativement les populations de tordeuses vivant dans le verger pendant la saison qui suit l'application, mais n'est plus décelable l'année suivante. La variance observée entre les vergers traités, lors de la phase de recolonisation ne peut être expliquée par un seul facteur, mais est dépendante à la fois de la position géographique du verger, de la présence de forêts et d'autres vergers dans les environs ainsi que du nombre d'arbres.

9.2 Summary

The object of this study is to describe three aspects connecting the tortricids (Lep. Tortricidae) to the traditional orchards with high stem trees and apple tree cultivation in the Lemanic Bassin (Switzerland).

1. Study of the tortricids distribution in the traditional non-cultivated orchards by sampling of the larvae; research of succession; uni- and multi-dimensionnal analysis of the time effect, as well as the spatial and environmental effects (particularly the landscape structure) on this distribution by means of correspondence and canonical correspondence analysis (CA and CCA).
2. Quantification of moth exchanges belonging to the associated and non associated species occurring between the orchards/crops and the adjacent ecosystems with a bidimensionnal Malaise trap placed at the interface of the 4 sides of 6 orchards and crops with their adjacent ecosystems; uni and multi-dimensionnal analysis of the spatial and environmental effects (landscape structure and orchard type) on the exchanges, based on correspondence and canonical correspondence analysis (CA and CCA).
3. Study of the recolonization of the traditional orchards by sampling of the larvae after having carried out a polyvalent insecticide treatment; uni- and multi-dimensionnal analysis of the temporal, spatial and environmental effects by means of correspondence and canonical correspondence analysis (CA and CCA).

The study of tortricids distribution in the traditional orchards with tall standards trees shows that the density of individuals strongly varies from one year to another and from one given orchard to the other. The time-window of larval activity is relatively narrow (from mid-april to beginning of june for the one generation

species), nevertheless, a species succession has been observed. During spring and the beginning of summer, the time explains a significative share of the species variation for one of the sampling season. Other orchards propinquity as part of the surrounding landscape is also an explanatory factor as well as the geographical position.

With regard to the associated species as well as from one year to the other, the exchange structure is homogeneous. Emigration rate compensates immigration for one given Malaise trap. A release-recapture test and the use of Mantel statistics for multidimensionnal data proves that the bidirectionnal Malaise trap measures some activity at the interface. Ecological factors which significatively explain the observed difference in the tortricids activity are the geographical position of the orchard/crop (spatial effect), the habitat type (traditionnal orchards/apple-tree cultivation) and the very near landscape when the latter is a forest. On a wider scale, the landscape looses its influence. For part of the settlement, i.e. the guild of species associated to the apple-tree, the influence of ecological factors is similar. Furthermore, the effect of the ecological factor is weaker in 1993 than in 1992.

A insecticide treatment has a strong effect on the tortricid population of the considered orchard during the year which follows the application of the treatment, but can no longer be identified the following year. During recolonization process, observed variance between the orchards which have undergone treatment cannot be explained with one and only factor, but is at the same time related to the orchard's geographical position, to the presence of forest and other orchards in the surroundings, as well as the number of trees in the given orchard.

9.3 Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit ist es drei Aspekte der Beziehung zwischen Wicklern (Lep. Tortricidae) und traditionellen Hochstammanlagen sowie Apfelkulturen des Genferseegebiet (Schweiz) zu beschreiben.

1. Untersuchung der Verteilung der Wickler in den traditionellen, nicht bewirtschafteten Obstgärten mit Puppenerhebungen; Sukzessionsuntersuchungen; ein- und mehrdimensionale Analyse des Zeit-, Raum- und Umwelteffektes (insbesondere der Landschaftsstruktur) auf die Verteilung mit Hilfe von faktoriellen und kanonischen Korrespondenzanalysen (FKA und KKA).
2. Quantifizierung des Austausches der Schmetterlinge der auf Apfelbäumen lebenden und übrigen Arten zwischen Obstgarten/Kultur und den angrenzenden Ökosystemen. Dies wurde mit zweiseitigen Malaise-Fallen durchgeführt, die an der Zwischenseite (Grenze) der 4 Seiten der 6 Obstanlagen und der Kulturen und den angrenzenden Ökosystemen angebracht worden sind. Die Auswertung des Raum- und Umwelteffektes (Landschaftsstruktur und Obstanalagentyp) auf den Austausch wurde mit ein- und mehrdimensionalen Verfahren mit Hilfe von faktoriellen und kanonischen Korrespondenzanalysen durchgeführt (FKA und KKA).
3. Untersuchungen zur Wiederbesiedlung der traditionellen Obstgärten wurden mit Puppenerhebungen nach der Anwendung eines polyvalenten Insektizides durchgeführt. Ein- und mehrdimensionale Analysen des Zeit-, Raum- und Umelteffektes (insbesondere der Landschaftsstruktur) wurden mit Hilfe von faktoriellen und kanonischen Korrespondenzanalysen ausgewertet (FKA und KKA).

