

COMMUNAUTE FRANCAISE DE BELGIQUE
ACADEMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE
FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE GEMBLOUX

**REPONSE DES ESPECES A LA FRAGMENTATION ET LA RESTAURATION DES LANDES
HUMIDES ET HABITATS ASSOCIES EN HAUTE ARDENNE (BELGIQUE) : UNE
APPROCHE MULTI-TAXONOMIQUE**

Sara CRISTOFOLI



Essai présenté en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences agronomiques et
ingénierie biologique

Promoteurs: Pr. Grégory MAHY et Dr. Marc DUFRÊNE

Année 2009

COMMUNAUTE FRANCAISE DE BELGIQUE
ACADEMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE
FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE GEMBLOUX

**REPONSE DES ESPECES A LA FRAGMENTATION ET LA RESTAURATION DES LANDES
HUMIDES ET HABITATS ASSOCIES EN HAUTE ARDENNE (BELGIQUE) : UNE
APPROCHE MULTI-TAXONOMIQUE**

Sara CRISTOFOLI

Essai présenté en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences agronomiques et
ingénierie biologique

Promoteurs: Pr. Grégory MAHY et Dr. Marc DUFRÊNE

Année 2009



F.R.I.A.

Copyright. Aux termes de la loi belge du 30 juin 1994, sur le droit d'auteur et les droits voisins, seul l'auteur a le droit de reproduire partiellement ou complètement cet ouvrage de quelque façon et forme que ce soit ou d'en autoriser la reproduction partielle ou complète de quelque manière et sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous autre forme est donc faite en violation de la dite loi et de des modifications ultérieures.

Sara Cristofoli. (2009). Réponse des espèces à la fragmentation et la restauration des landes humides et habitats associés en haute Ardenne (Belgique) : une approche multi-taxonomique (thèse de doctorat). Gembloux, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques, 159 p., 26 fig., 21 tabl., 1 carte, 6 articles.

Résumé

L'impact de la fragmentation et le succès de la restauration d'habitats (semi)naturels ont été étudiés, par une approche multi-taxonomique, au travers de la réponse des communautés d'espèces de trois groupes taxonomiques à la structure spatiale et/ou à la qualité de l'habitat. Les trois groupes taxonomiques sont complémentaires, tant par leurs traits d'histoire de vie respectifs que par leur place dans la chaîne trophique. Nous avons en effet considéré des autotrophes (plantes vasculaires), des herbivores (papillons) et des prédateurs (araignées). Les traits d'histoire de vie, de même que la spécialisation des espèces pour l'habitat-cible, ont par ailleurs été utilisés pour affiner les analyses. L'habitat-cible est un complexe de landes humides, de bas-marais acides et de tourbières. Les fragments de ce complexe d'habitat ont été échantillonnés au sein de deux hauts plateaux ardennais, le plateau de Saint-Hubert et le plateau des Tailles. Dans la zone d'étude, une double dynamique de l'habitat a été observée au cours des 250 dernières années : une perte de surface (et de connectivité) d'une part mais également la création de nouvelles taches d'habitat d'autre part. C'est précisément cette double dynamique qui nous a permis d'analyser et développer des concepts liés à la réponse des espèces face à une altération spatio-temporelle de leur habitat. En effet, dans ce travail, l'accent a particulièrement été mis sur la compréhension de deux situations de déséquilibre affectant les relations entre les richesses spécifiques et des paramètres de caractérisation des taches d'habitat. La première situation de déséquilibre, qu'est la dette d'extinction, a été observée pour les communautés de plantes vasculaires. Au contraire, un crédit de colonisation, la seconde situation de déséquilibre, a été notée pour les papillons et semblait affecter essentiellement les espèces spécialistes. Par ailleurs, les espèces spécialistes des trois groupes taxonomiques ont montré des réponses relativement contrastées par rapport aux espèces généralistes. Par contre, les traits d'histoire de vie analysés ne semblaient que peu influencer la réponse des espèces à l'échelle des communautés, à l'exception des communautés pionnières des taches d'habitat créées il y a moins de 5 ans.

Sara Cristofoli. (2009). Species response to the fragmentation and restoration of wet heathlands and associated habitats in High Ardenne (Belgium) – A multi-taxonomic approach (thèse de doctorat in French). Gembloux, Belgium. Gembloux Agricultural University, 159 p., 26 fig., 21 table, 1 map, 6 articles.

Summary

The impact of habitat fragmentation and the success of habitat restoration were studied through a multi-taxonomic approach. The response to landscape structure and/or habitat quality of three taxonomic groups was explored, in (semi-)natural habitats. The three taxonomic groups were complementary, both in terms of their specific life history traits and their place in the food chain. We considered autotrophic species (vascular plants), herbivores (butterflies) and predators (spiders). Life-history traits and species specialization for target habitat were used to refine the analysis. Target habitat was a complex of wet heathlands, poor fens and bogs. Patches of this complex of habitats were sampled on two high plateaus in the Belgian Ardenne, the Plateau de Saint-Hubert and the Plateau des Tailles. Over the last 250 years, two jointly acting habitat dynamics were observed in these areas: a loss of area (and connectivity) on the one hand but also the creation of new habitat patches. It is precisely this double dynamics that enabled us to analyze and develop concepts linked to the response of species faced with spatio-temporal modifications of their habitat. Specifically, in this work we focused on the comprehension of two unbalanced situations, affecting the relationships between species richness and patch characteristics. A first unbalanced situation, the extinction debt, was observed for vascular plant communities. On the opposite, a colonization credit, the second unbalanced situation, was noted for butterflies and seemed to mainly affect specialist species. Specialist species of the three taxonomic groups showed relatively contrasted responses compared to generalist species. However, the life-history traits we studied only slightly influenced the response of species at the community level, excepted for pioneer communities in habitat patches less than 5 years old.

Remerciements

Plutôt qu'un long discours...

- ... MERCI à Grégory Mahy, pour son accueil dans le labo d'Ecologie, ses conseils, son suivi, bref pour avoir accepté d'être promoteur de cette thèse ;
- à Marc Dufrêne, pour ses conseils d'analyse avisés , ses aides 'administratives' pour l'accès à des données carto diverses ;
- à Martin Hermy et Hughes Claessens, pour leurs relectures de haute qualité ;
- au Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture, pour l'octroi de la bourse de doctorat. Ce travail n'aurait par ailleurs pas été possible sans le financement du FRFC 2.4556.05 ;
- aux Chefs et agents de cantonnement des plateau de Saint-Hubert et du plateau des Tailles, notamment Mr. Van Der Stegen et Mr. Petit ;
- à Thierry Mulders, pour le logement dans sa bergerie ;
- à Denis Parkinson et son équipe du projet LIFE du plateau des Tailles, pour l'aide précieuse dans la collecte des données de papillons ;
- à Gérard Jadoul et son équipe du projet LIFE du plateau des Tailles, également pour la collaboration dans la collecte de données ;
- à Robert Kekenbosch, pour les heures passées à déterminer les minuscules araignées piégées ;
- à Kevin Lambeets, pour ses nombreux conseils scientifiques relatifs à ces mêmes araignées ;
- à Stéphanie Bonnet, Thibault Tassignon et Gwenn Frisson, pour leur sympathie et les échanges enrichissants que nous avons eu pendant leur TFE ;
- à toute l'équipe du labo et du service, pour l'ambiance, la bonne humeur générale, et, pour faire sérieux, nos nombreux échanges scientifiques !

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1 — INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Enjeux des appuis scientifiques à la conservation et la restauration écologique	2
Destruction et fragmentation des habitats : contexte, conséquences et solutions	3
Contexte	3
Conséquences de la perte et fragmentation d'habitat	3
Echelle du paysage	3
Echelle de la population	4
Echelle de la communauté	6
Réseaux écologiques	7
Restauration écologique : contexte, contraintes et indicateurs de suivi	9
Restauration écologique ?	9
Filtres à la restauration	10
Filtres de dispersion	11
Filtres abiotiques	12
Filtres biotiques	12
Comment évaluer la réussite d'une restauration ?	13
Une restauration réussie...	13
... quantifiée à l'aide d'indicateurs	14
Réponse des espèces et traits d'histoire de vie	17
Objectifs généraux de la thèse	18
Cas d'étude et méthodologie générale	19
Le complexe de landes humides, un habitat fragmenté	19
Contexte général	19
Contexte régional	21
Approche multi-taxonomique	23
Méthodologie générale	24
Taches d'habitats étudiées	24
Historique du paysage	27
Espèces spécialistes	27
Organisation de la thèse	28
CHAPITRE 2 — THE COMPLEX LANDSCAPE DYNAMICS OF WET HEATHLANDS AND ITS IMPLICATION FOR PLANT SPECIES DIVERSITY IN THE BELGIAN ARDENNE	31
Introduction	33
Methods	34
Study area	34
Landscape analysis	35
Species analysis	36

Results	37
Landscape analysis	37
Species diversity	40
Discussion	43
CHAPITRE 3 — LOCAL AND LANDSCAPE EFFECTS ON THE BUTTERFLY COMMUNITY IN A FRAGMENTED COMPLEX OF WET HEATHLANDS	47
Introduction	49
Materials and methods	50
Study area	50
Butterflies	50
Local and landscape variables	51
Life-history traits	52
Data analysis	52
Results	53
Discussion	56
CHAPITRE 4 — COLONIZATION CREDIT IN RESTORED WET HEATHLANDS	61
Introduction	63
Methods	64
Study sites	64
Patch configuration and history	65
Plant species richness and emergent groups	67
Estimation of the colonization credit	68
Results	69
Patch configuration and history	69
Plant species richness and emergent groups	69
Estimation of the colonization credit	71
Discussion	73
Implications for practice	75
CHAPITRE 5 — COLONIZATION CREDIT IN WET HEATHLAND BUTTERFLY COMMUNITIES	77
Introduction	79
Materials and methods	80
Study area and habitat	80
Butterfly species richness	81
Data analysis	82

Results	83
Discussion	89
CHAPITRE 6 — SPIDER COMMUNITIES IN RESTORED WET HEATHLANDS	93
Introduction	95
Methods	96
Study area	96
Spider data	96
Environmental variables	97
Life-history traits	98
Statistical analysis	98
Results	99
Spider diversity	99
Spider assemblage structure and environmental constraints	100
Life-history trait constraints	103
Discussion	103
Spider diversity in restored wet heathlands	103
Abiotic constraints for spider assemblages in wet heathlands	104
Functional trait constraints for heathland spider assemblages	105
Conclusions	106
CHAPITRE 7 — DISCUSSION GÉNÉRALE	113
Résultats généraux	114
Dynamique des habitats-cibles dans les deux paysages étudiés	114
Comment répondent différents groupes taxonomiques au processus de fragmentation ?	115
Relation structure spatiale actuelle — richesse spécifique chez deux groupes taxonomiques	115
Dette d’extinction	118
Dans quelle mesure les différents groupes taxonomiques bénéficient-ils des travaux de restauration ?	120
Les traits d’histoire de vie spécifiques influencent-ils la réponse des espèces ?	122
Intégration de trois niveaux trophiques	123
Discussion des choix méthodologiques et de leurs implications	125
Dette d’extinction	125
Crédit de colonisation	126
Liste d’espèces spécialistes	127
Choix des taches d’habitat	127
Évaluation de la connectivité	128
Effort d’échantillonnage – Papillons	129
Individus erratiques – Araignées	130
Conclusions et perspectives	131

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	135
ANNEXE I	153
ANNEXE II	157
ANNEXE III	158

Chapitre 1 — Introduction générale

Une partie de ce chapitre est acceptée sous forme d'article scientifique :

Restauration écologique : contexte, contraintes et indicateurs de suivi

Sara Cristofoli et Grégory Mahy

Gembloux Agricultural University. Laboratory of ecology. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgium).

Article accepté dans la revue *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement (BASE)*.



Fagne du Pouhon – après mise à blanc (haut)
Palse à la Fagne du Grand Passage (bas)

Enjeux des appuis scientifiques à la conservation et la restauration écologique

La perturbation d'un écosystème consiste en un (des) événement(s) altérant -dans le temps et dans l'espace- les relations entre les organismes vivants et leurs habitats (Wali, 1987). Ces perturbations peuvent être d'amplitude et de nature diverses. Bien que nombre d'habitats soient intrinsèquement dynamiques (Burel *et al.*, 1999) et subissent des perturbations naturelles, les actions humaines sont à présent à l'origine de la majeure partie des perturbations. La plupart, si pas tous, les écosystèmes et les régions du monde connaissent de tels phénomènes de perturbation d'origine anthropique (Godron *et al.*, 1983 ; UNEP, 2007). Les activités perturbatrices vont de la déforestation, au drainage des zones humides, en passant par l'introduction de polluants chimiques. Les impacts des modifications engendrées par les perturbations anthropiques sur la biodiversité ont été largement documentés. Parmi ceux-ci, la fragmentation et ses conséquences sont considérées comme des atteintes majeures à la biodiversité (Balmford *et al.*, 2005a ; Eriksson *et al.*, 2001 ; Harrison *et al.*, 1999 ; Ouborg, 1993). La fragmentation accroît la vulnérabilité des populations face aux modifications naturelles ou anthropiques de leur environnement (Sih *et al.*, 2000 ; UNEP, 2007) ; il en résulte une érosion de la biodiversité (Balmford *et al.*, 2005b ; Dirzo *et al.*, 2003). A côté des espèces -décrites- considérées comme éteintes, d'autres espèces sont en déclin ou en danger, statut les confrontant potentiellement à une extinction si ces tendances à la destruction et la fragmentation des habitats ne sont pas renversées. Or, la nécessité du maintien d'une diversité spécifique trouve ses fondements non seulement dans la valeur intrinsèque des espèces, mais aussi dans son importance pour le bon fonctionnement et la stabilité des écosystèmes sur le long-terme (McCann, 2000). Par exemple, la biodiversité au sein d'un écosystème en permet la résilience, i.e. la capacité de se rétablir à la suite de perturbations naturelles ou anthropiques (Folke *et al.*, 2002 ; Folke *et al.*, 2004 ; Gunderson, 2000). Il est, dans ce contexte, crucial et urgent de comprendre les effets de la fragmentation des habitats sur les patrons de biodiversité, afin de pouvoir y remédier par des solutions pertinentes.

L'importance de ces menaces à la biodiversité n'a toutefois reçu une attention sérieuse de la part des décideurs que depuis les années 1990 (Madgwick *et al.*, 2002). Il est apparu qu'une stratégie de conservation basée sur la seule protection et gestion des fragments rémanents de certains habitats naturels et semi-naturels peut ne plus suffire à assurer la survie à long terme de tous les composants de la biodiversité (Bennett, 1997 ; Perrow *et al.*, 2002b). Les surfaces protégées ne peuvent en réalité assumer leur fonction que si elles sont suffisamment grandes et connectées et si elles abritent un échantillon relativement complet de la biodiversité à l'échelle régionale (Soulé *et al.*, 2001). Ainsi, outre un besoin de mesures de protection des habitats et des espèces, est né un besoin grandissant de restauration écologique visant à augmenter les surfaces des habitats menacés et créer un réseau écologique assurant la connectivité entre fragments. Ces restaurations font à présent l'objet de nombreux projets, plus ou moins ambitieux et ... plus ou moins coûteux. Parallèlement à une volonté de conservation et de préservation des

écosystèmes, il existe une demande de la société quant à l'évaluation du succès des restaurations écologiques. Il est primordial de pouvoir dégager les actions prioritaires pour le maintien des espèces ciblées par la stratégie de conservation et/ou restauration. La conservation de la majorité de ces espèces cibles est-elle davantage dépendante des caractéristiques intrinsèques de leur habitat préféré ? Leur conservation passe-t-elle également par des stratégies visant à maintenir des ressources et rendre la dispersion d'individus possible entre les fragments de l'habitat préféré de ces espèces ? En somme, qu'est-ce qui, du point de vue des espèces cibles, définit un 'bon' réseau écologique ? A côté du dégagement de telles lignes directrices pour la conservation/restauration d'habitats, le coût des restaurations tout autant que l'urgence de rendre celles-ci effectives pour enrayer le déclin de la biodiversité rendent essentielle l'évaluation du succès des restaurations.

Destruction et fragmentation des habitats : contexte, conséquences et solutions

Contexte

La perte de biodiversité est principalement causée par la destruction et la fragmentation des habitats (Sih et al., 2000). La destruction d'un habitat naturel est définie comme le processus de changement d'occupation du sol dans lequel le type d'habitat (au sens du biotope) et les populations des espèces qui l'occupent sont éliminées et remplacées, du fait des modifications des conditions environnementales. La destruction des habitats est par ailleurs responsable de leur fragmentation, c'est-à-dire la réduction d'un habitat continu de grande taille en taches d'habitat plus petites et davantage isolées les unes des autres, au sein d'une matrice paysagère de nature différente (Fahrig, 2003). La structure des habitats dans le paysage suit, dans bien des cas, une dynamique temporelle naturelle. De même la notion de fragmentation englobe également les barrières naturelles à la dispersion (fragmentation géogénique, Jaeger, 2000). Toutefois, les activités humaines sont à présent à l'origine de la plupart des altérations du paysage.

Conséquences de la perte et fragmentation d'habitat

Echelle du paysage

La fragmentation altère les caractéristiques structurelles des paysages mais également leurs caractéristiques fonctionnelles du fait de la rupture des connections entre les différents éléments (Forman, 1995). Les taches d'habitat persistant dans le paysage sont en effet entourées d'une matrice peu favorable à la reproduction et la survie des espèces caractéristiques des habitats non perturbés. Les modifications à l'échelle du paysage résultants de la fragmentation découlent soit directement de la définition de la fragmentation (réduction de la taille des taches d'habitat et isolement accru de celles-ci) soit indirectement (effet lisière). Les effets lisière sont les modifications des conditions abiotiques et biotiques du fait de la présence d'un habitat adjacent à l'habitat d'intérêt. Les

altérations abiotiques concernent des paramètres aussi variés que l'insolation, l'humidité, la température, la disponibilité en nutriment, etc. Les altérations biotiques concernent les compositions des communautés, la prédation, la compétition, etc. Les effets lisière sont d'autant plus importants que le ratio périmètre/surface augmente, c'est-à-dire lorsque la surface des taches d'habitat diminue. Dans les cas extrêmes, les effets lisière s'expriment sur l'entière surface de la tache.

Echelle de la population

Les altérations à l'échelle du paysage, du fait de la fragmentation, peuvent se répercuter directement sur la performance des individus et des populations¹. Ainsi, les populations d'une espèce donnée peuvent s'éteindre localement, se réduire ou se subdiviser (Wilcox *et al.*, 1985).

- La *taille* des populations est généralement d'autant plus réduite que la surface des taches d'habitat favorable diminue. Les populations à effectifs réduits présentent une sensibilité accrue face aux processus stochastiques, qu'ils soient d'ordre démographique, environnemental ou génétique (Begon *et al.*, 1996 ; Holsinger, 2000 ; Lande, 1993), et face à certains processus déterministes tels que l'effet Allee (réduction du succès reproducteur au sein de populations à effectifs réduits, Allee *et al.*, 1949 ; Dennis, 2002). La stochasticité démographique émane du fait que les taux de survie et de fécondité sont propres aux individus. Les petites populations peuvent être vues comme des sous-échantillons aléatoires des taux de survie de la population initiale. Les petites populations présentent plus de risques de taux de survie extrêmement bas et insuffisants à la survie de la population (Lande, 1993 ; Menges, 1992). La stochasticité environnementale comprend les effets dus aux changements du milieu ou du climat (maladie, démographie des prédateurs, quantité de pollinisateurs, etc) et les effets dus aux catastrophes naturelles. Enfin, la stochasticité génétique (ou dérive génétique) consiste en la perte aléatoire d'allèles dans les petites populations, pouvant mener à une augmentation de la différenciation génétique entre populations. Parallèlement, la consanguinité est un second processus d'ordre génétique sous-jacent à la perte de variation génétique dans les petites populations (Ouborg *et al.*, 2006). La consanguinité favorise les combinaisons homozygotes d'allèles, augmentant les chances d'expression d'allèle récessifs. Ces derniers peuvent influencer négativement la survie et la fécondité des individus et diminuer par là même la viabilité et la fitness de la population entière. Ce phénomène est connu sous le terme de dépression de consanguinité. L'expression des phénomènes décrits ci-dessus peuvent résulter en une spirale d'extinction : les petites populations présentent une sensibilité accrue face à ces processus, eux-mêmes entraînant une réduction de la taille des populations (extinction vortex, Gilpin *et al.*, 1986). Dans ce contexte, les analyses de viabilité de populations (PVA) ont connu une utilisation croissante dans le domaine de la biologie de la conservation. Ces analyses visent à prédire de

¹ On entend par population un groupe d'individus appartenant à une espèce, effectivement interféconds, présents dans une zone géographique déterminée au sein de laquelle ils se déplacent et se reproduisent. L'échange génétique est plus important au sein de la population qu'entre populations limitrophes.

manière quantitative la probabilité d'extinction d'une population, sur base de traits de vie spécifiques à la population et dégager les besoins de conservation prioritaires (Beissinger *et al.*, 2002 ; Shaffer, 1981). En découle la notion de taille minimale de population viable (MVP), i.e. la taille minimale requise pour qu'une population (ou une espèce) aie une probabilité de persistance prédéterminée pour une période de temps donnée.

- *L'effet de lisière* résulte en gradients abiotiques et biotiques, de la lisière vers le centre de la tache d'habitat. Selon leurs exigences propres, les espèces réagiront à ces conditions environnementales selon un gradient similaire exprimé par des variations d'abondance.

- *L'isolement* des taches d'habitats peut accentuer les effets négatifs s'exprimant sur les petites populations, notamment les processus d'ordre génétique puisque le flux d'allèles est réduit entre populations isolées. Les recherches récentes montrent que des immigrants (i.e. des flux de gènes) peuvent entraîner un sauvetage génétique (rescue-effect, Brown *et al.*, 1977) des populations à effectifs réduits, consanguines et donc à risque, en modérant la dépression de consanguinité et en augmentant la fitness de ces populations (Ingvarsson, 2001 ; Thrall *et al.*, 1998). Il est à noter que l'immigration d'individus génétiquement divergents (issus de populations voisines) peut par ailleurs être associée à un résultat opposé, c'est à dire une diminution de la fitness (outbreeding depression, Tallmon *et al.*, 2004 ; Templeton, 1986). Bien qu'il soit difficile de pouvoir prédire l'effet positif (genetic rescue) ou négatif (outbreeding depression) d'un flux de gène donné au sein d'une population fragmentée, on sait que l'effet dépendra de l'interaction entre différents facteurs, dont le degré d'épistasie, le contexte environnemental et la démographie (Tallmon *et al.*, 2004).

Au vu de ce qui précède, il reste important de ne pas confondre la structure spatiale des taches d'habitat avec la structure spatiale des populations. Selon la structure spatiale des populations et la mobilité des individus, on peut distinguer (1) les populations en taches (patchy populations), dans lequel cas une population donnée occupe plusieurs fragments d'habitat d'aptitude diverse vis-à-vis des exigences de l'espèce et les individus se déplacent activement entre taches d'habitat ; (2) les populations séparées, dont la structure spatiale coïncide avec la structure spatiale de l'habitat mais dont les échanges d'individus entre taches sont extrêmement réduits voire totalement absents ; (3) les métapopulations², ne différant des populations séparées que par un échange effectif d'individus entre sous-populations ; (4) enfin, certaines populations peuvent se structurer spatialement à une échelle inférieure à celle du fragment d'habitat (Thomas *et al.*, 2000).

Les modèles de métapopulations ont connu un développement scientifique récent et sont notamment utilisés pour comprendre la persistance des espèces dans les paysages fragmentés. De façon similaire à la notion de MVP, la vitalité d'une métapopulation est

² Hormis leur interconnection via les flux d'individus, une métapopulation se caractérise par le fait que ses sous-populations peuvent subir des événements d'extinction et de recolonisation, distribués dans le temps. Ce dynamisme dans le temps et dans l'espace entre fragments occupés et non occupé porte le nom de 'clignotement' (winking, Opdam *et al.*, 1993). Une métapopulation se caractérise donc comme un système stable constitué d'éléments instables.

déterminée par la quantité de résidus d'habitat adéquat encore disponibles à l'échelle du paysage. En-deçà d'un seuil déterminé, une métapopulation tendra à s'écrouler du fait que le faible nombre de sous-populations présentes dans les fragments peut ne plus être en mesure de soutenir le système entier. Une métapopulation peut donc disparaître avant même que l'ensemble de l'habitat disponible n'aie disparu (Kareiva *et al.*, 1995). Cette idée est notamment fondée sur le fait que toutes les sous-populations présentent des capacités variables de s'auto-maintenir à long terme dans les fragments d'habitat. On distingue notamment les populations sources et les populations puits (sink, à mettre en relation avec l'effet de sauvetage). Les premières présentent des taux de natalité supérieurs aux taux de mortalité, du fait de la haute valeur de la tache d'habitat en termes de qualité ; la tendance inverse s'observe pour les populations puits, généralement présentes dans des taches d'habitat de faible qualité. Lorsque l'excès d'individus produits au sein de la source migre continuellement vers le puits, une population puits peut se maintenir à long terme (Pulliam, 1988). Parallèlement, lors de changements environnementaux rapides, on peut observer le phénomène de trappes écologiques (ecological traps, Gates *et al.*, 1978 ; Schlaepfer *et al.*, 2002), correspondant à l'attraction des individus pour des taches d'habitat de faible qualité. Les indicateurs perçus par les individus comme indicateurs de la qualité d'un habitat peuvent, dans ce cas, ne plus refléter correctement cette qualité. Signalons également le cas de l'effet de foule (crowding effect, Debinski *et al.*, 2000). Dans les phases initiales du processus de fragmentation, suite à la réduction en disponibilité d'habitat adéquat, les fragments peuvent assumer un rôle de refuge pour certaines espèces sensibles. Dans de tels fragments, appelé goulot d'étranglement géographique (geographic bottlenecks, Piersma *et al.*, 2000), on pourra donc assister temporairement à une augmentation marquée de la densité en individus, voire à une super-saturation en individus d'espèces sensibles. Ce phénomène n'est bien entendu pas sans conséquences sur les interactions intra et interspécifiques.

Echelle de la communauté

Les effets négatifs de la fragmentation développés ci-dessus à l'échelle des individus et populations se traduisent à l'échelle de la communauté. En parallèle, MacArthur et Wilson (1967) avaient déjà mis en évidence les effets de la surface et de l'isolement des milieux insulaires sur leur richesse spécifique. Les taches d'habitat résiduelles, suite à la fragmentation (ou îles écologiques³), sont comparables en de nombreux points aux îles géographiques au sens strict. La théorie de la biogéographie insulaire a été de ce fait largement appliquée aux écosystèmes terrestres. Cette théorie postule que le nombre d'espèces présentes sur une île dépend d'un équilibre entre un taux de colonisation et un taux d'extinction, eux mêmes fonctions de la taille de l'île et de sa distance par rapport au

³ On entend par îles écologiques des zones terrestres isolées soit du fait de causes naturelles et liées aux changements climatiques et géologiques sur de larges échelles temporelles (e.g. lacs, cavités, sommets montagneux) soit du fait de causes anthropogéniques récentes (e.g. fragments insérés dans une matrice anthropisée différente, pouvant agir fonctionnellement comme une barrière à la dynamique de certaines espèces sensibles et aux flux de matière et d'énergie).

continent ou d'une autre île. Le taux de colonisation d'une île (faisant référence aux espèces parvenant à s'installer effectivement sur l'île) est fonction décroissante du nombre d'espèces sur l'île (compétition pour les ressources). A l'inverse, le taux d'extinction d'une île est fonction décroissante du nombre d'espèces total sur l'île. Si deux îles présentent les mêmes taux d'immigration, l'île à la surface la plus réduite présentera un taux d'extinction plus élevé et donc une richesse spécifique plus faible. De façon similaire, si deux îles présentent les mêmes taux d'extinction, l'île la plus éloignée du continent ou d'une autre île présentera un taux de colonisation plus faible et donc une richesse spécifique plus faible. Bien que l'application du modèle de la biogéographie insulaire aux écosystèmes terrestres fasse l'objet de critiques, notamment envers ses simplifications de la réalité⁴, elle a fourni une base de référence utile à la compréhension des conséquences de la fragmentation.

A côté des effets directs de la surface et de l'isolement des taches d'habitat, on peut généralement observer, dans les phases initiales du processus de fragmentation, une augmentation temporaire du nombre d'espèces dans les taches d'habitat résiduelles du fait de la formation de nouveaux habitats marginaux, de lisière (Bellamy *et al.*, 1996). L'accroissement en espèces est principalement dû à des espèces généralistes, en provenance de la matrice adjacente. Ces espèces peuvent tirer profit de l'hétérogénéité environnementale résultant de la fragmentation. Elles peuvent, en outre, être compétitrices pour l'utilisation de l'espace et des ressources ou encore exercer une forte pression de prédation sur les espèces typiques de l'habitat considéré. Des déséquilibres peuvent dès lors se marquer à l'échelle de la communauté (Bennett, 1999 ; Robinson *et al.*, 1988): la disparition des espèces typiques au profit des espèces plutôt généralistes est connue sous le terme de substitution (turnover, Saunders *et al.*, 1991) Allant de paire avec la disparition d'espèces typiques, des extinctions secondaires peuvent concerner les espèces écologiquement liées aux précédentes, entraînant des extinctions en cascade. Ce phénomène est particulièrement important lors de l'extinction d'espèces clés, i.e. dont les liens écologiques (parasitisme, prédation, etc) s'opèrent avec de nombreuses espèces (Wilcox *et al.*, 1985).

Réseaux écologiques

En réponse aux effets négatifs de la perte d'habitat et de la fragmentation, la conservation des milieux naturels s'est, dans un premier temps, focalisée sur la mise sous protection de zones d'intérêt biologique. La notion d'intérêt biologique était le plus fréquemment centrée par rapport à une espèce particulièrement vulnérable ou menacée. Les efforts de conservation se 'limitaient' à la zone protégée, sans porter attention à l'environnement immédiat de la zone ou au développement de connections fonctionnelles entre zones d'intérêt biologique. Or, au vu des facteurs intervenant dans la survie à long

⁴ Parmi les simplifications majeures du modèle, Dufrêne (2003a) note que (a) le modèle est fondé uniquement sur le nombre d'espèces, sans tenir compte des densités respectives des espèces. Or la résistance d'une espèce face à un nouvel immigrant peut être supposée proportionnelle à sa densité ; (b) il place toutes les espèces sur le même pied alors que leur écologie (dont leur aptitude à la dispersion) sont différentes. Toutes les espèces n'ont donc a priori pas les mêmes chances de réussir la colonisation ni les mêmes risques d'extinction.

terme des (méta)populations (cfr. supra), il est apparu que la seule délimitation de zones protégées pouvait ne plus suffire à garantir cette conservation à long terme de l'ensemble des composants de la biodiversité (Bennett, 1997). Les zones protégées ne pouvant remplir leur fonction qu'à condition d'une surface suffisante et d'une proximité suffisante vis-à-vis d'autres fragments d'habitat similaire (sous statut de protection ou non). Une nouvelle stratégie s'est alors développée : les réseaux écologiques. Il s'agit d'un ensemble de taches d'un habitat donné, liées entre elles par des flux d'organismes, et interagissant avec la matrice paysagère par laquelle elles sont enveloppées (Delescaille, 1993 ; Jongman *et al.*, 2004 ; Melin, 1997).

Le concept de réseaux écologiques peut être considéré comme un outil de planification du territoire visant à délimiter les habitats d'intérêt en zones centrales (contenant les populations et habitat de haute valeur et devant être prioritaires dans les efforts de conservation) ; en zones de développement (zone d'intérêt biologique moindre mais avec un haut potentiel) ; et en corridors écologiques (structure d'habitat différente, souvent linéaire, permettant le mouvement d'individus entre les deux types de zones précitées) (Jongman *et al.*, 2004 ; Opdam *et al.*, 2006). La difficulté à la mise en place de réseaux écologiques réside dans la perception variable du paysage par les espèces (différences écologiques entre les espèces ciblées par la conservation, différence d'échelles spatiales et temporelles de référence et différences dans les niveaux écologiques impliqués). Toutefois, en superposant différents réseaux écologiques thématiques (établis sur base d'une ou quelques espèces cibles), on se rend compte que ce sont souvent les mêmes lieux qui sont utilisés pour les différents réseaux (Dufrêne, 2003b). Ceci, notamment du fait que les zones où peuvent se développer des habitats ou des populations d'espèces à valeur patrimoniale correspondent généralement à des situations topographiques particulières, associées notamment au relief, ou des combinaisons de facteurs écologiques. De cette constatation découle l'idée de structure écologique principale, englobant, dans une enveloppe unique, les différentes zones qui ont un intérêt biologique actuel ou potentiel. La structure écologique principale est la somme des réseaux écologiques thématiques. Cette approche reste critiquable puisque la pression anthropique joue un rôle non négligeable dans la coïncidence de la distribution actuelle entre espèces à haute valeur patrimoniale.

Bien que la considération du paysage dans son ensemble soit à présent largement généralisée dans les stratégies de conservation, la pression anthropique exercée ces dernières décennies sur de nombreux habitats et dans de nombreuses régions du monde rend dans bien des cas cette approche non auto-suffisante à la conservation des habitats et des espèces. D'où la nécessité de restaurer des zones à l'intérêt biologique en devenir...

Restauration écologique : contexte, contraintes et indicateurs de suivi

Restauration écologique ?

« La restauration écologique est une action intentionnelle qui initie ou accélère l'auto-réparation d'un écosystème, qui a été dégradé, endommagé ou détruit, en respectant sa santé, son intégrité et sa gestion durable » (SER, 2004). Une restauration peut ainsi être passive, lorsque les forces de dégradations sont réduites, permettant aux processus naturels de récupération de diriger la restauration, ou active, lorsque non seulement les forces de dégradations sont réduites ou arrêtées mais que le cours de la restauration est dirigé par des interventions humaines (Lake, 2001). On parle de restauration écologique indifféremment pour des écosystèmes naturels et des écosystèmes semi-naturels (ou culturels), ces derniers étant des habitats abritant des espèces natives et à colonisation spontanée mais dépendants d'une méthode de gestion traditionnelle (Westhoff, 1983).

Une étape cruciale d'un projet de restauration est la sélection d'un écosystème de référence. Celui-ci a été défini par Le Floc'h et Aronson (1995) comme une approximation de l'état souhaitable, une norme choisie parmi plusieurs états alternatifs possibles et accessibles par une succession d'étapes appelée trajectoire. L'écosystème de référence sera ensuite utilisé pour évaluer les efforts de restauration (White *et al.*, 1997). Deux facteurs sont à intégrer à la notion d'écosystème de référence. (1) La variation naturelle ou anthropique des écosystèmes dans le temps et dans l'espace. Ainsi, par exemple, le contexte spatial (nature de la matrice paysagère, nature des lisières, taille, isolement) des écosystèmes faisant l'objet de restauration est bien souvent altéré par rapport à la situation historique (considérée comme référence dans de nombreux cas) (Van Andel *et al.*, 2006a). Ces modifications du contexte spatial ont des conséquences sur la composition et les processus des écosystèmes (Turner, 1989) ainsi que sur les possibilités de restauration des sites (Aronson *et al.*, 1996). Si le choix de la référence se porte sur un site, il faudra pouvoir admettre que cette référence comporte des conditions, typiques des sites les moins endommagés de la région de restauration (Lake, 2001). (2) Par ailleurs, le paradigme de la variation spatiale régionale, i.e. le fait que la similarité entre deux sites décroît avec leur éloignement respectif du fait de la corrélation spatiale parmi les facteurs biotiques, environnementaux et historiques, suggère qu'aucun site de référence ne constitue un objectif de restauration parfait (Pickett *et al.*, 1994 ; White *et al.*, 1997). Quand la trajectoire désirée est réalisée, l'écosystème manipulé ne requiert plus d'assistance extérieure pour assurer sa santé et son intégrité future (hormis une éventuelle gestion courante dans le cas d'habitats semi-naturels). De plus l'écosystème est résilient ; dans ce cas, la restauration peut-être considérée comme achevée (SER, 2004).

La restauration écologique se base largement sur la théorie de la succession et la théorie de l'assemblage ('assembly theory'), en considérant la restauration comme initiant ou accélérant l'assemblage d'une série d'espèces. La théorie des assemblages, en étudiant les ensembles de règles gouvernant l'assemblage des espèces, des communautés et des écosystèmes et leur sélection parmi un pool d'espèces plus large (Weiher *et al.*, 1999),

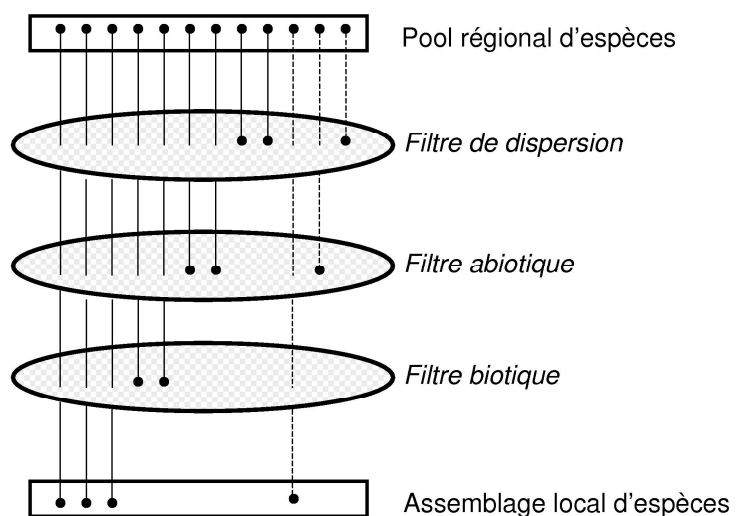
possède la capacité de déterminer les stratégies de gestion les plus pertinentes, permettant ainsi de diriger la succession vers l'état désiré. Toutefois, Chase (2003) suggère que, dans des environnements sujets à des perturbations de grande ampleur et ayant une faible connectivité, l'assemblage des communautés peut aboutir à des états d'équilibre multiples. De tels états stables, alternatifs (Hobbs *et al.*, 1996 ; Temperton *et al.*, 2004), peuvent représenter un challenge pour les responsables de restaurations écologiques.

Notons enfin que, contrairement à la biologie de la conservation généralement centrée sur une (ou quelques) espèce(s) cibles, la restauration visant l'échelle de l'écosystème et la reconstruction des fonctions et processus de cet écosystème, ce sont les communautés d'espèces, voire les écosystèmes entiers, qui font l'objet principal et central des études en écologie de la restauration.