Die Untersuchungen zur Verteilung der Wickler in traditionellen Hochstammobstanlagen zeigen, dass die Individuendichte von Jahr zu Jahr und von einer Anlage zur anderen stark variieren. Die Aktivität der Larven ist zeitlich eng begrenzt (von Mitte April bis anfangs Juni, für die Arten mit nur einer Generation), trotzdem konnte eine Sukzession der Arten gefunden werden. Der Faktor Zeit von Frühling bis Sommeranfangs, die Nähe zu anderen Obstanlagen als Landschaftselemente und die geographische Lage erklären einen signifikanten Teil der Veränderung der Arten für eines der Untersuchungsjahre.

Die Struktur des Austausches ist bezüglich der Proportion der auf Apfelbäumen lebenden Arten sowie von einem Jahr zum anderen homogen. Die Auswanderungsrate gleicht die Einwanderungsrate pro Malaise-Falle aus. Ein Freilassungs-Wiederfang Experiment und die Statistik von Mantel für mehrdimensionale Daten beweist, dass die zweiseitige Malaise-Falle die Aktivität im Grenzbereich misst. Die beobachteten Unterschiede der Wickleraktivität werden mit Signifikanz durch die ökologischen Faktoren, geographische Lage der Obstanlagen/Kultur (räumlicher Effekt), Habitattyp (traditionelle Obstgarten vs. neue Obstanlage) und der unmittelbar angrenzenden Landschaft, vor allem wenn es sich um Wald handelt, erklärt. Auf einer anderen, höheren Ebene hat die Landschaft keinen Einfluss mehr. Ähnlich wie auf die Wickleraktivität wirken sich die ökologischen Faktoren auf die Arten aus, die an Apfelbäume gebunden sind. Der Einfluss der ökologischen Faktoren ist 1993 schwächer als 1992.

Eine Insektizidbehandlung beeinträchtigt die Wicklerpopulation im Laufe des Jahres signifikant, im Folgejahr aber ist der Einfluss nicht mehr nachweisbar. Die beobachtete Varianz zwischen den behandelten Obstanlagen kann nicht mit nur einem Faktor erklärt werden, sie ist gleichzeitig von der geographischen Lage, vom Vorkommen von Wald und anderen Obstanlagen in der Umgebung sowie von der Anzahl von Obstbäumen abhängig.

CHAPITRE 10

Références bibliographiques

- ALTIERI, M. & SCHMIDT, L., 1986. The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned, organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats. *Agric. Ecosys. Environ.*, 16, 29-43.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C., 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press. Chicago. 435 pp.
- AUDEMARD, H., 1986. Les tordeuses nuisible aux vergers de l'Europe de l'Ouest. 7e Symp. Lutte integr. dans les vergers, *Bull. OILB/SROP*, 9(4), 68-78.
- BALACHOWSKY, A.S., 1966. Entomologie appliquée à l'agriculture. Tome II, Lépidoptères. Masson, Paris. 576 pp.
- BAREL, C.J.A., 1973. Studies on dispersal of *Adoxophyes orana* F.v.R. in relation to the population sterilization technique. Medelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland, 73-7. 107 pp.
- BEEKE, H. & DE JONG, D.J., 1991. Identification of larvae and pupae. In: Tortricid pests: their biology, natural enemies and control, VAN DER GEEST, L.P.S., EVENHUIS, H.H. (éds.). Elsevier, Amsterdam.
- BENZÉCRI, J.-P., 1973. L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 619 pp.
- BERK, K.N., 1994. Data analysis with student Systat. Course Technology, Inc., Cambridge. 495 pp.
- BLAB, J., 1986. Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere, Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. Cahier 24, Bonn-Bad Godesberg, 257 p.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045-1055.
- BORCARD, D. & BUTTLER, A., 1993. Ecologie numérique. Université de Neuchâtel, Instituts de Biologie. Ouvrage non publié.
- BDVEY, R., 1979. La défense des plantes cultivées. Payot, Lausanne. 863 pp.
- BROGGI, M.F. & SCHLEGEL, H., 1990. Minimum requis de surfaces proches de l'état naturel dans le paysage rural. Rapport 31a du programme national de recherche "Sol", Liebefeld-Berne. 199 pp.
- BROWN, M.V., 1993. Resilience of the natural arthropod community on apple to external disturbance. *Ecol. Ent.*, 18, 169-183.

- BROWN, M.V. & WELKER, W.V., 1992. Development of the phytophagous arthropod community on apple as affected by orchard management. *Environ. Entomol.* 21, 485-492.
- BROWN, V.K., GIBSON, C.W.D. & KATHIRITHAMBY, J., 1992. Community organisation in leaf hoppers. *Oikos*, 65, 97-106.
- BUREL, F., 1993. Time lags between spatial pattern changes and species distribution changes in dynamic landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 24, 161-166.
- BUREL, F. & BAUDRY, J., 1990. Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France. *Landscape Ecology*, 4, 197-210.
- BUREL, F. & BAUDRY, J., 1995. Species biodiversity in changing agriculture landscapes: A case study in the Pays d'Auge, France. *Agric. Ecosys. Environ.*, 55, 193-200.
- CAUSSE, R. & FERRON, M., 1979. Etude expérimentale au moyen d'une phéromone de synthèse des piégeages et de la dispersion de mâles marqués de *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae), *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 11(4), 599-609.
- CHAMBON, J.-P., 1986. Les tordeuses nuisibles en arboriculture fruitière. INRA, Paris. 118 pp.
- CHARMILLOT, P.-J., STÄUBLI, A., HÖHN, H., PELET, F. & HASLER, T., 1992. Sixième série des ravageurs en arboriculture: Tordeuses des bourgeons - Autres tordeuses de la pelure - Tordeuses des buissons - Maladies à virus du pommier - Maladies à virus du poirier - Maladies à mycoplasme du pommier et du poirier - Maladies à virus du cerisier - Maladies à virus du prunier. *Revue suisse Vitic. Arboric. Hortic.*, 24, 153-168.
- CONNOR, E.F. & McCOY, E.D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, 113, 791-833.
- COUTIN, R., 1959. Etude expérimentale sur les captures d'imagos de *Laspeyresia pomonella* L. par des pots-pièges-appâts. *Ann. Epiphyt.*, 3, 351-367.
- CRIST, T.O., GUERTIN, D.S., WIENS, J.A. & MILNE, B.T., 1992. Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with Elmdes beetles in shortgrass prairie. *Funct. Ecol.*, 6, 536-544.
- CROFT, B.A., HULL, L.A., 1983. The orchard as an ecosystem. In: Integrated management of insect pests of pome and stone fruits. CROFT, B.A. & HOYT, S.C. (éds.). Wiley and Sons, New York. pp. 19-42.
- CROMARTIE, W.J., 1981. The environmental control of insects using crop diversity. In: Handbook of pest management, PIMENTEL, D. (éd.). Chemical rubber Company in Agriculture, Boca Raton, Florida, pp. 223-251.