Filtres à la restauration

A différentes étapes du processus de restauration, des filtres (ou contraintes) vont intervenir -isolément ou conjointement- entravant la colonisation, l'établissement ou la persistance à long-terme de certaines espèces (Tonn *et al.*, 1990). Selon les auteurs, les catégories de filtres distinguées varient (e.g. Fattorini *et al.*, 2004 ; Hobbs *et al.*, 2004 ; Lortie *et al.*, 2004); nous considérerons trois grandes catégories: (1) les filtres liés à la dispersion, (2) les filtres liés aux conditions abiotiques du site et (3) les filtres d'ordre biotiques (Fig. 1). Ces filtres vont ainsi induire un assemblage local d'espèces (sur le site restauré) constituant un sous-ensemble plus ou moins représentatif du pool d'espèces régional selon la perméabilité des filtres pour les espèces (Rahel, 2002). Par ailleurs, d'après cette perméabilité du filtre (i.e. ses caractéristiques de sélectivité), certains traits d'histoire de vie des espèces seront favorisés au sein de l'assemblage local (Keddy, 1992). L'identification des traits d'histoire de vie sensibles aux différents filtres liés à une restauration écologique peut améliorer la compréhension de la régulation de la distribution des espèces dans le paysage (Poff, 1997).

Figure 1. Selon leurs traits d'histoire de vie propres, les espèces constituant le pool régional d'espèces seront capables -ou non- de passer à travers les mailles des différents filtres et ainsi de se retrouver -ou être absentes- de l'assemblage local d'espèces sur un site restauré. Le pool régional d'espèces peut être réduit du fait de dégradations des écosystèmes ; les espèces les plus sensibles, ayant disparu de ce pool, sont représentées en pointillés (adapté d'après Lake *et al.*, 2007).



Filtres de dispersion

Les végétaux et animaux se dispersent par le vent et l'eau, à l'aide d'autres espèces, ou par leurs propres mouvements. De façon plus précise, et en ce qui concerne les végétaux, la dispersion peut, en plus d'être spatiale (voie végétative ou diaspores propagées par des agents de dispersion), être temporelle via la banque de graine du sol (Dulière, 2001 ; Leck *et al.*, 1989). Ces différents moyens de dispersion confèrent des capacités de dispersion spatio-temporelles variables selon les espèces leur permettant de franchir avec plus ou moins de facilité les filtres à la dispersion. Un site nouvellement restauré peut, au départ, n'accueillir qu'une proportion limitée, voire nulle, en espèces cibles (en ce compris la banque de graines). Dans ce cas, la colonisation du site restauré par les espèces 'manquantes' ne sera possible que par l'arrivée d'individus ayant franchi les filtres à la dispersion, issus de populations voisines (Bakker *et al.*, 1996), dans un contexte spatial satisfaisant, permettant la dispersion de ces espèces et résultant en un enrichissement des assemblages en espèces cibles sur le site restauré (Seabloom *et al.*, 2003). Outre la restauration à proximité d'un site de référence, la connectivité, et donc la maille du filtre de dispersion, peut être améliorée par la mise en place de corridors écologiques entre le site restauré et un site pouvant jouer le rôle de source de propagules ou d'individus (Turner *et al.*, 2001). Par ailleurs, la connectivité et la dispersion d'individus entre écosystèmes similaires, restaurés et de référence, permettra par la suite la persistance à long-terme de métapopulations à l'échelle du paysage (Hanski *et al.*, 1997 ; Thomas *et al.*, 2001). Par métapopulation, on entend un ensemble de sous-populations, appartenant à une espèce donnée, spatialement structurées et interconnectées entre elles par des flux d'individus. Ces sous-populations pouvant être confrontées à des événements d'extinction et recolonisation (via les flux d'individus), distribués dans le temps (Hanski, 1998 ; Levins, 1969). Enfin, la nature de la matrice paysagère est également considérée comme un filtre à la dispersion, pouvant influencer la connectivité fonctionnelle entre les fragments d'habitats cibles (Ricketts, 2001). En effet, selon l'organisme visé, la dispersion à travers la matrice peut générer des coûts plus ou moins importants, selon sa perméabilité aux mouvements de l'organisme.

Les échelles spatiales et temporelles auxquelles est lié un projet de restauration détermineront les possibilités d'actions sur le filtre de dispersion. Malheureusement, ces échelles sont fréquemment déterminées davantage par des contraintes logistiques, économiques et sociales que par une compréhension adéquate des échelles pertinentes pour les processus spécifiques de l'écosystème visé. Lorsqu'une action visant à réduire les filtres de dispersion est hors de portée du projet de restauration, l'introduction de propagules des espèces cibles peut être considérée comme une manière de passer outre le filtre de dispersion, ou tout au moins d'accélérer les successions menant à la restauration (Palmer *et al.*, 1997). De même, des populations existantes sur le site restauré mais jugées menacées d'extinction locale de par leur faible effectif pourraient faire l'objet de renforcement des populations (Seabloom *et al.*, 2003) pour autant qu'une attention particulière soit portée à l'introduction d'écotypes locaux, aux géotypes adaptés aux

conditions environnementales locales (Montalvo et al., 1997). Néanmoins, avant toute introduction, il est nécessaire de définir la liste des espèces cible avec précision. Des listes imprécises peuvent résulter en l'introduction d'espèces en dehors de leur niche naturelle de dispersion et étendre ainsi les limites de répartition de certaines (sous-) espèces (McKay et al., 2005).

Filtres abiotiques

En général, les premières interventions d'un projet de restauration écologique visent à se rapprocher des conditions abiotiques de l'écosystème de référence (restauration du régime hydrique, dépollution, réduction des excès en nutriments dans le sol, etc). En restaurant les conditions physico-chimiques propres à un écosystème, les espèces cibles sont susceptibles de retrouver dans le site restauré des conditions propres à leur niche écologique fondamentale. Toutefois les conditions abiotiques nécessaires à une espèce peuvent grandement varier au cours de son ontogenèse. Ceci est bien connu pour le règne animal mais s'applique également au règne végétal. Grubb (1977) a suggéré que pour de nombreuses espèces végétales, la période du cycle de vie définissant la niche réalisée de l'espèce soit la période s'étalant de la germination à l'établissement de l'espèce. La niche adulte étant souvent plus large que la niche de recrutement (Young et al., 2005). Ceci induit que les efforts de restauration doivent tenir compte de cette ontogénie de l'habitat, en restaurant les conditions propices au développement des différents stades de vie d'une espèce, mais également en assurant une connectivité suffisante entre les différents (micro-) habitats utilisés par l'espèce (Young et al., 2005). La non-considération de cette notion de niches ontogéniques peut déboucher sur la mise en place de populations non-recrutantes. Ceci s'observe lorsque les limites déterminées par la niche de recrutement sont dépassées : e.g. plantation d'individus dans des sites où de jeunes individus et des adultes peuvent persister mais où les propagules sont incapables de germer avec succès et de s'établir ('populations relictées', Eriksson, 1996).

Filtres biotiques

Lorsqu'une espèce du pool régional parvient à franchir les filtres de dispersion (i.e. arrive sur le site restauré) et n'est pas contrainte par les filtres abiotiques, son inclusion dans l'assemblage d'espèces sera déterminée par les filtres biotiques. Ces filtres biotiques consistent en interactions rencontrées par les espèces cibles de la restauration avec le cortège d'espèces liées au site (i.e. espèces présentes sur le site ou pouvant y avoir un quelconque effet). La compétition interspécifique, les relations trophiques et les 'espèces nexus' en sont les exemples classiques. Les espèces nexus sont des espèces pouvant n'apparaître que transitoirement dans la trajectoire de restauration et de développement d'une communauté, mais dont la présence -ou l'absence- se répercute par des effets à long terme importants (Drake *et al.*, 1996 ; Lockwood *et al.*, 2004). A titre d'exemple, *Lotus purshianus* (Benth.) Clem. & Clem., espèce transitoire des plaines fluviales, fixe l'azote. La dénitrification qui en résulte initie des modifications dans la dynamiques des espèces

(Sheibley *et al.*, 2006 ; Trowbridge, 2007). L'idée des 'ingénieurs écologiques' est similaire. Il s'agit d'espèces dont l'activité peut créer des structures profitant à l'activité d'autres espèces (Jones *et al.*, 1997). Favoriser ces espèces lors du processus de restauration peut ainsi faciliter et améliorer la colonisation par des espèces cibles (Wright *et al.*, 2002).

Comme le soulignait Poff (1997), il est important de quantifier la nature des filtres biotiques, mais dans la majorité des cas, l'exercice n'est pas aisé. Construire une matrice de coefficients d'interactions mutuelles entre chacune des espèces d'un assemblage, p. ex., est vraisemblablement illusoire. Par contre, se focaliser sur des espèces présentant de fortes interactions biotiques par nature -e.g. espèces dominantes ou ingénieurs écologiques- peut se révéler efficace. La connaissance de leur(s) impact(s) peut permettre d'appréhender la composition des assemblages d'espèces (Poff, 1997).

Fattorini et Halle (2004) ont introduit la notion de filtres dynamiques. De par les interactions mutuelles et continues entre les filtres en jeu lors du processus de restauration, les effets respectifs des filtres sont plus ou moins contraignants vis-à-vis du pool d'espèces. En étudiant un écosystème rivulaire, Fattorini et Halle ont considéré la suppression des forces de dégradation de l'écosystème -et donc la diminution du stress environnemental- comme un élargissement des mailles du filtre abiotique permettant ainsi l'établissement d'un plus grand nombre d'espèces cibles. Toutefois, avec ce nombre croissant d'espèces, la compétition pour les ressources augmentaient, entraînant un rétrécissement des mailles du filtre biotique. De façon similaire, l'arrivée d'une espèce sur le site restauré peut en modifier les conditions -et donc le filtre- abiotiques.

Comment évaluer la réussite d'une restauration ?

Dans tout projet de restauration, il est important de définir des objectifs clairs et précis. Ces objectifs peuvent être définis à différentes échelles écologiques : populations, communautés, processus écologiques et services de l'écosystème. Le suivi de restaurations est essentiel dans l'évaluation du succès dans l'atteinte des objectifs (Bakker *et al.*, 2000). Malheureusement un suivi insatisfaisant des projets de restauration est assez récurrent (Lake, 2001).

Une restauration réussie...

Avant de quantifier la réussite d'une restauration écologique, il convient de préciser ce qu'est une restauration considérée comme réussie (Van Andel *et al.*, 2006a). Selon l'International Primer on Ecological Restoration (SER, 2004), un écosystème s'est régénéré (restauré), lorsqu'il possède les neuf attributs suivants :

1. l'écosystème restauré contient un ensemble caractéristique d'espèces de l'écosystème de référence qui procure une structure communautaire appropriée
2. l'écosystème restauré est constitué essentiellement d'espèces indigènes
3. tous les groupes fonctionnels nécessaires à l'évolution continue et/ou à la stabilité de l'écosystème restauré sont représentés ou, s'ils ne le sont pas, les groupes manquants ont la capacité à le coloniser naturellement

4. l'environnement physique de l'écosystème restauré est capable de maintenir des populations reproductrices d'espèces nécessaires à sa stabilité ou à son évolution continue le long de la trajectoire désirée
5. l'écosystème restauré fonctionne en apparence normalement lors de sa phase écologique de développement et les signes de dysfonctionnement sont absents
6. l'écosystème restauré est intégré comme il convient dans une matrice écologique plus large ou un paysage, avec qui il interagit par des flux et des échanges biotiques et abiotiques
7. les menaces potentielles du paysage alentour sur la santé et l'intégrité de l'écosystème restauré ont été éliminées ou réduites autant que possible
8. l'écosystème restauré est suffisamment résilient que pour faire face à des événements normaux de stress périodiques de l'environnement local, ce qui sert à maintenir l'intégrité de l'écosystème
9. l'écosystème restauré se maintient lui-même au même degré que son écosystème de référence et a la capacité à persister indéfiniment sous les conditions environnementales existantes

... quantifiée à l'aide d'indicateurs

Différentes stratégies permettent l'évaluation de la réussite d'une restauration. (1) L'atteinte des objectifs peut être quantifiée par rapport aux attributs spécifiques de sites de référence (Hobbs *et al.*, 1996), ou par rapport à de l'information de référence de source historique ou contemporaine (Bakker *et al.*, 2000 ; White *et al.*, 1997). (2) Une estimation du degré selon lequel les différents attributs (cf 4.1) d'un site restauré sont atteints. (3) L'analyse de la trajectoire se base sur des indicateurs relevés périodiquement sur le site restauré et permet de vérifier la bonne trajectoire du site, dans la direction de la référence (van Andel *et al.*, 2006b). Dans tous les cas, un 'bon' indicateur répond à plusieurs critères: facile à mesurer et relativement peu coûteux, ne pas présenter de difficultés taxonomiques ou de difficultés de mesures, être sensible aux mesures de restauration, i.e. possibilité d'être inclus directement dans les hypothèses à tester (Keddy, 1999). La facilité et le faible coût d'échantillonnage sont particulièrement importants dans les projets de suivi à long terme. En effet, bien que des budgets parfois importants soient alloués à la restauration écologique, ceux-ci concernent bien souvent des projets à durée restreinte. Les budgets attribués aux suivis, quant à eux, sont généralement peu conséquents, voire totalement inexistantes.

Nous allons brièvement caractériser des indicateurs qui, au vu des objectifs de restauration fixés, permettent d'évaluer la représentativité et la fonctionnalité du cortège d'espèces de l'écosystème restauré (i.e. évaluation des attributs 1-3, cf supra). Classiquement, l'évaluation -biotique- d'une restauration repose soit sur une approche 'espèce', soit sur une approche 'communauté'.

(a) Approche espèce

L'approche espèce fait référence à une espèce cible de la restauration, souvent rare ou menacée, ou un groupe restreint de telles espèces (Brussard, 1991 ; Simberloff, 1988). Les indicateurs concernent, dans ce cas, directement l'état de la (les) population(s) (nombre d'individus, démographie, diversité génétique, etc). Bien que son utilisation se justifie dans le cadre de suivi de projets de restauration visant explicitement une espèce en particulier, l'approche-espèce a fait l'objet de critiques concernant le fait qu'elle n'apporte qu'une information restreinte par rapport aux diverses composantes de biodiversité de l'écosystème à évaluer (Franklin, 1993). Ces mêmes critiques suggéraient des approches considérant des niveaux d'organisation supérieurs tels que les écosystèmes ou les paysages (Noss, 1983 ; Salwasser, 1991). De ces critiques, est né le concept d'espèces parapluie (Caro, 2003 ; Frankel *et al.*, 1981). Il s'agit d'espèces dont les exigences importantes sont supposées englober les exigences -moins étendues- d'un ensemble d'espèces. Ainsi, les espèces parapluie permettent d'appréhender la réponse de toute une série d'espèces face aux mesures de restauration, tout en conservant l'avantage (économique et de main d'œuvre) d'une collecte de données restreinte, puisque ne concernant qu'une espèce. Toutefois, Franklin (1994) souligne que des évaluations (et plus généralement des stratégies de conservation), centrées sur une espèce, même parapluie, peuvent passer à côté d'autres aspects critiques de l'écosystème dans lequel l'espèce se développe. La notion d'espèce parapluie reste utile mais devrait dès lors être incluse dans une approche multi-taxonomique identifiant un ensemble d'espèces (focales) dont les exigences spatiales, compositionnelles et fonctionnelles comprennent les exigences de toutes les autres espèces d'une région (Lambeck, 1997).

(b) Approche communauté

De son côté, l'approche-communauté est supposée saisir l'intégrité, la diversité et la vulnérabilité d'une communauté donnée (Lambeck, 1997 ; Soulé *et al.*, 2001). Des indicateurs classiques en sont la diversité et la richesse spécifique, souvent mises en relation avec les patrons paysagers (Angelstam, 1992 ; Saunders *et al.*, 1991). La richesse spécifique est le nombre d'espèces correspondant à (1) un nombre d'individus ou une biomasse donnés ou à (2) une superficie donnée (Magurran, 2004). Notons qu'un problème lié aux estimateurs de richesse spécifique est leur dépendance vis-à-vis de l'effort d'échantillonnage, rendant notamment difficile la comparaison des richesses spécifiques entre études (Gaston, 1996). Certains indices permettent toutefois de remédier à ce problème (e.g. Clifford *et al.*, 1975). La richesse spécifique peut être considérée dans son ensemble (nombre total d'espèces), ou être décomposée en compartiments. La richesse en espèces spécialistes de l'écosystème visé par la restauration est ainsi fréquemment utilisée. En effet, les espèces spécialistes sont davantage sensibles aux modifications environnementales que les espèces généralistes (Krauss *et al.*, 2003 ; New, 1997 ; Tschardtke *et al.*, 2002a) et l'impact d'une restauration, de même que les vitesses de (re) colonisation du milieu restauré peuvent ainsi différer entre les différents compartiments de la richesse

spécifique. D'autres approches vont plus loin et visent à générer des résultats permettant une meilleure compréhension des mécanismes écologiques sous-jacents aux réponses différenciées entre espèces et déterminant la composition en espèces dans un écosystème donné (Hérault *et al.*, 2005 ; Maurer *et al.*, 2003). Les groupes fonctionnels en sont un exemple. Il s'agit d'ensembles d'espèces ayant des combinaisons de traits d'histoire de vie morphologiques, physiologiques et phénologiques similaires (Lavorel *et al.*, 1997). Dans le cadre d'une approche-communauté, l'aspect multi-taxonomique trouve également son intérêt. Le recours à des indicateurs de suivi et d'évaluation répondant à différentes échelles temporelles est préférable pour une évaluation pertinente à long terme. En effet, différents taxons répondent à des vitesses diverses aux modifications environnementales liées à la restauration. Dans un projet de restauration de rivière, Trexler (1995) avait estimé la réponse des végétaux aquatiques à 3-8 ans, celle des invertébrés à 10-12 ans et celle des poissons à 12-20 ans. De telles différences de récupération par les différents taxons doivent être prises en compte et se refléter par un choix judicieux des différents indicateurs d'évaluation.

(c) Dette d'extinction et crédit de colonisation

Une fois les données de suivi collectées et les différents indices d'évaluation de l'écosystème restauré calculés, il convient de garder à l'esprit ce fait que certaines espèces répondent -presque- immédiatement aux modifications environnementales alors que d'autres réagiront avec un certain délai. Deux situations de déséquilibre peuvent ainsi apparaître. Du fait de relations bien établies entre la richesse spécifique et les propriétés spatiales (surface, connectivité, effet lisière, etc) d'un fragment d'habitat (e.g. Bastin *et al.*, 1999 ; Bruun, 2000 ; Rosenzweig, 1995), on peut théoriquement déterminer la richesse spécifique attendue dans ce fragment, pour un paysage donné. Toutefois, le délai de réponse des espèces peut résulter en (1) un surplus d'espèces par rapport à la situation d'équilibre ; il s'agit d'espèces persistant dans le fragment alors que leurs exigences ne sont plus rencontrées, et donc vouées à s'éteindre localement dans un avenir plus ou moins proche selon leur délai de réponse. Ce phénomène est connu sous le terme de dette d'extinction (Tilman *et al.*, 1994) et concerne principalement des situations de dégradation d'habitat telles que la fragmentation. A l'inverse, lorsque la situation spatiale d'un fragment d'habitat est 'améliorée' (restauration par augmentation de la surface ou de la connectivité), un crédit de colonisation peut-être observé, et est défini comme le nombre d'espèces dont une colonisation future est attendue, afin d'atteindre l'équilibre entre la richesse spécifique et les propriétés spatiales du fragment d'habitat (Cristofoli *et al.*, in press). Ces deux phénomènes ont des implications importantes en termes de conservation. Une dette d'extinction, à l'inverse d'un crédit de colonisation, peut mener à sur-estimer la richesse spécifique à long-terme et de ce fait à une sous-estimation du niveau de menace pesant sur les espèces (Hanski *et al.*, 2002).

En conclusions, l'écologie de la restauration est une science encore jeune. Bien que les exemples de restauration s'accumulent, ils sont encore bien souvent trop récents que pour bénéficier de suffisamment de recul et pouvoir évaluer leur efficacité de manière pertinente. Or l'avancée de cette science passe par la compréhension des réussites, autant que des échecs, de restauration. Ceci nécessite un suivi sur le long-terme de la réponse des écosystèmes à la restauration et passe par la définition précise d'indicateurs. Le choix des indicateurs est fonction des objectifs fixés ; ils permettent une approche d'autant plus globale qu'ils intègrent un maximum de compartiments de la diversité biologique.

Réponse des espèces et traits d'histoire de vie

Puisque les modifications des habitats (fragmentation / restauration) peuvent altérer la viabilité des populations et ainsi résulter en extinctions ou colonisations locales d'espèces, les patrons des communautés d'espèces peuvent à leur tour se voir affectés. Les patrons de communautés sont fréquemment abordés par l'analyse de la richesse spécifique. Cette approche néglige toutefois le fait que les effets de la fragmentation et/ou de la restauration d'habitat varient selon les espèces, d'après leurs caractéristiques propres (Piessens *et al.*, 2005 ; Verheyen *et al.*, 2006 ; Verheyen *et al.*, 2003). Parmi ces caractéristiques spécifiques, on retrouve les traits d'histoire de vie. Il s'agit de tout caractère mesurable relatif à l'histoire de vie d'un individu. L'histoire de vie étant la distribution des événements importants au cours de la vie de cet individu, qui contribuent directement à la production et la survie de ses descendants. De ce constat, découle le fait que certaines espèces seront plus tolérantes que d'autres à la détérioration de leur habitat ou plus promptes à coloniser un fragment d'habitat restauré, induisant des délais d'importance variable dans la réponse des espèces aux modifications environnementales. Par exemple, il a été montré que les espèces des niveaux trophiques supérieurs, les espèces spécialistes, les espèces de grande taille ou encore celles présentant des capacités de dispersion réduite ou une dépendance vis-à-vis d'espèces mutualistes ont tendance à s'éteindre les premières lorsque la surface d'un habitat décroît (Davies *et al.*, 2000 ; Davies *et al.*, 2004 ; Holt *et al.*, 1999 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2000b ; Tschardtke *et al.*, 2002a). Par ailleurs, chaque espèce est caractérisée par des traits d'histoire de vie hautement corrélés entre eux, et pouvant interagir pour accroître la susceptibilité de l'espèce à la fragmentation ou à la restauration. Enfin, certains traits interagissent avec l'hétérogénéité environnementale de telle manière que les traits déterminants la vulnérabilité d'une espèce dans un environnement donné ne sont pas nécessairement les mêmes dans un autre environnement (Henle *et al.*, 2004).

Afin d'intégrer les différences spécifiques de réponse aux modifications environnementales, l'analyse de la réponse des espèces selon leurs traits d'histoire de vie constitue une approche de plus en plus fréquemment utilisée (e.g. Tremlovà *et al.*, 2007). De plus, le besoin pressant de pouvoir prédire les effets des perturbations environnementales sur la biodiversité a récemment fait émerger un intérêt croissant pour l'étude des

assemblages des plantes d'un point de vue fonctionnel. Ainsi, les groupes émergents permettent de comparer les espèces présentant des combinaisons similaires de traits d'histoire de vie. L'avantage de cette approche réside dans l'appréhension des processus fonctionnels sous-jacents, favorisant ou entravant les processus d'extinction et de colonisation (Bisteau, 2007 ; Lavorel *et al.*, 1997). L'approche permet par ailleurs de généraliser les résultats à d'autres régions, ce qu'une approche centrée sur les espèces ne permet pas du fait des différences considérables de réservoirs d'espèces entre régions. Parallèlement, il est nécessaire de définir de façon pertinente les espèces à étudier. Idéalement ces espèces doivent bénéficier de bonnes connaissances systématiques et écologiques. Ceci afin que, d'une part, leur suivi soit envisageable autant par les scientifiques que, généralement sur le plus long-terme, par les gestionnaires. D'autre part, les exigences écologiques des espèces permettront une interprétation plus pertinente des résultats. L'intérêt porté à l'étude d'une espèce ou d'un taxon sera bien souvent fonction de son attractivité, de sa rareté, etc. Or, dans une perspective de conservation de la biodiversité, la communauté scientifique se doit d'aborder les impacts de la fragmentation et de la restauration des habitats sur l'ensemble des compartiments de la diversité. En ce sens, l'étude simultanée de la réponse de divers taxons fournit des informations complémentaires quant aux impacts des modifications environnementales et en assure une vision plus globale (Manley *et al.*, 2005).

Dans un contexte de fragmentation d'habitat, les délais de réponse des espèces, du fait de leurs combinaisons spécifiques de traits d'histoire de vie et d'une variabilité de sensibilité, se traduisent par une dette d'extinction (Hanski *et al.*, 2002 ; Tilman *et al.*, 1994). C'est-à-dire que la richesse spécifique n'a pas encore atteint l'équilibre relatif à la nouvelle configuration spatiale de l'habitat. La dette d'extinction peut se révéler d'importance différente selon les espèces, les groupes émergents et/ou selon les taxa. La dette d'extinction peut mener à une sous-estimation des menaces pesant sur une communauté d'espèce, car certaines espèces vouées à disparaître du fait de la fragmentation n'y ont pas encore réagi. A l'inverse, on pourrait s'attendre à ce que, lors de la restauration de nouvelles taches d'habitat, un délai de colonisation puisse également subsister temporairement, il s'agit du crédit de colonisation ou le nombre d'espèces dont une colonisation future est attendue dans une tache d'habitat, étant donné le contexte spatial de la tache (Cristofoli *et al.*, *in press*).

Objectifs généraux de la thèse

L'objectif de la thèse est d'évaluer par une approche multi-taxonomique l'impact de la fragmentation sur les communautés, ainsi que le succès de la restauration d'habitats (semi-)naturels. Ces effets ont été étudiés au travers de la réponse des espèces de trois groupes taxonomiques à la structure spatiale et/ou à la qualité d'habitat. Nous avons différencié la réponse des espèces selon leur caractère spécialiste ou généraliste vis-à-vis de

l'habitat-cible ainsi que selon des traits d'histoire de vie potentiellement impliqués dans la sensibilité des espèces face à la fragmentation ou la restauration d'habitats. Précisément, nous avons abordé les questions suivantes :

- Comment répondent différents groupes taxonomiques au processus de fragmentation ?
- Dans quelle mesure les différents groupes taxonomiques bénéficient-ils des travaux de restauration ?
- Au sein des groupes taxonomiques, la spécialisation des espèces vis-à-vis de l'habitat influence-t-elle leur réponse aux deux processus (fragmentation/restauration) ?
- Les traits d'histoire de vie spécifiques influencent-ils la réponse des espèces ?

Cas d'étude et méthodologie générale

Le complexe de landes humides, un habitat fragmenté

Contexte général

Le cas d'étude est celui des landes humides et habitats associés (tourbières et bas-marais acides). Landes humides, bas-marais acides et tourbières se distinguent par l'épaisseur de la couche de tourbe. Celle-ci est fonction du régime hydrique, pouvant présenter des micro-variations spatiales, résultant in fine dans l'imbrication étroite des trois habitats-cibles (Manneville *et al.*, 1999), éventuellement au sein d'une même tache d'habitat. Nous parlerons dès lors de 'complexe de landes humides' dans la suite du document. Par ailleurs, ces habitats peuvent également être liés en termes d'évolution. L'assèchement et l'aération des tourbières acides convertissent ces dernières en landes. Les landes humides sont des formations végétales dont la physionomie est marquée par la dominance de sous-arbrisseaux ou arbrisseaux sempervirents de la famille des Ericaceae. Elles se trouvent sur substrats acides, oligotrophes, avec une nappe oscillante qui atteint la surface du sol en hiver et inonde le milieu (Noirfalise *et al.*, 1976 ; Webb, 1998a). Les bas-marais acides sont des communautés herbacées (dominées notamment par les *Carex* hygrophiles) colonisant des dépressions, des pentes faibles et des zones de résurgence détrempées, avec un affleurement de la nappe phréatique. Enfin, les tourbières sont caractérisées par une nappe perchée plus élevée que la nappe phréatique environnante (Frankard, 2000). Les associations végétales de ces tourbières sont essentiellement caractérisées par une strate muscinale épaisse, dans laquelle dominent les sphaignes. Typiquement, ces trois habitats-cibles comportent un nombre restreint d'espèces (contraintes d'adaptation aux conditions environnementales parfois extrêmes); la plupart des espèces spécialisées ont un caractère boréo-montagnard. Landes et tourbières se rencontrent sur l'ensemble des continents, à l'exception de l'Antarctique (Glaser, 1998). En Europe, l'association de landes humides, tourbières et bas-marais acides est cantonnée aux

régions à climat nordique et/ou montagnard. Au contraire des tourbières et bas-marais acides (habitats naturels), les landes humides sont considérées comme des habitats semi-naturels, c'est-à-dire des habitats dont la durabilité repose sur certaines formes de gestion. Les landes trouvent toutefois une origine naturelle dans nos contrées; avant l'implication de l'homme dans leur développement, elles auraient été cantonnées aux zones naturellement dépourvues d'arbres telles que les altitudes supérieures à la limite des arbres en montagne et certaines localités côtières (Gimingham, 1972) et probablement favorisées par le pâturage de grands herbivores (Luxmoore *et al.*, 2005). Ce sont principalement les activités agro-pastorales traditionnelles qui ont favorisé le développement de landes à grande échelle en Europe. Ces pratiques tenaient de la déforestation en vue de pratiquer un pâturage extensif alternant avec de maigres cultures (Webb, 1998b).

L'essor économique de nos sociétés, allant de paire avec l'industrialisation, l'intensification de l'agriculture et la nécessité d'une nouvelle mise en valeur des 'terres incultes', s'est traduit dès la fin du 18^{ième} siècle par l'arrêt des pratiques agro-pastorales traditionnelles, l'exploitation de la tourbe, le drainage, les plantations forestières, le remblaiement, etc (Clicheroux, 1985 ; Petit *et al.*, 2002 ; Webb, 2002). Peu à peu, landes humides, bas-marais acides et tourbières se sont refermés (Chap. 2).

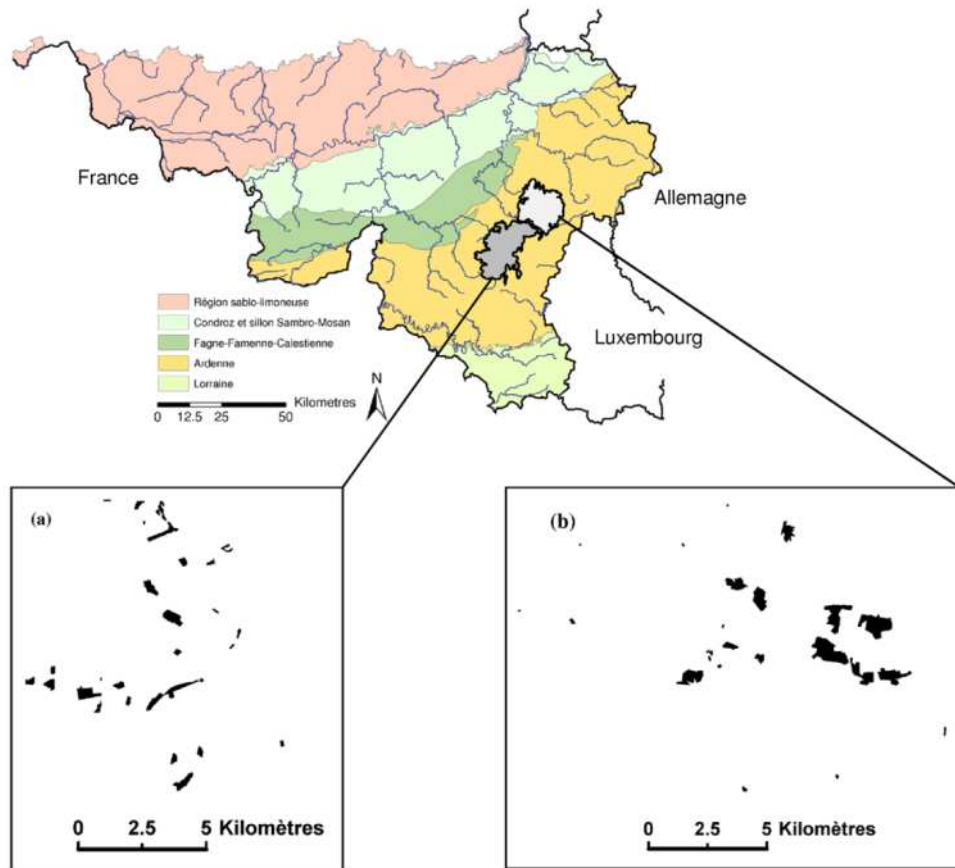
Or, outre leur importance culturelle, les landes humides et habitats associés possèdent une valeur biologique et écologique non négligeable, du fait des conditions abiotiques particulières voire extrêmes de ces habitats contraignant le cortège floral et faunique (Lambinon *et al.*, 2004 ; Rodwell, 1998). Ce constat s'est traduit à l'échelle européenne par la désignation des *landes humides atlantiques septentrionales* à *Erica tetralix* et des *tourbières acides* à *sphaignes* comme habitat d'intérêt communautaire. En Europe, la politique de conservation et protection des habitats et des espèces se traduit entre autres par le financement de projets de restauration de grande envergure, les projets LIFE-Nature. Ces projets visent à terme à rétablir et maintenir un état de conservation favorable d'espèces et d'habitats jugés d'intérêt communautaire, au sein d'un réseau écologique européen cohérent de zones spéciales de conservation (réseau Natura 2000). De par l'absence d'une cartographie systématique des habitats à l'échelle européenne, il est difficile d'estimer la distribution et la superficie actuelle des landes humides et habitats associés, et par là même, d'estimer l'importance de la perte d'habitat. Rebane *et al.* (1997) évaluent toutefois que la réduction de surface de landes en Europe occidentale s'élève à 80% en moyenne, entre le 19^{ième} siècle et les années 1980s. En ce qui concerne les tourbières, la perte moyenne pour l'ensemble des pays d'Europe dépasse les 30% (Environment and Heritage Service, 2004), par rapport à la situation 'initiale', avec toutefois de grandes variations entre pays. Notamment, le Danemark, les Pays-Bas, la Slovaquie et la Bulgarie ont perdu plus de 85% de leur surface tourbeuses, alors que la Suède a augmenté ses surfaces. Les surfaces proposées par les Etats Membres de l'Union Européenne pour former le réseau Natura 2000 peuvent servir d'estimation grossière de la distribution actuelle du complexe de landes humides. 1630 km² de landes humides atlantiques (code

Natura 2000 : 4010) seraient incluses dans le réseau Natura 2000 actuel, dont 37.76 km² (soit 2.19%) en Belgique. Le Royaume-Uni et l'Irlande possèdent à eux seuls plus de 85% de la surface de landes humides du réseau Natura 2000 (Hampton, 2008). Les tourbières acides à sphaignes (code Natura 2000 : 71) couvriraient quelques 13000 km² du réseau Natura 2000 (Evans, 2006). On en retrouve 24 km² en Belgique (Peeters *et al.*, 2003). Les pays Scandinaves et la Russie se partagent les plus grandes surfaces de tourbières (tourbières acides à sphaignes et tourbières boréales). Bien que les surfaces représentées en Belgique soient mineures, leur intérêt biologique reste de haute valeur. Notre pays est à la limite de distribution tant des landes humides que des tourbières, et donc en limite d'aire de nombreuses espèces boréo-alpines. Or les (méta)populations en bordure d'aire subissent des pressions de sélection potentiellement différentes par rapport au centre de l'aire, du fait des variations environnementales le long de l'aire de distribution (Lenormand, 2002 ; Pulliam, 2000). Il a par ailleurs été montré que le dynamisme des limites d'aire inclut l'évolution de traits d'histoire de vie des espèces (Holt *et al.*, 1999 ; Monty, 2009). Les populations périphériques peuvent jouer un rôle non négligeable dans la conservation à long terme des espèces, en abritant des réservoirs de gènes qui permettront peut-être à certaines populations de faire face aux altérations environnementales à venir, notamment le Changement Global (Alleaume-Benharira *et al.*, 2006 ; Lawton, 1993).

Contexte régional

En région Wallonne, des financements ont été alloués à la protection et la restauration des habitats tourbeux. Quatre projets LIFE-nature centrés sur les hauts-plateaux ardennais concernent les landes humides et/ou tourbières. Parmi ces projets, les LIFEs « Restauration des tourbières du Plateau de Saint-Hubert » et « Restauration des habitats naturels au Plateau des Tailles » ont été retenus dans le cadre de la thèse (Carte 1). Les causes de dégradation des milieux tourbeux en Région Wallonne sont similaires aux causes générales du déclin de ces milieux en Europe. On note toutefois une prépondérance de la plantation d'épicéas (*Picea abies* (L.) Karst) du drainage des sols et de la colonisation par la Molinie (*Molinia caerulea* (L.) Moench) comme causes majeures de dégradation sur les deux hauts plateaux de Saint-Hubert et des Tailles. L'essor important que connaît l'épicéa dans ces régions trouve ses raisons dans la loi du 25 mars 1847 sur la mise en valeur des incultes (Clicheroux 1985). C'est ainsi que -principalement- de 1866 à 1950, des hectares d'épicéas ont été plantés pour répondre à cette loi. En terrains humides cela impliquait d'installer un réseau de drainage important (dans certaines parcelles on peut observer des drains espacés d'à peine plus d'1 m (Dufrêne, communication personnelle). Les dégradations conséquentes vont de la dégradation structurelle des sols à la perturbation du bilan hydrique en passant par les atteintes à la biodiversité dépendante de ces milieux (Claessens, 2001). Or l'enrésinement massif de l'Ardenne est d'autant plus déplorable dans les zones tourbeuses. Dans ces zones, la rentabilité de la production n'est pas assurée (Dufrêne, 2005), au vu notamment des coûts élevés de la main d'œuvre, de la croissance ralentie de l'épicéa ou encore les risques importants de chablis dus à son enracinement superficiel sur sols

hydromorphes (Dupieux, 1998). La volonté de restaurer et de gérer les landes des hauts plateaux ardennais est relativement récente mais est à présent traduite par des projets ambitieux de réouverture du milieu.



Carte 1. Localisation de la zone d'étude et des taches d'habitat prospectées, sur (a) le plateau de Saint-Hubert et (b) le plateau des Tailles.