- DEMARMELS, J. 1990. Trockenstandorte als Habitatsinseln für Schmetterlinge und Heuschrecken. Institut fédéral de recherches forestières, rapport 322, 8093 Birmensdorf, Suisse. 57 pp.
- DIAMOND, J.M., 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of wildlife preserves. *Biol. Cons.*, 7, 129-145.
- DIAMOND, J.M. & MAY, R.M., 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. In: *Theoretical ecology principles and applications*, MAY, R.M. (éd.). Saunders, Philadelphia.
- DINGLE, H., 1972. Migration strategies of insects. Migration is an environmentally modified syndrome adapted for dispersal and colonization. *Science*, 175, 1327-1335.
- DINGLE, H., 1989. The evolution and significance of migratory flight. In: *Insect flight*, GOLDWORTHY, G.J. & WHEELER, C.H. (éds.). CRC Press. pp. 99-114.
- DUELLI, P., STUDER, M., MARCHAND, I. & JAKOB, S., 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biol. Conserv.*, 54, 197-207.
- FASSOTTE, CH., FREROT, B., CHAMBON, J.P. & DESCOINS, C., 1986. Piégeage sexuel de *Pandemis heparana*, et de *Clepsis spectrana* en milieux proches de vergers de pommiers. 7e Symp. Lutte intégr. dans les vergers, Bull. OILB/SROP, 9(4), 153- 159.
- FIELOING, D.J. & BRUSVEN, M.A., 1993. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community composition and ecological disturbance on Southern Idaho Rangeland. *Environ. Entomol.*, 22, 71-81.
- GASTON, K.J. & LAWTON, J.H., 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58, 329-335.
- GAUCH, H.G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 298 pp.
- GEIER, P.W. & BRIESE, D.T., 1980. The light-brown apple moth, *Epiphyas postvittana* (Walker): 4. Studies on population dynamics and injuriousness to apples in the Australian Capital Territory. *Aust. J. Ecol.*, 5, 63-93.
- GENINI, M., 1987. Ecosystème verger de pommier: Possibilités d'implantation des phytoséiides et modélisation du sous-système verger-*Panonychus ulmi* Koch-*Typhlodromus pyri* (Scheuten). Thèse EPFZ, no 8385. 133 pp.
- GIGON, F., 1978. Action d'un attractif sexuel de synthèse, la funémone, sur l'ensemble de la faune de tordeuses des vergers. Travail de licence. Laboratoire d'Entomologie et d'Ecologie animale. Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse. 89 pp.
- GOULD, F. & STINNER, R.E., 1984. Insects in heterogeneous habitats. In:

Ecological Entomology, HUFFAKER, C.B. & RABB, R.L. (éds.). Wiley and Sons, New York. pp. 427-449.

GRAAF BENTINK, G.A. & DIAKONOFF, A., 1968. Die Nederlande Bladrollers (Tortricidae). Monografieën van de nederlandse Entomologische Vereeniging, 3. Amsterdam. 201 pp.

GUILBOT, R. & GOUJET, R., 1978. Contribution à l'identification des chenilles des principales espèces de tordeuses phyllophages en verger de pommiers. Revue de zoologie agricole et de pathologie végétale, 1, 19-24.

HANNEMAN, H.J., 1961. Kleinerschmetterlinge oder Microlepidoptera. I. Die Wickler (s. str.) Tortricinae. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 48. Teil. VEB Gustav Fisher, Jena. 233 pp.

HOLLAND, 1988. SCOPE/MAB Technical consultations on landscape boundaries. Report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. In: A new look at ecotones; emerging international projects on landscape boundaries, DI CASTRI, F., HANSEN, A.J. & HOLLAND, M.M. (éds.). Biol. Inter., Special Issue 17.

HOPE, A.C.A., 1968. A simplified Monte Carlo significance test procedure. J. Roy. Stat. Soc. Ser. B, 30, 582-598.

HORNER, A., 1988. Modèle de dédommagement pour les propriétaires de vergers hautes tiges. Institut d'économie rurale, EPFZ Zürich. 36 pp.

HOWELL, J.F. & CLIFF, A.E., 1974. The dispersal of sterilized codling moth released in Wenas Valley, Washington. Environ. Entomol., 3, 75-81.

HUDON, C. & LAMARCHE, G., 1989. Niche segregation between American lobster *Homarus americanus* and rock crab *Cancer irroratus*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 52, 155-168.

JANZEN, D.H., 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. Am. Nat., 102, 592-595.

JANZEN, D.H., 1973. Host plants as islands II. Competition in evolutionary and contemporary time. Am. Nat., 107, 786-790.

JEANNERET, P., 1992. Approche biogéographique de la distribution des tordeuses phyllophages des vergers de pommiers non traités (région lémanique): diversité et espèces. Bull. Soc. Ent. Suisse, 65, 155-164.