L'intérêt de l'étude des plateaux de Saint-Hubert et des Tailles repose sur des aspects biologiques et pragmatiques :

- Position centrale par rapport aux cinq hauts plateaux ardennais, dans une logique de restauration des habitats humides de l'ensemble des hauts plateaux ardennais. Des projets LIFE sont actuellement en cours sur les plateaux de la Croix-Scaille (ouest) et des Hautes-Fagnes (est). Ces différents projets devraient permettre de rétablir un réseau écologique -et donc une possibilité d'extension- pour les espèces non encore existantes sur certains de ces plateaux.
- Existence de plusieurs sites dans un bon état de conservation, bien que nécessitant des mesures de restauration. Plusieurs espèces spécialistes y sont représentées par des populations parmi les plus importantes en comparaison aux autres hauts plateaux (Dufrêne, 2005).
- L'agenda des travaux des deux projets LIFE était compatible avec celui de la thèse. Le LIFE Saint-Hubert a débuté en 2003 et celui des Tailles en 2006. Ceci

permettant notamment l'exploitation scientifique directe de sites nouvellement restaurés (cfr. Chap. 6).

Malgré le caractère très fragmenté des habitats-cibles, donc l'urgence d'une stratégie de conservation efficace, et l'allocation de budgets importants pour leur restauration (budget de chacun des quatre LIFE-nature : 2 000 000 à 4 500 000€), très peu d'études scientifiques se sont penchées sur la réponse des espèces aux modifications environnementales (voir toutefois la récente contribution de Piessens, 2006). Les stratégies de restauration sont souvent de nature empirique. La recherche et l'appui scientifique aux actions de restauration de la biodiversité sont pourtant essentiels à leur succès. Le complexe de landes humides constitue de ce point de vue un excellent modèle d'étude, tant en ce qui concerne les effets de la fragmentation que les effets de la restauration. Les deux hauts plateaux considérés présentent en effet une fragmentation très importante ; le processus de fragmentation a débuté il y a près de 250 ans. Par ailleurs une dynamique alternative touche les habitats-cibles, puisqu'on constate l'apparition de nouvelles taches d'habitat dans le paysage depuis les années 1950s (Chap. 2). L'origine de ces nouvelles taches est le plus fréquemment l'abandon de plantations résineuses (absence de re-plantation suite à la dernière mise à blanc), dans les zones les moins propices à la sylviculture car trop tourbeuses. Ces nouvelles taches n'ont pas fait l'objet de restauration proprement dite, permettant d'étudier leur colonisation naturelle par les trois taxa.

Approche multi-taxonomique

Pour répondre aux objectifs de la thèse, trois taxons ont été choisis : les plantes vasculaires (Tracheobionta), les papillons de jour (Lepidoptera : Rhopalocera) et les araignées (Araneae).

Pour tous les écosystèmes, le recours à des groupes indicateurs est inévitable pour dégager les tendances affectant la biodiversité. Classiquement, les plantes figurent parmi les taxa les plus étudiés pour l'évaluation des restaurations et l'impact de la fragmentation (e.g. Lindborg *et al.*, 2004a ; Pykälä, 2003). Or il a été montré à plusieurs reprises que la richesse spécifique en plantes n'est que faiblement corrélée à la richesse spécifique d'autres taxa (Cremene *et al.*, 2005 ; Kruess *et al.*, 2002 ; Vessby *et al.*, 2002). Cette constatation laisse supposer que, pour pouvoir développer des stratégies de conservation bénéficiant à un maximum d'espèces, l'évaluation des conséquences de l'altération du paysage devrait reposer sur différents taxa, végétaux et animaux (Söderström *et al.*, 2001).

Les trois taxons considérés sont complémentaires, tant par leurs traits d'histoire de vie respectifs que par leur place dans la chaîne trophique. Nous avons en effet considéré des autotrophes (plantes vasculaires), des herbivores (papillons) et des prédateurs (araignées). On peut s'attendre à ce que le rétablissement de communautés faunistiques typiques soit tributaire d'un retour de la flore, maillon à la base de la chaîne alimentaire et dont la structure peut par ailleurs servir de refuge, de zone de parade, etc (Dennis, 2004 ; Dennis *et al.*, 2003). Les végétaux vasculaires ne sont mobiles qu'au travers de leurs diaspores. Ils

peuvent par contre survivre aux conditions environnementales momentanément inopportunes à leur développement, sous forme de banque de graines (Eriksson, 1996). Au contraire, les papillons adultes peuvent se mouvoir dans le paysage mais sont généralement assez exigeants vis-à-vis des ressources et des conditions environnementales. Leur cycle de vie court est une des raisons de leur réponse relativement rapide face aux changements environnementaux tels que la perte d'habitat (Thomas *et al.*, 2004). De plus, les papillons sont considérés comme étant de bons indicateurs, notamment pour d'autres taxa d'insectes (Kerr *et al.*, 2000 ; Thomas, 2005). En revanche, Hambler et Speight (1996 ; 2004) ont comparé les listes d'extinctions pour tous les taxa au Royaume-Uni et ont montré des pertes plus importantes chez les papillons en comparaison aux autres insectes. Les causes de cette différence restent néanmoins ambiguës : certains avancent une sensibilité élevée des papillons face aux fluctuations climatiques, alors que d'autres considèrent cette différence comme un artéfact du à des prospections historiques préférentielles pour les papillons. Enfin, les araignées présentent l'intérêt d'être de super-prédateurs et de potentiellement intégrer la réponse des maillons inférieurs de la chaîne alimentaire (Pekár, 1997 ; Scott *et al.*, 2006). Les araignées sont en effet directement influencées par l'abondance de leurs proies et la structure de l'habitat (Halaj *et al.*, 1998 ; Huhta, 1971 ; Uetz, 1979). Elles sont également liées aux chaînes alimentaires herbivores et détritivores, incluant les communautés microbiennes, le cycle des nutriments et les associations mycorrhizienne, qui, à leur tour, influencent la croissance des plantes, la succession et la résilience suite aux perturbations (Crossley, 1977 ; Peterson *et al.*, 1982).

Les trois taxons ont une écologie bien connue et la détermination des espèces est facilitée par une littérature abondante. Ces critères, auxquelles viennent s'ajouter les facteurs de terrain, notamment la possibilité de collaboration avec les équipes des projets LIFE (papillons) et avec l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique et l'Université de Gent (araignées), ont abouti au choix des trois taxons dans le cadre de ce travail. Ajoutons également que, en comparaison à l'engouement de la communauté scientifique pour les plantes et les papillons, très peu d'études s'intéressent à la réponse des communautés d'araignées face aux modifications environnementales. Cette constatation vaut particulièrement pour la Région Wallonne, où le savoir lié à la taxonomie des araignées est plutôt rare.

Méthodologie générale

Taches d'habitats étudiées

Au sein des deux paysages de la zone d'étude, le Plateau de Saint-Hubert et le plateau des Tailles, nous avons déterminé l'ensemble des taches d'habitats-cibles. Nous entendons par 'tache d'habitat' un ensemble spatialement homogène et délimité occupé par les associations végétales typiques des landes humides, bas-marais acides ou tourbières (ou des faciès dégradés de ces mêmes habitats). La limite des taches d'habitats est généralement aisément repérable sur le terrain (lisière forestière, chemin, etc). Toutefois, en cas de limite plus hasardeuse (e.g. aux abords d'une prairie), la zone douteuse était exclue

des inventaires afin d'éviter tout biais. Sur base des cartes topographiques (IGN, 1 :10.000) et de cartes établies par la DEMNA (Région Wallonne) dans le cadre de projets LIFE, nous avons identifié et visité l'ensemble des taches ayant potentiellement les habitats-cibles pour occupation de sol. Seules les taches d'habitats dont l'occupation de sol a été réellement validée furent retenues pour les échantillonnages. La validation de terrain a notamment mis en avant que la grande majorité des taches de petite taille référencées sur les cartes topographiques n'abritaient pas, en réalité, les habitats-cibles, probablement du fait d'effets lisières fortement prononcés mais également de l'impact du réseau de drainage des peuplements voisins. Il a de ce fait été décidé d'éliminer des analyses l'ensemble des taches d'une superficie inférieure à 0.3 ha.

Un ensemble de 59 taches réparties sur les deux hauts plateaux (35 au Plateau de Saint-Hubert et 24 au Plateau des Tailles) répondaient aux critères énoncés ci-dessus et ont été prospectées pour les plantes vasculaires (Chap. 2 et 4). Parmi ces taches, un sous-échantillon de 43 taches a été prospecté pour les papillons (Chap. 3). Ceci, afin de travailler sur les mêmes taches que celles faisant l'objet de suivi par les équipes des projets LIFE des deux plateaux. Par ailleurs, deux taches considérées comme indépendantes dans les chapitres 2 et 4 étaient séparées en 2006 (prospection pour la flore) par une plantation de résineux. Les travaux de restauration réalisés au cours de l'hiver 2006-2007 ont mené à l'abattage de ces résineux, rendant les deux taches continues. Elles ont donc été considérées comme une tache unique dans le cadre des inventaires de papillons. L'article traitant du crédit de colonisation chez les communautés de papillons (Chap. 5) a considéré quant à lui 37 taches d'habitat, toujours comme un sous-échantillon des 59 taches initiales. En effet, une auto-critique relative à la méthode d'estimation du crédit de colonisation, nous a conduit à ne considérer que des taches d'habitat dont les surfaces se trouvaient dans des gammes similaires de surface et de connectivité, pour différentes classes d'âge (cfr. infra). Enfin, seules neuf taches d'habitat, situées sur le plateau de Saint-Hubert, ont bénéficié de l'inventaire des araignées (Chap. 6). Les moyens humains investis dans cette étude ne permettaient en effet pas d'intégrer davantage de taches. La méthode d'échantillonnage choisie (pièges) nécessite une collecte régulière des individus. Par ailleurs, sur neuf taches, pas moins de 11 000 individus ont été triés et identifiés (collaboration avec l'Institut Royal des Sciences Naturelles).

Pratiquement, les taches d'habitat ont été classées en catégories selon leur ancienneté, afin de tester les différentes hypothèses de dette d'extinction, crédit de colonisation et trajectoire post-restauration (Fig. 2, 3):

- La comparaison des relations entre la richesse spécifique et, d'une part les caractéristiques actuelles de structure spatiale des taches d'habitat (vieilles de près de 250 ans) et, d'autre part, leurs caractéristiques passées, permet de tester la présence d'une dette d'extinction (Fig. 3a, Chap. 2).
- Sur base de leurs caractéristiques de structure spatiale actuelle, la richesse spécifique au sein de nouvelles taches d'habitat de deux classes d'âge différentes

a été comparée afin de détecter d'éventuels crédits de colonisation (Fig. 3a, Chap. 4 et 5).

- La trajectoire post-restauration des communautés d'araignées a suivi un schéma d'échantillonnage quelque peu différent en comparaison aux deux autres taxons. Les piégeages sont très exigeants en temps et ne permettaient pas une couverture de l'ensemble de la zone d'étude. Centrée sur le plateau de Saint-Hubert, cette étude a inclu des taches d'habitat récemment restaurées par le projet LIFE-nature, des taches d'une quinzaine d'année et des taches de plus de 50 ans (Fig. 3b, Chap. 6).

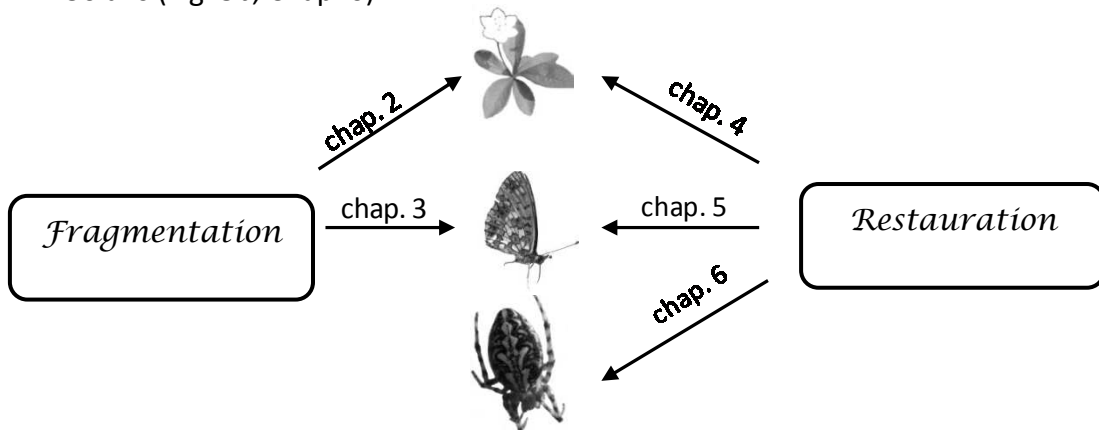


Figure 2. Schématisation des thématiques abordées dans chacun des chapitres de la thèse. Deux taxons sont utilisés pour aborder les questions de fragmentation de l'habitat; trois taxons le sont pour évaluer la réponse des espèces à la restauration. A chaque fois, les traits d'histoire de vie des espèces sont utilisés comme outils d'interprétation des réponses spécifiques.

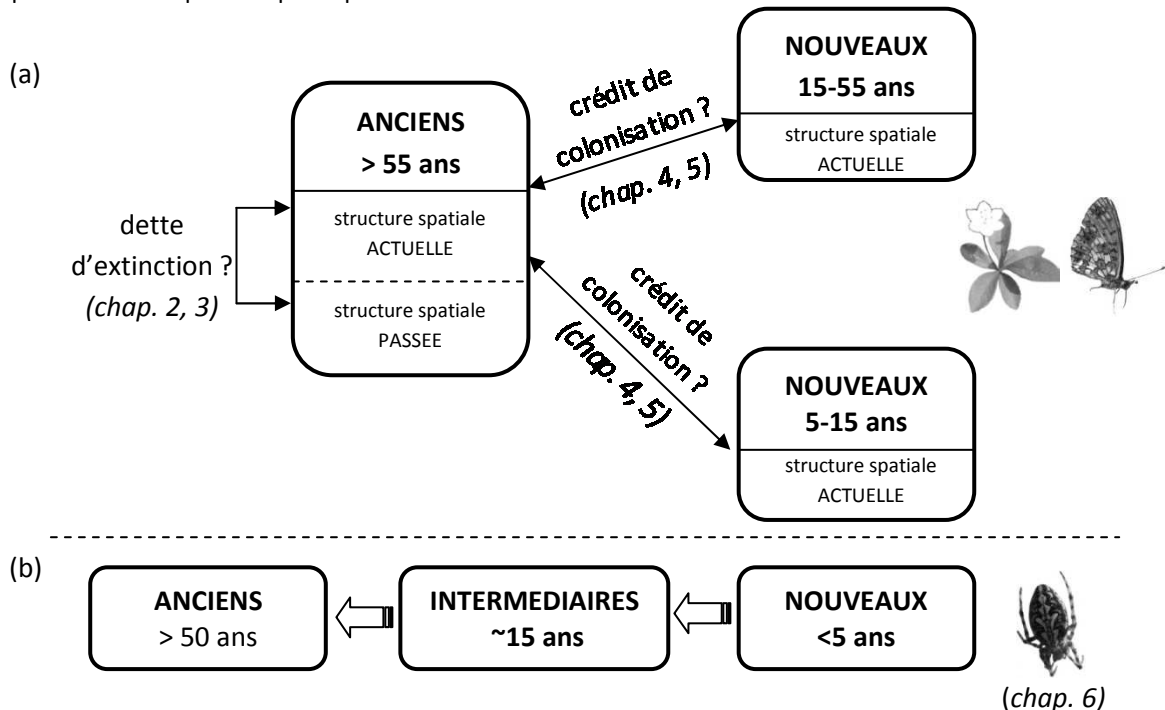


Figure 3. Relations étudiées entre les classes d'âge de taches d'habitat afin d'évaluer (a) la présence de dettes d'extinction/crédit de colonisation et (b) la trajectoire suivie par les taches d'habitat restaurées.

Historique du paysage

La structure historique des habitats cibles, dans les deux paysages étudiés, a été exploitée dans la plupart des chapitres de la thèse (Chap. 2-5). Cette structure historique est déterminée sur base des cartes topographiques des années 1770s (1 :25 000 ; De Ferraris), 1880s (1 :20 000 ; Institut Cartographique Militaire) ; 1950s et 1970s (1 :20 000 ; Institut Géographique National, IGN). Sur ces anciennes cartes topographiques, la distribution des landes humides n'est toutefois pas directe puisque la distinction entre landes humides et landes sèches n'apparaît pas. Pour remédier à ce problème, nous avons créé une carte numérique de distribution potentielle des trois habitats-cibles. Cette carte a ensuite été croisée avec les cartes numériques de distribution historique (réalisées dans le cadre de ce travail) de ces trois mêmes habitats. Les taches de landes situées en dehors des zones potentielles (i.e. les landes xériques et mésiques) ont été éliminées des analyses de structure historique des habitats cibles. La carte numérique de distribution potentielle des landes humides est fondée sur deux critères abiotiques : les propriétés pédologiques et l'altitude. Ces critères de potentialité ont été directement tirés de la base de données Waleunis de la Région Wallonne. Cette base de données fournit, pour chaque habitat (au sens de la directive européenne 92/43/EEC), des informations relativement complètes quant à la distribution, la physionomie, les caractéristiques abiotiques et les listes d'espèces attendues dans chacun de ces habitats. Pratiquement, ce sont la carte numérique des sols de Wallonie (FUSAGx, 2004) et le modèle numérique de terrain de la Wallonie (IGN) qui ont été soumis aux deux critères de sélection (Tabl. 1).

Tableau 1. Critères utilisés pour la délimitation des zones potentielles de distribution des habitats-cibles.

Données sources issues de la base de donnée Waleunis.

	Landes humides	Tourbières	Bas-marais acides
Profil pédologique	b, g, x, f, (v)	>1 m de tourbe ou couche tourbeuse d'épaisseur variable (W(s), V, V1, V0-1, v)	0-80 cm de tourbe, généralement <40 cm (v, V2, V3)
Drainage du sol	h, i, l		g
Altitude		>550 m	>200 m

Profil : b horizon B structural ; g Horizon B humique ou/et ferrique morcelé ; x développement de profil non défini ; f Horizon B humique ou/et ferrique peu distinct ; (v) phase à couverture tourbeuse de moins de 20 ou 40 cm d'épaisseur ; W(s) tourbière haute active ; V tourbe ; V1 tourbe dont le substrat débute entre 80 et 125 cm de profondeur ; V2 tourbe dont le substrat débute entre 40 et 80 cm de profondeur ; V3 tourbe dont le substrat débute entre 20 et 40 cm de profondeur ; v substrat tourbeux.

Drainage : h drainage naturel assez pauvre, sans horizon réduit (pseudo-gley à partir de 50 cm) ; i drainage naturel pauvre sans horizon réduit (pseudo-gley à partir de 30 cm) ; l (h+i) drainage naturel assez pauvre ou pauvre ; g drainage naturel très pauvre (sols réduits).

Espèces spécialistes

Parmi les facteurs pouvant influencer la réponse des espèces aux changements de l'environnement figure la spécialisation des espèces pour les habitats cibles. Pour chacun

des taxons étudiés, nous avons fait la distinction entre la réponse des espèces spécialistes et des espèces non-spécialistes et/ou généralistes. La détermination du caractère spécialiste des espèces pour le complexe de landes humides a reposé sur des références scientifiques régionales et des avis d'experts. Le terme spécialiste est ici utilisé non pas avec la notion d'espèce dépendant exclusivement des habitats cibles, mais plutôt avec la notion d'espèce qui, en association avec les autres espèces listées comme spécialistes forment la communauté floristique (ou faunistique) caractéristique du complexe de landes humides. Le terme spécialiste dénote donc une certaine fidélité de l'espèce aux habitats-cibles. La liste des plantes vasculaires considérées comme spécialistes dans le présent travail figurent à l'Annexe I. En ce qui concerne les papillons, la notion d'espèce spécialiste a été davantage précisée. Nous avons en effet distingué d'une part les espèces utilisant intensivement les habitats cibles, au moins au cours d'une des étapes de leur cycle de vie, mais pouvant également tirer profit d'autres habitats ouverts et, d'autre part, les espèces strictement spécialistes et dépendant donc exclusivement des habitats-cibles pour leur survie (Annexe II). Enfin, la liste des espèces d'araignées et le type d'habitat pour lequel l'espèce a la plus grande affinité (y compris le complexe des landes humides), figurent à l'Annexe III.

Organisation de la thèse

Outre un chapitre d'introduction générale et un chapitre de clôture sous forme de discussion générale, la thèse comporte cinq chapitres présentés sous forme d'articles scientifiques. Dans le canevas de la thèse, ces chapitres s'intègrent au sein de deux axes d'étude : (1) axe d'étude relatif à l'impact de la fragmentation sur les groupes taxonomiques étudiés (flore et papillons), traitant en particulier de la dette d'extinction et (2) axe d'étude relatif à l'effet de la restauration sur les trois groupes taxonomiques, traitant en particulier du crédit de colonisation (flore et papillons).

Chapitre 1 : Introduction générale

Ce chapitre a pour objectif d'introduire le contexte de l'étude et de situer le cadre méthodologique général. Une partie du chapitre est acceptée sous forme de publication : *Restauration écologique : contexte, contraintes et indicateurs de suivi. Cristofoli S. et Mahy G. Article accepté dans BASE.*

Chapitre 2 : The complex landscape dynamics of wet heathlands and its implication for plant species diversity in the Belgian Ardenne. Cristofoli S. et Mahy G. Article accepté avec révisions majeures dans Landscape and Urban Planning.

L'étude retrace la dynamique des habitats-cibles dans la zone d'étude. Les conséquences de cette dynamique sur les communautés de plantes vasculaires sont ensuite analysées, avec une attention particulière dans la détection d'une éventuelle dette d'extinction.

Chapitre 3 : Local and landscape effects on the butterfly community in a fragmented complex of wet heathlands. Cristofoli S., Schtickzelle N. et Mahy G. Article en préparation.

L'impact de la fragmentation sur les communautés de Rhopalocères est étudié au travers des relations entre la richesse spécifique et la structure spatiale des habitats ainsi que de leur qualité (ressources nectarifères). La réponse des espèces est étudiée en relation à leur caractère spécialiste ainsi qu'en relation aux traits d'histoire de vie.

Chapitre 4 : Colonization credit in restored wet heathlands. Cristofoli S., Piqueray J., Dufrêne M., Bizoux J.-P. et Mahy G. Article accepté dans Restoration Ecology et publié en ligne (doi :10.1111/j.1526-100X.2008.00495.x).

A côté du caractère fragmenté des habitats-cibles, la création de nouvelles taches d'habitats a été observée au cours des quelques dernières dizaines d'année. Ces nouvelles taches constituent des opportunités de colonisation pour les espèces. Nous proposons ici le concept de crédit de colonisation, et l'appliquons aux plantes vasculaires. Il s'agit du nombre d'espèces dont une colonisation future est attendue dans une tache d'habitat, étant donné le contexte spatial de la tache. Les résultats sont à nouveau discutés à la lumière du caractère spécialiste vs. généraliste des espèces et de leurs traits d'histoire de vie.

Chapitre 5 : Colonization credit in wet heathland butterfly communities. Cristofoli S., Mahy G. Article accepté avec révisions mineures dans Insect Diversity and Conservation.

Dans la lignée du chapitre précédent, cet article analyse la présence d'un crédit de colonisation dans les communautés de Rhopalocères.

Chapitre 6 : Response of spider communities to habitat restoration in wet heathlands. Cristofoli S., Mahy G., Kekenbosch G. et Lambeets K. Article soumis dans Ecological Indicators.

Contrairement aux études précédentes, la réponse des Araneae à la restauration des habitats-cibles a été analysée à l'échelle de neuf taches d'habitat, et non pas à l'échelle des deux paysages inclus dans la zone d'étude. L'évolution des patrons des communautés d'araignées en fonction de l'âge des taches d'habitat et des caractéristiques (a)biotiques de ces taches est discutée. Ici également, les traits d'histoire de vie nous ont fourni un point de vue fonctionnel de la réponse des espèces.

Chapitre 7 : Discussion générale

L'objectif principal de ce chapitre est d'établir les connections entre les résultats principaux des chapitres précédents.

Chapitre 2 — The complex landscape dynamics of wet heathlands and its implication for plant species diversity in the Belgian Ardenne

Sara Cristofoli et Grégory Mahy

Gembloux Agricultural University. Laboratory of ecology. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgium).

Article accepté avec révisions majeures dans la revue *Landscape & Urban Planning*.



Myosotis scorpioides
Narthecium ossifragum
Drosera rotundifolia
Calluna vulgaris

Vaccinium oxycoccos

Abstract

In this study, the consequences of historical dynamics from two landscapes in high Ardenne (Belgium) on wet heathland plant communities were investigated. The study served to examine the potential presence of an extinction debt in the study area. Past and present destruction and re-establishment of habitat patches has resulted in a complex network of different aged patches. We correlated two species richness estimates (specialist and generalist richness) to the current landscape structure (area, IFM and/or nearest neighbour) and found that past landscape structure contributed substantial information to explain variation in the present species richness of historical patches. Specialist species were affected by more recent landscape structure than generalist species. This suggests that specialist species paid the extinction debt more rapidly.

Keywords: fragmentation, extinction debt, plant species richness, historical dynamics, time lag

Résumé

Dans cette étude, nous avons étudié les conséquences de la dynamique historique de deux paysages en Haute Ardenne (Belgique) sur les communautés de plantes vasculaires du complexe de lande humide. Précisément, la présence potentielle d'une dette d'extinction dans la zone d'étude a été examinée. La destruction et la création, passées et présentes, de taches d'habitat a résulté en un réseau complexe de taches d'âge variable. Deux estimateurs de richesse spécifique (richesse en espèces spécialistes vs. généralistes) ont été corrélés à la structure actuelle de l'habitat (surface, IFM et/ou plus proche voisin). Nous avons par ailleurs montré que la structure spatiale passée de l'habitat ajoutait une contribution substantielle dans l'explication de la richesse spécifique actuelle, au sein de taches d'habitat historiques. Les espèces spécialistes étaient davantage affectées par la structure paysagère récente que ne l'étaient les espèces généralistes. Ceci suggère que les espèces spécialistes ont 'payé' leur dette d'extinction plus rapidement.

Mots-clés : fragmentation, dette d'extinction, richesse spécifique de plantes vasculaires, dynamique historique, délai

Introduction

Human activities have impacted landscape structure and function worldwide, and are currently the main factor dictating landscape dynamics in many regions (Baudry *et al.*, 1993 ; Goudie, 2005). A common characteristic of human-driven landscape alteration is the destruction and fragmentation of natural and semi-natural habitats (Balmford *et al.*, 2005b). The consequences of fragmentation include suitable habitat loss for plant and animal species, progressive habitat isolation among remaining habitat patches and increased edge effects at the expense of interior habitats (Andr n, 1994 ; Fahrig, 2003). The rate of species extinction or colonization can be altered due to the effects of these influences on remnant habitat, and consequently affect species richness. Dynamics within human-driven landscapes may also lead to the creation of new habitat patches, resulting in conditions conducive to spontaneous colonization by species from natural or seminatural habitats. Therefore, under these circumstances, the potential exists for range extension of isolated populations (Bizoux *et al.*, 2008 ; Collins *et al.*, 1985 ; Kr ger *et al.*, 2002).

Species diversity is largely dependent on spatio-temporal landscape patterns, both at the landscape and the habitat patch scale (Cousins *et al.*, 2002 ; Ricklefs, 2004 ; Turner *et al.*, 2001). The concept of a positive species-area relationship has been well established (Bastin *et al.*, 1999 ; Bruun, 2000 ; Honnay *et al.*, 1999a), and explains that species in small patches are more susceptible to area dependent processes (Holsinger, 2000 ; Pimm *et al.*, 1988). The negative effects of area loss and resulting fragmented habitats can be lifted, to a certain extent, when connectivity among habitats is sufficient to maintain individual movement between populations (Brown *et al.*, 1977 ; Piessens *et al.*, 2006). However, a species response to landscape changes exhibits a time lag, and dynamic communities, which experience habitat destruction and/or creation of new habitat patches may face two unbalanced states with regard to patch (spatial) characteristics: (1) extinction debt (Hanski *et al.*, 2002) and (2) colonization credit (Cristofoli *et al.*, *in press*). These terms are defined as the number of species yet (1) to go extinct in a patch, or (2) to colonize a patch, following landscape change, until species richness reaches equilibrium with the new spatial properties of the patch. Such unbalanced situations have important implications for species conservation, since long-term species richness may be over- or underestimated on the basis of current records of species number (Hanski *et al.*, 2002).

Previously widespread, wet heathlands and closely associated habitats (i.e. poor fens and bogs) have experienced a marked decline and fragmentation in Western Europe since the 19th century (Webb, 1998b). Human impacts are largely responsible for habitat decline, and include peat extraction, anthropogenic afforestation and the abandonment of traditional agro-pastoral practices replaced by agriculture intensification (Clicheroux, 1985 ; Petit *et al.*, 2002 ; Webb, 2002). However, due to current forest management or restoration practices, wet heathland patches and poor fens have been regularly established (Cristofoli *et al.*, *in press*). As a consequence of these landscape dynamics, communities hosted by wet heathlands may be confronted with unbalanced states resulting from an extinction debt or a

colonization credit. Wet heathlands, poor fens and bogs support very specialised plant and animal species (Lambinon *et al.*, 2004 ; Rodwell, 1998) and are considered key habitats for biodiversity conservation in the European Community (Annex I of the Habitat Directive 92/43/EEC). Surprisingly, despite the high conservation value of these communities, few studies have examined the relationships between species distribution patterns and landscape structure (but see Piessens *et al.*, 2006 ; Piessens *et al.*, 2005); and studies specifically addressing the extinction debt in these habitats are lacking. This is in sharp contrast to studies on semi-natural grasslands, where extinction debt has been reported in some studies (Gustavsson *et al.*, 2007 ; Helm *et al.*, 2006) but not in others (Adriaens *et al.*, 2006). Piessens and Hermy (2006) suggested that a low rate of species loss in highly fragmented heathlands in north Belgium may be the result of an extinction debt, but provided no direct test for this hypothesis.

The aims of the present study were to investigate and assess the consequences of past and present habitat dynamics on plant community patterns in two landscapes in high Ardenne (Belgium). A previous study demonstrated that recently created wet heathland patches did not experience a colonization credit (Cristofoli *et al.*, *in press*). Therefore, in this study, we examined the potential for an extinction debt in wet heathland patches.

Landscape dynamics are complex; therefore we first provided a detailed analysis of the spatial and temporal landscape changes of wet heathlands and closely associated habitats. Target habitat dynamics were evaluated by assessing the evolution of pattern indices over the last 250 years. Furthermore, the distinct contributions of habitat destruction and creation to the landscape dynamics were investigated. We subsequently analyzed the relationships between present and past landscape structure and plant species richness; and tested for the presence of an extinction debt in historical wet heathland patches.

Methods

Study area

The study site was 797 km² (50° N, 5° E) and included two plateaus in the Belgian Ardenne (Plateau de Saint-Hubert and Plateau des Tailles, 400 to 650 m a.s.l.). Although highly fragmented, this region supports one of the last significant areas of bogs, poor fens and wet heathlands in Belgium (DEMNA, 2009). These habitats, the distinction of which mainly relies on peat depth, are restricted to nutrient poor, relatively acidic and poorly drained soil conditions (Bakker *et al.*, 1999 ; Gimmingham, 1972) (for further details, see Chap. 1). The habitats have developed under azonal climatic conditions characterised by cold winters (average winter temperature at Saint-Hubert: 0.4 °C) and high precipitation (1150 mm/year), typical of the Belgian plateaus.

Landscape analysis

Current (2006) and past landscape structures were assessed using geographic information systems (GIS, ArcGIS 8.3, ESRI, 2002). Five topographical maps dating from the (1) 1770s (1:25 000; De Ferraris); (2) 1880s (1:20 000; Institut Cartographique Militaire); (3) 1950s (1:20 000; Belgian National Geographical Institute); (4) 1970s (1:10 000; Belgian National Geographical Institute); and (5) 2006 (1:10 000; Regional Research Centre for Nature, Forest and Wood) were digitized. Feature classes were made homogeneous across the multiple maps and three classes, corresponding to the three target habitats, were retained to delimit habitat patches, including wet heathlands, bogs and poor fens. However, the first four maps did not distinguish wet and dry heathlands because soil drainage was not always explicitly delimited. A potential habitat map for target communities was subsequently created based on soil properties (derived from the Walloon digital soil map, FUSAGx, 2004) and altitude (Chap. 1). Heathland patches located outside potential sites (i.e., xeric and mesic heathland) were excluded from the study. Heathlands, poor fens and bogs are intricate communities and form a mosaic of habitats; therefore the respective habitat maps were merged to form one single habitat category, called 'complex of wet heathlands'.

The spatial structure of the target habitats was assessed with the following quantitative metrics estimated for each topographic map and for each Plateau (Table 1): total area of habitats, number of patches, patch area, patch connectivity (Hanski's IFM index (Hanski, 1994)) and patch isolation (Euclidian distance from a patch boarder to its 'nearest neighbour'). The IFM was computed using edge-to-edge distances between all patches, i.e. between all possible source populations in the landscape (Moilanen *et al.*, 2002). IFM calibration parameters followed Moilanen and Nieminen (2002) recommendations and values used in recent plant community studies, i.e. $\alpha = 1$ (Adriaens *et al.*, 2006 ; Bruun, 2000 ; Kolb *et al.*, 2005 ; Lindborg, 2007). At each map dates, we distinguished the contribution of new and old patches to the complex of wet heathlands. For a given date, an old patch was defined as a patch of habitat currently observed at the study site that was also present on a past particular topographic map (maps 1-4), and a new patch was one absent on a specific topographic map but currently observed at the study site. We determined the mean annual destruction or origin of target habitats during four time periods (1770-1880; 1880-1950; 1950-1970 and 1970-2006) as habitat contraction (destroyed) or expansion (origin) during the period divided by the number of years in the period.

Table 1. Variables used in the analyses and date of the topographical maps from which the variables were extracted.

variable	unit	date
<i>Habitat quality</i>		
Calluna vulgaris cover ¹	%	2006
Bare soil cover ¹	%	2006
Ericaceae cover ¹	%	2006
Sphagnum sp. cover ¹	%	2006
Ligneous species cover ¹	%	2006
Molinia caerulea cover ¹	%	2006
Pteridium aquilinum cover ¹	%	2006
Juncus effusus cover ¹	%	2006
Life cycle stages of <i>C. vulgaris</i> ¹		2006
<i>Habitat structure (landscape scale)</i>		
total area of habitat	ha	1770s, 1880s, 1950s, 1970s and 2006
number of patches		1770s, 1880s, 1950s, 1970s and 2006
mean annual destruction/origin of habitats	ha/year	1770-1880, 1880-1950, 1950-1970, 1970-2006
patch area loss, compared to 2006 ²	%	1770s, 1880s, 1950s and 1970s
<i>Habitat structure (patch scale)</i>		
patch area ²	ha	1770s, 1880s, 1950s, 1970s and 2006
patch connectivity ²		1770s, 1880s, 1950s, 1970s and 2006
patch isolation ²	m	1770s, 1880s, 1950s, 1970s and 2006

¹ variable estimated only for the 59 current habitat patches on which plant species were surveyed.

² variable estimated for the 59 current habitat patches on which plant species were surveyed and estimated for the whole set of patches referred on topographical maps (mean variable).

Species analysis

To identify specialist and generalist vascular plant species, a survey was carried out in 2006 and included 59 habitat patches of the wet heathlands complex in the study area. Figure 1 illustrates the area concerned by this survey, in relation to the total area of target habitats, as derived from topographical maps. We did not investigate all the patches identified on the 2006 map because a large proportion of the patches were very small and dominated by edge effects. We expected species richness would be influenced predominantly by patch quality rather than patch spatial properties. Only patches larger than 0.3 ha were investigated. Two estimates of species diversity were derived for each patch: specialist species richness (R_{SPEC}) and generalist species richness (R_{GEN}). The specialist species list was based on the regional classification of plant communities (Duvigneaud, 2001 ; Lebrun *et al.*, 1949) and on expert assessment (Annex I, p.153). During the field survey, habitat quality was estimated for each patch and included indicators of habitat structure and degradation. Habitat structure was evaluated by ascertaining the % cover and the life cycle stages present for *Calluna vulgaris* [L.] Hull, % bare soil cover, % Ericaceae cover and % *Sphagnum* sp. cover. Ericaceae (including *C. vulgaris*) and *Sphagnum* sp. are indicator species for the complex of wet heathlands; the presence of the four life cycle stage of *C. vulgaris*

(pioneer, building-up, mature, degenerative) indicates a well-structured population (Watt, 1955). Indicators of habitat degradation (Bakker *et al.*, 1999 ; Jacquemart *et al.*, 2003) were determined by % ligneous species cover, % *Molinia caerulea* [L.] Moench cover, % *Pteridium aquilinum* [L.] Kuhn cover and % *Juncus effusus* L. cover. A principal component analysis (PCA) was employed to summarize habitat quality variables and control for intercorrelation among those variables.

To control for the effect of patch quality, patch scores on the first PCA canonical axis were introduced as a covariable in further analyses. Partial simple linear regressions and partial multiple (best-subset) regressions between species richness estimates and present patch structure metrics were computed. Simple regression analyses were used to detect possible effects of each single explanatory variable, and models of multiple regression, called *Best Present Model* (BPM), were further used with past landscape structure (see below). Patch area, IFM and nearest neighbour were applied as landscape structure metrics. To improve homoscedasticity, patch area and nearest neighbour were log transformed, and IFM was square root transformed.

The importance of past landscape structure on current species richness was analyzed by considering all patches present on the five maps, i.e. patches present in 2006 that could be consecutively traced to the 1770s. We tested for significant effects of past patch structure metrics on present species richness estimates via multiple linear regressions. For each possible model (i.e. 16 models: four patch metrics, in reference to four dates), the BPM variables (see above) were set as obligatory variables. By considering the information captured by present patch spatial structure, we verified if past patch structure added significant information to explain present species richness estimates. The proportion of patch area loss from the previous period was added as a historic patch spatial variable.

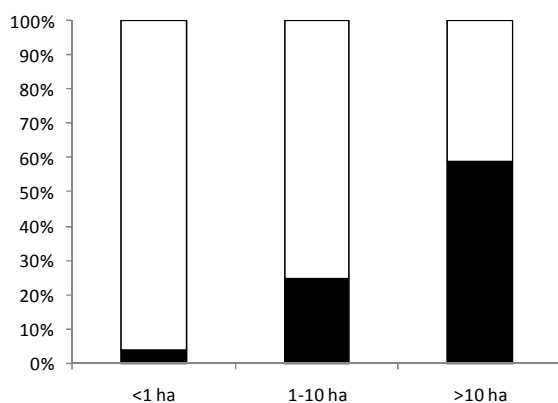


Figure 1. Percentage area of target habitats surveyed for vascular plants (black), relative to the total area of target habitats inferred from topographical maps (100%), per classes of patch area.