JEANNERET, P., 1993. Isolation influence of apple orchard on the inhabitant tortricid fauna (Lepidoptera, Tortricidae). In: Annual Conference of the Swiss Zoological Society, Bern, 1-3 April 1993. Revue Suisse de Zoologie, 100 (4), 781-805.

JEANNERET, P. & CHARMILLOT, P.-J., 1995. Movements of tortricid moths (Lep. Tortricidae) between apple orchards and adjacent ecosystems. Agric. Ecosys. Env.,

55, 37-49.

JOHNSON, C.G., 1969. Migration and dispersal of insects by flight. Methuen and Co., London. 763 pp.

JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F. & VAN TONGEREN, O.F.R., 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen. 299 pp.

JUVARA-BALS, I., 1992. Ecosystème verger de pommier: Analyse de l'interaction Gamasida - *Tetranychus urticae* Koch (Acariens) au niveau du sol et de sa couverture végétale. Thèse de Doctorat, ETH Zürich. 110 pp.

KAREIVA, P., 1982. Experimental and mathematical analysis of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality of foraging discrimination. Ecol. Monogr., 51, 261-282.

KAREIVA, P., 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 330, 175-190.

KLAY, A., 1987. Ecosystème verger de pommier: Enquête faunistique sur les phytoseiides et étude de leurs interactions avec l'acarier rouge *Panonychus ulmi* Koch en laboratoire. Thèse EPFZ, no 8386. 109 pp.

KREBS, C.J., 1985. Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York. 800 pp.

KURIS, A.M., BLAUSTEIN, A.R. & ALIO, J.J., 1980. Hosts as islands. Am. Nat., 116, 570-586.

KUZNETSOV, V.I., 1989. 21. Tortricidae (Olethreutidae, Cochylidae) - Tortricid moths. In: Key to the insects of the European part of the USSR, Vol. IV Lepidoptera, Part 1, MEDVEDEV, G.S. (éd.). E.J. Brill, Leiden. pp. 279-956.

LAWTON, J.H., 1978. Host-plant influences on insect diversity: the effects of space and time. In: Diversity of insects faunas, MOUND, L.A. & WALOFF, N. (éds.). Royal Entomological Society of London Symposia No. 9. Blackwell, Oxford. pp. 105-125.

LAWTON, J.H., 1984. Herbivore community organization: general models and specific tests with phytophagous insects. In: A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems, PRICE, P.W., SLOBODCHIKOFF, C.N. & GAUD, W.S. (éds.). John Wiley & Sons, New York. pp. 329-352.

LEATHER, S.R., 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: The importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. J. Anim. Ecol., 55, 841-860.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE P., 1984a. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. 2^e édition. Masson et Presses de l'Université du Québec, Paris et Québec. 260 pp.

- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1984b. *Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques. 2^e édition*, Masson et Presses de l'Université du Québec, Paris et Québec. 335 pp.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- LEGENDRE, P. & TROUSSELLIER, M., 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: Modelling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 1055-1067.
- LEGENDRE, P. & VAUDOR, A., 1991. Le progiciel "R" - Analyse multidimensionnelle, analyse spatiale. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal, 144 pp.
- LEVINS, R. & WILSON, M., 1980. Ecological theory and pest management. *Ann. Rev. Entomol.*, 25, 287-308.
- LISS, W.J., GUT, L.J., WESTIGARD, P.H. & WARREN, C.E., 1986. Perspectives on arthropod community structure, organization, and development in agricultural crops. *Ann. Rev. Entomol.*, 31, 455-478.
- LUDER, R., 1981. Qualitative und quantitative Untersuchung der Avifauna als Grundlage für die ökologische Landschaftplanung im Berggebiet. *Orn. Beob.* 78, cahier 3, 138-192.
- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 203 pp.
- MacGARVIN, M., 1982. Species-area relationships of insects on host plants: Herbivores on rosebay willowherb. *J. Anim. Ecol.*, 51, 207-223.
- MAGURRAN, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Chapman and Hall, London. 179 pp.
- MALAISE, R., 1937. A new insect-trap. *Entomol. Tidskr.*, 58, 148-160.
- MANI, E. & WILDBOLZ, T., 1977. The dispersal of male codling moths (*Laspeyresia pomonella* L.) in the upper Rhine Valley. *Z. ang. Ent.*, 83, 161-168.
- MANTEL, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer. Res.*, 27, 209-220.
- MESZAROS, Z., ADAM, L., BALAZS, K., BENEDEK, I. M., CSIKAI, C., DRASKOVITS, A.D., KOZAR, F., LOVEI, G., MAHUNKA, S., MESZLENY, R., MIHALYI, F., MIHALYI, K., NAGY, L., OLAH, B., PAPP, J., PAPP, L., POLGAR, L., RADWAN, Z., RACZ, V., RONKAY, L., SOLYMOSSI, P., SOOS, A., SZABO, S., SZABOKY, C., SZALAY-MARZSO, L., SZARUKAN, I., SZELENYI, G., SZENTKIRALYI, F., SZIRAKI, G., SZOKO, L., TOROK, J., 1984. Results of faunistical and floristical studies in Hungarian apple orchards (Apple ecosystem