Results

Landscape analysis

The target habitats experienced severe fragmentation over the past 250 years. Total area of target habitats decreased by 93.76% and 93.51% on the Plateau de St-Hubert and

Plateau des Tailles, respectively, between the 1770s and 2006. Over the same time frame, mean patch area decreased by 99.52% and 99.46% and mean IFM decreased by 97.60% and 98.22% on the Plateau de St-Hubert and Plateau des Tailles, respectively.

However, in addition to the general fragmentation pattern, the dynamics of the two landscapes resulted from a complex combination of destruction and origin of target habitat patches (Fig. 2). The annual area of destroyed or created habitat indicated that the landscape dynamics were characterized by two different time periods, with the 1950s as a key date. Prior to the 1950s, the combination of habitat destruction and origin resulted in a net loss of habitat area with a maximal annual area loss of -95.91 ha/year (Tailles). After the 1950s, the combination of the two processes resulted in a net increase in habitat area, with a maximum annual creation of +16.91 ha/year (Fig. 3).

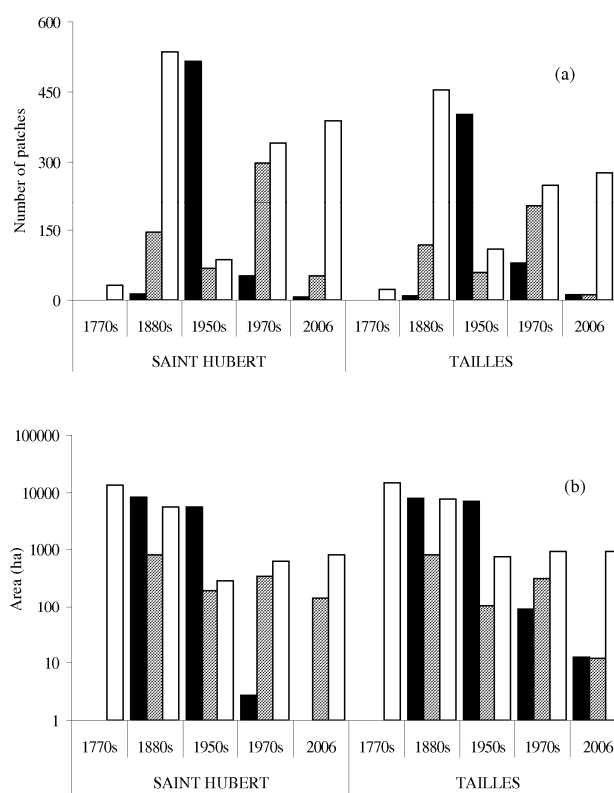


Figure 2. Total (white) number of patches (a) and area of wet heathland habitat (b) from the 1770s to 2006 in two landscapes in high Ardenne (Belgium), based on recent and historical topographical maps. Number of patches and area destroyed (black) and created (grey) over the same period.

Between the 1770s and the 1950s, the target habitats exhibited a classic pattern of fragmentation. In the two landscapes, the number of patches first increased tremendously due to splitting a few number of large patches into numerous smaller ones (Fig. 2a). Subsequently, between the 1880s and the 1950s, the number of patches collapsed with patch destruction exceeding the parcelling out of large patches into more or less numerous smaller patches. However, the creation of new habitat patches in the landscape still contributed to the origin of target habitat. In the 1950s, 69.6% of the target habitat area was distributed in new habitat patches (Fig. 2b). During this period, mean patch IFM expressed a decrease in patch connectivity (Fig. 4b).

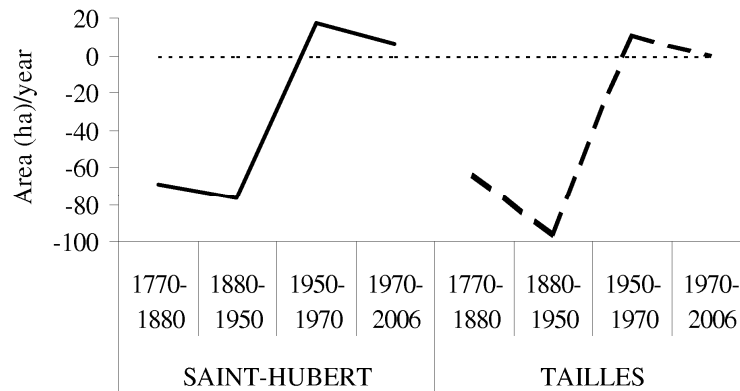


Figure 3. For each period, annual decrease or increase of the total patch areas in the two landscapes.

In contrast, between the 1950s and 2006, habitat creation outweighed habitat destruction resulting in an increase by 194.60% (St-Hubert) and 29.34% (Tailles) in the target habitat (Fig. 2b). This was due to the creation of numerous small patches, as indicated by an increase in patch number and decrease in mean patch area (Fig. 2a, 3b and 4a). Mean IFM and nearest neighbour values indicated an increase in connectivity over the period (Fig. 4b and 4c).

The dynamics of the target habitats over the past 250 years and within each time period resulted in a complex mixture of new patches and old patches of different ages. For example, in 2006, patches existing since the 1770s represented only 8.4% of all patches in the landscape in terms of patch number, or 9.0% of the old patches (Table 2). However, they represented 32.6% of the total surface of the target habitat. At that time (2006), most 'old' patches (80.5%) were established between the 1950s and the 1970s. For each time period, old and new habitat patches differed in their mean spatial metrics. For all dates (with the exception of 2006), the mean area of old patches and IFM were greater than new patches. However, mean nearest neighbour results for old and new patches showed similar values (Fig. 4).

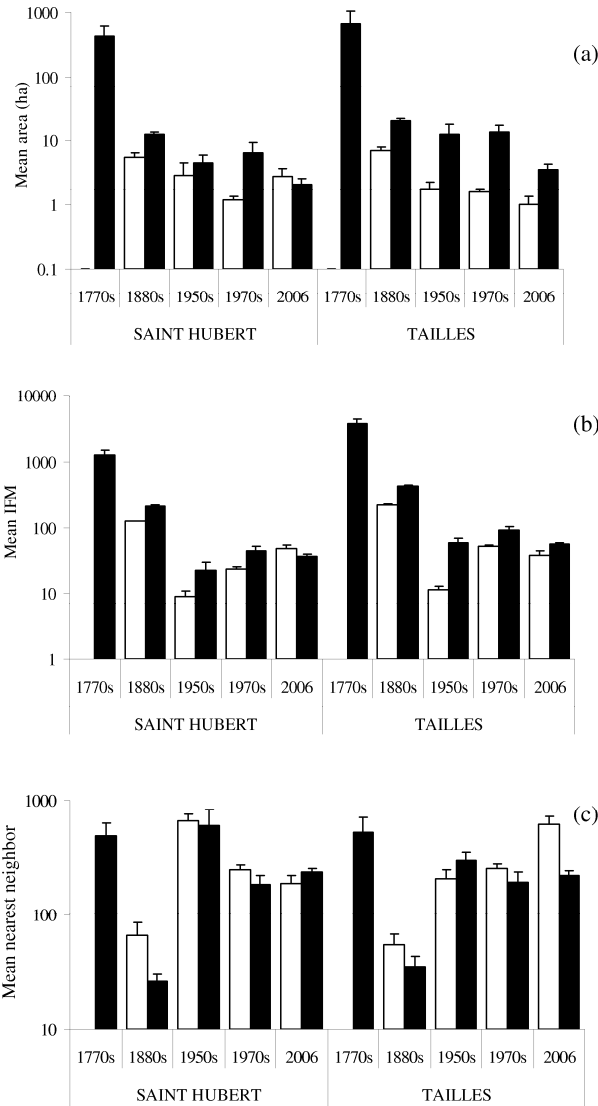


Figure 4. Mean (standard error) patch area (a), connectivity (IFM, b) and nearest neighbour (c) of old (black) and new patches (white), in the two landscapes from the 1770s until 2006, considering all habitat patches (patches <0.3 ha included). An old patch was defined as a patch of habitat present at a specific date and at the previous date, whereas a new patch was absent at the previous date.

Table 2. For each date (row), proportion (%) of the number of old patches and area of old patches existing since each older date (column). The total number and area of old patches and the proportion of new habitat patch are given for each date.

	Patches					Patches						
	total nb	% nb of patches existing since				% new	total ha	% ha existing since				% new
		1770s	1880s	1950s	1970s			1770s	1880s	1950s	1970s	
1770s	53				0.0	27707					0.0	
1880s	988	73.3			26.7	13088	87.7				12.3	
1950s	197	27.9	4.1		68.0	1007	56.2	11.9			32.0	
1970s	589	5.3	2.2	7.0	85.6	1559	38.0	6.1	14.4		41.6	
2006	663	8.4	2.3	6.8	72.5	10.0	32.6	4.6	13.5	40.9	8.5	

Species diversity

The results of our landscape analysis indicated that the dynamics of the wet heathland complex were very similar on both plateaus. In addition, the relationships between the species richness estimates and patch metrics were not significantly different between both plateaus (results not shown). Therefore, all data were pooled for the species analysis.

The first canonical axis of the PCA was based on the habitat quality variables from the 59 patches we examined (eigenvalue: 1.98). The axis was negatively correlated with bare soil cover ($\cos^2 = 0.256$) and positively correlated with *M. caerulea* and Ericaceae cover, as well as with the number of *C. vulgaris* life-cycle stages (respective $\cos^2 = 0.459$; 0.481 and 0.628). A total of 169 species, of which 48 specialists, were recorded. Estimates of specialist species richness (R_{SPEC}) were significantly correlated with patch scores on the first canonical axis ($r^2 = 20.0\%$; $P < 0.001$), but not with generalist species richness (R_{GEN} , $r^2 = 0.8\%$; $P = 0.491$).

A significant positive regression between the two species richness estimates and patch IFM was found, after controlling for habitat quality, when only current patch spatial metrics were evaluated. However only R_{SPEC} was significantly related to patch area (Table 3). This relationship was true even when controlling area for IFM. In contrast, patch IFM controlled for area indicated a marginally significant relationship with R_{GEN} . Although patch IFM and nearest neighbour were significantly correlated (Pearson = -0.412; $P = 0.001$), the best-subset model included both variables for generalist species richness ($R^2 = 10.2$; $P = 0.049$); but only patch area was included for specialist species richness ($r^2 = 45.0\%$; $P < 0.001$; Table 4).

Table 3. Partial simple linear regressions between species richness estimates and patch spatial structure (patch quality is set as covariable).

Variable	R_{GEN}		R_{SPEC}	
	r^2	P	r^2	P
Area	2.5	0.228	45.0	<0.001
Area \ominus IFM	0.2	0.767	27.7	<0.001
IFM	7.5	0.036	19.7	<0.001
IFM \ominus area	5.1	0.085	2.4	0.238
Nearest neighbour	6.9	0.045	0.3	0.666

\ominus states for 'excluding the effect of'

R_{GEN} generalist species richness; R_{SPEC} specialist species richness

IFM patch connectivity

Table 4. Partial multiple (best-subset) regressions between species richness estimates and patch spatial structure (patch quality is set as a covariable).

Variables included in the model		R^2	P
BPM₅₉			
R_{GEN}	IFM (+); nearest neighbour (-)	10.2	0.049
R_{SPEC}	area (+)	45.0	<0.001
BPM₁₃			
R_{GEN}	IFM (+)	0.7	0.780
R_{SPEC}	area (+)	48.5	0.008

BPM₅₉ Best Present Model based on the whole set of patches ($n = 59$)

BPM₁₃ Best Present Model based on patches existing from the 1770s until 2006 ($n = 13$)

R_{GEN} generalist species richness; R_{SPEC} specialist species richness

IFM patch connectivity

Thirteen of the 59 patches surveyed in 2006 were supported in the landscape since the 1770s. These 13 patches were subsequently used to assess the relationship between past landscape structure and present species richness. To test if the 13 patches were a representative subset of the 59 patches, the best subsets associating species richness to present patch spatial structure variables (BPM) were re-computed for the 13 patches. The results were congruent whether BPMs were built with 13 (BPM₁₃) or 59 patches (BPM₅₉). The analysis included area in the BPM₁₃ using R_{SPEC}, and IFM with R_{GEN}. Results indicated similar r² values for R_{SPEC} in both BPM₁₃ and BPM₅₉ (Table 4). Present patch area (R_{SPEC}) and IFM (R_{GEN}) were then retained as obligatory independent variables to test for the effect of past landscape metrics. The BPM₁₃ for specialist species richness (r² = 48.5%; P = 0.008) was improved when applying, in addition, area in the 1970s or by applying area loss between the 1970s and 2006 (R² = 79.1%; P <0.001; R² = 80.7%; P <0.001, respectively). Patch area and area loss in the 1970s were not significantly correlated (Pearson = 0.272; P = 0.369). The addition of patch nearest neighbour in the 1950s to BPM₁₃ explained significantly more of the variability of current generalist species richness than current IFM alone (Table 5). The coefficient of determination increased from 0.7% (P = 0.780) with present patch IFM alone, to 61.0% (P = 0.009) when adding patch nearest neighbour from the 1950s. Spatial metrics associated with patch characteristics in the 1770s were not included in any models because at that time, the 13 patches included in the analyses were part of only two single large patches, one on each plateau.

Table 5. Partial multiple regressions between species richness and present/past spatial structure variables. Patch area in 2006 is set as obligatory variables in the R_{TOT} and R_{SPEC} model whereas patch IFM is an obligatory variable in the R_{GEN} model.

Date	R _{GEN}		R _{SPEC}	
Variable	r ²	p-value	r ²	P
BPM ₁₃	0.7	0.780	48.5	0.008
1980s				
Area		ns	80.7	<0.001
Area loss		ns	79.1	<0.001
IFM		ns		ns
Nearest neighbour		ns		ns
1950s				
Area		ns		ns
Area loss		ns		ns
IFM		ns		ns
Nearest neighbour	61.0	0.009		ns
1880s				
Area		ns		ns
Area loss		ns		ns
IFM		ns		ns
Nearest neighbour		ns		ns
1770s				
Area		ns		ns
Area loss		ns		ns
IFM		ns		ns
Nearest neighbour		ns		ns

BPM13 Best Present Model based on patches existing from the 1770s until 2006 (n = 13)

R_{GEN} generalist species richness

R_{SPEC} specialist species richness

IFM patch connectivity

Discussion

Studies of temporal dynamics in temperate, open, and semi-natural habitats have systematically addressed general patterns of area decrease and isolation increase resulting from habitat fragmentation (Adriaens *et al.*, 2006 ; Helm *et al.*, 2006 ; Lindborg *et al.*, 2004b), whereas little attention has been paid to the potential contribution of secondary habitat origins through time (but see Arroyo-Mora *et al.*, 2004 ; Jacquemyn *et al.*, 2003b). Our study demonstrated that spatial changes in wet heathlands, poor fens and bogs resulted from two processes acting jointly: destruction and creation of habitat patches. Moreover, we found a temporal turning point dictating landscape structure. Habitat destruction had the most substantial impact on landscape dynamics pre-1950s. However, this was followed by the origin of new habitat patches, but the emergence of new patches was not adequate to counteract the highly fragmented character of the landscape. The main reason for the origin of new patches is forest clearing in less productive areas, either because conditions were judged less than ideal for wood production or for nature conservation purposes (Van der Stegen, personal communication). In a recent study on the same habitat patches, Cristofoli *et al.* (*in press*) showed that those patches created since the 1950s differed in terms of plant species composition, compared to older patches (Chap. 5).

Although the cartographical documents we used to evaluate landscape dynamics covered a long period of time, they can be considered comparable in terms of spatial resolution. Documents spanning the 1880s, 1950s 1970s and 2006 had minimal areas of delimited patches of a similar order of magnitude (100 m²). The cartographical document of the 1770s exhibited a lower resolution, but held valuable information as the first detailed topographical map of the region.

Temporal changes in spatial structure were comparable on the two plateaus. In high Ardenne (Belgium), the target habitats and in particular wet heathlands are directly dependant on human management regimes. Consequently, landscape change likely reflects socio-economical influences acting at a regional scale rather than at a landscape scale (Petit *et al.*, 2002). Fluctuations in target habitat extent at the regional scale have been reported since the Middle Ages. Beginning in the 11th century, deforestation was linked to the expansion of agro-cultural activities, which lead to the origin of large heathland areas in the 18th century (Petit *et al.*, 2002). Temporal change was also caused by timber shortages and increasing international trade of food and wool, which resulted in the 1847 Belgian law on commons that promoted the exploitation of unproductive lands (e.g. wet heathlands, poor fens and/or bogs). After the 1850s, most of these habitats were largely afforested with Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst) or transformed into permanent pasture or cereal fields (Clicheroux, 1985), leading to the current habitat fragmentation patterns.

Despite the very complex habitat dynamics and the combination of different aged patches in the current landscapes, the present spatial structure of wet heathland patches has important effects on species richness. In agreement with studies of other and similar habitats we showed that specialist species richness decreased with a decrease in suitable

habitat, and increased with a rise in habitat connectivity, even when controlled for habitat quality. In contrast to our study, Piessens et al. (2005 ; 2004) found in north Belgian heathlands that, the isolation of habitat fragments was more important in explaining specialist species richness and community composition than the area of fragmented patches. The negative effect of habitat area reduction on species richness has generally been interpreted as a consequence of higher extinction rates in small habitats, the so-called area-effect; the result of an increase in demographic, environmental or genetic stochastic events in small populations (Debinski *et al.*, 2000 ; MacArthur *et al.*, 2001). However, we previously found a positive correlation between patch area and diversity of soil types (a surrogate for micro-habitat diversity; unpublished data), so the positive effect of patch area may also result from a higher capacity of larger patches to host species with different ecological requirements.

Alternatively, generalist species richness was related only to connectivity/isolation metrics; not to patch area. Tschardt et al. (2002a) suggested that species do not respond equally to habitat area and isolation. Our study revealed that specialist species were more affected by habitat area loss than generalist species, the latter capable of exploiting habitat types in the surrounding landscape matrix. Similarly, low connectivity is expected to have a greater effect on specialist species (Dupré *et al.*, 2002 ; Jonsen *et al.*, 1997 ; Ricketts, 2001). However, our results did not elucidate the differential effects of species-specific connectivity. Most studies address only total species (e.g. Lindborg *et al.*, 2004b) or specialist species richness (Eriksson *et al.*, 1995 ; Helm *et al.*, 2006), and few work on the effect of habitat structure on generalist/specialist species has generated contrasting results (Honnay *et al.*, 1999b ; Jonsen *et al.*, 1997 ; Krauss *et al.*, 2004).

The drastic reduction in area and connectivity of the target habitat and the negative effect on species richness at the patch scale indicates the importance of determining the future capacity of the landscape to support species richness in wet heathlands. An underlying effect of fragmentation is the delay with which some populations may go locally extinct, after the beginning of the fragmentation process. This temporal distance between fragmentation-extinction (cause-effect) may lead to an erroneous evaluation of species sensitivity to habitat fragmentation (Adriaens *et al.*, 2006 ; Gustavsson *et al.*, 2007 ; Helm *et al.*, 2006 ; Lindborg *et al.*, 2004b). Although our target habitats are of high conservation value on the European continent, no study has yet explicitly tested the extinction debt in these communities. One explanation for the absence of this type of research may be the complex dynamics of heathland habitats, which are impacted by the destruction and origin of target habitats (as demonstrated in our study). It is advisable to consider the effects of these types of landscape dynamics when studying relationships between the spatial structure of habitats and species richness. Approaches addressing the extinction debt concept should not ignore the fact that current patches may be characterized by diverse histories and ages. Patches used to estimate extinction debt (i.e. historical patches) should have the following attributes: (1) the patches have existed prior to the beginning of the fragmentation process (reference date) and (2) be of similar age. Patches created more

recently, i.e. the 1950s or the 1970s, resulted from an increase and not decrease in patch area, and are therefore not subject to extinction debt per se. In the present study, historical patches represented only 8,4% of the number of patches currently present in the landscape, but nonetheless represented an important proportion (32.6%) of the current target habitat area. These historical patches were among the largest of the target habitats, and they represent core areas for habitat ecological networks.

Our study indicated that landscape structure influenced species richness, however we also determined that past landscape structure served to explain the variation in present species richness from historical patches. We can infer from this result that plant species richness in historical patches of wet heathland communities has not fully adapted to the substantial habitat fragmentation. At a regional species scale, few instances of specialist species extinctions from target habitats in our study area have been reported over the past 200 years (Saintenoy-Simon *et al.*, 2003), but our results suggest that such extinctions are likely in the future, at least in historic patches. The life history traits of heathland species (a long-term persistent seed bank and long lived species) are such that it may take a substantial length of time before the adverse consequences of habitat loss and fragmentation become apparent. The consequences will ultimately result in a significant reduction in the local and regional species pool (Piessens *et al.*, 2006).

However, past landscape structure has affected specialist species differently than generalist species. Specialist species richness was more affected by recent (1980s) landscape structure than generalist species richness (≤ 1950). This suggests that specialist species may have paid the extinction debt more rapidly than generalist species.

The identification of an extinction debt calls for a management program that includes habitat and habitat connectivity restoration. These efforts are partially under way in the study region. We demonstrated that since the 1950s, new habitat patch creation improved target habitat connectivity. The positive relationship between species richness and connectivity suggests that local extinctions of small populations may be counteracted by the rescue-effect (Brown *et al.*, 1977) when habitat patches are not too isolated (Ricketts, 2001). A high connectivity may hence increase the holding capacity of the landscape for maintaining wet heathland plant diversity. This is supported by a previous research in the same study area which demonstrated that patches <55 years old did not suffer a colonization credit, indicating that connectivity and individual movement were sufficient for the colonization of newly created habitat patches (Cristofoli *et al.*, *in press*). However, the general trend in mean patch area continued to decline over the last decades, increasing the risks of negative area-dependent processes (Pimm *et al.*, 1988 ; Turner *et al.*, 2005). On the basis of our data, we cannot determine if patch decline will be compensated for by the observed increase in connectivity.

Chapitre 3 — Local and landscape effects on the butterfly community in a fragmented complex of wet heathlands

Sara Cristofoli ¹, Nicolas Schtickzelle ², Grégory Mahy ¹

¹ Gembloux Agricultural University. Laboratory of Ecology. Passage des Déportés, 2 ; B-5030 Gembloux (Belgium).

² University of Louvain-la-Neuve. Unit of Ecology and Biogeography. Croix du Sud, 4-5; B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgium).

Article en préparation



Ochlodes venatus

Abstract

The negative trends affecting the status of butterfly populations are rather worrying, notably the European scale. When searching for the causal factors of this decline, most of the studies are faced with problems of colinearity among these factors. To investigate the relative importance of local and landscape factors affecting butterfly communities, we here used the method of model averaging. The method was applied to a highly fragmented complex of wet heathland in High Ardenne (Belgium). Three groups of species were delineated, according to the species specialisation for target habitat. Only patch area was found to have a significant weight to explain the variability of specialist species richness. For generalists, the amount of nectariferous resources and the landscape context added significant weights. All the specialist species considered in this study are threatened at the regional scale. A priority objective for restoration planning should consist in the reestablishment of large areas of target habitats. As a secondary objective, the quality of habitat patches and of the surrounding matrix should be included into management policies, to respond to the requirements of generalist species.

Keywords: butterfly, heathland, fragmentation, life-history traits, model averaging

Résumé

Les tendances négatives affectant le statut des populations de papillons sont préoccupantes, notamment à l'échelle européenne. La majeure partie des études s'intéressant aux facteurs causant ce déclin se heurtent généralement à des problèmes de colinéarité entre ces facteurs. Afin d'appréhender l'importance relative des facteurs locaux et paysagers affectant les communautés de papillons, nous avons utilisé la méthode d'approximation de modèle ('model averaging). La méthode a été appliquée à un habitat ayant subi un processus de fragmentation important, le complexe de lande humide, en haute Ardenne (Belgique). Trois groupes d'espèces ont été distingués, selon la spécialisation des espèces pour l'habitat-cible. Seule la surface a montré un poids explicatif significatif de la variabilité de richesse spécifique en espèces spécialistes. Pour les généralistes, la quantité de ressources nectarifères et le contexte paysager apportaient des poids additionnels significatifs. L'ensemble des espèces spécialistes considérées dans cette étude sont menacées à l'échelle régionale. Un objectif prioritaire des planifications de restauration d'habitats devrait consister à recréer de surfaces importantes de l'habitat-cible. La qualité des taches d'habitat et de la matrice adjacente devraient par ailleurs figurer, en tant qu'objectifs secondaires, dans ces mêmes politiques de gestion. Ceci, afin de répondre aux besoins des espèces généralistes.

Mots-clés : papillon, landes, fragmentation, traits d'histoire de vie, approximation de modèle

Introduction

One central issue for ecologists is to understand the distribution and persistence of species, especially in the context of human-disturbed and fragmented landscapes (Saunders *et al.*, 1991). Numerous studies investigated the role of habitat-related factors on invertebrate communities' patterns -and particularly on butterfly communities- at the landscape scale. However, few studies have simultaneously considered the influence of spatial structure of selected habitat and the quality of the habitat patches.

Small and isolated habitat patches are at greater risk of species decline or extinction compared to larger patches (Bullock *et al.*, 2002 ; Pimm *et al.*, 1988 ; Saccheri *et al.*, 1998 ; Vandewoestijne *et al.*, 2008). Due to the consequent modifications of colonization/extinction processes at the species level, changes in environmental or spatial parameters affect community patterns. In addition to the direct effect of habitat loss, the landscape context (i.e. land use around focal patches) has been found to affect community patterns, notably by providing resources and contributing to the survival of populations (Dennis *et al.*, 2007 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). However, the influence of the landscape context and its spatial extent are relatively ambiguous (Bergman *et al.*, 2004 ; Davis *et al.*, 2007 ; Krauss *et al.*, 2003). Eventually, habitat quality in terms of resources (be it at a critical life cycle stages, such as host-plants, or be it punctual, such as nectar resources) is a determinant factor explaining the occurrence of a species (Binzenhöfer *et al.*, 2008 ; Dover *et al.*, 2009). The relative contribution of internal (i.e. characteristics of the patch himself, included habitat quality) and external factors (influence of the spatial context of the patch) to butterfly diversity is still poorly understood at the community level. Studies focusing on these relationships between species richness and the upper mentioned factors generally come up against methodological limits, linked to multicollinearity between explanatory variables. A possible solution to this dilemma, model averaging (Anderson, 2008), is a method in which all possible models of multiple regressions are jointly considered to attempt to identify the most likely causal factors.

Besides the above consideration, a particular habitat configuration may be perceived differently by specialist as compared to generalist species (Krauss *et al.*, 2003) and this perception depends on the relative importance of the habitat for the accomplishment of the individual's life cycle. Similarly species with different life history traits may experience different risks of extinction or facilities of colonization. In addition to generate results that are more widely transferable, a trait-based approach may also lead to a more profound understanding of the underlying ecological mechanisms determining the species composition of a habitat fragment (Herault *et al.*, 2005).

Wet heathlands and closely associated habitats (poor fens, bogs) suffered a high fragmentation process over the past 200 years in Western Europe (Manneville *et al.*, 1999 ; Webb, 1998a). Their dependence on -nowadays abandoned- traditional agro-pastoral activities and, on the other hand, the large-scale Norway spruce plantations have lead to a highly patchy habitat configuration in the current landscape (Clicheroux, 1985 ; Cristofoli *et*

al., Submitted). However, those habitats shelter very specialized plant and animal species (Stieperaere *et al.*, 1982 ; Webb, 1998a) and are considered key habitats for biodiversity conservation in the European Community. Faced with socio-economical constraints and in the absence of means for scientific follow-up, conservation strategies are often of empirical nature. In this context, our study aimed at providing a scientific support concerning the effects of habitat quality and spatial habitat factors on butterfly community patterns in Belgian wet heathlands. In addition, the results will draw guidelines for future restorations.

Specifically, we tested the following questions: (1) which factors are related to butterfly occurrence and butterfly species richness? (2) What is the respective role of local and landscape factors in explaining butterfly species richness? (3) Are specialist species affected in a different way by fragmentation than more generalist species? (4) Do species differ in their reaction to fragmentation according to their life-history traits?

Materials and methods

Study area

The study was conducted on two high plateaux, 400-700 m a.s.l., in the Upper Ardenne region (Belgium). Total area of the investigated region comprises about 800 km². A total of 43 patches were sampled for butterfly communities, ranging in size from 0.32 to 172.01 ha. A patch refers to an aggregation of poor fens, bogs and wet heathlands, which are the target habitats of this investigation. Those habitats, restricted to nutrient poor, relatively acid and poorly drained environments (Gimingham, 1972 ; Manneville *et al.*, 1999) mainly differ in peat depth. Due to continuous variation of environmental conditions, target habitats are generally closely associated in mosaics (further mentioned as the 'complex of wet heathlands'). Nevertheless, the complex of wet heathlands is restricted to limited spatial areas within well-defined patches surrounded by forests and intensive meadows. Nowadays less than 5% of the area covered by target habitats in 1775 remains and the study area is dominated by agricultural lands (23.58%) and forests (54.89%) (Cristofoli *et al.*, Submitted).

Butterflies

Butterfly (Rhopalocera) occurrences were examined in the years 2007 and 2008, during the main adult flight period, i.e. June-August. Each patch was visited three times per year and butterflies were surveyed by counts within 5 m on either side and in front of the observer, along randomized walks through the site ("Pollard walks", Pollard *et al.*, 1993). The time spent in a patch, and hence the transect length, were proportional to the patch area (25 min for patches <1 ha, 45 min for patches 1-10 ha, 90 min for patches 10-50 ha and 180 min for patches >50 ha). Butterfly surveys were only conducted between 9h30 and 18h30 when weather conditions were suitable for butterfly activity, i.e. no rain, low wind (Beaufort scale = max 2) and minimum temperature 13°C (sunny) or 17°C (cloudy). All patches were surveyed in randomized sequence and were visited within 10 days during each of the three

sampling periods, to minimize phenological effects (Krauss *et al.*, 2003). Data from the six survey sessions were pooled for each patch, allowing to integrate over annual weather effects on local abundance (Hanski *et al.*, 1995). To avoid overestimation of vagrant individuals, a species was considered present on a patch only when ≥ 3 individuals were found on that considered patch.

Since habitat specialization may affect species sensitivity to environmental structure or changes (Tschardt *et al.*, 2002b), we distinguished between specialist species, i.e. species that exclusively use one of the target habitats ($n = 3$; SPEC); species that intensively use target habitats at least during one life-cycle stage (but potentially found on other open habitats as well; $n = 6$; OPEN) and generalist species, not linked to target habitat ($n = 18$; GEN) (Annex II, p.157). Three species richness estimates were then computed per patch: R_{SPEC} , R_{OPEN} and R_{GEN} . Because patches were classified into four area classes, a small bias in sampling effort may persist since the time spent in a patch was not exactly proportional to the patch area. Estimated species richness (Chao metric, Chao, 1984) were therefore used instead of observed species richness. Each species was assigned to one of the above specialization category according to Ebert and Rennwald (1991) and Fichet *et al.* (2008).

Local and landscape variables

Variables measured within the patch were referred to as local variables (nectar resources and patch area) in contrast to landscape variables that were measured in the surroundings of the patch (patch connectivity/isolation and landscape context).

Nectar resources were assessed, for each patch, in 2 m² quadrats spaced out every 40 m apart, along transects. We estimated the cover of flowering plants (%) within each quadrat. Three transects per patch were visited in July and August 2008: the main length of the patch and two perpendicular transects at 1/3 and 2/3 of the first main transect. The maximum value (July vs. August) of cover by flowering plants in a quadrat was retained; data for all quadrats in a patch were then summed up and divided by patch area to be used as an assessment of nectar resource density [%FLOWERS]. Target habitats intrinsically contain few plant species delivering nectar resources for butterflies, especially in June and July when most butterfly data were recorded. At that period we observed most of the visitors aggregated on *Cirsium palustre* L. Scop. In addition to %FLOWERS, we used an estimation of the total number of *C. palustre* in a patch, divided by patch area, as a second variable for nectar resource availability [C.PAL].

Based on recent digital habitat maps (2002,2004; 1:10,000, Regional Centre for Nature, Forest and Wood) and a field validation we built a geographic information system (GIS, ESRI, 2002) with target habitat patches. Patch area [AREA], connectivity (Hanski, 1994) [IFM] and nearest neighbour [NEIGHBOUR] were directly derived from the GIS. Connectivity and nearest neighbour were computed using edge-to-edge distances. Connectivity calibration parameters were selected following Moilanen and Nieminen (2002) and Polus *et al.* (2006) recommendations (i.e. α and $\beta = 1$). Landscape context [LU] was analysed using digital land-use maps (PCNOSW, Direction Générale de l'Agriculture & Gembloux Agricultural

university, 2005). Nine land-use types were distinguished: artificialised areas (2.9% of the study area), roads and networks (0.1%), arable lands (23.6%), meadows (12.5%), forests (54.9%), heathlands (1.9%), wetlands (0.5%), ponds and rivers (0.1%) and other (3.4%). We used spatially nested buffers around patch borders to characterise landscape diversity at several spatial extents. Because Davis et al. (2007) suggested that the sphere of landscape influence on butterfly communities may occur both at small and at large extents relative to habitat area, we selected eight buffers: 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000, 2500 and 3000 m. Following Thies and Tschardtke (1999) we excluded patch area from buffer areas and used Simpson diversity index (Simpson, 1949) to calculate landscape diversity at each spatial extent. Pearson's correlation coefficients among all explanatory variables were computed (Supplementary material 1).

Life-history traits

Five life-history traits were chosen in order to characterize species reproduction/life-cycle (laying abundance, voltinism), larval food plant specialization, regional rarity and dispersal abilities (dispersal type). Larval food specialization was classified according to Steffan-Dewenter and Tschardtke (2000b), from strict monophagous to polyphagous species. Bink (1992) defined nine dispersal types, from species dispersing maximum up to 1 ha away from their born site to migrating species. Nominal traits were transformed into numerical traits. Trait values were taken from the scientific literature (Bink, 1992 ; Fichet *et al.*, 2008).

Data analysis

Since the study area consisted in two high plateaux, we first controlled whether species richness estimates responded similarly for both plateaux to all explanatory variables, by the way of general linear models (GLM). As no significant differences were observed between plateaux, data from both plateaux were combined into a single dataset for further analysis.

We used model averaging (Anderson, 2008) to estimate the relative weight of each variable and to calculate averaged β regression coefficients for those variables. Model averaging consists in the ranking and weighing of biologically plausible models, based on model likelihood and model selection uncertainty. The weight of a variable (given the models and the data) is the sum of the weight of the models (w_i) in which the variable is present:

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{r=1}^R \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_r\right)}$$

where Δ_i is the difference between the AICc value (Aikaike Information Criterion corrected for small samples) for the 'best model' and the i^{th} model; R is the total number of models included in the analysis. Since the weight of the variable directly depends on the number of models in which it is present, we additionally computed *nullw*, which is the median weight of

the variable if there was no predictive relation between the explanatory variable and the response variable. This median weight is obtained by randomizing the response variable 1000 times. An associated p-value represents the probability to obtain a value equivalent or higher to w_i if the explanatory variable had no predictive value on the response variable. To measure the extent of the relationship, we computed averaged β regression coefficients. That is, for each variable, we weighted the regression coefficients by the model weights (w_i) and averaged the weighted β coefficients across all models. We considered $\beta = 0$ for the models in which the variable is not present, which lowers model selection bias (San martin, G., personal communication). The HOST variable, as an intrinsically species-specific data, was excluded of this analysis. Landscape context was included at only one extent in a given model since spatially nested buffers are not independent; similarly patch IFM and nearest neighbour were not included simultaneously in a model. Out of all variables, we used the best predictive one (highest w_i) to test for regression slope differences between species richness estimates. We tested whether species sharing similar life-history traits also have similar sensitivities to local or landscape patterns of target habitats. Presence/absence data for each species were fit against explanatory variables with logistic regressions. Rather than β_i (not comparable between data sets), we used the ratio $\beta_i/\sum|\beta|$ as the relative importance of the corresponding explanatory variable (Dupré *et al.*, 2002). β_i is the regression coefficient for a given explanatory variable; $\sum|\beta|$ is the sum of the absolute values of the regression coefficients for all explanatory variables. To summarize species global sensitivity to explanatory variables, we performed a PCA on the above mentioned ratio. The position of a species on the axis of the PCA was used to calculate Pearson's correlation coefficients with the species life-history traits. All analyses were performed on SAS 9.2, implemented by a module developed by Schtickzelle N. (unpublished) and MINITAB 15.0.

Results

In total, for the 43 target habitat patches, we recorded 37 butterfly species and 3379 individuals, among which 27 species were represented by ≥ 3 individuals. The most abundant species were *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus) (45.2% of the total number of individuals), *Thymelicus sylvestris* (Poda) (8.8%), *Ochlodes venatus* (Esper) (7.7%) and *Clossiana selene* (Denis & Schiffermüller) (7.5%). Correlations between observed and estimated species richness were significant for all species richness category: RSPEC $r = 1$ $P < 0.001$; ROPEN $r = 0.927$ $P < 0.001$; RGEN $r = 0.903$ $P < 0.001$).

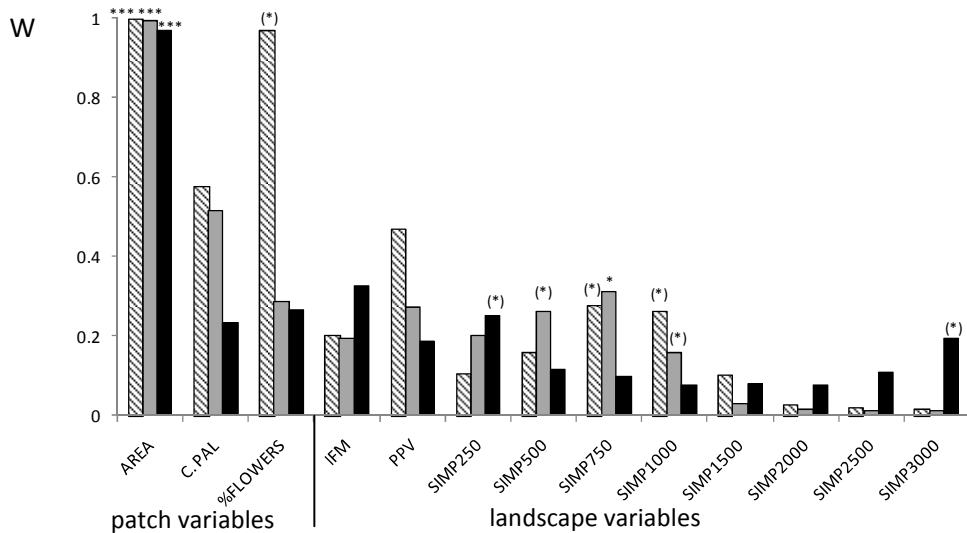


Figure 1. Variables weights (w) according to three species richness estimates: generalist species richness, RGEN (dash), 'open' species richness, ROPEN (grey) and RSPEC (black). P-values represent the probability to obtain a value equivalent to w or higher if the set of explanatory variables had no predictive value on the response variable.

*** $P < 0.001$, ** $0.001 \leq P < 0.01$; * $0.01 \leq P < 0.05$; (*) $0.05 \leq P < 0.1$

C.PAL density of *Cirsium palustre*; IFM patch connectivity; PPV patch nearest neighbor; SIMP Simpson diversity of land-use types

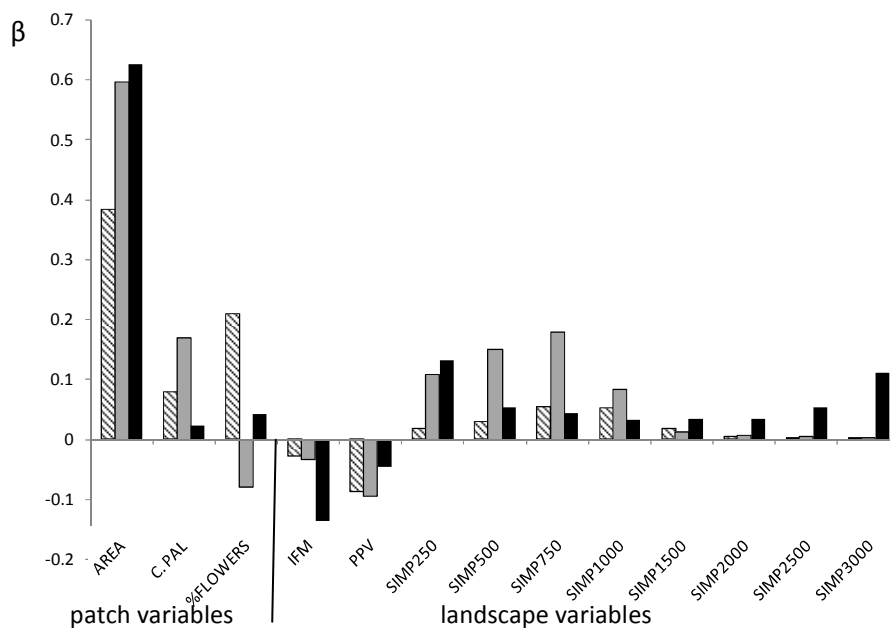


Figure 2. Beta estimates for each explanatory variable, according to three species richness estimate: RGEN (dash), ROPEN (grey) and RSPEC (black).

C.PAL density of *Cirsium palustre*; IFM patch connectivity; PPV patch nearest neighbor; SIMP Simpson diversity of land-use types

Patch area was conferred the highest weights for the three species richness estimates; those weights were significantly higher than expected if there were no relations between patch area and the response variables (all P-values < 0.001 ; Fig. 1 and 2). No specialist species was observed in patches < 4.05 ha. Landscape context up to 1000 m from

the border of the patch showed high weights for RGEN and ROPEN, and a positive relationship with richness estimates (increasing with higher landscape diversity). Since variables of the landscape context were not included simultaneously in models, they each occurred in 11% of the models and will almost inevitably get lower weights than a variable included in all models. This aspect was taken into account with *nsimul*; we showed that landscape context at 750 m ($P = 0.06$) and 1000 m ($P = 0.06$) were marginally significantly linked to RGEN; landscape context at 500 m ($P = 0.06$), 750 m ($P = 0.03$) and 1000 m ($P = 0.07$) were linked to ROPEN. The ratio of the β -area against the β -landscape context up to 750 m was of 7.0 for RGEN and 3.3 for ROPEN (Fig. 2). Only landscape context up to 250 m was linked to RSPEC ($P = 0.05$) (Fig. 1). The w_i of the density of flowers was marginally significant for RGEN ($P = 0.08$).

Patch area was used to compare regression slopes between species richness estimates. Since the number of species highly differed for the three estimates, we used the log-transformation of the response variable. With a logarithmic model, the effect of an increase of one unit of a given variable is a relative change (%) of the response variable. We failed to prove non-parallelism between regression lines for any couple of species richness estimates (interaction species richness * explaining variable: $P > 0.05$; Fig. 3). We found z-values (i.e. β coefficients) from the log-log species-area relationships = 0.189 (RGEN), 0.112 (ROPEN) and 0.160 (RSPEC).

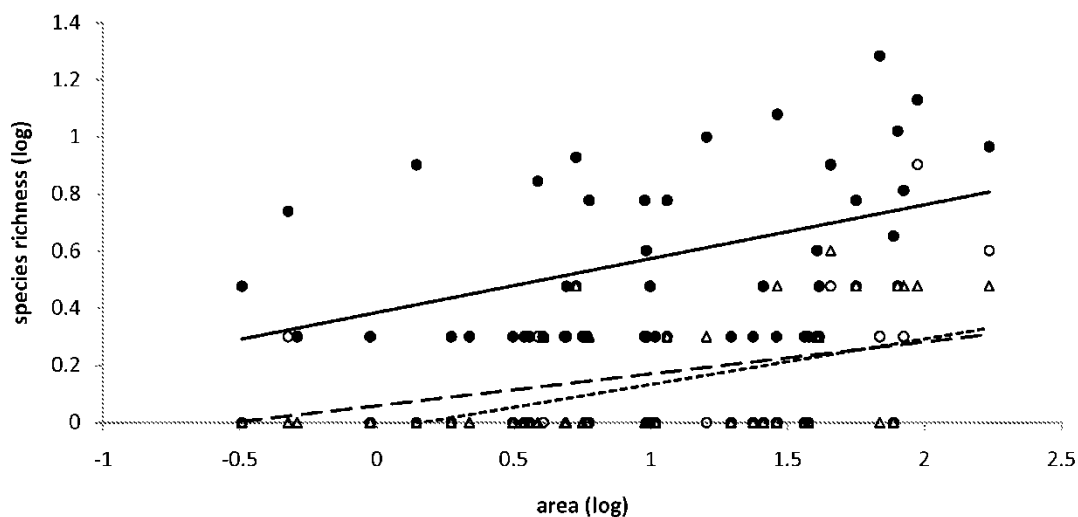


Figure 3. Relationship between patch area and estimated species richness in the patch. Plain circles (plain line) represent generalist species richness, RGEN; open circles (dashed line) represent 'open' species richness, ROPEN and triangles (dotted line) represent specialist species richness, RSPEC.

The convergence for averaged β 's was obtained for 16 species. We retained the fourth first axes of the PCA (77.3% of the explained variance) for correlation analyses. The first axis of the PCA was positively related to species sensitivity to landscape indicators (β -IFM and β -LU1500 to 2500) and was negatively related to species sensitivity to resources (β -C.PAL.). Dispersal type ($r = 0.499$; $P = 0.049$; Fig. 4) and laying abundance ($r = 0.533$; $P =$

0.033) were correlated to this first canonical axis. The second axis opposed β -LU500-1000 to β -NEIGHBOUR and β -LU3000 whereas the third axis opposed β -IFM and β -HOST. High values on the fourth axis corresponded to high values of β -%FLOWERS and β -LU250 and were related to food specialization ($r = 0.572$; $P = 0.021$; Fig.5).

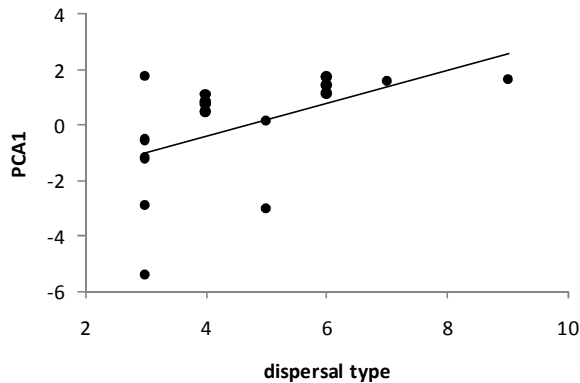


Figure 4 : Relationship between species score on the first canonical axis of a PCA, based on individual logistic regression coefficients (β) for the studied environmental variables, and species dispersal ability.

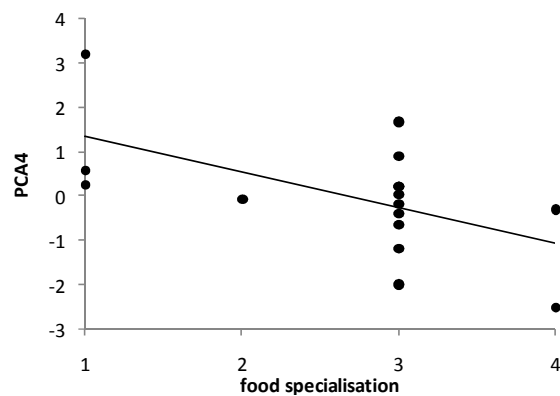


Figure 5. Relationship between species score on the fourth canonical axis of a PCA, based on individual logistic regression coefficients (β) for the studied environmental variables, and species larval food specialization.

Discussion

In this study, we investigated the relative importance of local (patch area and nectar resources) and landscape factors (connectivity and landscape diversity) for butterfly communities in a complex of fragmented wet heathlands.

Patch area showed the highest weight, i.e. the highest probability to be present in the 'best model' explaining species richness. This held true for generalists, specialists and butterflies intensively using target habitats, during at least one life-cycle stage. The relationship between patch area and species richness has been well established in similar studies (Baz *et al.*, 1995 ; Davis *et al.*, 2007 ; Krauss *et al.*, 2003 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2000b); small patches are likely to capture and retain fewer immigrants whilst larger ones capture and maintain more (Baguette *et al.*, 2003a ; Hoeverstadt *et al.*, 2006 ; Schtickzelle *et al.*, 2006). In other studies, specialists have been shown to be more influenced by patch area than generalists (Krauss *et al.*, 2003). Generalists can indeed use other types of habitats in the surrounding landscape matrix. In our study, however, patch area influenced all species similarly. Moreover, compared to other habitats, the z-values for butterflies intensively using target habitats (including strict specialist species) were low (e.g. in calcareous grasslands, $z =$

0.40, Krauss *et al.*, 2003). Among specialist species, *Boloria aquilonaris* (Stichel) and *Proclissiana eunomia* (Esper), two boreo-montane species, are “vulnerable” at the regional scale whereas *Clossiana selene* (Denis & Schiffermüller) is “near threatened” (Fichet *et al.*, 2008). Possibly, as a result of habitat fragmentation, their current populations are too small to give benefit to the smaller patches of a rescue-effect (Brown *et al.*, 1977). No occurrence of those specialists were found on patches <4 ha. Additionally, occurrences of *B. aquilonaris* and *P. eunomia* were significantly constrained by the presence of their host plant (results not shown); this probably lowers the area-effect.

The abundance of nectar resources has been identified as an important factor for butterfly communities (Bergman *et al.*, 2008 ; Mungiura *et al.*, 1992) but, to our knowledge, no studies related to butterfly communities in (semi-)natural habitats explored its differentiated effect according to the species specialization. Only generalist species richness showed a -marginal- relation with nectar resources (flower cover) in the patch. Since they are able to find resources in other habitat as well, they will preferentially remain in target habitat patches with higher nectar availability.

Besides the high contribution of local variables to the explained variance in species richness, we found an effect of the landscape context, within a radius of 1000 m around focal patch for generalist and intermediate species, and within a radius of 250 m for strict specialists. Landscape context has been proved to influence butterfly occurrence on patches, up to 5 km (Bergman *et al.*, 2004). The landscape context was here measured as the diversity in land-use types and was actually negatively correlated to the proportion of forests in the buffer and highly (positively) correlated to the proportion of open semi-natural habitats in the landscape. An increase in landscape diversity may hence be considered both as a decrease of the barrier effect of the matrix and an increase of the probability to find varied resources. However, beyond the close neighbourhoods of the patch, the diversity of the matrix was not related to specialist species richness. On the other hand, the relationship of land-use type diversity with more generalist species let us assume that target habitat patch may play an important role for species richness at a local scale, by offering attracting resources to butterflies. Indeed, the complex of wet heathlands constitutes 28.5% of the semi-natural habitats in the study area; the proportion of the latter being highly correlated with land-use diversity around patches.

There was no significant effect of the patch connectivity/isolation on the butterfly community. Similar results were obtain in fragmented boreal and calcareous grasslands (Bergman *et al.*, 2008 ; Krauss *et al.*, 2003 ; Pöyry *et al.*, 2009 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2000b) or in fragmented forests (Baz *et al.*, 1995). But the effect of connectivity was confirmed in other studies (Öckinger *et al.*, 2006 ; Wettstein *et al.*, 1999). Krauss *et al.* (2003), Steffan-Dewenter *et al.* (2000b) and Pöyry *et al.* (2009) measured connectivity in the same way as in our study, i.e. considering all patches of target habitats in the landscape, in buffers around focal patches of 8, 5 and 1.5 km, respectively. Connectivity calibration parameters α and b equalled one in all those studies; only Pöyry *et al.* (2009) used $b = 0.5$. However, the values of α and b have been shown to have no impact on the results

(Cristofoli *et al.*, *in press* ; Krauss *et al.*, 2003). Öckinger *et al.* (2006), Bergman *et al.* (2008) and Wettstein *et al.* (1999) used the amount of target area in a given radius as a measure of connectivity; hence without decreasing contribution of a neighbouring patch to the connectivity, according to its distance to the focal patch. As underlined by Pöyry *et al.* (2009), the non-detection of an effect of the habitat connectivity in numerous studies may be an artefact due to multicollinearity among explanatory variables. However, the method used in this paper (multimodel analysis) enables to determine which variables are related to the response variable and which variables appear to be related, but only because they are correlated with another predictor (Anderson, 2008). We expected a differentiated effect of connectivity according to species habitat requirements (habitat specialization). This was not the case and it is hence likely that the network of target habitats is still sufficiently connected from a butterfly perspective. This conclusion holds true at least with the way connectivity was measured in this study. For example, Baguette (2003) reported long-distance movements (up to 13 km) between habitat patches for *B. aquilonaris*.

Although we found no effect of connectivity at the community level, our data suggest that the more mobile species are also the species with the highest β -IFM (more mobile species were found on more connected patches). Thomas (2000) suggested that the migration rate is one life-history trait which should be expected to have a particularly strong effect on survival probability in recently fragmented, terrestrial landscapes. Two -not excluding- hypotheses might explain such a pattern. Most of the 16 species on which those results are based are considered as intermediate dispersers (Bink, 1992). According to Thomas (2000) the fragmented state of a habitat harms intermediate dispersers. Indeed, the propensity for emigration events is possibly increased on small habitat patches (i.e. within small populations) well then those intermediate dispersers encounter a high mortality during emigration events. On the opposite, poor dispersers are less confronted to the hostile matrix between isolated habitat patches whereas long dispersers are better adapted to cross heterogeneous landscapes (among the 16 species, only *Vanessa atalanta* [L.] was a very good disperser (Bink, 1992)). Secondly, in highly fragmented landscapes, poor dispersers are possibly not able to respond positively to an increased -but still low- connectivity. Confined to a fixed habitat patch, poor dispersers might hence be more sensitive to area-dependent processes (Rosenzweig, 1995).

Finally monophagous species tended to show higher sensitivity to flower density within patches and to landscape diversity at short distance around the patch. This is rather intuitive since their chances to find a suitable host are more likely in patches with higher plant diversity (Krauss *et al.*, 2005).

In conclusion, we observed a dichotomy in the species responses faced with the spatial structure and the quality of the habitat. This dichotomy lied in the species specialisation for target habitat. Specialists were almost exclusively linked to patch area. These species are threatened at various extents at the regional scale. The restoration of large areas of the complex of wet heathland should hence constitute a priority. On the other hand, the species richness of generalist species communities was influenced by nectar

availability on patches and the landscape context around patches. In the study region, the complex of wet heathlands represented almost one third of the (semi-)natural open habitats and hence probably play an important role for the maintenance of populations of generalist butterfly species. Secondary objectives for restoration and conservation should promote (1) the development of food supply within patches and (2), at the landscape scale, the development of a network of open habitats.

Supplementary material 1: Pearson's correlation coefficients (*P-values*) among explanatory variables.

	AREA	C.PAL	%FLOWERS	IFM	NEIGHBOUR	SIMP250	SIMP500	SIMP750	SIMP1000	SIMP1500	SIMP2000	SIMP2500
C.PAL	-0.182											
	0.243											
%FLOWERS	-0.040	0.183										
	0.797	0.241										
IFM	0.538	0.012	0.031									
	<0.001	0.937	0.842									
NEIGHBOUR	-0.322	0.063	0.077	-0.471								
	0.035	0.688	0.623	0.001								
SIMP250	0.291	0.035	0.083	0.159	-0.132							
	0.058	0.822	0.595	0.307	0.400							
SIMP500	0.235	0.032	0.111	0.215	-0.156	0.941						
	0.130	0.836	0.479	0.166	0.318	<0.001						
SIMP750	0.153	0.071	0.171	0.214	-0.158	0.881	0.975					
	0.328	0.650	0.272	0.167	0.311	<0.001	<0.001					
SIMP1000	0.125	0.081	0.222	0.228	-0.173	0.851	0.939	0.982				
	0.424	0.604	0.153	0.141	0.267	<0.001	<0.001	<0.001				
SIMP1500	0.099	0.130	0.306	0.212	-0.203	0.798	0.863	0.907	0.956			
	0.529	0.404	0.046	0.173	0.192	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001			
SIMP2000	0.092	0.117	0.307	0.163	-0.165	0.754	0.807	0.838	0.893	0.973		
	0.557	0.454	0.045	0.295	0.292	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		
SIMP2500	0.068	0.167	0.310	0.115	-0.165	0.697	0.760	0.786	0.838	0.931	0.981	
	0.667	0.285	0.043	0.463	0.290	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	
SIMP3000	0.025	0.178	0.309	0.054	-0.139	0.648	0.715	0.738	0.785	0.884	0.947	0.988
	0.874	0.253	0.044	0.732	0.374	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

C.PAL density of *Cirsium palustre*; *IFM* patch connectivity; *NEIGHBOUR* patch nearest neighbour; *SIMP* Simpson diversity of land-use types

Chapitre 4 — Colonization credit in restored wet heathlands

Sara Cristofoli ¹, Julien Piqueray ¹, Marc Dufrêne ², Jean-Philippe Bizoux ¹ and Grégory Mahy ¹

¹ *Gembloux Agricultural University. Laboratory of Ecology. Passage des Déportés, 2 ; B-5030 Gembloux (BELGIUM).*

² *Ministère de la Région Wallonne, Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois, Avenue Maréchal Juin 23, B-5030 Gembloux (BELGIUM).*

Article accepté dans la revue *Restoration Ecology*



Tollihot – après mise à blanc et bouchage de drains

Abstract

While human-driven landscape modification is generally characterized by habitat destruction and fragmentation, it may also result in the creation of new habitat patches, providing conditions conducive to spontaneous colonization. In this paper, we propose the concept of 'colonization credit' (i.e. the number of species yet to colonize a patch, following landscape changes) as a framework to evaluate the success of colonization, in terms of species richness, in new/restored habitats, taking into account the spatial structure of landscapes. The method mirrors similar approaches used to estimate extinction debt in the context of habitat fragmentation, i.e. comparisons, between old and new habitat patches, of the relationships among spatial patch metrics and patch species richness. We applied our method to the case of spontaneous colonization of newly-created habitat patches suitable for wet heathland plant communities in South Belgium. Colonization credit was estimated for the total species richness, the specialist species richness and the species richness of three emergent groups of specialist species, delineated on the basis of dispersal traits. No significant colonization credit was identified, either in patches created 25-55 years ago, or in those created within the past 25 years, with the exception of species from our first emergent group (mostly anemochorous species with long-term persistent seed bank). However, the differential response of species in that first emergent group could not be explained through their characteristic life-history traits. The results of this study are encouraging and suggest that deliberate, directed restoration activities could yield positive developments in a relatively short period of time.

Keywords: colonization credit, habitat restoration, life-history traits, plant species richness

Résumé

Bien que l'altération des paysages anthropogéniques soit généralement caractérisée par les processus de destruction et de fragmentation, elle peut également résulter en la création de nouvelles taches d'habitat. Celles-ci peuvent fournir des conditions propices à la colonisation spontanée par les espèces. Dans cet article, nous proposons le concept de crédit de colonisation (i.e. le nombre d'espèces dont une colonisation future est attendue dans une tache d'habitat, étant donné le contexte spatial de la tache) en tant qu'outil à l'évaluation du succès de colonisation. Ce succès est évalué en termes de richesses spécifiques, dans les nouvelles taches d'habitat, en prenant en compte la structure spatiale de ces taches. La méthode trouve ses fondements dans des approches similaires servant à estimer la dette d'extinction, dans le contexte de la fragmentation d'habitat. Concrètement, les anciennes et les nouvelles taches d'habitat sont comparées sur base des relations existant entre les métriques spatiales caractérisant les taches d'habitat et la richesse spécifique au sein de ces taches. La méthode a été appliquée au cas de la colonisation spontanée de taches d'habitat nouvellement créées, appropriées au développement de communautés de plantes vasculaires du complexe de lande humide, dans le sud de la Belgique. Le crédit de colonisation a été estimé pour la richesse spécifique totale, en espèces spécialistes et pour la richesse spécifique de trois groupes émergents d'espèces spécialistes définis sur base de traits d'histoire de vie. Nous n'avons pas identifié de crédit de colonisation, ni au sein des taches d'habitat créées 25-55 ans avant la présente étude, ni dans les taches d'habitat créées au cours de 25 dernières années. Une exception toutefois, est celle de la richesse spécifique du premier groupe émergent (principalement composé d'espèces anémochores avec une banque de graines persistante). La réponse contrastée des espèces de ce premier groupe émergent n'a pas pu être expliquée à partir de leurs traits d'histoire de vie. Les résultats de cette étude sont encourageants et suggèrent que la restauration dirigée peut aboutir à des résultats positifs, en une courte période de temps.

Mots-clés : crédit de colonisation, restauration d'habitat, landes, traits d'histoire de vie, richesse spécifique de plantes vasculaires

Introduction

Anthropogenic activities are currently the primary drivers behind landscape and hence, biodiversity dynamics (Baudry *et al.*, 1993 ; Jongman, 2002). A common characteristic of human-driven landscapes is the destruction and fragmentation of natural and semi-natural habitats (Saunders *et al.*, 1991). Such fragmentation is expected to increase the risk of extinction in remnant populations due to population size reduction and/or low colonization rates and, as a result, to affect species diversity (Fahrig *et al.*, 1994 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Young *et al.*, 2000). However, in a human-driven landscape, changing conditions may also give threatened species an opportunity to recover. Dynamics within these landscapes may include the creation of new habitat patches, encouraging conditions that are conducive to spontaneous colonization by species from natural or semi-natural habitats and, hence, allowing for the potential extension of isolated populations (Krüger *et al.*, 2002). This situation may be represented by locations resulting from undirected management such as road sides (Quintana-Ascencio *et al.*, 2007), abandoned quarries and mining sites (Bizoux *et al.*, 2004 ; Krüger *et al.*, 2002) and forest clearings (Collins *et al.*, 1985) as well as by directed restorations. Understanding how far, and how fast, species will travel to colonize the newly-created habitat patches, as well as the underlying processes involved, is crucial for the understanding and management of biodiversity. A large body of studies dedicated to evaluating the colonization success in new or restored habitats have focused, firstly, on a local scale, i.e., how species diversity relates to site management (e.g. Bossuyt *et al.*, 2001 ; Cullen *et al.*, 1993 ; Kiehl *et al.*, 2006) and, more recently, on the qualitative effect of landscape spatial structure surrounding newly-created habitat patches (Jacquemyn *et al.*, 2003a ; Vellend, 2003 ; Verheyen *et al.*, 2006). Those studies highlighted that the probability for a species to establish depends on its presence in the local or regional species pool and on environmental filters such as landscape structure, biotic interactions (e.g. presence of dispersal agents), the ability of newly arrived seeds to germinate and the longevity of the soil seed bank (as reviewed by Bakker *et al.*, 1999). A methodology that aims to *quantitatively* evaluate the success of colonization, in an explicit spatial context, would be especially relevant to activities associated with the restoration of ecological networks (Jongman *et al.*, 2004).

In this paper we propose a methodology for evaluating colonization success in newly-created patches, using species richness in a spatially-explicit context, in reference to a regional species pool. This process was derived from reverse dynamics theories and models, i.e., loss of patch area and subsequent extinction debt. Extinction debt theory postulates that, following habitat loss, a survival threshold area exists which is crossed by some species but, due to the time lag in the response to environmental change, these species have not yet been extirpated from the affected habitat (Hanski *et al.*, 2002 ; Tilman *et al.*, 1994). A mirror hypothesis may be postulated in the case of colonization of newly created habitat patches: new patches of habitat may exhibit a '*colonization credit*' in comparison to old patches due to the time lag for species dispersal, i.e., the length of time it takes new species to move into

new habitat patches. The colonization credit is defined herein as the number of species yet to colonize a patch, following landscape changes, until the patch reaches the equilibrium between species richness and patch spatial properties.

Species differ in dispersal ability and may therefore be expected to respond differently to colonization opportunities. However, due to considerable differences in the regional species pool, studying each species individually may result in site-specific results not transferable to other areas (Adriaens *et al.*, 2006). Trade-offs between seed attributes, linked to both space and time dispersal (e.g., seed production, seed size, seed bank persistence, seed dispersal vector) have been reported (e.g. Eriksson *et al.*, 1998 ; Moles *et al.*, 2006). As a result, comparing species with a similar combination of traits would be more pertinent than comparing species based solely on individual traits. Hence, to detect plant characteristics that favor or hamper the colonization process, an emergent group (i.e., a set of species that share similar life-history trait combinations) approach can be useful (Lavorel *et al.*, 1997).

Heathlands are good case study sites for the assessment of the colonization dynamics in restored habitats in fragmented landscapes. On the one hand, those open habitats have been highly fragmented in Western Europe since the end of the 19th century due to abandonment of traditional agro-pastoral practices (mowing, extensive grazing, sod-cutting), agriculture intensification, and natural or anthropic reforestation. On the other hand, due to specific forest management practices, vegetative cover may shift from woody type to open habitat dominated by grasses and herbaceous forbes. Moreover, their status as one of the main (semi-) natural landscapes in Western Europe (Webb, 1998b), and refugia for unique plant and animal species, makes them valuable from a conservation standpoint (Gimingham, 1972 ; Michael, 1996) and has fostered restoration programs.

In this study, we used vascular plant communities of wet heathlands and closely associated habitats in the High Ardenne, Belgium, to address questions of how species richness may be restored in newly-created habitat patches. For this purpose we developed a method to test for a colonization credit in newly-created habitat patches. Our specific goals were to (1) quantify a potential colonization credit in newly-created habitat patches suitable for wet heathland plant communities, by relating species richness estimates to patch spatial configuration and (2) investigate whether the extent of the colonization credit is related to combinations of species dispersal traits, by the use of emergent groups.

Methods

Study sites

The study region covers an area of 797 km² (lat 50°N, long 5°E) including two plateaus at the highest altitudes in Belgium (Plateau de Saint-Hubert and Plateau des Tailles, 400 to 650 m a.s.l.). This region hosts one of the last significant aggregations of boglands, poor fens and wet heathlands in Belgium, which are the target habitats of this investigation. This

complex of habitats is restricted to nutrient poor, relatively acid and poorly drained environments (Gimingham, 1972 ; Manneville *et al.*, 1999). The distinction between the three habitats mainly relies on peat depth, depending on the soil moisture regime. Wet heathland develop on mineral soils with high phreatic fluctuations (<10 cm peat); poor fens on soils with temporary or almost permanent floods (20-80 cm peat) and boglands on soils with sub-outcropped perched water table (>1 m peat). Due to the continuous variation of environmental conditions, target habitats are, in fact, generally closely associated in mosaics and form a complex of habitats hardly separable. Nevertheless, those habitat mosaics are restricted to limited spatial areas within well-defined patches surrounded by forests and intensive meadow. In the study region, *Picea abies* [L.] Karst (Spruce) was intensively planted since the end of the 19th century (Clicheroux, 1985), resulting in an important fragmentation of (semi-) natural habitats. However, forest clearing in less productive areas has been promoted over several years either because conditions were judged less than ideal for wood production or for nature conservation purposes. Assuming abiotic conditions meet the requirements of the target communities (see below), those newly-created habitat patches (clearcut) present colonization opportunities for species. It is understood that colonization process was not subjected to human intervention. Since the abandonment of traditional agro-pastoral practices, no management actions were undertaken on those patches.

Patch configuration and history

To quantitatively estimate the colonization credit, we used a method inspired by Helm *et al.* (2006), whereby the relationships between patch spatial metrics and species richness for two groups of patches were compared; in our case, the two groups were *old* and *new* habitat patches (Fig. 1). Old habitat patches were patches historically present, on the basis of a reference date, in the landscape. They serve as a reference to evaluate restoration success in newly created patches. Because those old patches were present in the landscape for a long period we can postulate that they provide the situation closest to equilibrium for relationships between patch spatial configuration and species diversity. New patches were habitat patches suitable for wet heathland plant communities created since the reference date. Hence, the estimation of a colonization credit required that we (1) identified patches currently suitable for target habitat development in the landscape, (2) distinguished between *old patches* and *new patches* and (3) determined current patch metrics among the selected patches. Recent habitat maps (2002, 2004; 1:10,000) produced by the regional Research Center for Nature, Forest and Wood were used to identify existing patches of the target habitats within the study area. All patches were digitized using ArcGIS 8.3 (ESRI, 2002). The study was completed on 59 patches. We used detailed older topographic maps with land use information (1950s and 1980s, 1:20,000 and 1:10,000, respectively, National Geographical Institute, Bruxelles) to confirm that patches were (1) present before the 1950s (old patches), (2) created between the 1950s and the 1980s (new patches ~25-55 years old) or (3) created after the 1980s (new patches <25 years old). Separating new patches by dates allowed us to test for a difference in the level of the colonization credit in relation to the

colonization time lags (i.e., ~ 25-55 years old and <25 years old). To verify abiotic conditions for target communities were met in new patches a potential habitat map was created on the basis of soil properties (derived from the Walloon digital soil map, FUSAGx, 2004) and altitude. It is hereafter understood that a new patch is located inside potential areas. In addition, and because target habitats underwent an important fragmentation process we characterized the evolution of old patches area/connectivity before the 1950s, using topographic maps from the 1770s and the 1880s (1:25,000 and 1:20,000, respectively, National Geographical Institute, Bruxelles).

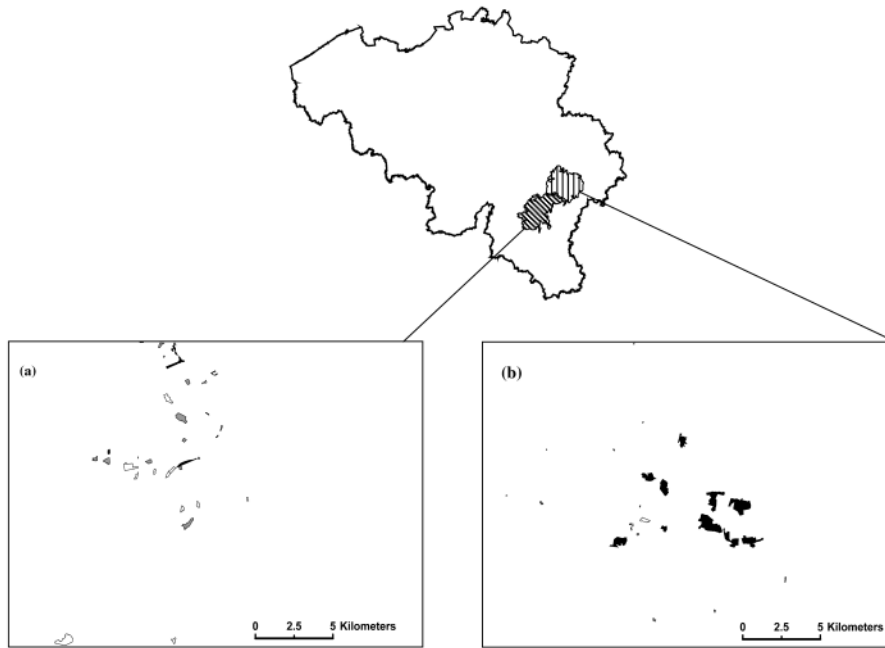


Figure1. Location of the study area in Belgium and on the Plateau de Saint-Hubert (a) and Plateau des Tailles (b). The surveyed patches >55 years, ~25-55 and <25 years old are displayed in black, light grey and white, respectively.

To assess present patch configuration we used patch area and connectivity. Patch area was directly derived from GIS information. Patch connectivity was computed with Hanski's Incidence Function Model -*IFM*- (Hanski, 1994), using edge-to-edge distances between all patches. This metric takes into account distances to (d_{ij}) and the area of (A_j) all possible source populations in the landscape (Moilanen *et al.*, 2002). Because the species diversity-isolation relationships may be sensitive to the way connectivity is measured (Tremlovà *et al.*, 2007), a second connectivity measure (S) was used. S weights the *IFM* by the focal patch area (A_i) (Moilanen *et al.*, 2002):

$$IFM_i = \sum_{j \neq i} e^{-\alpha d_{ij}} A_j \quad S_i = A_i^c \sum_{j \neq i} e^{-\alpha d_{ij}} A_j^b$$

IFM and S calibration parameters were selected following Moilanen and Nieminen (2002) recommendations and following values commonly used in recent plant community studies: $\alpha=1$, $b=0.5$ and $c=0.3$ (e.g. Adriaens *et al.*, 2006 ; Bruun, 2000 ; Kolb *et al.*, 2005 ; Lindborg,

2007). The general relationships among connectivity metrics and species richness were not modified by using lower α values (results not shown).

Because species diversity within a patch may also be linked to environmental heterogeneity of the patch (Harner *et al.*, 1976), we also used a measure of diversity of soil conditions as independent variable to explain species richness. Soil diversity was measured with the Shannon's Diversity Index (Shannon *et al.*, 1949), taking into account the relative surface of the different soil types identified on the basis of the Walloon digital soil map (FUSAGx, 2004). The soil classification was simplified; soil types were combined from a functional standpoint into 10 classes, based on depth of peat and drainage.

Plant species richness and emergent groups

Plant species richness at each of the 59 selected patches was assessed during the summer of 2006 through a complete inventory of the vascular plants. Nomenclature followed Lambinon *et al.* (1992). From the 169 species recorded, we identified 48 specialist species of the target habitats on the basis of (1) regional classification of plant communities (Duvigneaud, 2001 ; Lebrun *et al.*, 1949 ; Noirfalise *et al.*, 1976) and (2) the judgment of experts.

To delineate emergent groups, using only specialist species, six plant life-history traits were selected (Table 1). As trade-offs among life-history traits are frequent (e.g. Ehrlén *et al.*, 1998 ; Rees, 1993), we only selected a reduced number of traits. Traits were chosen in order to characterize species dispersal abilities (spatial and temporal), since we were interested in the potential for colonization of recent patches. In addition to diaspore characteristics (weight, dispersal agent, seed bank persistence), we also took into account the breeding system and clonal reproduction, both of which help determine dispersal capacity and subsequent survival on a regional scale (Eriksson *et al.*, 1998). Life-span was not included in the study because all specialist species were perennials. Trait values were taken from the scientific literature and databases (Bastin *et al.*, 1996 ; Fitter *et al.*, 1994 ; Hodgson *et al.*, 1995 ; Klotz *et al.*, 2002). On average, 95% of the trait values were available per species. Since evaluation of the colonization credit is based on the relationships between species richness of each emergent group and patch metrics (see below), we decided that only life-history traits exhibiting a strong correlation with these metrics should be kept to delineate emergent groups. We made the hypothesis that the species richness of old patches was closer to equilibrium with patch metrics than the species richness of more recent patches. Consequently only old patches were used in the subsequent analysis. Using a RDA (redundancy analysis), we tested for a linear relationship between a matrix containing the number of occurrences of each life-history trait categories at each patch (depending on the species found in the patch) and a matrix containing explanatory spatial and soil metrics at each patch. To deal with plant life-history traits expressed by more than a single category (dispersal agent), categories were coded in a binary fashion and treated independently in the RDA. Only life-history traits for which categories were explained at a level of at least 20% by patch metrics were kept for further analysis.

Table 1. List of life-history traits used to classify specialist species of the complex of wet heathland in this study.

PLANT TRAIT	TRAIT CATEGORIES
Breeding system	(1) allogamous; (2) autogamous; (3) mixed mating system
Reproduction type	(1) mixed propagation; (2) mostly vegetative; (3) mostly by seed
Diaspore type	(1) fruit; (2) seed
Diaspore weight (g)	(1) <0.1; (2) 0.1-0.5; (3) >0.5
Seed bank type	(1) long term persistent (>5 years); (2) short-term persistent (1-5 years); (3) transient (<1 year)
Dispersal agent	(1) unspecialised; (2) anemochory; (3) hydrochory; (4) zoochory; (5) myrmechory

Additional analysis was similar to that described by Adriaens et al. (2006). A species distance matrix was built using the Sokal & Sneath coefficient of similarity (Sneath *et al.*, 1972) based on species life-history traits. Patch coordinates on the first six axes of a PCoA (Principal Coordinates Analysis) made on the distance matrix were used for the K-Means non-hierarchical clustering method (MacQueen, 1967) to delineate emergent groups of species (the 6th axis corresponding to the inflection point of the axes eigenvalues). The contribution of each plant life-history trait to the clustering was analysed with the χ^2 -statistic.

MINITAB 14.0 (Minitab, 2000) was used to build the distance matrix and for the K-means clustering method; RDA and PCoA were completed using Canoco 4.5 (Ter Braak *et al.*, 2002). A list of specialist species' life-history traits can be found in supplementary material 1.