- research N026). Acta Phytopath. Acad. Scient. Hung., 19, 91-176.
- MONNEY, Ph. & BLASER, Ch., 1993. Mode de conduite en arboriculture fruitière. 1^{re} partie: Réflexions sur les performances des nouveaux systèmes de verger. Revue suisse Vitic. Arboric. Hortic., 25, 87-97.
- MÜLLER, R., 1988. Wird Schweizer Most bald eine Exklusivität für Liebhaber ?. Der Bund, 176.
- MÜLLER, W., HESS, R. & NIEVERGELT, B., 1988. Die Obstgarten und ihre Vogelwelt im Kanton Zürich. Orn. Beob., 85, 123-157.
- MYKLESTAD, A. & BIRKS, H.J.B., 1993. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. J. Biogeog., 20, 1-32.
- NAGY, B. & JERMY, T., 1972. On the host plants and distribution of the codling moth in Hungary with special regard to the sterile release method. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung., 7, 421-425.
- OKLAND, R.H. & EILERTSEN, O., 1994. Canonical Correspondence Analysis with variation partitioning: some comments and an applications. J. Veg. Sci., 5, 117-126.
- PERRIN, M.R., 1980. The role of environmental diversity in crop protection. Protection ecology, 2, 77-114.
- PERRIN, R.M. & PHILIPS, M., 1978. Some effects of mixed cropping on the population dynamics of insect pests. Entomol. exp. & appl., 24, 385-393.
- PIELOU, E.C., 1979. Biogeography. Wiley and Sons, New York. 351 pp.
- PRESTON, F.W., 1960. Time and space and the variation of species. Ecology, 41, 611-627.
- PRESTON, F.W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43, 185-215, 410-432.
- PRICE, P.W., 1976. Colonization of crops by arthropods: non-equilibrium communities in soybean fields. Environ. Entomol., 5, 605-611.
- RATHMAN, R.J., & BRUNNER, J.F., 1988. Abundance and composition of predators on young apple *Malus domestica* Borkhausen, within sagebrush and riparian species pools in north central Washington. Melanderia, 46, 65-81.
- REY, J.R., 1981. Ecological biogeography of arthropods on *Spartina* islands in northwest Florida. Ecol. Mono., 51, 237-265.
- REY, J.R. & McCOY, E.D., 1979. Application of island biogeographic theory to pests of cultivated crops. Environ. Entomol., 8, 577-582.
- REY, J.R., McCOY, E.D. & STRONG, D.R., 1981. Notes and Comments: Herbivore pests, habitat islands, and the species-area relation. Am. Nat., 117, 611-622.

- RIGBY, C. & LAWTON, J.H., 1981. Species-area relationships of arthropods on host plants: herbivores on bracken. *J. Biogeo.*, 8, 125-133.
- RISCH, J.S., ANDOW, R.D. & ALTIERI M.A., 1983. Agroecosystem diversity and pest control : data, tentative conclusions, and new research directions. *Environ. Entomol.*, 12, 625-629.
- SCHERRER, B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin, éditeur, Canada. 850 pp.
- SERVICE DE PROTECTION DES OISEAUX, 1983. Les vergers traditionnels - refuges de vie. Birmensdorf. 16 pp.
- SIMBERLOFF, D.S., 1978. Colonization of islands by insects: immigration, extinction and diversity. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.*, 9, 139-153.
- SIMBERLOFF, D. & ABELE, L.G., 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *Am. Nat.*, 120, 41-50.
- SIMBERLOFF, D.S. & WILSON, E.O., 1969. Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. *Ecology*, 50 (2), 278-296.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.*, 37, 171-214.
- SPITZER, K., NOVOTNY, V., TONNER, M. & LEPS, J., 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a montane tropical rain forest, Vietnam. *J. Biogeo.*, 20, 109-121.
- STEINER, L.F., 1940. Codling moth flight habits and their influence on results of experiments. *J. Econ. Ent.*, 33, 436-440.
- STERLING, P.H., GIBSON, C.W.D. & BROWN, V.K., 1992. Leaf miner assemblies: effects of plant succession and grazing management. *Ecol. Ent.*, 17, 167-178.
- STRICKLER, K. & WHALON, M., 1985. Microlepidoptera species composition in Michigan apple orchards. *Environ. Entomol.*, 14, 486-495.
- STRONG, D.R., 1979. Biogeographical dynamics of insect-host plant communities. *Ann. Rev. Ent.*, 24, 89-199.
- STRONG, D.R., LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R., 1984. *Insects on plants: Community patterns and mechanisms*. Blackwell scientific publications, London. 313 pp.
- STRONG, D.R., McCOY, E.D. & REY, J.R., 1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology*, 58, 167-175.
- SWATSCHEK, B., 1958. *Die Larvensystematik der Wickler (Tortricinae und Carposinidae)*. Akademie Verlag, Berlin. 269 pp.
- SZENTKIRÁLYI, F. & KOZAR, F., 1991. How many species are there in apple insect communities ? : testing the resource diversity and intermediate disturbance

hypotheses. *Ecol. Ent.*, 16, 491-503.

TER BRAAK¹, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167-1179.

TER BRAAK, C.J.F., 1987a. Unimodal models to relate species to environment. Doctoral thesis, Agricultural Mathematics Group-DLO, Wageningen, the Netherlands. 152 pp.

TER BRAAK, C.J.F., 1987b. CANOCO - A FORTRAN program for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA. 95 pp.

TER BRAAK, C.J.F., 1990a. Update Notes: CANOCO Version 3.10. Agricultural Mathematics Group-DLO, Wageningen, the Netherlands. 35 pp.

TER BRAAK, C.J.F., 1990b. Interpreting canonical correlation analysis through biplots of structural correlations and weights. *Psychometrika*, 55, 519-531.

TER BRAAK, C.J.F., 1991. Update Notes: CANOCO Version 3.12. Agricultural Mathematics Group-DLO, Wageningen, the Netherlands. 11 pp.

TER BRAAK, C.J.F. & JAAP, W., 1994. On the statistical analysis of vegetation change: a wetland affected by water extraction and soil acidification. *J. Veg. Sci.*, 5, 361-372.

TER BRAAK, C.J.F. & LOOMAN, C.W.N., 1994. Biplots in reduced-rank regression. *Biom. J.*, 36, 983-1003.

THOMAS, W.P. & SHAW, P.W., 1982. An attempt to control the light brown apple moth, *Epiphyas postvittana* by male removal. DSIR Entomology Division Report, 2, New Zealand. pp. 71-78.

TONHASCA, A. & BYRNE, D.N., 1994. The effect of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecol. Ent.*, 19, 239-244.

TOWNES, H., 1972. A light-weight Malaise trap. *Ent. News*, 83, 239-247.

TURCHIN, P., DEENDAAL, F.J. & RAISHER, M.D., 1991. Quantifying insect movement in the field. *Environ. Entomol.*, 20, 955-963.

VAN DER GEEST, L.P.S & EVENHUIS, H.H., eds, 1991. Tortricid pests : their biology, natural enemies and control. 808 pp.

VAN WINGERDEN, W.K.R.E, VAN KREVELD, A.R. & BONGERS, W., 1992. Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orth., Acrididae) in natural and fertilized grasslands. *J. Appl. Ent.*, 113, 138-152.