Estimation of the colonization credit

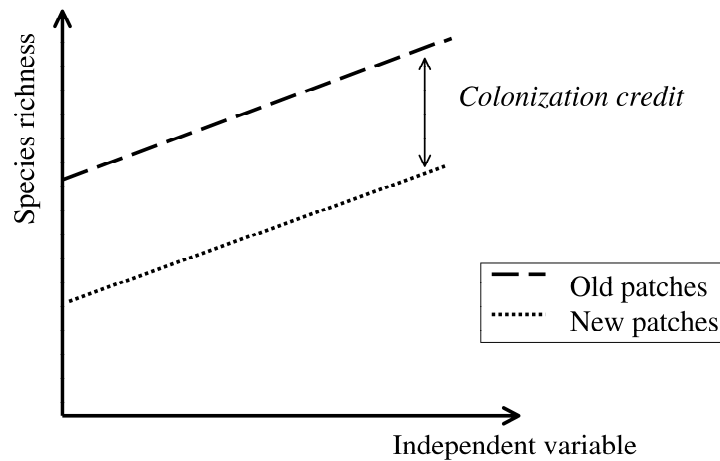
Since relationships between the different species richness types and patch metrics were not significantly different between both plateaus (results not shown), data were combined into a single dataset for further analysis.

Estimation of the colonization credit was based on the comparisons of patch metrics – species richness relationships for old (> 55 years old) and new patches (considering independently ~25-55 years old patches and < 25 years old patches).

Colonization credit was estimated for the total species richness (R_{TOT}), the specialist species richness (R_{SPEC}) and the species richness of the emergent groups (EG_{I-III}). In our method, species richness was fitted with the four patch metrics (area, *IFM*, *S*, and soil diversity) through simple linear regression. This was done independently for new and old patches and for the different estimates of species richness. Two models were selected on the basis of coefficients of determination (r^2): one for new patches and one for old patches (Fig. 2). Model criteria were that both models should (1) be built with the same independent variable, (2) not exhibit non-normality nor heteroscedasticity of residuals at a 5%

significance level and (3) exhibit the lowest possible p -value for determination of the significance of the regression model. Parallelism between regression lines of the two models was tested using a GLM. Non-parallelism would indicate that species richness responded differently to patch metrics for new and old patches. If the parallelism was accepted, a perfect parallelism between both straight regression lines was forced. The distance between the two regression lines was estimated (GLM), providing a measure of the colonization credit (Fig. 2). The selected independent variable was set as covariable in the model.

Figure 2. Illustration of the method used to estimate colonization credit. Two linear regression models between species richness and the selected patch/landscape metric (independent variable) were built: one for *old patches* and one for *new patches*. When parallelism between regression lines is accepted, a perfect parallelism is forced and the colonization credit is estimated by the intercept differences.



Results

Patch configuration and history

Patch area varied from 0.22 to 94.25 ha. Twenty-six out of 59 studied patches were created after the 1980s (<25 years old). Sixteen out of 59 patches were created between the 1950s and the 1980s (~25-55 years old). Seventeen out of 59 patches were already present in 1950s (old patches). Whatever reference date was used, new patches were significantly smaller and more isolated than old patches (Table 2). Old patches underwent fragmentation primarily between the 1770s and the 1900s (mean area loss 98.7%). Since the 1900s, however, old patch area was more stable: we recorded a further decline of 0.8% from the 1900s until present day (results not shown).

Plant species richness and emergent groups

Using the 1980s as the reference date, specialist species richness averaged 10.85 species per new patches (<25 years old) and 18.53 per old patches. Using the 1950s as the reference date, new patches (~25-55 years old) hosted a mean of 14.56 species (Table 2).

The total variability of life-history traits explained by all patch metrics reached 48.0% ($p = 0.020$) for all canonical axes resulting from the RDA. The explained variance of life-

Table 2. Comparison of mean area, connectivity (IFM) and soil diversity, as well as total (R_{TOT}) and specialist (R_{SPEC}) species richness, between old patches (>55 years old) and new patches <25 years old (i.e. with the 1980s as reference date) or new patches ~25-55 years old (1950s).

	Area (ha)			IFM			Soil diversity			R_{TOT}			R_{SPEC}		
	\bar{X}	(SD)	range	\bar{X}	(SD)	range	\bar{X}	(SD)	range	\bar{X}	(SD)	range	\bar{X}	(SD)	range
Old patches (n=17)	30.28	(28.04)	0.51-94.25	54.20	(49.57)	0.23-168.94	1.04	(0.41)	0.35-1.55	34.41	(10.18)	19-55	18.53	(6.99)	8-30
New patches <25 years old (n=26)	4.70***	(9.23)	0.22-46.45	22.05**	(16.58)	0.24-47.37	0.60**	(0.41)	0.00-1.40	24.73	(9.13)	11-42	10.85	(4.64)	5-19
New patches ~25-55 years old	8.16**	(10.55)	0.47-41.07	27.12*	(16.29)	0.01-57.22	0.96 ^{ns}	(1.01)	0.00-4.75	28.25	(8.26)	18-49	14.56	(4.77)	9-27

*** p-value <0.001; ** p-value <0.01; * p-value <0.05; ^{ns} p-value ≥0.05. p-values were obtained from an analysis of variance (ANOVA) comparing each parameter between old and new patches.

Table 3. Overview of life-history trait distribution among emergent groups of specialist species.

Life history trait	χ^2 -test		EG ⁺ I	EG ⁺ II	EG ⁺ III	% of available values
	p	(df)	n=16	n=14	n=18	
Breeding system	<0.001	(4)	69/31/0 <i>0.85/1.33/4.67</i>	100/0/0 <i>6.17/2.62/4.08</i>	0/22/78 <i>9.38/0.12/14.58</i>	100
Reproduction type	0.001	(4)	62/0/38 <i>0.04/3.33/8.00</i>	79/21/0 <i>0.30/0.01/1.75</i>	61/39/0 <i>0.08/2.82/2.25</i>	100
Diaspore type	0.150	(2)	44/56 <i>0.74/1.12</i>	79/21 <i>0.76/1.17</i>	61/39 <i>0.01/0.01</i>	100
Diaspore weight (g)	<0.001	(4)	50/29/21 <i>2.65/0.01/1.53</i>	0/8/92 <i>3.54/2.10/7.26</i>	29/47/24 <i>0.03/1.76/1.52</i>	92
Seed bank type	0.144	(4)	79/14/7 <i>1.65/0.48/1.56</i>	50/17/33 <i>0.03/0.22/0.52</i>	35/35/30 <i>1.05/1.06/0.28</i>	90
Dispersal agent	<0.001	(8)	7/80/0/0/20 <i>0.64/5.48/2.54/4.00/3.34</i>	33/0/33/22/0 <i>0.34/3.09/2.34/0.00/0.54</i>	12/29/24/53/0 <i>0.19/0.96/0.21/3.20/1.36</i>	81
Specialist species			<i>Agrostis canina</i>	<i>Caltha palustris</i>	<i>Andromeda polifolia</i>	
			<i>Calamagrostis canescens</i>	<i>Carex canescens</i>	<i>Carex demissa</i>	
			<i>Calluna vulgaris</i>	<i>C. echinata</i>	<i>C. hostiana</i>	
			<i>Dactylorhiza maculata</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>C. panicea</i>	
			<i>D. sphagnicola</i>	<i>C. lasiocarpa</i>	<i>Comarum palustre</i>	
			<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>C. nigra</i>	<i>Eriophorum angustifolium</i>	
			<i>D. flexuosa</i>	<i>C. ovalis</i>	<i>Galium palustris</i>	
			<i>Drosera rotundifolia</i>	<i>C. paniculata</i>	<i>Juncus acutiflorus</i>	
			<i>Epilobium palustris</i>	<i>C. rostrata</i>	<i>J. bulbosus</i>	
			<i>Erica tetralix</i>	<i>Empetrum nigrum</i>	<i>Juncus effusus</i>	
			<i>Eriophorum vaginatum</i>	<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>J. squarrosus</i>	
			<i>Luzula multiflora congesta</i>	<i>Potentilla erecta</i>	<i>Narthecium ossifragum</i>	
			<i>L. m. multiflora</i>	<i>Scirpus cespitosus</i>	<i>Poa palustris</i>	
			<i>Molinia caerulea</i>	<i>Trientalis europaea</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	
			<i>Polygala serpyllifolia</i>		<i>V. oxycoccus</i>	
			<i>Salix repens</i>		<i>V. vitis-idaea</i>	
					<i>V. uliginosum</i>	
					<i>Viola palustris</i>	

EG = emergent group. Values are occurrences (%) of each trait category (respective to Table 1) within emergent groups; contribution of each category to χ^2 is italicized beneath the % occurrence. Specialist species are listed for each emergent group.

history trait categories ranged from 26.6 to 73.3%. All plant life-history traits and categories were, therefore, kept for subsequent analysis. After a thorough examination of different cutting levels, three emergent groups (EG) were retained (Table 3). *EG I* contained species reproducing by seeds or by a combination of asexual and sexual propagation, with small diaspores mainly dispersed by anemochory and forming persistent seed banks, including most of grass species. *EG II* included species with a low potential of strict vegetative reproduction, heavy diaspores dispersed in an unspecialized way or by zoo-, hydrochory; these were mainly of the *Carex* genus. *EG III* was composed of plants with vegetative or mixed reproduction strategies. For those relying on seed reproduction, most have a mixed mating system (none are strict allogamous). Zoochory is a commonly used dispersal method. *Juncus* and *Vaccinium* species were clustered in this third group.

Estimation of the colonization credit

Patch area was selected to test for differences of species richness between new and old patches in all cases, at the exception of R_{TOT} for which the metric S was selected (Table 4). Species richness of old patches showed a stronger relationship to the selected patch metrics than did new patches. Depending on species richness estimates, the proportion of variation in species richness explained by the selected metric (r^2), using the 1980s as the reference date, ranged from 8.7 to 26.9% for new patches (<25 years old) and from 44.1 to 59.9% for old patches. Using the 1950s as the reference date, new patches (~25-55 years old) had an r^2 range of 12.1 to 42.1% (Table 4). The null hypothesis of parallelism between regression lines for old and new patches was rejected in none of the cases, allowing estimation of the colonization credit. No significant colonization credit was found on any date with regard to either total species richness or total richness of specialist species. However, when looking at emergent groups independently, we identified a colonization credit of an average level of 1.3 species (i.e., 8.1% of all *EG I* species) with the 1980s as the reference date ($p = 0.044$). The number of 1.3 species from *EG I* expected to colonize new patches is a constant for all values of the independent variable (see fig. 2). Expressed as a percent of species expected to colonize a patch compared to species that have already colonized that patch, the mean credit is 35%, ranging from 19% for large patches to 65% for small patches (Fig. 3). When excluding three outliers, i.e., three patches hosting only one species from *EG I* and thus having a credit of 130%, the relationship between the credit expressed as a percentage and patch area (log) is significant ($r^2 = 0.20$; $p = 0.040$). The colonization credit was also computed with the 'non-selected' patch variables (results not shown), when the p -value associated to the regression line for new patches was not too high (<0.200). In all cases, i.e. at least with one non-selected variable per species richness estimate, trends were confirmed: no colonization credit at the exception of *EG I* species. No colonization credit was detected for *EG I* species with the 1950s as the reference date.

Table 4. Estimation of the colonization credit for the different species richness estimates (R_{TOT} , R_{SPEC} and three emergent groups) on two dates.

	<i>n</i>	Patch Metric	r^2 (%)	<i>p</i> Value	p^a	Colonization Credit ^b (<i>p</i> Value)
1980s						
R_{TOT}						
New	26	S^c	10.0	0.116	0.773	3.9 (0.187)
Old	17		53.4	0.001		
R_{SPEC}						
New	26	Area	26.9	0.007	0.499	2.5 (0.125)
Old	17		59.9	<0.001		
EG I						
New	26	Area	8.7	0.144	0.907	1.3 (0.044)
Old	17		59.6	<0.001		
EG II						
New	26	Area	21.5	0.017	0.366	0.7 (0.277)
Old	17		51.2	0.001		
EG III						
New	26	Area	23.2	0.013	0.426	0.4 (0.566)
Old	17		44.1	0.004		
1950s						
R_{TOT}						
New	16	S^c	12.1	0.188	0.739	1.8 (0.534)
Old	17		53.4	0.001		
R_{SPEC}						
New	16	Area	36.7	0.013	0.472	-0.5 (0.762)
Old	17		59.9	<0.001		
EG I						
New	16	Area	28.0	0.035	0.603	0.3 (0.600)
Old	17		59.6	<0.001		
EG II						
New	16	Area	42.1	0.007	0.200	-0.2 (0.472)
Old	17		51.2	0.001		
EG III						
New	16	Area	19.7	0.008	0.833	-0.4 (0.643)
Old	17		44.1	0.004		

r^2 = percentage of variation of species richness (Y) explained by the selected metric (X), respectively for new and old patches. When parallelism between regression lines for new and old patches is accepted (*p*-value), an estimation of the mean number species expected to colonize new patches, with the associated statistical significance, was calculated.

^a The *p*-value were obtained from a GLM, testing the interaction between new/old factor and the independent factor.

^b Units are a number of species.

^c Connectivity index (IFM*patch area).

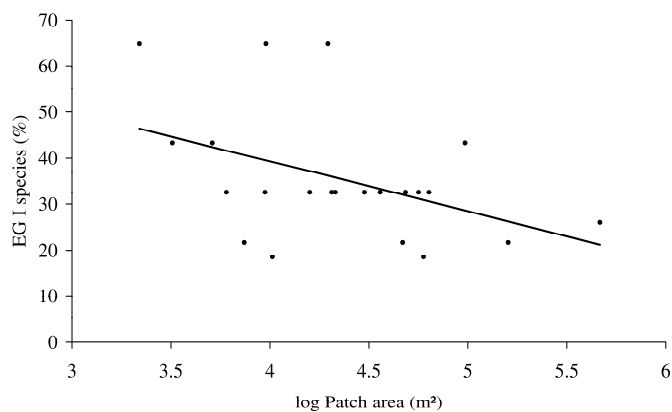


Figure 3. Relationship between patch area (log) and the percentage of specialist species from EG I expected to colonize new patches with respect to the number of species from EG I that have already colonized new patches ($r^2 = 0.20$, $p = 0.040$). All percentages correspond to the value of 1.3 species as colonization credit.

Discussion

In response to the fragmentation of natural and semi-natural habitats, steps have been made in recent years to identify the impacts of fragmentation, and formulate strategies to halt population declines and potential extirpation or even extinction. As a consequence, the restoration of functional habitat networks has become an important goal, and the understanding of colonization dynamics and processes is a critical component of those efforts (Jongman *et al.*, 2004). The cost of habitat restoration –recreation and maintenance of suitable environmental conditions (Bakker *et al.*, 1996)- can be borne by society only if the true success of colonization can be evaluated in terms of potential new species in target communities. To this end, we proposed the concept of ‘colonization credit’ as a framework to evaluate the success of colonization in restored habitats, in reference to an existing regional species pool, taking into account the spatial structure of landscapes.

We found species richness response to the selected patch metrics was similar for new and old patches. In the contrary case, both groups of patch (old vs. new) would exhibit different slopes of regression lines, i.e. species richness response to an increase of the selected metric would be higher for one of the group. In this latter case, the colonization credit would vary as a function of the selected metric and would not be computable by the proposed method, which is the most important limitation of our method.

Despite parallelism of regression lines, the part of the variation of species richness explained by patch metrics was higher for old patches than for new ones. This may be an indication that -on average- new patches have not yet achieved relative equilibrium between species richness and patch configuration and may therefore exhibit a potential colonization credit. Our results, however, suggest that the difference of species richness, between new and old patches is not substantial. No significant colonization credit could be found for patches created ~25-55 years ago, or for those created over the past 25 years, with the exception of species from EG I. The failure to detect a significant colonization credit in most cases suggests that species have responded relatively quickly (<25 years) to modifications of the landscape structure (i.e creation of new patches). Although a more precise estimate of colonization rate would only be possible if better information on when the ‘<25 years’ patches were actually created was available, the data in hands are, nevertheless, encouraging as they imply a relatively fast species response. Restoration projects, therefore, become more favorable since the time scale for response is relatively short. Moreover the absence of colonization credit for species richness estimates based on specialist species indicated that, beyond similar species richness to old patches, new patches host species of conservation importance (and not only generalist species). These data are all the more encouraging because the study was conducted in highly fragmented habitats. With high level of habitat fragmentation, diaspore would be expected to be dispersed between isolated patches with greater difficulty, and the rescue-effect (Brown *et al.*, 1977) would be less likely to prevent newly established populations from going extinct. In addition, the

significantly smaller size of the new patches and the lower degree of connectivity (relative to old patches) is likely to be an additional constraint to colonization (especially in the case of low productivity habitats, known to exhibit limited dispersal probabilities (Pärtel *et al.*, 2007)). The lower diversity in potential micro-habitats (with soil types diversity as a proxy) in the more recent habitat patches might also impact on species richness within those patches.

We are aware that some bias may arise in the general method that was used or in the particular case study. First, we estimated the colonization credit in reference to old patches that have been highly fragmented in the past. It could be argued that those patches presented a non-equilibrated extinction debt, and then provided a reference situation that overestimated the species richness expected at equilibrium. However, this assumption is not supported by our data. The species richness achieved in new patches was similar to old patches, suggesting that the extinction debt (in old patches) has been reduced to zero. Moreover, in a study focusing on the effect of past landscape configuration on current patch species richness in the same complex of habitat, we did not find any strong evidence supporting an extinction debt (C.S. 2007, unpublished data). The reason might be that the most important large scale landscape changes occurred between the 1780s and 1930s, leaving species more than 150 years to react. Other studies related the long periods of time needed to 'cancel' extinction debts (Gustavsson *et al.*, 2007 ; Helm *et al.*, 2006 ; Piessens *et al.*, 2006). This highlights the contrasted time lags between both phenomenon's (response of species to fragmentation vs. restoration). There were two situations, specific of our case study, where bias in the estimation of the colonization credit may also have arisen. First, some species can subsist in marginal landscape areas, contribute to the survival of populations in a fragmented landscape (Jonsen *et al.*, 1997 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2000a) and constitute a source of dispersal agents for the colonization process. However, this simplification of the model was not indicated in our results. *Calluna vulgaris* (L.) HULL (Heather) and *Molinia caerulea* (L.) MOENCH (Purple moor grass) are examples of species that can be found on forest tracks or in gaps resulting from windfalls. Both of them belonged to EG I and did not appear to impede the detection of a colonization credit in this group. Second, in a patch of 'target-habitats', boglands, poor fens and wet heathlands are usually found in mosaics. Species richness of a patch might thus depend on the proportion of each of the three target habitats within the patch. However, wet heathland and poor fens were generally the more common target habitats in the selected patches; boglands were more marginal. Finally, habitat management has been shown to impact on species pools (Aavik *et al.*, 2008) and may therefore contribute to the non explained part of the variance in our study.

Recently, attention has been paid to the relationships between species traits, landscape attributes (patch area and isolation) and species distribution in fragmented habitats, however studies have produced conflicting results. Some studies have emphasized the substantial impact dispersal traits have on distribution patterns and relationships with landscape structure (Adriaens *et al.*, 2006 ; Kolb *et al.*, 2005 ; Piessens *et al.*, 2005 ; Tremlovà *et al.*, 2007), while others have reported that species distribution did not appear to depend

on dispersal traits (Eriksson *et al.*, 1998 ; Maurer *et al.*, 2003). In the current study, when examining the relationships between dispersal traits and colonization credit on the basis of emergent group, we found that species from EG I exhibited a differential response compared to other species richness estimates. Nevertheless, this observation was not readily explainable by their characteristic life-history traits. Species in EG I produced lighter seeds than in other groups, mostly dispersed by wind (Table 3). These two characteristics have been cited as facilitating seed dispersal, especially between isolated patches (Kolb *et al.*, 2005 ; Tremlovà *et al.*, 2007). Also, EG I contained the highest proportion of species capable of seed dispersal over an extended period of time through the development of long-term persistent seed banks, a feature expected to promote colonization of restored habitats. On this basis we would have expected species of EG I to display a lower colonization credit than other species. The long-term persistent characteristic is defined here as a seed bank remaining viable in the soil for at least five years (Bakker *et al.*, 1991). Little is known, however, about viability over an even longer period of time. A whole forestry rotation can last far past five years, triggering the disappearance of habitats for an extended period of time, and leaving seed bank viability in question.

Among the 48 identified specialist species, 18 (37%) are listed in the Walloon Red Data Book for vascular plants (Saintenoy-Simon *et al.*, 2006), conferring a high conservation value to the studied complex of habitats. Our results are encouraging for restoration purposes, even though the equilibrium situation we referred to (in old patches) is only an equilibrium for the fragmented landscape being studied, i.e. a regional pool of species. However, only a few number of specialist species extinctions over the past 200 years are mentioned in a recent survey targeting the high plateaus in south Belgium, with 2 records on the plateau des Tailles and 3 on the plateau de Saint-Hubert (Saintenoy-Simon *et al.*, 2003). This suggests that the regional pool of species we observed in 2006 may still be representative of the original pool of species.

This paper focused on the development of a framework and methodology with which to quantitatively estimate colonization credits in new patches of habitat, relative to reference patches. We applied the model to a particular case (wet heathland complex of habitats) and observed a rapid species response to landscape changes. Our findings suggest that such a model could be a useful tool for restoration activities.

Implications for practice

- Wet heathland plant communities respond relatively quickly (<25 years) to modifications of the landscape structure by a fast and spontaneous colonization of new/restored habitat patches, even in highly fragmented landscapes
- The colonization credit concept could be a useful tool to evaluate restoration success as well as to identify plant characteristics that hamper the colonization process

Supplementary material 1. List of species typical from the complex of wet heathland encountered during the study. Life-history traits considered in the study and the emergent group to which each species is associated are mentioned.

Specialist species	Emergent group	Breeding system	Reproduction type	Diaspore type	Diaspore weight (g)	Seed bank type	Dispersal agent
<i>Agrostis canina</i>	1	allogamous	mixed propagation	fruit	<0.1	long-term	unspecialised
<i>Andromeda polifolia</i>	3	mixed mating system	mostly vegetative	seed	0,1-0,5	transient	anemochory
<i>Calamagrostis canescens</i>	1	allogamous	mixed propagation	fruit		long-term	anemochory
<i>Calluna vulgaris</i>	1	allogamous	mostly by seed	fruit	<0.1	long-term	anemochory
<i>Caltha palustris</i>	2	allogamous	mixed propagation	seed	>0.5	long-term	hydrochory
<i>Carex canescens</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	0,1-0,5	transient	
<i>Carex demissa</i>	3	autogamous	mixed propagation	fruit			hydrochory
<i>Carex echinata</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	hydrochory
<i>Carex hostiana</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	fruit	>0.5	short-term	unspecialised
<i>Carex laevigata</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5		
<i>Carex lasiocarpa</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	transient	
<i>Carex nigra</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	unspecialised
<i>Carex ovalis</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	unspecialised
<i>Carex panicea</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	hydrochory
<i>Carex paniculata</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5		
<i>Carex rostrata</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	short-term	
<i>Comarum palustre</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	fruit	0,1-0,5	long-term	unspecialised
<i>Dactylorhiza maculata</i>	1	allogamous	mostly by seed	seed	<0.1		anemochory
<i>Dactylorhiza sphagnicola</i>	1	allogamous	mostly by seed	seed	<0.1		anemochory
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	allogamous	mostly by seed	fruit	0,1-0,5	long-term	anemochory
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	allogamous	mixed propagation	fruit	0,1-0,5	long-term	anemochory
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	autogamous	mixed propagation	seed	<0.1	short-term	anemochory
<i>Empetrum nigrum</i>	2	allogamous	mostly vegetative	fruit	>0.5	transient	zoochory
<i>Epilobium palustre</i>	1	autogamous	mixed propagation	seed	<0.1	long-term	anemochory
<i>Erica tetralix</i>	1	autogamous	mixed propagation	seed	<0.1	long-term	anemochory
<i>Eriophorum angustifolium</i>	3	mixed mating system	mostly vegetative	fruit	0,1-0,5	short-term	anemochory
<i>Eriophorum vaginatum</i>	1	autogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	anemochory
<i>Galium palustre</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	hydrochory
<i>Juncus acutiflorus</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	seed	<0.1	long-term	zoochory
<i>Juncus bulbosus</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	seed	<0.1	long-term	zoochory
<i>Juncus effusus</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	seed	<0.1	short-term	anemochory, zoochory
<i>Juncus squarrosus</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	seed	<0.1	long-term	anemochory, zoochory
<i>Luzula multiflora congesta</i>	1	allogamous	mixed propagation	seed	0,1-0,5	long-term	myrmecochory
<i>Luzula multiflora multiflora</i>	1	allogamous	mixed propagation	seed	0,1-0,5	long-term	myrmecochory
<i>Menyanthes trifoliata</i>	2	allogamous	mostly vegetative	seed	>0.5	transient	hydrochory, zoochory
<i>Molinia caerulea</i>	1	allogamous	mostly by seed	fruit	>0.5	long-term	anemochory
<i>Narthecium ossifragum</i>	3	autogamous	mostly vegetative	seed	<0.1	short-term	anemochory, hydrochory
<i>Poa palustris</i>	3	mixed mating system	mixed propagation	fruit	0,1-0,5	short-term	
<i>Polygala serpyllifolia</i>	1	autogamous	mostly by seed	seed	>0.5	short-term	myrmecochory
<i>Potentilla erecta</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit	>0.5	long-term	unspecialised
<i>Salix repens</i>	1	allogamous	mixed propagation	seed		transient	anemochory
<i>Scirpus cespitosus</i>	2	allogamous	mixed propagation	fruit		short-term	
<i>Trientalis europaea</i>	2	allogamous	mostly vegetative	seed	>0.5	long-term	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3	autogamous	mostly vegetative	fruit	0,1-0,5	transient	zoochory
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	3	mixed mating system	mostly vegetative	fruit	0,1-0,5	transient	zoochory
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	autogamous	mixed propagation	fruit	0,1-0,5	transient	zoochory
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	mixed mating system	mostly vegetative	fruit	0,1-0,5	transient	zoochory
<i>Viola palustris</i>	3	mixed mating system	mostly vegetative	seed	>0.5	short-term	zoochory

Chapitre 5 — Colonization credit in wet heathland butterfly communities

Sara Cristofoli et Grégory Mahy

Gembloux Agricultural University. Laboratory of ecology. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgium).

Article accepté avec révisions mineures dans la revue *Insect Conservation and Diversity*



Vanessa cardui



Clossiana selene

Abstract

Wet heathlands and closely associated habitats (e.g. bogs and poor fens) have been highly fragmented over the last two centuries. Those habitats nowadays benefit from large-scale restoration projects, for which the probability of success should be evaluated. Recently, the concept of colonization credit (the number of species yet to colonize a patch) was proposed as a spatially explicit framework to assess recovery in species richness following restoration. In this study, we estimated the colonization credit of wet heathland butterfly communities in Southern Belgium. The method was applied separately to generalist and specialist species for two reference dates (new patches <25 years old and new patches 25-55 years old). Results showed that with the exception of a limited number of strict specialist species, butterfly communities did not exhibit a clear colonization credit in newly created habitat patches. These results suggested butterfly communities exhibit a rapid response (<25 years) to landscape structure modifications. We further discuss new patch colonization limitations for two of the most specialized species. A lack of colonization credit for plant communities in the same landscape suggests that restoration of wet heathlands may be successful in the short term for various taxonomic groups.

Keywords: colonization credit, habitat restoration, heathlands, butterfly communities, *Boloria aquilonaris*

Résumé

Les landes humides et les habitats y étant étroitement associés (e.g. tourbières et bas-marais acides) ont subi une fragmentation intense au cours des deux derniers siècles. Ces habitats bénéficient actuellement de projets de restauration de grande envergure, pour lesquels la probabilité de succès doit être évaluée. Récemment, le concept de crédit de colonisation (le nombre d'espèce dont une colonisation future est attendue dans une tache d'habitat) a été proposé en tant qu'outil spatialement explicite permettant l'évaluation du rétablissement de la richesse spécifique après restauration. Dans cette étude, nous avons estimé le crédit de colonisation de communautés de papillons au sein du complexe de lande humide dans le sud de la Belgique. La méthode a été appliquée séparément pour les espèces généralistes et spécialistes, avec deux dates de références (les nouvelles taches d'habitat créées il y a <25 ans et les taches de 25-55 ans). Les résultats ont montré que, à l'exception d'un nombre réduit d'espèces spécialistes strictes, les communautés de papillons ne présentaient pas de crédit de colonisation dans les taches d'habitat nouvellement créées. Ces résultats suggèrent que les communautés de papillons possèdent une capacité de réponse rapide (<25 ans) aux modifications de la structure paysagère. Nous discutons les limitations de colonisation pour deux des espèces spécialistes strictes. Une absence de crédit de colonisation pour les communautés de plantes vasculaires dans le même paysage suggère que la restauration de landes humides peut rapidement être une réussite, et ce pour différents groupes taxonomiques.

Mots-clés : crédit de colonisation, restauration d'habitat, landes, communautés de papillons, *Boloria aquilonaris*

Introduction

The continued destruction and fragmentation of natural and semi-natural habitats have been identified as the main causes of biodiversity decline (Olivieri *et al.*, 2001). Protection and management of the remaining (semi-) natural habitat fragments is no longer sufficient to ensure the long-term viability of all elements contributing to biodiversity (Bennett, 1997). Consequently, habitat restoration has become a necessity to recreate functional ecological networks. However, ecological restorations are often costly or even cost-prohibitive. Successful funding of habitat restoration will be more likely when a probability of success can be provided. Recently, Cristofoli *et al.* (*in press*) proposed a methodology that aims to *quantitatively* evaluate the colonization success of newly created habitat patches in an explicit spatial context. The approach is rooted in the extinction debt hypothesis (Hanski, 1994 ; Tilman *et al.*, 1994). Some species, due to their intrinsic characteristics, exhibit a time lag when responding to landscape change. Subsequently, non-equilibrium between species richness and the spatial characteristics of the habitat is possible in newly created or restored habitat patches. Namely, new habitat patches may experience a *colonization credit* and demonstrate lower species richness compared to theoretical expectations based on the spatial properties of the patch. A colonization credit is defined as the number of species yet to colonize a patch following landscape changes, until the equilibrium is reached between species richness and patch spatial properties (Cristofoli *et al.*, *in press*). In the context of ecological restoration, the only lag time in the species answer to landscape changes might however not be sufficient to justify a colonization credit. The establishment of viable populations in restored patches occurs only when biotic and abiotic conditions meet the species requirements.

Wet heathlands and closely associated habitats (i.e. bogs and poor fens) have been highly fragmented over the past 200 years, both across Europe and notably in Belgium (Goodwillie, 1980 ; Piessens *et al.*, 2004). On the other hand, due to specific forest management practices, vegetative cover formerly characteristic of forest communities may shift to open habitats providing opportunities for recolonization by plant species typical of wet heathland communities. Such a dynamic has been observed in High-Ardenne (Belgium) with the creation of new patches of peaty communities since the 1950s. Because several large-scale wet heathland restoration projects emerged in the High-Ardenne in the early 21st century, it is essential to evaluate the response capacity of species to the creation of new habitat patches. Habitat patches created from the 1950s until the end of the 20th century, prior to large-scale restorations, are ideal systems to evaluate colonization credit and identify those species exhibiting establishment difficulties in new habitat patches. Quantitative values that indicate the presence or absence of a colonization credit can subsequently be transferred into viable restoration practices. In a previous paper, we demonstrated a lack of colonization credit for plant communities of wet heathlands in newly created patches in High-Ardenne (Cristofoli *et al.*, *in press*). The results of the study suggested that restoration projects may be successful in the short term (<25 years).

However, restoration success may vary among taxonomic groups. Application of the same quantitative methodology to compare the response of different taxonomic groups to habitat restoration will provide much needed additional data to assess restoration success.

Here we present the first application to estimate colonization credit in butterfly communities. Despite a large scientific interest in butterflies, unbalanced community level conditions (extinction debt – colonization credit) have been poorly documented (but see Gonzalez-Megias *et al.*, 2008 ; Larsen, 2008). Butterflies have been widely recognized as strong indicators of habitat quality (Maes *et al.*, 2005) and are considered umbrella species (New, 1997). Moreover, butterfly dispersal capacity and metapopulation dynamics in fragmented landscapes (Hanski *et al.*, 2004 ; Orsini *et al.*, 2008) exhibits interactions at the landscape scale, characteristics useful in evaluating colonization credit.

In this study, we examined whether butterfly communities exhibited a colonization credit in wet heathland patches created within the last 55 years in High-Ardenne, Belgium and whether this colonization credit might be attributed to different habitat quality in recently created patches. The specific aims of this study were as follows: (1) compare habitat quality between patches, based on floristic indicators; (2) assess the importance of colonization credit in wet heathland and closely associated habitats supporting butterfly communities; and (3) test for an effect of habitat specialization on the response of butterflies to landscape changes.

Materials and methods

Study area and habitat

The study was conducted in a 797-km² landscape (50° N, 5° E), including two plateaus at the highest Belgian Ardenne altitudes (Plateau de Saint-Hubert and Plateau des Tailles, 400 to 650 m a.s.l., respectively). In this study, a patch of target habitat was an aggregation of poor fens, bogs or wet heathlands, generally closely associated in mosaics hardly separable. These habitats were collectively termed a wet heathland complex for the purposes of this study. Once widespread in the region, notably under traditional agricultural practices, these habitats have declined tremendously since the end of the 18th century due to anthropogenic reforestation, abandonment of traditional agro-pastoral practices and agriculture intensification (Clicheroux, 1985 ; Petit *et al.*, 2002). The total area of target habitat type has decreased by approximately 93% over the last 250 years. On the other hand, forest clearings have promoted a shift from forest to open habitat either because conditions were judged inappropriate for wood production or for nature conservation purposes. In both cases, no specific rehabilitation actions (e.g. re-establishment of hydrological properties) were undertaken. When abiotic conditions are consistent with wet heathland community requirements, these open habitats are and have been suitable for colonization by the wet heathlands complex, increasing the area occupied by the habitat type (Cristofoli *et al.*, *in press*).

To quantitatively estimate colonization credit, we used a method developed by Cristofoli *et al.* (*in press*). The approach compares the relationships between patch spatial metrics and species richness for old and new patches. We defined old patches (OLD, $n = 15$) as areas historically present in the landscape (before the 1950s) and assumed these patches were closest to equilibrium for relationships between patch spatial configuration and species richness. New patches were habitats suitable for wet heathland plant communities where the patch origin was determined within a general range of dates: either the 1950s (NEW₂₅₋₅₅, i.e. patches ~25-55 years old, $n = 10$) or the 1980s (NEW₂₅, i.e. patches <25 years old; $n = 12$). Besides the estimation of the colonization credit, vegetation and landscape characteristics were compared between the three age classes of patches. Plant species richness and plant composition (presence/absence) were assessed in 2006 through a complete inventory of the vascular plants. Vegetation structure was quantified through the covers of bare soil, Ericaceae, *Sphagnum spp.*, ligneous species, *Molinia caerulea*, *Pteridium*, *aquilinum*, *Juncus effusus* and the number of stages of *C. vulgaris*. Present patch configuration was assessed using patch area and connectivity (IFM, Hanski, 1994) (for details of the methodology, see Cristofoli *et al.*, *in press*). A total of 37 patches ranging in size from 0.47 to 172.01 ha were sampled to assess butterfly (Lepidoptera: Rhopalocera) species richness. Old and new patches were selected (among the 59 patches existing within the study area) to cover similar patch area and connectivity ranges.

Butterfly species richness

Each patch was visited three times per year in 2007 and 2008 during the main adult flight period i.e. June-August. Butterflies were surveyed by counts within 5 m of either side and 5 m in front of the observer, along randomized walks through the study site ("Pollard walks", Pollard *et al.*, 1993). The time spent in each patch and the transect length were proportional to patch size. All patches were surveyed in a randomized sequence and visited within the same 10-day time period during each of the three sampling periods. This approach served to minimize phenological effects (Krauss *et al.*, 2003). Data from the six surveys were pooled for each patch to eliminate annual weather effects on local abundance (Hanski *et al.*, 1995). In order to prevent an overestimation of species diversity due to vagrant individuals, a species was considered present on a patch only when ≥ 3 individuals were observed.

Because habitat specialization may affect species sensitivity to environmental structure (Tschardt *et al.*, 2002b), we distinguished the following two groups of taxa for species richness estimates (Annex II, p.157): species that intensively use target habitats during at least one life-cycle stage (R_{OPEN} , $n = 9$), including true strict specialist species ($n = 3$); and generalist species (R_{GEN}), not specifically allied with target habitats ($n = 18$). Each species was assigned to a specialization category according to Ebert and Rennwald (1991) and Fichet *et al.* (2008).

Host plant species occurrence for strict specialist species in the 37 patches was obtained from a 2006 complete inventory of vascular plants. Fichfet *et al.* (2008) and Bink (1992) were used to determine the specific plant species considered host(s) for a given butterfly species.

Data analysis

Vegetation structure and plant community composition were compared among patch age classes with a principal component analysis (PCA) and a correspondence analysis (CA), respectively. Similarly, to compare butterfly assemblages (abundance data) of each age class and to investigate the correlations between species composition and landscape variables (area, IFM), a PCA and a canonical correspondence analysis (CCA) were performed, respectively. To structure the mean coordinates of age classes, one-way analyses of variance (ANOVAs) based on patch scores of the two first canonical axes (main gradients) and subsequent Tukey tests were used for each of the above-mentioned multivariate analyses. Means of patch area, IFM, plant and butterfly species richness and the ratio of specialist-generalist butterfly species were compared between age classes with a one-way ANOVA.

Colonization credit estimates were based on fitting both species richness estimates (R_{OPEN} and R_{GEN}) with patch metrics through simple linear regressions for old and new patches (considering NEW_{25-55} and NEW_{25} patches separately). Equality of slopes between the two regression lines for new and old patches for each reference date and each spatial metric was independently analyzed using analyses of covariance (ANCOVA, with the selected patch metric set as a covariable in the model). If equality of slopes was accepted, a perfect parallelism between regression lines was forced, i.e. two regression lines were built, which slopes equal the mean slope of the adjusted regression lines. The distance between the two parallel lines was estimated (ANCOVA), providing the colonization credit measure. For more details, see Cristofoli *et al.* (*in press*). Species richness estimates were square root transformed to improve normality and homoscedasticity of the data set.

The small sample size representing strict specialist species ($n = 3$) prevented us from examining species richness for these taxa. Therefore, we independently compared the occurrence frequency of these species in new and old patches with a unilateral Fisher's Exact Test. The same analysis was performed with the occurrence of each butterfly host plant. We additionally tested whether specialist species responded similarly to the landscape configuration in old and new patches. In this analysis, we independently analyzed the relationships between species occurrence and patch structure metrics (area, IFM) for the three patch classes using logistic regressions. In addition, we tested for relationships between the five independent variables (Table 1).