WEBB, N.R., CLARKE, R.T. & NICHOLAS, J.T., 1984. Invertebrate diversity on fragmented Calluna-heathland: effects of surrounding vegetation. *J. Biogeog.*, 11, 41-46.

¹ Il faut préciser que cet article fait intégralement partie de la thèse de TER BRAAK (1987a).

- WEBB, N.R. & HOPKINS, P.J., 1984. The composition of the beetle and spider faunas on fragmented heathlands. *J. Appl. Ecol.*, 21, 935-946.
- WHALON, M.E. & CROFT, B.A., 1984. Apple IPM implementation in north america. *Ann. Rev. Entomol.*, 29, 435-470.
- WHITTAKER, J., 1984. Model interpretaion from the additive elements of the likelihood function. *Appl. Statist.*, 33, 52-64.
- WIENS, J.A., CRIST, T.O. & MILNE, B.T., 1993. On quantifying insect movements. *Environ.Entomol*, 22, 709-715.
- WILOBOLZ, T. & BAGGIOLINI, M., 1959. Ueber das Mass der Ausbreitung des Apfelwicklers während der Eiablageperiode. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 32, 241-257.
- WILLIAMSON, M.H., 1981. *Island Populations*. Oxford University Press, Oxford. 286 pp.
- WILSON, E.O. & SIMBERLOFF, D.S., 1969. Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. *Ecology*, 50 (2), 267-278.
- WORTHLEY, H.N., 1932. Studies of Codling moth fly. *J. Econ. Entomol.*, 25, 559-565.
- ZAHNER, P., 1985. Ecosystème verger de pommier: Analyse du sous-système plante hôte-acariens phytophages à l'aide de modèles de populations. Thèse EPFZ, no 7843. 133 pp.
- ZWYGART, D., 1983. Die Vogelwelt von Nieder- und Hochstammobstkulturen des Kantons Thurgau. *Orn. Beob.*, 80 (2), 89-104.

Annexe 1: Captures des chenilles de tordeuses (Lep. Tortricidae) du feuillage en 1991 et 1992.

Année 1991

Année 1992

ESPECES	Année 1991													Année 1992								
	A	B	C	D	F	I	J	K	L	M	N	TOT	A	B	C	D	E	F	G	H	TOT	
Tortricidae																						
<i>Acleris abjectana</i>																						
<i>Acleris cristana</i>	1							1	1			1	4		2		4				3	13
<i>A. hastana</i>												1									1	1
<i>A. thomana</i>												1					3	1			1	4
<i>A. variegana</i>	1											1					2				1	3
<i>Archips cerasana</i>												1	1				9	3		2	1	16
<i>A. podana</i>												1	2	1			1	7		2		13
<i>A. rosana</i>												1								1		1
<i>A. xyloperana</i>												1					2					2
<i>Croesia hobniana</i>												1	2				1	5	1		2	11
<i>Helya nubiliferana</i>												1	7	7			3	3		1	2	23
<i>Pannonea spinifera</i>	5				2		1	2				10	2	3	2				2			9
<i>Pandemis corylana</i>	1											1	6	4	15	3	2	3	6	22		61
<i>P. heparana</i>	4	1	4	2	2	2	1					20	1	1						1		3
<i>Psychodoma lodovana</i>	2											2	1	1								2
<i>Rufopobea univaria</i>	2											2	2	4	8	7	11	1	5	5		43
<i>Spilonota ocellana</i>	2	3	2					1	1	4	1	14										14
<i>Gelcolitha</i>																						
<i>Recurvata leucostola</i>												1	1	1	1	3						5
<i>R. nanaella</i>	10	28	5	12	7	1	7	2	2	2	20	96	25	29	3	21	7	2	17			104
Argyrotaenidae																						
<i>Agrypsia cornicla</i>	5											12	11									11
Platellidae																						
<i>Ypsolopius scabrillus</i>												1										1
<i>Ypsolopius horticulturalis</i>	1																					
<i>Ypsolopius</i> sp.													1							1	1	3

A	Gaucher	E	Petit Bois	I	Girgins	M	Châtagnierais
B	Malassart	F	Givinis	J	La Rippe	N	Greux
C	Céligny	G	Silvires	K	Cotains		
D	Tredex	H	Aubouze	L	Girgins		