Table 1. Relationships between explanatory variables. Patch area and connectivity (IFM) were compared with Pearson's correlation. The occurrences of host plants were related to patch area and IFM with T-tests.

	IFM	host plant B. aquilonaris	host plant C. selene	host plant P. eunomia
area	0.57 (<0.001)	-1.97 (0.057)	-0.67 (0.504)	-2.00 (0.053)
IFM		-1.74 (0.091)	-0.83 (0.411)	1.38 (0.177)

Results

A total of 2887 individuals, representing 27 species (each species was represented by ≥ 3 individuals) were recorded. PCA ordination of patches identified a main gradient on the first axis, explaining 26.3% of the variance in vegetation structure. Patches with a high cover of Ericaceae and a high number of life cycle stages of *C. vulgaris* were opposed to patches with high covers of bare soil and *J. effusus*. Coordinates of OLD patches on the first axis significantly differed from NEW₂₅ ($F = 5.39$, $P = 0.009$; $T = 3.218$, $P = 0.008$). The floristic composition of OLD patches significantly differed from NEW₂₅ and NEW₂₅₋₅₅ patches on the first axis of the CA (12.7% of the variance; $F = 11.59$, $P < 0.001$; Fig. 1). Old patches were associated to specialist species (*Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*, *Vaccinium spp.*, *Eriophorum spp.*, *Andromeda polifolia*) whereas new patches were associated to wet grassland species (*Juncus bulbosus*, *Lotus pedunculatus*, *Holcus mollis*). However plant species richness only marginally differed between age classes (Table 2).

Butterfly community compositions showed a marginally significant difference between age classes on the first axis of the PCA ($F = 2.87$, $P = 0.070$), explaining 50.7% of the variance (Fig. 2). Similarly, butterfly richness marginally differed among age classes (Table 2). The trend is for OLD patches to differ from NEW₂₅; however, no clear pattern of butterfly specialization was associated to the first axis. This is confirmed by the CCA on butterfly species compositions constrained by patch area and IFM (Fig. 3). No significant difference of coordinates between specialists and generalists was found. In addition, the ratio of specialists-generalist species was not significantly different among age classes (Table 2). The first axis of the CCA was correlated with area ($r = -0.73$, $P < 0.001$) and IFM ($r = -0.45$, $P < 0.001$); means of these latter did not significantly differ among age classes (Table 2).

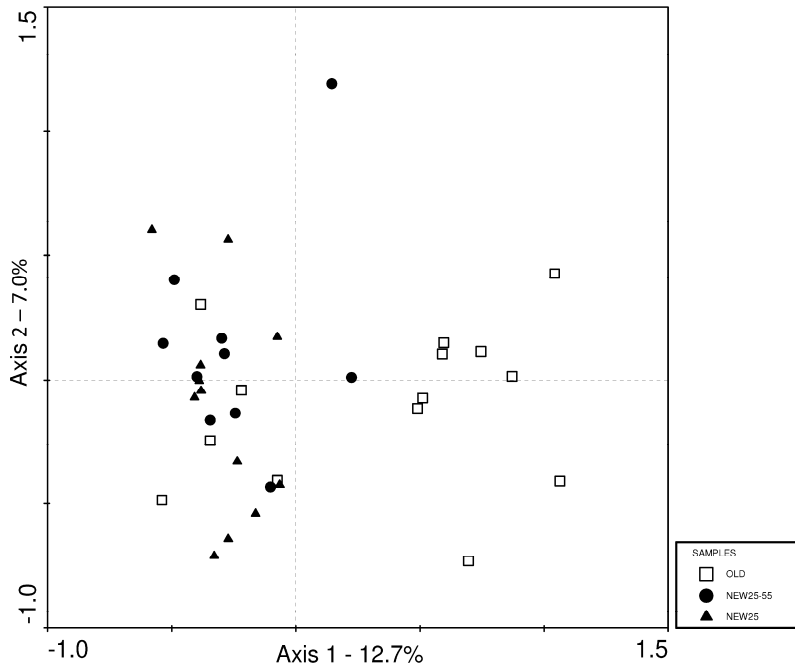


Figure 1. CA ordination plot of OLD, NEW25-55 and NEW25 patches, according to plant community composition.

Table 2. Comparison of area, connectivity (IFM), plant species richness (R_{plant}), butterfly species richness ($R_{butterfly}$) and ratio of specialist/generalist butterfly species (mean \pm SE) in three age classes of patches.

	OLD	NEW ₂₅₋₅₅	NEW ₂₅	F	P
area (ha)	40.37 \pm 7.15	24.63 \pm 16.71	19.33 \pm 7.43	1.28	0.291
IFM	91.91 \pm 8.27	99.26 \pm 11.35	80.35 \pm 8.03	1.00	0.378
R_{plant}	38.53 \pm 4.11	30.60 \pm 2.86	28.17 \pm 2.38	2.69	0.082
$R_{butterfly}$	6.27 \pm 1.36	4.20 \pm 1.22	2.33 \pm 0.70	3.01	0.063
spec/gen	0.40 \pm 0.09	0.38 \pm 0.11	0.20 \pm 0.11	1.13	0.336

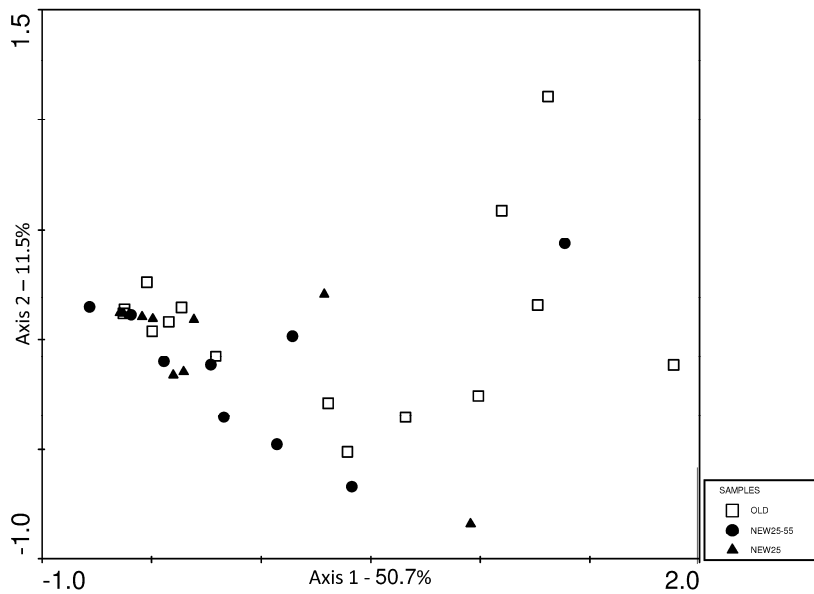


Figure 2. PCA ordination plot of OLD, NEW25-55 and NEW25 patches according to their butterfly community composition, constrained by patch area and connectivity.

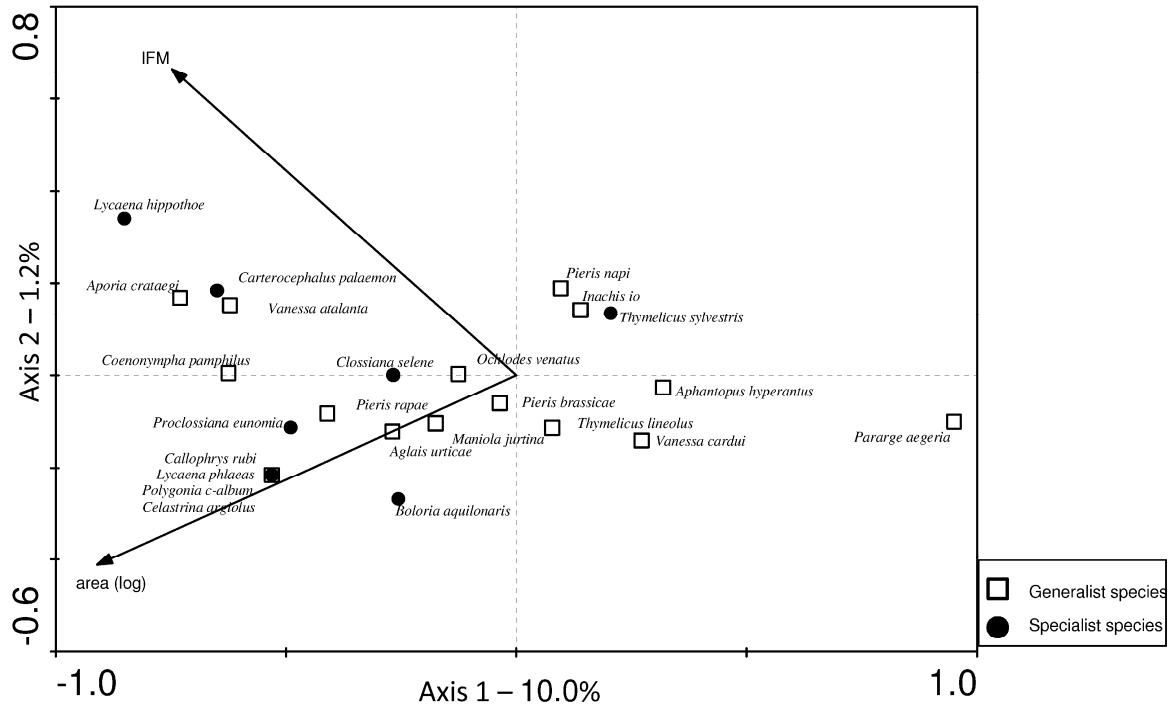


Figure 3. CCA ordination plot of OLD, NEW25-55 and NEW25 patches, according to butterfly community composition.

In old patches, species richness increased with both connectivity and area (Table 3). In contrast, significant relationships were not detected between species richness and patch structure (area, IFM) in new patches (NEW₂₅ and NEW₂₅₋₅₅), with the exception of R_{GEN}, which was significantly correlated to area in NEW₂₅ patches (Table 3).

Table 3. Regression coefficients for two species richness estimates (R_{GEN}, R_{OPEN}) with patch area and connectivity (IFM), on two reference dates.

Reference date	patch n	metric	r ² (%)	P	Reference date	patch n	metric	r ² (%)	P
1980s					1980s				
		√R _{OPEN}					√R _{OPEN}		
	new 12	IFM	0.1	0.944		new 12	log area	3.3	0.570
	old 15		23.5	0.067		old 15		23.0	0.070
		√R _{GEN}					√R _{GEN}		
	new 12	IFM	6.1	0.438		new 12	area	59.7	0.003
	old 15		32.7	0.026		old 15		43.8	0.007
1950s					1950s				
		√R _{OPEN}					√R _{OPEN}		
	new 10	IFM	36.5	0.064		new 10	log area	9.3	0.392
	old 15		23.5	0.067		old 15		23.0	0.070
		√R _{GEN}					√R _{GEN}		
	new 10	IFM	23.0	0.161		new 10	area	27.1	0.123
	old 15		32.7	0.026		old 15		43.8	0.007

Despite the relationship differences between species richness and patch structure, the null hypothesis of parallel regression lines for old and new patches was accepted, allowing for the calculation of average colonization credit (Cristofoli *et al.*, *in press*). A significant colonization credit for R_{OPEN} was found relative to IFM for NEW_{25} and NEW_{25-55} patches (Table 4). On average, the colonization credit was 0.660 (7.3 % of the total number of ‘open’ species) and 0.322 (3.6%) in NEW_{25} and NEW_{25-55} patches. The units of these colonization credits are ‘square root species’, due to the transformation of species richness in the models including IFM as a covariate. Due to the computation method, the values of 0.660 and 0.322 are constant for all values of the covariate (IFM) (Cristofoli *et al.*, *in press*). However, due to the response variable transformation, the colonization credit is, in fact, a function of the covariate, when expressed in terms of a number of species (Fig. 4). Consequently, in NEW_{25} patches the IFM colonization credit varied from 0 to 1.525 in the range of IFM. In NEW_{25-55} patches, the colonization credit varied from 0 to 1.188. Expressed as a percent of species expected to colonize a patch compared with species richness at equilibrium (inferred from the relationship between species richness in old patches and the associated patch structure), the mean credit for R_{OPEN} was 81.0% (range 2.0 – 100%) and 58.1% (range 29.5 – 81.7%) for NEW_{25} and NEW_{25-55} patches, respectively. The robustness of the colonization credit was tested by re-computing the R_{OPEN} credit estimate after excluding strict specialist species ($n = 3$). In this case, no significant colonization credit was detected for R_{OPEN} . A marginally significant colonization credit was observed for R_{GEN} in relationship to IFM in NEW_{25} patches. A colonization credit was not detected for patch area (results not shown).

Table 4. Colonization credit estimates for different species richness estimates (R_{GEN} , R_{OPEN}) on two reference dates.

Reference date	patch metric	P^a	colonization credit ^b (P)
1980s			
$\sqrt{R_{OPEN}}$	IFM	0.183	-0.660 (0.027)
	\log_{10} area	0.146	-0.474 (0.152)
$\sqrt{R_{GEN}}$	IFM	0.299	-0.500 (0.073)
	area	0.79	-0.222 (0.335)
1950s			
$\sqrt{R_{OPEN}}$	IFM	0.868	-0.322 (0.009)
	\log_{10} area	0.153	0.130 (0.746)
$\sqrt{R_{GEN}}$	IFM	0.684	-0.480 (0.123)
	area	0.154	-0.192 (0.520)

^a P -values were obtained from testing the interaction between the new/old factor and the independent factor using ANCOVA. When equality of slopes between regression lines for new and old patches was accepted (no interaction), an estimate of the mean number of species (square root transformed) expected to colonize new patches, with the associated statistical significance, was calculated.

^b Units are the square root of the number of species. P -values were obtained from testing the difference of intercept between new/old parallel regression lines using ANCOVA.

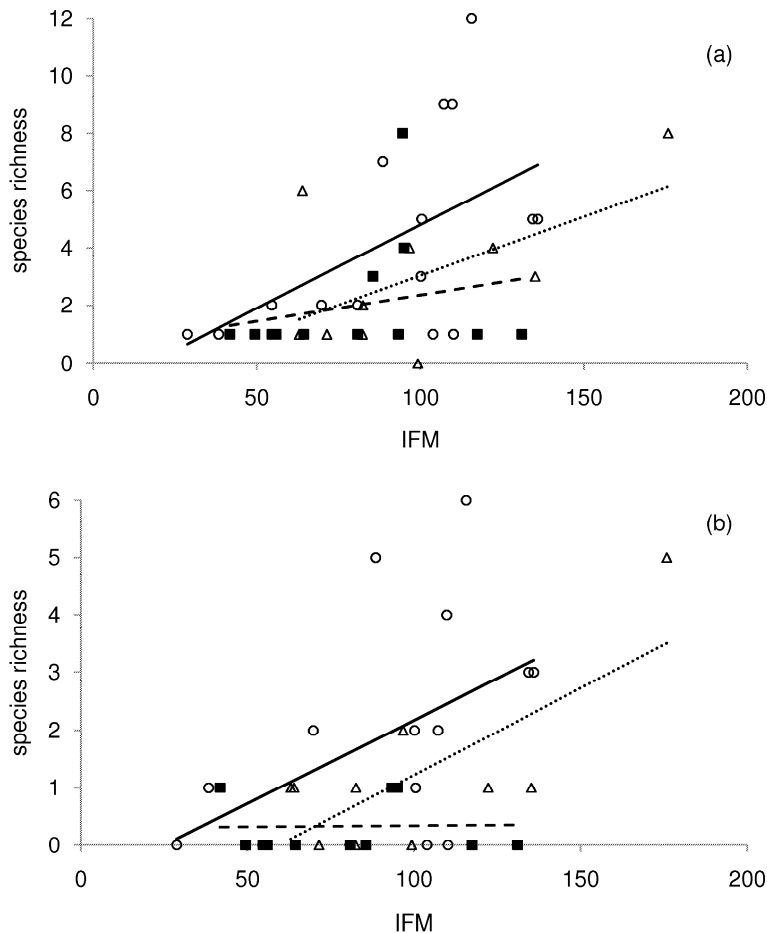


Figure 4. Relationship between patch connectivity (IFM) and (a) RGEN and (b) ROPEN, for OLD patches (>55 years old; plain line, open circles), NEW₂₅₋₅₅ patches (25-55 years old; dotted line, open triangles) and NEW₂₅ (<25

Among the specialist species, *Boloria aquilonaris* Stichel was only observed in old patches where its probability of occurrence increased significantly with patch area ($G = 4.939$; $P = 0.026$; Table 5, Fig. 5). The occurrence of its host plant (*Vaccinium oxycoccos* L.) however, did not differ according to patch age class (Fisher's Exact Test, $P > 0.05$) and *B. aquilonaris* was present in old patches with or without the host plant (Fig. 5). *Clossiana selene* Denis & Schiffermüller was recorded in patches of all ages (OLD, NEW₂₅, and NEW₂₅₋₅₅). However, its occurrence was significantly lower in NEW₂₅ patches (Fisher's Exact Test, $P = 0.017$). Its probability of occurrence increased significantly with area in OLD ($G = 5.455$; $P = 0.020$) and NEW₂₅₋₅₅ patches ($G = 3.769$; $P = 0.052$), but not in NEW₂₅ ($G = 0.022$; $P = 0.883$; Table 5; Fig. 5). The occurrence of its host plant (*Viola* spp., i.e. *V. palustris* L. in the target habitat) was higher in NEW₂₅ patches. In old patches, the species was observed with and without the host plant, however in new patches the species was only observed in the presence of the host plant (Fig. 5). *Proclosiana eunomia* Esper was noted in only three patches, which included two old patches and one NEW₂₅₋₅₅. Due to the low species occurrence, we did not statistically analyze the data.

Table 5. Simple logistic regressions of presence-absence data in relation to patch area and connectivity (IFM) for three specialist species according to patch age class. Two patch metrics were tested: patch area and IFM.

patch	species	G	(p)
OLD			
area	<i>Boloria aquilonaris</i>	4.939	(0.026)
	<i>Clossiana selene</i>	5.455	(0.020)
	<i>Proclassiana eunomia</i>	1.488	(0.244)
IFM	<i>Boloria aquilonaris</i>	3.375	(0.066)
	<i>Clossiana selene</i>	2.687	(0.101)
	<i>Proclassiana eunomia</i>	0.134	(0.714)
NEW ₂₅₋₅₅			
area	<i>Boloria aquilonaris</i>	*	*
	<i>Clossiana selene</i>	3.769	(0.052)
	<i>Proclassiana eunomia</i>	6.502	(0.011)
IFM	<i>Boloria aquilonaris</i>	*	*
	<i>Clossiana selene</i>	2.789	(0.095)
	<i>Proclassiana eunomia</i>	6.502	(0.011)
NEW ₂₅			
area	<i>Boloria aquilonaris</i>	*	*
	<i>Clossiana selene</i>	0.022	(0.883)
	<i>Proclassiana eunomia</i>	*	*
IFM	<i>Boloria aquilonaris</i>	*	*
	<i>Clossiana selene</i>	0.326	(0.568)
	<i>Proclassiana eunomia</i>	*	*

* species absent from the patch age class

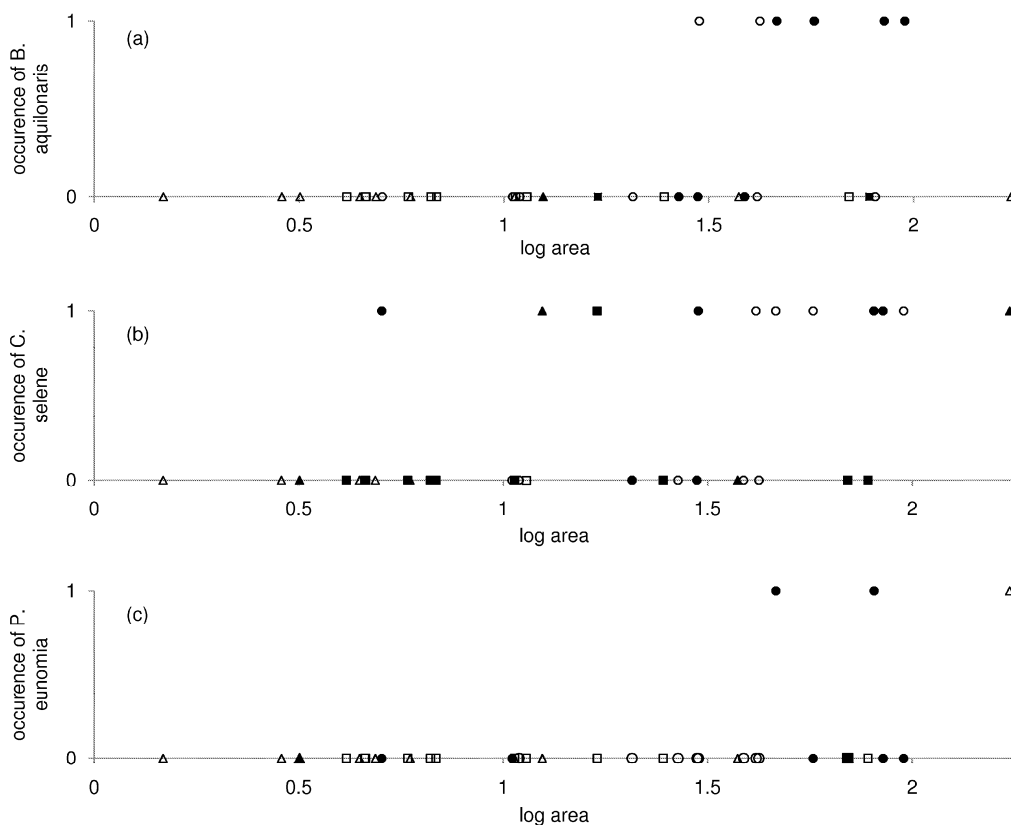


Figure 5. Relationships between the occurrences of (a) *Boloria aquilonaris* (b) *Clossiana selene* and (c) *Proclassiana eunomia* and patch area (\log_{10}). Black symbols represent patches where the butterfly host plant(s) occur, as opposed to empty symbols. Circles indicate OLD patches, triangles NEW₂₅₋₅₅ patches and squares NEW₂₅ patches.

Discussion

In this study, we applied a recently developed method (Cristofoli *et al.*, *in press*) to estimate and quantify colonization credit in newly created habitat patches for butterfly communities, in a fragmented wet heathlands complex. We defined newly created patches as those under recent directed restoration actions or undirected restorations under forest management practices. Newly created patches allowed us to evaluate habitat colonization success by butterfly communities over a 50-year period and provide recommendations on the potential success of future restoration programs.

Poor relationships between spatial metrics and species richness of more recently created habitat patches is an indication that on average, species richness is not yet at equilibrium with the current landscape structure. This might be considered primary evidence for colonization credit in newer habitat patches. The observation of differences in butterfly community composition among patch age classes reinforces this assumption. Our results quantitatively confirmed that new patches suffered from a colonization credit compared with old patches irrespective of patch spatial connectivity, i.e. on average, new patches hosted fewer species than old patches of similar spatial connectivity. However, the extent of colonization credit differed between generalist species and species intensively using the target habitat (during at least one life-cycle stage). A colonization credit for these latter species was found in both NEW₂₅ and NEW₂₅₋₅₅ patches, however the marginally significant colonization credit observed for generalist species only concerned NEW₂₅ patches. These results suggested that generalist species may have absorbed the colonization credit more rapidly than more specialized species. Low connectivity has been reported to have a greater effect on specialist species (Lawton, 1995 ; Ricketts, 2001 ; Thomas *et al.*, 2001 ; Wettstein *et al.*, 1999) due to the general characteristics of specialists (rare species, food specialists, low dispersal abilities and low population densities) and consequently a lower survivability in the landscape matrix.

However, colonization credit for butterfly communities was not constant across all new patches. New patches with high spatial connectivity supported a higher colonization credit than more isolated patches. While seemingly counterintuitive, this result may be linked to the difference in expected species richness in relationship to connectivity. Species richness was shown to be higher in more connected old patches, and therefore more time may be necessary for all species to recolonize highly connected new patches as compared to isolated patches that are expected to host lower species richness. In this latter case, even rare occasional colonization events may be sufficient to restore species richness similar to old patches of similar low connectivity.

The detection of a colonization credit for habitat patches created more than 25 years ago may reflect poorly on the potential for success in future restoration projects. This result indicated that a period of 25-55 years may be insufficient for complete recolonization by species characteristic of the habitat. However, our results should be interpreted with caution in the context of restoration. First, the average level of colonization credit, while statistically

significant, was limited when expressed as the number of species. On average, less than one species from our 'open' species category (species intensively using target habitat during at least one life-cycle stage) lacked new patches, i.e. 6% of all 'open' species. Considering the highly fragmented nature of the target habitats in the study landscape and consequent reduced population sizes and flow of individuals, this low colonization credit moderates our negative impression related to restoration success and is, on the contrary, rather encouraging. Second, our results point to the fact that colonization credit was most likely due to a very low number of true specialist species. When true specialist species were excluded from the analysis, a colonization credit was not detected. This indicated that some species may also use other open habitats, albeit less intensively and are able to rapidly colonize target habitats. Some species that fit this habitat preference are special status taxa and recognized as vulnerable at the regional scale (*Lycaena hippothoe* L.), nearly threatened (*Callophrys rubi* L.) or in decline (*Thymelicus sylvestris* Poda) (Fichet *et al.*, 2008). The complex of wet heathlands represents 28.5% of the area of open natural and semi-natural habitats in the studied landscape and may hence play an important role for these species. On the other hand, although mean plant species richness are similar among the three categories of patches (Cristofoli *et al.*, *in press*), the vegetation structure and the plant community compositions had not fully responded to patch creation yet. Vegetation structure can be considered an indicator of the microclimate and the presence of shelters or perches. Differences in vegetation structure may hence influence butterfly communities (Clausen *et al.*, 2001 ; Pöyry *et al.*, 2006 ; Woodcock *et al.*, 2009). The difference in plant community compositions between old and new patches can reflect differences in host plant occurrences and nectar availability and may impact butterfly communities too (Sawchik *et al.*, 2003 ; Skórkaa *et al.*, 2007). Besides the delay for butterflies to react to landscape changes, the hosting capacity of the habitat might hence not be appropriate for all species.

Close examination of the occurrence pattern for two of the three true specialist species indicated a limitation to new patch colonization. Both species have reduced population sizes at the regional scale and have been designated as vulnerable (*B. aquilonaris*) and nearly threatened (*C. selene*) species (Fichet *et al.*, 2008). Though Baguette (2003) showed that in the same landscape, the spatial scale on which *B. aquilonaris* metapopulation dynamics operates is rather large (individual movements up to 13 km have been reported), limited growth rates of local populations is, on the other hand, a main concern for the future of isolated metapopulations (Baguette *et al.*, 2003b). Despite areas of habitat restoration and improvement of between-patch connectivity small population sizes may constrain the emergence of new, viable populations in recently created patches. Also, these two specialist species were recorded on patches where the host plant was absent (Fig. 5). This indicated these patches were reachable by vagrant adults; and an artificial supply of these patches with host plants (through sowing and planting) might enable the reproduction of the species within these patches and lead to the origin of new populations. This could be particularly relevant for *B. aquilonaris*; even though colonization delay was not demonstrated for the host plant, the frequency of *V. oxococcus* in the study area was very

low, (Saintenoy-Simon *et al.*, 2006). This may constitute a constraint to *B. aquilonaris* colonization.

A colonization credit bias may arise in fragmented landscapes due to the potential for an extinction debt (Hanski, 1994), the opposite unbalanced equilibrium. In the context of our study, however, such a debt did not seem (or not anymore) to exert pressure on butterfly communities. No significant relationships were found between historical patch areas -1950s and 1880s- and present species richness in old patches (results not shown). Furthermore, the colonization credit is only in reference to the current regional species pool and does not take into account that the reference habitat (old patch) is only at equilibrium relative to the fragmented landscapes. However, only a single specialist species extinction has been documented in the last 100 years (Fichefet *et al.*, 2008).

In conclusion, with the exception of a limited number of strict specialist species, butterfly communities did not exhibit a strong colonization credit in newly created patches of wet heathlands. Wet heathland butterfly communities tend to respond relatively quickly (<25 years) to landscape structure modification by a fast colonization of new/restored habitat patches. A lack of colonization credit for plant communities in the same landscape (Cristofoli *et al.*, *in press*) suggests that restoration of wet heathlands may be successful in the short term for various taxonomic groups. However, as specialist species are crucial components of communities and a primary directive in habitat restoration, additional efforts should be devoted to the restoration of connectivity and habitat quality to benefit these species.

Chapitre 6 — Spider communities in restored wet heathlands

Sara Cristofoli ¹, Grégory Mahy ¹, Robert Kekenbosch ² and Kevin Lambeets ³

¹ *Gembloux Agricultural University. Laboratory of ecology. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgium).*

² *Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Département d'Entomologie, Bruxelles (Belgium).*

³ *Ghent University, Department of Biology, Terrestrial Ecology Unit, Ghent (Belgium).*

Article soumis à la revue Ecological Indicators



Tollihot – Récolte des araignées piégées

Aculeperia ceropegia
piège Barber (pitfall)
Dolomedes fimbriatus

Abstract

Over the last two centuries, wet heathlands and associated habitats, such as poor fens and bogs, have suffered extensive fragmentation, so recent restoration projects have targeted these rare habitats in Europe. To evaluate post-restoration trajectories of wet heathland communities, suitable monitoring tools are urgently needed. Here, we investigated spider communities as restoration monitoring tools in heathland patches in an Ardenne plateau in Belgium. The restored habitats were divided into three age classes: old patches (>50 years since restoration), middle-aged patches (~15 years) and new patches (<5 years). Similarity in species assemblages between patches of different age classes resulted from vegetation cover and soil moisture. Typical wet heathland spider species were less common with increasing vegetation encroachment and decreasing water content. Additionally, we investigated how occupancy patterns reflected functional spider life-history traits. New patches were inhabited by summer active, eurytopic (non-heathland) spiders, while more typical heathland species were found in middle-aged and old patches. These results suggest that wet heathland habitat restoration had rapidly benefited spider communities. Continued focus on preventing natural vegetation encroachment should maintain natural heathland spider assemblages in restored habitats.

Keywords: habitat restoration, functional traits, niche breadth, time-lag, wet heathlands

Résumé

Au cours des deux derniers siècles, les landes humides et les habitats y étant étroitement associés, tels que les bas-marais acides et les tourbières, ont souffert d'une fragmentation importante. Des projets de restauration visant ces habitats rares à l'échelle européenne ont récemment été développés. Pour évaluer les trajectoires post-restauration des communautés de landes humides, des outils pertinents de suivi sont nécessaires. Nous analysons les communautés d'araignées, en tant qu'outil de suivi, dans les taches de landes humides d'un haut plateau d'Ardenne belge. Les taches d'habitat restaurées étaient distinguées selon trois classes d'âge : anciennes taches (>50 ans depuis la restauration), taches moyennement âgées (~15 ans) et nouvelles taches (<5 ans). La similarité entre les assemblages d'espèces des différentes classes d'âge était principalement liée au recouvrement de végétation et la teneur en eau du sol. Les espèces d'araignées typiques des landes humides se raréfiaient lorsque le recouvrement en ligneux augmentait et que la teneur en eau diminuait. Parallèlement, nous avons exploré les liens entre les patrons d'occupation et les traits d'histoire de vie fonctionnels des araignées. Les nouvelles taches d'habitat étaient préférentiellement occupées par des espèces eurytopiques, à pic d'activité estival, alors que les espèces typiques des landes humides étaient observées dans les taches d'âge moyen et les anciennes taches. Ces résultats suggèrent que la restauration de landes humides a rapidement altéré les communautés d'araignées. Le maintien de l'ouverture de ces habitats devrait permettre la conservation d'assemblage d'espèces d'araignées typiques de l'habitat-cible après la restauration.

Mots-clés : restauration d'habitat, traits fonctionnels, étendue de niche, délai, landes humides

Introduction

Ecosystem destruction and fragmentation have decreased biodiversity (Primack, 1998), resulting in a recent increased focus on rehabilitating and restoring degraded ecosystems (Falk *et al.*, 2006 ; Perrow *et al.*, 2002a ; Van Andel *et al.*, 2006a). Such ecological management projects aim to restore the typical habitat species communities, recovering both functional diversity and native abiotic and biotic processes. This recovery could then increase the suitability of the surrounding habitat matrix and enhance species exchange (Grootjans *et al.*, 2006 ; Harris *et al.*, 2006 ; SER, 2004).

To evaluate the efficiency of restoration practices and to improve future restoration projects, quantitative indicators are needed (e.g. Holl *et al.*, 2002 ; Samu *et al.*, 2008). For example, total and focal species richness correlated with time since habitat restoration for several taxa (Andersen *et al.*, 2003 ; Barbaro *et al.*, 2001 ; Lindborg *et al.*, 2004a ; Reay *et al.*, 2002), whereas (dis)similarities in species assemblage structure can be assessed by a community-level approach, e.g. to evaluate differences between restored and reference habitats. Because restoration may affect species differently (McGill *et al.*, 2006 ; Violle *et al.*, 2007), functional group responses can reveal processes hampering or facilitating habitat restoration (Hellström *et al.*, 2003).

As a result of agro-pastoral practices, wet heathlands and closely associated habitats were widely distributed in pre-19th century Europe (Dumont, 1985 ; Webb, 1998a). However, over the last two centuries, these semi-natural habitats suffered extensive fragmentation (Goodwillie, 1980 ; Piessens *et al.*, 2004). As they host typical and unique communities, wet heathlands are valuable from a conservation point of view (Gimingham, 1972 ; Michael, 1996). Recent restoration projects focused on rehabilitating the water cycle to conserve stenotopic heathland species (Jadoul *et al.*, 2007). Although many of these typical heathland species are endangered (Mousson *et al.*, 1999 ; Sawchik *et al.*, 2002 ; Smith, 2000), policymakers require cost-effective restoration projects (Arponen *et al.*, 2008 ; Macmillan *et al.*, 1998 ; Wilhere, 2008). Therefore, suitable evaluation tools for restoration success of wet heathlands and closely associated habitats are urgently needed.

Most spiders (Araneae) have specific ecological requirements (Hänggi *et al.*, 1995 ; Kreuels *et al.*, 2000), making them powerful indicators of spatial and temporal variation in terrestrial ecosystems and restoration success (Scott *et al.*, 2006). Both human disturbance and restoration practices dramatically alter environmental variables, such as habitat structure (e.g. vegetation parameters, substrate structure), soil moisture, and temperature regime (Allison *et al.*, 2004 ; Mitchell *et al.*, 2000). These variables also affect species occupancy patterns (Entling *et al.*, 2007). Thus, ecological differences may restrict some species from recolonizing newly restored habitat patches (Huxel *et al.*, 1999 ; Palmer *et al.*, 1997). Additionally, patch occupancy patterns of spiders are related to life-history traits, such as dispersal capacities, competition, and phenology (Bonte *et al.*, 2004 ; Draney *et al.*, 1999 ; Le Viol *et al.*, 2008).

In this study, we investigated spider community patterns in Belgian wet heathlands. As a consequence of landscape dynamics ($\pm 2\%$ of wet heathlands present in the 1770s remains; Cristofoli and Mahy, unpublished data) and the absence of management, no reference ecosystem subsists in the landscape. A reference ecosystem is here defined as a desirable state for the wet heathland ecosystem. Rather than assessing the success of wet heathlands restoration with respect to a reference ecosystem, we studied the trajectory of community patterns based on the age since restoration.

Specifically, we aimed to (1) investigate whether spider species richness and diversity differed between restored wet heathland patches of different age classes, (2) compare the spider assemblages in differently aged patches, and (3) determine how patch occupancy patterns reflect environmental constraints and functional life-history traits.

Methods

Study area

The study took place at the high plateau of Saint-Hubert (450-600m a.s.l.), which is situated at the Ardenne, Belgium. Sample sites consisted of wet heathlands s.s., poor fens, and bog. They form a complex mosaic of associated habitats due to micro-variation of environmental conditions (Manneville *et al.*, 1999). The mosaic will be referred to as the complex of wet heathlands. These habitats are characterized by specific abiotic conditions, such as low regional temperatures (at least 100 days with air $T < 0^{\circ}\text{C}$) and nutrient poor, peaty soils with high acidity and moisture (Gimingham, 1972). The studied habitats are relicts of the last period of post-glaciation (bogs and poor fens) or have been promoted by traditional agro-pastoral practices (heathlands). Since the end of the 18th century, afforestation and peat extraction resulted in a high fragmentation of the complex of wet heathlands in the Ardenne (Clicheroux, 1985). Today, the remaining small, isolated wet heathland patches in the centers of the highest plateaus are surrounded by a habitat matrix dominated by *Picea abies* (L.) Karst (Spruce) plantations. Through clearcutting unproductive forests and direct conservation efforts (e.g. European LIFE-Nature projects LIFE05NAT/B/000089 and LIFE03NAT/B/000019), however, new wet heathland habitat patches have been created.

Spider data

Nine wet heathland patches were sampled (Fig. 1). The sampling sites were divided into three age classes. All patches were former *P. abies* plantations. Based on data from the Forestry State Office, three were designated old patches (>50 years old since restoration; mean area \pm SE = 6.2 ± 1.6 ha), three as middle-aged (~15 years old; 13.9 ± 3.9 ha), and three as new (<5 years old; 26.6 ± 0.9 ha). The old and middle-aged patches were abandoned following the last clearcut without specific management practices. In contrast, the new habitat patches were restored on larger areas for conservation purpose.

To capture both ground-dwelling and low vegetation active species and to compare species assemblages across environmental gradients, each patch had five pitfall traps (diameter 9 cm, height 10 cm) and three pan traps (20x30x7 cm). The former trap type is known to reflect activity-density rather than density per se. Moreover, species captured by pitfalls are mostly ground-dwelling species, whereas species collected by pan trapping are rather active in the low vegetation. All traps were filled with 20% saline solution. The trap contents were emptied every two weeks from April 2007 to April 2008. All adult spiders were identified to the species level. Species abundance was calculated as the total number of individuals per trap, pooled over the entire sampling period.

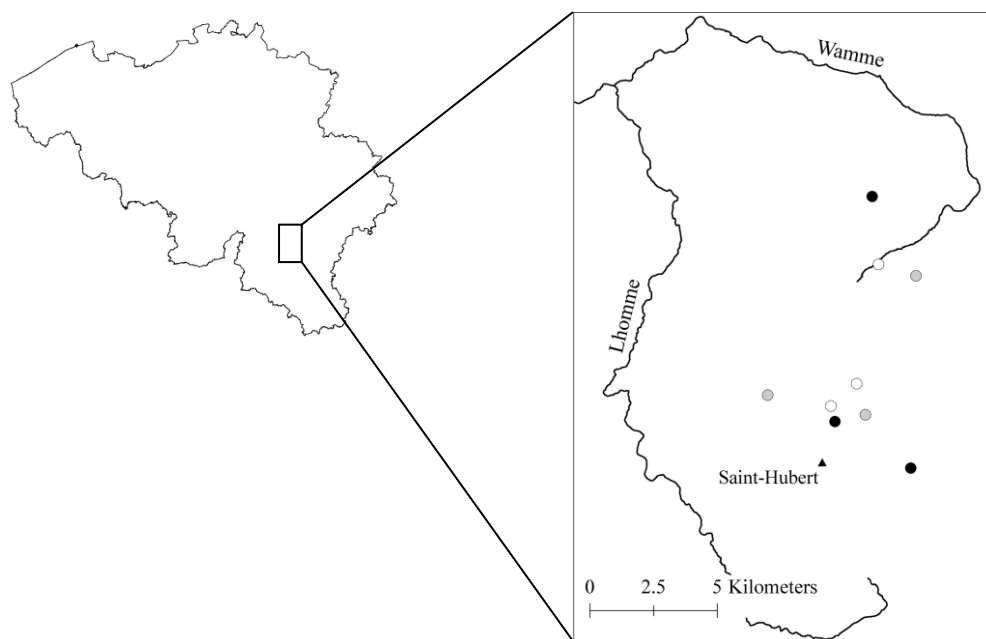


Figure 1. The study site in Belgium, Luxembourg Province. Black dots indicate old patches (>50 years old since restoration). Gray dots indicate middle-aged patches (~15 years old). White dots indicate new patches (<5 years old).

Environmental variables

Abiotic and biotic parameters affected by restoration practices in the complex of wet heathlands (Bakker *et al.*, 1999 ; Jacquemart *et al.*, 2003) that influence spider occupancy patterns (Entling *et al.*, 2007 ; Huhta, 1971) were measured near each trap. Soil temperature, soil moisture, and vertical/horizontal vegetation structure parameters were characterized within 1 m² around each trap in March 2008. Soil temperature was measured at three random points at a soil depth of 10 cm. Water content, a proxy for soil moisture, was estimated from the amount of weight lost when three soil samples (0-20 cm depth) were heat-dried at 50°C for 10 days. Structural vegetation parameters included the percent coverage of bare soil, leaf litter, stick litter, rock, water, Sphagnum spp., tree stratum, very-short- (<5 cm), short- (5-10 cm), tall- (10-50 cm), and very-tall grass (>50 cm).

Life-history traits

We selected four important life-history traits (Rothenbücher *et al.*, 2006): body size, seasonal activity, niche width, and habitat affinity. Maximal female body size was taken from Roberts (1996) or Nentwig *et al.* (2003). Four seasonal activity classes were distinguished according to Schaefer (1976): eurychrone species (adults active throughout the year), stenochrone species active from March to June, stenochrone species active from June to September, and stenochrone species active from October to March. Data were extracted from Roberts (1996), Nentwig *et al.* (2003), and Bonte *et al.* (2006). Niche breadth, defined as the number of habitats where a species has been found (out of a total of 85 European habitats), was taken from Hänggi *et al.* (1995). Heathland habitat affinity was defined as the percent of target habitats (nine in total) in which the species occurred. Each spider species was assigned a habitat affinity, defined as the most common vegetal formation where the species occurs, based on Kreuels and Platen (2000). For this purpose, five habitat types were retained: (1) bogs, poor fens and wet heathlands (target habitats); (2) grasslands; (3) meadows and fields; (4) edges; (5) forests.

Statistical analysis

The high densities of game animals in the study area resulted in several destroyed traps. Destroyed traps were replaced, and missing trap data were extrapolated based on averages of data collected 15 days before and after. All data, except for environmental parameters, were analyzed independently for pitfall and pan traps.

Total species richness in patches of each age class was estimated by the Chao 1 metric (Chao, 1984). Species diversity (Simpson diversity index, Simpson, 1949) and species evenness (Simpson evenness index, Smith *et al.*, 1996) were computed at the trap scale. Means of these metrics were compared between patch age classes with two-way analyses of variance (ANOVA) and Tukey tests (Minitab 15.0, Pennsylvania). Sites (random) were nested within a patch age class (fixed).

Because capture rates in traps are influenced by activity patterns, we standardized species abundances per trap type and used abundances relative to the total of individuals per species (out of all traps) for further analyses. To avoid overestimating rare or migrant species, only species represented by at least nine individuals were included (Maelfait *et al.*, 1990). To compare spider assemblages of each age class and to investigate correlations between species composition and environmental variables, detrended correspondence analyses (DCA; Canoco 4.5, New York) were performed independently for each trap type. This indirect gradient analysis sorted samples based on covariation and association among species relative abundances. Environmental variables were plotted afterwards to identify the most important gradients (McCune *et al.*, 2002). To compare the mean position of the three patch age classes in the multi-dimensional space of the DCA, two-way hierarchical ANOVAs based on trap scores of the two first canonical axes (main gradients) of both DCAs and subsequent Tukey tests were used. Indicator species for the different age-classes were

determined with the Indval method (Dufrêne *et al.*, 1997). Total number of individuals per family and in each age-class was compared with χ^2 tests.

To account for differences in species' densities between patch age classes and species-specific catchability, species abundances per trap were used to weigh life-history trait values (Bremmer *et al.*, 2006). These abundance-weighted trait values were then summed over all species present in the trap and divided by the total abundance per trap. The resulting variable is a measure of the representativeness of the trait in a trap. To test whether the representativeness of life-history traits differed between age classes, two-way hierarchical ANOVA's and Tukey tests were used. To identify the subset of life-history traits best explaining variation of spider assemblages, BIO-ENV and RELATE procedures (Primer 5, Plymouth, Clarke *et al.*, 1993) were used. Similarities (Bray-Curtis distances) among traps were calculated based on life-history trait representativeness and spider community composition in traps. Based on the agreement between both biotic similarity matrices BIO-ENV calculates which combination of life-history traits explains assemblage structure best and provides a Spearman's correlation coefficient (ρ). The RELATE procedure determines how significant the correlation is based on 999 Monte-Carlo permutations.

Results

Spider diversity

A total of 11,135 adult spiders were collected belonging to 193 species and 22 families (26% of the Belgian spider fauna; Supplementary material 1). Of these spiders, 7,172 were captured by pitfall traps and the remaining 3,963 with pan traps. The three most abundant species were *Oedothorax fuscus* Blackwall, *Pardosa amentata* Clerck and *Pardosa pullata* Clerck with 1,646, 1,072, and 1,033 individuals, respectively. The most species-rich family was Linyphiidae, represented by 94 species (5,792 individuals). Sixty-eight and 63 species had at least nine individuals for pitfall and pan traps, respectively, and were used for ordination analyses (Annex III, p.158).

Correlations between the mean observed species richness per trap and the corresponding estimated species richness were significant for the three age classes (old patches: $r = 0.995$ $P < 0.001$; middle-aged: $r = 0.998$ $P < 0.001$; new: $r = 0.999$ $P < 0.001$). Species richness, Simpson diversity index, and Simpson evenness were estimated for each trap type for each age class (Table 1). Estimated species richness was highest for middle-aged patches (total species \pm SE, pitfall: 146 ± 3 ; pan trap: 177 ± 8 ; Table 1). Based on pitfall captures, Simpson diversity index ($F_{2,6} = 9.19$; $P = 0.015$) and Simpson evenness ($F_{2,6} = 6.39$; $P = 0.033$) were, respectively, significantly higher and lower for new patches than middle-aged and old patches. For pan traps, new patches had a significantly higher mean Simpson diversity index ($F_{2,6} = 5.23$; $P = 0.049$) than middle-aged and old patches (Table 1).

Table 1. Estimated mean \pm standard error species richness and Simpson (evenness) metrics in spider communities from three age classes.

	pitfall (n=15)			pan (n=9)		
	old	middle-aged	new	old	middle-aged	new
Estimated # species						
Chao 1 ¹	138.26	146.13	139.00	142.28	177.32	124.96
SE	3.450	3.490	3.860	4.280	7.940	5.950
Simpson						
Mean ²	0.11 ^a	0.09 ^a	0.22 ^b	0.06 ^a	0.07 ^a	0.29 ^b
SE	0.014	0.009	0.026	0.012	0.015	0.070
Evenness Simpson						
Mean ²	0.38 ^a	0.36 ^a	0.19 ^b	0.46	0.45	0.27
SE	0.043	0.035	0.015	0.092	0.071	0.054

Different letters denote significant differences between means according to Tukey tests, at significance level of $P < 0.05$.

¹ Estimated at the level of the age-class.

² Mean values at the level of the trap.

Spider assemblage structure and environmental constraints

Leaf litter coverage, rock coverage, and tree stratum coverage had values over zero for fewer than three traps and were excluded from further analyses. DCA ordination of pitfall captures identified two principle axes (length of the gradient = 3.512 and 2.352, respectively) explaining 14.5% and 7.2% of variance in species assemblage structure, respectively. ANOVAs indicated significant DCA trap score differences between age classes for Axis 1 ($F_{2,6} = 15.68$; $P = 0.004$). New patches were distinct from both middle-aged and old patches ($T = 9.34$ and 8.79 , respectively; $P < 0.001$), whereas middle-aged and old patches were not significantly different ($T = 0.46$; $P = 0.844$). Axis 2 did not significantly discriminate between trap scores ($F_{2,6} = 0.39$; $P = 0.693$). Axis 1 related to increasing bare soil cover ($r = 0.79$; $P < 0.001$), soil temperature ($r = 0.54$; $P < 0.001$), short-grass cover ($r = 0.39$; $P = 0.009$), very-short grass cover ($r = 0.30$; $P = 0.047$), and stick litter cover ($r = 0.30$; $P = 0.043$) and decreasing very tall-grass cover ($r = -0.56$; $P < 0.001$), soil moisture ($r = -0.51$; $P < 0.001$), and Sphagnum spp. cover ($r = -0.44$; $P = 0.003$). New patches were characterized by increased bare soil cover and soil temperature, while middle-aged and old patches had higher soil humidity and very-tall grass cover (Fig. 2a; Supplementary material 2). Axis 2 related to Sphagnum spp. ($r = 0.46$; $P = 0.001$) and low grass covers ($r = -0.37$; $P = 0.012$). This axis explained variation within age classes rather than between classes. Patches with higher Sphagnum spp. cover had higher values on Axis 2.

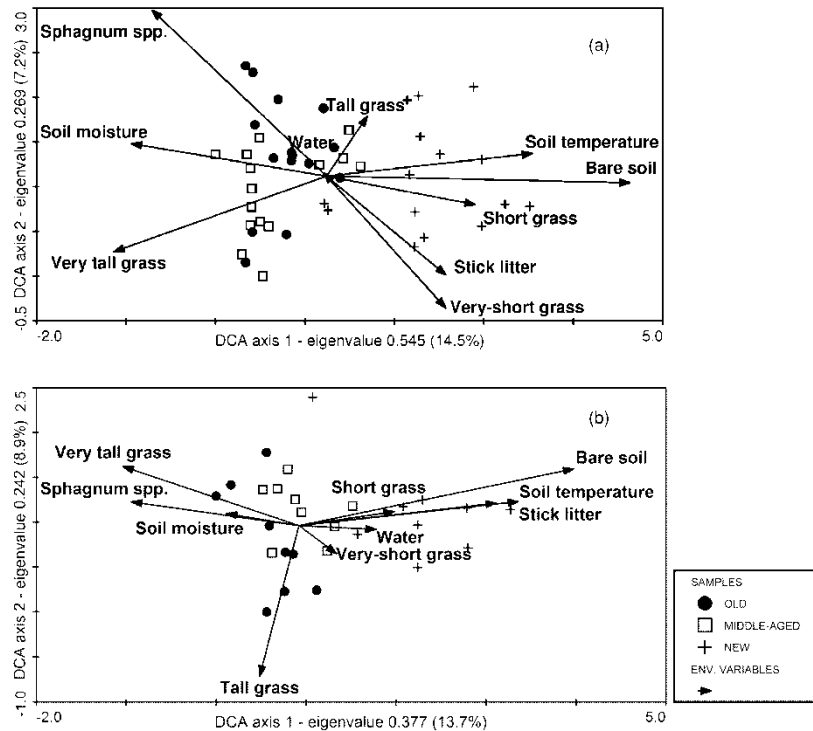


Figure 2. DCA-ordination of samples and environmental parameters for (a) pitfall and (b) pan trap data. The length of the arrow is proportional to the magnitude of change of the environmental variable, in the pointed direction. On the first canonical axis corresponding to pitfall data, mean (\pm SE) scores of old patches = 0.77 (\pm 0.09), middle-aged patches = 0.67 (\pm 0.13) and new patches = 2.41 (\pm 0.17). On the first canonical axis corresponding to pan data, mean (\pm SE) scores of old patches = 0.56 (\pm 0.19), middle-aged patches = 0.94 (\pm 0.13) and new patches = 2.26 (\pm 0.35).

For pan trap data, the two principle axes (length of the gradient = 3.271 and 2.391, respectively) explained 13.7% and 8.9% of variation in spider assemblage structure, respectively. Patch scores of Axis 1 were significantly different between age classes (ANOVA, $F_{2,6} = 13.16$; $P = 0.006$). In accordance with pitfall data, new patches were significantly different from middle-aged and old patches ($T = 5.89$ and 7.45 , respectively; $P < 0.001$), while middle-aged and old patches were not significantly different ($T = 1.58$; $P = 0.284$). For Axis 1, bare soil cover ($r = 0.72$; $P < 0.001$), stick litter cover ($r = 0.58$; $P = 0.002$), and soil temperature ($r = 0.52$; $P = 0.006$) increased along the gradient and very tall-grass cover ($r = -0.46$; $P = 0.016$) and Sphagnum spp. ($r = -0.44$; $P = 0.023$) decreased. New patches were characterized by high bare soil cover and soil temperature (Fig. 2b; Supplementary material 2).

Species with a clear affinity for open habitats (meadows, fields, grasslands) were indicative for new patches, irrespective of the trap type (Table 2). Based on the pitfall traps, indicator species for middle-aged patches were mostly associated with bogs and fens, whereas those for old patches were forest species. Based on pan trap data, relative abundance of forest spiders (number of individuals caught) increased from 9% in new patches to 37% in old patches (Fig. 3). In contrast, meadow/field spider relative abundance decreased from 77% in new patches to 28% in old patches. In terms of relative species (number of species caught), however, 30% of the species in new patches had an affinity for

forests vs. 28% in old patches Similarly 30% of the species in new patches had an affinity for meadow and field, vs. 28% in old patches.

Table 2. Indval value ($P < 0.05$) and habitat affinity of indicator species for each age class.

Pitfall			Pan		
Species	Habitat affinity	Indval	Species	Habitat affinity	Indval
New			New		
<i>Oedothorax fuscus</i>	m	92.2	<i>Oedothorax fuscus</i>	m	76.4
<i>Erigone atra</i>	m	90.0	<i>Erigone atra</i>	m	58.4
<i>Erigone dentipalpis</i>	m	89.8	<i>Erigone dentipalpis</i>	m	55.6
<i>Pardosa amentata</i>	m	76.5			
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	f	69.1			
<i>Troxochrus nasutus</i>	f	60.0			
<i>Arctosa leopardus</i>	m	57.8			
<i>Xysticus kochi</i>	g	43.1			
<i>Pardosa prativaga</i>	m	41.5			
<i>Oedothorax apicatus</i>	m	33.3			
<i>Pardosa pullata</i>	g	47.3			
<i>Drassyllus lutetianus</i>	m	37.8			
<i>Diplocephalus latifrons</i>	f	26.7			
Middle-aged			Middle-aged		
<i>Tenuiphantes menzei</i>	f	49.3	<i>Cicurina cicur</i>	f	65.3
<i>Lophomma punctatum</i>	h	46.7	<i>Clubiona subtilis</i>	h	59.8
<i>Tallusia experta</i>	h	46.4	<i>Clubiona reclusa</i>	m	55.7
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	f	46.2	<i>Hilaira excisa</i>	f	52.4
<i>Trochosa spinipalpis</i>	h	43.1	<i>Ceratinella brevipes</i>	m	50.6
<i>Zora spinimana</i>	g	42.8	<i>Bathyphantes gracilis</i>	m	49.1
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	h	42.2	<i>Lophomma punctatum</i>	h	44.4
<i>Hilaira excisa</i>	f	41.9	<i>Trochosa spinipalpis</i>	h	35.6
<i>Centromerus sylvaticus</i>	f	40.8			
<i>Antistea elegans</i>	h	39.5			
<i>Bathyphantes parvulus</i>	m	39.7			
<i>Ceratinella brevipes</i>	m	37.7			
<i>Palliduphantes ericaeus</i>	h	33.3			
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	f	31.8			
Old			Old		
<i>Pirata hygrophilus</i>	f	50.9	<i>Pachygnatha listeri</i>	f	68.5
<i>Coelotes terrestris</i>	f	40.0	<i>Robertus arundineti</i>	h	62.2
			<i>Pocadicnemis pumila</i>	m	58.0
			<i>Metellina menzei</i>	f	48.5
			<i>Ozyptila trux</i>	m	48.5
			<i>Bathyphantes nigrinus</i>	f	45.8
			<i>Pardosa nigriceps</i>	g	43.2

h bogs, poor fens, wet heathlands

g open (semi) natural habitats (grasslands)

m open agricultural habitats (meadows, fields)

f forests

Linyphiidae were more abundant in new habitat patches than in both other classes ($\chi^2 = 123.5$; $df = 2$; $P < 0.001$). Clubionidae ($\chi^2 = 72.7$, $P < 0.001$), Tetragnathidae ($\chi^2 = 94.3$; $P < 0.001$) and Zoridae ($\chi^2 = 72.9$; $P < 0.001$) were more abundant in middle-aged and old patches.

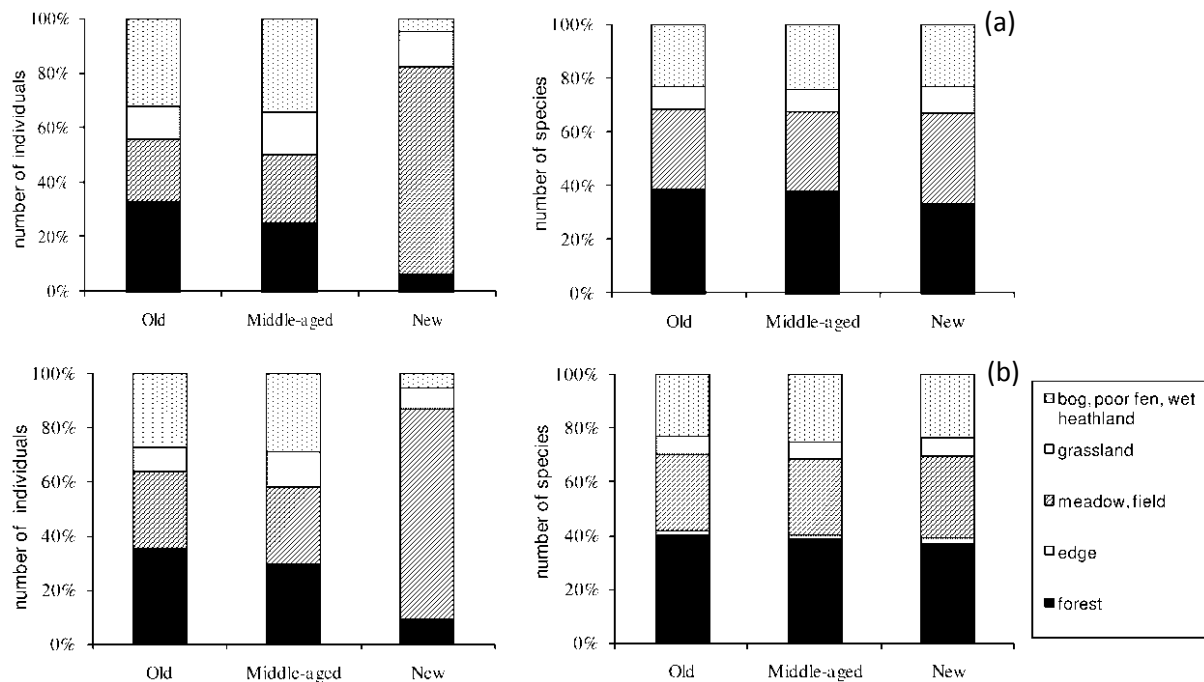


Figure 3. Percentage of five spider habitat affinity in the three age classes, based on the number of individuals (left plots) and on the number of species (right plots) (a) Pitfall; (b) pan traps

Life-history trait constraints

Abundance-weighted niche breadth (pan trap) and the summer stenochronicity (pitfall) were significantly higher in new patches than in old and middle-aged patches ($P = 0.024$ and 0.015 , respectively; Table 3). Weighted habitat affinity (pitfall: $P = 0.005$, pan: $P = 0.015$) and winter stenochronicity (pitfall: $P = 0.069$) were significantly lower in new habitat patches. Habitat affinity and winter stenochronicity best explained spider assemblage structure for both pitfall and pan trap data ($\rho = 0.379$ and 0.464 , respectively; both $P = 0.001$).

Discussion

Our study showed that spider assemblages clearly varied within a mosaic of restored wet heathlands. Newly created habitat patches differed from older patches in both biotic and abiotic parameters. In contrast, middle-aged patches were highly similar to old patches.

Spider diversity in restored wet heathlands

Recently restored wet heathlands were characterized by a lower spider species richness and evenness. These results are in accordance with previous studies that showed spider species richness and diversity increased with vegetation succession or when structural vegetation complexity was higher (Uetz, 1979). Although, species richness has been used as an indicator of post-restoration trajectories (Coyle, 1981 ; Kajak *et al.*, 2000), ecosystems may share high species richness but have dissimilar communities (Bell *et al.*, 1998).

Therefore, additional indicators of post-restoration trajectories are needed. The species conservation status is also critical to evaluate restoration progress. According to Maelfait et al. (1998), 25% of our indicator species are threatened. Among these 10 species, five were indicative for new habitat patches. Two of these species, *Drassyllus lutetianus* (L.) Koch and *Arctosa leopardus* Sundevall, are frequently associated with wet meadows (Kreuels et al., 2000) among which degraded wet heathlands invaded by *Molinia caerulea* (L.) Moench can be counted. Although these species are not typical in a complex of wet heathlands, new habitat patches already have a conservation value for other landscape elements. To conserve threatened wet heathland species, older patches should be the focus as their communities include more typical stenoscopic heathland species (see below).

Table 3. Mean values of species abundance-weighted life-history traits for each age class.

Variable	Old	Middle-aged	New	P-value
Body size				
Pitfall	4.955 ± 0.273	5.240 ± 0.209	4.932 ± 0.257	0.424
Pan	4.926 ± 0.268	5.049 ± 0.287	4.733 ± 0.217	0.817
Seasonal activity				
Eurychrone				
Pitfall	0.283 ± 0.025	0.312 ± 0.024	0.257 ± 0.028	0.564
Pan	0.256 ± 0.023	0.291 ± 0.019	0.291 ± 0.038	0.730
Stenochrone (spring)				
Pitfall	0.470 ± 0.033	0.373 ± 0.028	0.450 ± 0.040	0.378
Pan	0.438 ± 0.029	0.366 ± 0.036	0.452 ± 0.056	0.626
Stenochrone (summer)				
Pitfall	0.124 ± 0.012 ^a	0.142 ± 0.019 ^a	0.236 ± 0.030 ^b	0.015
Pan	0.220 ± 0.025	0.187 ± 0.020	0.143 ± 0.049	0.402
Stenochrone (winter)				
Pitfall	0.123 ± 0.013 ^a	0.173 ± 0.028 ^a	0.057 ± 0.019 ^b	0.069
Pan	0.086 ± 0.014	0.156 ± 0.029	0.114 ± 0.037	0.473
Niche breadth				
Pitfall	43.723 ± 0.952	44.510 ± 1.280	48.400 ± 1.460	0.165
Pan	43.762 ± 0.709 ^a	44.520 ± 1.700 ^a	52.970 ± 2.100 ^b	0.024
Habitat affinity				
Pitfall	19.637 ± 0.737 ^a	18.435 ± 0.689 ^a	15.093 ± 0.578 ^b	0.005
Pan	19.260 ± 0.562 ^a	19.990 ± 1.220 ^a	15.861 ± 0.674 ^b	0.015

Letters significance according to the Tukey test for $P < 0.05$.

Abiotic constraints for spider assemblages in wet heathlands

New patches differed from older patches not only in species richness but also in species assemblages. The results suggest that typical heathland spider species (re)colonize wet heathland habitats between five and 15 years post-restoration. Although Huhta (1971) found that empty patches were initially recolonized shortly after severe disturbance events, the spider assemblages here were different in patches of different age classes. In restored limestone quarries, spider species richness did not differ significantly between restored

patches and reference sites with mature vegetation after 5-8 years, but community patterns differed significantly between the two (Bell *et al.*, 1998). In contrast, in our study, spider assemblages were similar in the middle-aged and old patches, suggesting a convergence of assemblage in the five to 15 years post-restoration. This relatively fast response indicates that restored measures in wet heathland habitats were favorable for spiders. Because restoration target habitats are relatively stable environments (Gimingham, 1972 ; Manneville *et al.*, 1999), target habitat species are not expected to be adapted to severe or catastrophic disturbances (see Lytle *et al.*, 2004 for naturally disturbed habitats).

Although the different trap types were expected to sample different functional groups (Ausden *et al.*, 1996), the abiotic conditions correlated with spider assemblages were similar irrespective of the trap type. Similar to previous studies (Klapkarek *et al.*, 1998 ; Lambeets *et al.*, 2008a ; Usher, 1992), vegetation cover, soil temperature, and soil moisture were related to spider assemblage patterns. Middle-aged and old patches did not differ significantly in environmental conditions; especially these patches had similar soil humidity levels. Habitats of the complex of wet heathlands require constant high levels of soil moisture (Hermy *et al.*, 2004 ; Manneville *et al.*, 1999). The restoration of more typical environmental conditions led to the recovery of more typical heathland flora and vegetation structure, which resulted in the observed spider communities (propitious habitats).

The old patches had a trend of increasing proportion of spiders associated with forests. Additionally, more forest species were indicators of middle-aged and old patches than in new patches. This trend might reflect the progressive encroachment of patches due to the natural colonization by woody plants (Gimingham, 1972). Alternatively, the older patches were smaller and had more forested edge at the patch scale, which might influence the species that were present.

Functional trait constraints for heathland spider assemblages

As both trap types revealed similar abiotic constraints to community assemblages, spider species were generally confined by the same functional life-history traits. Recently restored patches included summer active spiders with large niche breadths (more mobile, cf. Bonte *et al.*, 2003), that were not typically associated with wet heathlands. Moreover, target habitat affinity was a good predictor of spider assemblage similarity. Similarly, Bonte *et al.* (2006) and Lambeets *et al.* (2009) found habitat affinity was important in defining spider species assemblages under habitat disturbances with fewer stenotopic species on disturbed sites. Additionally, mobile species were more common in more disturbed (Bonte *et al.*, 2006 ; Lambeets *et al.*, 2008b) or in restored sites (Verhagen, 2007). In our study, highly mobile Linyphiidae individuals were found in the new habitat patches (cf. ballooning dispersal propensity, Bell *et al.*, 2005). Similarly, Lang and Pütz (1999) found that linyphiid spiders dominated unstable, flood-disturbed habitats, and swiftly recolonized after floods. Besides the time since restoration, the nature of the surrounding matrix may affect whether highly mobile or less mobile species can reach new patches (Schmidt *et al.*, 2008). In this study, the landscape surrounding the heathland patches was dominated by closed afforested habitats,

possibly less permeable or requiring higher dispersal costs (Ricketts, 2001) than more open habitats. With limited mobility of colonizing species, the five years since restoration might not be sufficient for the specialist stenotopic species to recolonize the new habitat patches.

Even if highly mobile spiders were quick to recolonize new habitat patches, many may not survive the harsh environmental conditions according to an environmental filter-effect (Hobbs *et al.*, 2004). Draney and Crossley (1999) and Bonte *et al.* (2006) showed that disturbed or young habitats generally contained more eurychronous species than older or stabilized habitats. Although summer stenochronous spiders were common in pitfall traps in new patches, winter stenochronous spiders were not common. These data suggest that the newly restored, scarcely vegetated patches offered few suitable winter refuges (Schmidt *et al.*, 2008).

Both environmental variables and functional species traits were correlated with differences in spider assemblages in patches with different time since restoration. The different assemblages might hence be structured by species sorting (Moretti *et al.*, 2006). Spider mobility clearly affected community composition, especially for newly restored patches. These results suggest that mass-effects (Schmida *et al.*, 1985) affect post-restoration spider assemblages (Öberg *et al.*, 2007).

Conclusions

Even with the highly fragmented restored complex of wet heathlands habitats, typical heathland spider species increased in frequency with time since restoration. Restoration measures in those habitats were hence efficient and worthwhile. However, the spider communities in some old patches had fewer typical wet heathland spider species due to forest encroachment. Current management and future restoration projects should consider the interconnected issues of patch size and encroachment on wet heathland restoration.

Supplementary material 1. List of species collected in pitfall and pan traps with the respective number of individuals caught. For species caught in >9 pitfalls and/or pan traps, four life-history traits values are given.

family	species	# individuals	body size ^a (mm)	niche width ^b	habitat affinity ^c (%)	Phenology ^d
Agelenidae						
	<i>Histopona torpida</i> C.L.K	3				
	<i>Tegenaria picta</i> Simon	34	7.0	13	30.8	2
Amaurobiidae						
	<i>Coelotes terrestris</i> Wider	83	7.0	37	13.5	3
	<i>Eurocoelotes inermis</i> L. Koch	18	12.0	43	9.3	2
Araneidae						
	<i>Aculepeira ceropegia</i> Walck.	3				
	<i>Araneus diadematus</i> Cl.	1				
	<i>Araneus marmoreus</i> Cl.	1				
	<i>Araneus quadratus</i> Cl.	3				
	<i>Araneus triguttatus</i> Fab.	1				
	<i>Araniella cucurbitina</i> Cl.	2				
	<i>Cercidia prominens</i> Westr.	1				
	<i>Hypsosinga sanguinea</i> C.L.K	1				
	<i>Mangora acalypha</i> Walck.	6				
	<i>Nuctenea umbratica</i> Cl.	1				
Clubionidae						
	<i>Clubiona comta</i> C.L.K	4				
	<i>Clubiona diversa</i> O.P.C	5				
	<i>Clubiona reclusa</i> O.P.C	120	9.0	38	18.4	2
	<i>Clubiona subtilis</i> L. Koch	106	4.5	13	53.8	2
	<i>Clubiona terrestris</i> Westr.	6				
	<i>Clubiona trivialis</i> C.L.K	8				
Corinnidae						
	<i>Phrurolithus festivus</i> C.L.K	9				
Dictynidae						
	<i>Cicurina cicur</i> Fab.	47	7.0	61	9.8	4
Gnaphosidae						
	<i>Drassodes cupreus</i> Blackw.	21	18.0	15	13.3	3
	<i>Drassyllus lutetianus</i> L. Koch	33	7.5	28	17.9	2
	<i>Drassyllus pusillus</i> C.L.K	7				
	<i>Haplodrassus signifer</i> C.L.K	6				
	<i>Micaria pulicaria</i> Sund.	51	4.5	46	17.4	2
	<i>Zelotes latreilli</i> Simon	7				
Hahniidae						
	<i>Antistea elegans</i> Blackw.	178	3.0	36	19.4	3
	<i>Cryphoeca silvicola</i> C.L.K	1				
	<i>Hahnia helveola</i> Simon	7				
	<i>Hahnia montana</i> Blackw.	11				
	<i>Hahnia pusilla</i> C.L.K	11				
Linyphiidae						
	<i>Agyneta conigera</i> O.P.C	6				
	<i>Aphileta misera</i> O.P.C	46	2.5	11	54.5	1
	<i>Asthenargus paganus</i> Simon	10				

family	species	# individuals	body size ^a (mm)	niche width ^b	habitat affinity ^c (%)	Phenology ^d
	<i>Bathyphantes approximatus</i> O.P.C	5				
	<i>Bathyphantes gracilis</i> Blackw.	147	2.4	78	11.5	1
	<i>Bathyphantes nigrinus</i> Westr.	24	3.1	50	18.0	2
	<i>Bathyphantes parvulus</i> Westr.	100	2.6	44	13.6	3
	<i>Centromerita bicolor</i> Blackw.	16	3.5	58	13.8	4
	<i>Centromerita concinna</i> Th.	37	2.5	39	15.4	4
	<i>Centromerus arcanus</i> O.P.C	3				
	<i>Centromerus dilutus</i> O.P.C	2				
	<i>Centromerus levitarsis</i> Simon	1				
	<i>Centromerus serratus</i> O.P.C	1				
	<i>Centromerus sylvaticus</i> Blackw.	47	4.0	76	11.8	4
	<i>Ceratinella brevipes</i> Westr.	46	1.5	40	15.0	2
	<i>Ceratinella brevis</i> Wider	4				
	<i>Cnephalocotes obscurus</i> Blackw.	4				
	<i>Collinsia inerrans</i> O.P.C	8				
	<i>Dicymbium brevisetosum</i> Locket	5				
	<i>Dicymbium nigrum</i> Blackw.	8				
	<i>Dicymbium tibiale</i> Blackw.	2				
	<i>Diplocephalus latifrons</i> O.P.C	13	1.8	60	10.0	2
	<i>Diplocephalus permixtus</i> O.P.C	2				
	<i>Diplocephalus picinus</i> Blackw.	3				
	<i>Dismodicus bifrons</i> Blackw.	13				
	<i>Drepanotylus uncatulus</i> O.P.C	20	3.0	15	46.7	4
	<i>Eperigone trilobata</i> Emerton	9				
	<i>Erigone atra</i> Blackw.	269	2.5	77	10.4	1
	<i>Erigone dentipalpis</i> Wider	113	2.4	73	6.8	1
	<i>Floronia bucculenta</i> Cl.	20	5.0	26	23.1	4
	<i>Gnathonarium dentatum</i> Wider	1				
	<i>Gonatium rubellum</i> Blackw.	2				
	<i>Gonatium rubens</i> Blackw.	37	3.2	41	19.5	1
	<i>Gongylidiellum latebricola</i> O.P.C	39	1.6	43	16.3	2
	<i>Gongylidiellum vivum</i> O.P.C	27	1.6	36	19.4	4
	<i>Gongylidium rufipes</i> Sund.	2				
	<i>Hilaira excisa</i> O.P.C	88	3.0	16	12.5	4
	<i>Hypselistes jacksoni</i> O.P.C	6				
	<i>Labulla thoracica</i> Wider	1				
	<i>Linyphia triangularis</i> Cl.	13	6.0	55	16.4	3
	<i>Lophomma punctatum</i> Blackw.	50	2.2	23	26.1	2
	<i>Macrargus rufus</i> Wider	4				
	<i>Maro lepidus</i> Casemir	1				
	<i>Maro minutus</i> O.P.C	4				
	<i>Maso sundevalli</i> Westr.	3				
	<i>Meioneta innotabilis</i> O.P.C	4				
	<i>Meioneta mollis</i> O.P.C	1				
	<i>Meioneta rurestris</i> C.L.K	21	2.3	76	10.5	1
	<i>Meioneta saxatilis</i> Blackw.	30	2.3	49	16.3	2
	<i>Micrargus herbigradus</i> Blackw.	20	2.2	76	11.8	3

family	species	# individuals	body size ^a (mm)	niche width ^b	habitat affinity ^c (%)	Phenology ^d
	<i>Microlinyphia pusilla</i> Sund.	6				
	<i>Monocephalus castaneipes</i> Simon	1				
	<i>Monocephalus fuscipes</i> Blackw.	2				
	<i>Neriere clathrata</i> Sund.	20	7.4	57	12.3	2
	<i>Notioscopus sarcinatus</i> O.P.C	50	1.8	14	42.9	2
	<i>Oedothorax apicatus</i> Blackw.	11	2.2	47	12.8	3
	<i>Oedothorax fuscus</i> Blackw.	1646	2.0	55	12.7	2
	<i>Oedothorax gibbosus</i> Blackw.	756	2.2	28	25.0	1
	<i>Oedothorax retusus</i> Westr.	1				
	<i>Palliduphantes ericaceus</i> Blackw.	15	1.9	33	21.2	1
	<i>Palliduphantes pallidus</i> O.P.C	5				
	<i>Pocadicnemis pumila</i> Blackw.	288	2.0	54	16.7	2
	<i>Poeciloneta variegata</i> Wider	1				
	<i>Porrhomma egeria</i> Simon	1				
	<i>Prinerigone vagans</i> Audoin	1				
	<i>Saaristoa abnormis</i> Blackw.	58	3.5	43	20.9	1
	<i>Saaristoa firma</i> O.P.C	4				
	<i>Sintula corniger</i> Blackw.	16	2.0	19	15.8	4
	<i>Stemonyphantes lineatus</i> L.	5				
	<i>Tallusia experta</i> O.P.C	222	3.3	42	21.4	4
	<i>Tapinocyba insecta</i> L. Koch	3				
	<i>Tapinopa longidens</i> Wider	4				
	<i>Tenuiphantes alacris</i> Blackw.	4				
	<i>Tenuiphantes cristatus</i> Menge	77	2.8	51	15.7	1
	<i>Tenuiphantes flavipes</i> Blackw.	44	2.5	50	10.0	1
	<i>Tenuiphantes menzei</i> Kulcz.	262	2.2	65	13.8	1
	<i>Tenuiphantes tenebricola</i> Wider	4				
	<i>Tenuiphantes tenuis</i> Blackw.	223	3.2	69	11.6	1
	<i>Tenuiphantes zimmemanni</i> Bertkau	126	3.2	43	14.0	1
	<i>Troxochrus nasutus</i> Schenkel	29	1.0	11	9.1	2
	<i>Walckenaeria acuminata</i> Blackw.	21	2.3	50	14.0	4
	<i>Walckenaeria antica</i> Wider	91	2.3	59	11.9	2
	<i>Walckenaeria atrotibialis</i> O.P.C	144	2.2	58	13.8	2
	<i>Walckenaeria corniculans</i> O.P.C	5				
	<i>Walckenaeria cucullata</i> C.L.K	1				
	<i>Walckenaeria cuspidata</i> Blackw.	14				
	<i>Walckenaeria dysderoides</i> Wider	5				
	<i>Walckenaeria furcillata</i> Menge	1				
	<i>Walckenaeria kochi</i> O.P.C	6				
	<i>Walckenaeria nodosa</i> O.P.C	6				
	<i>Walckenaeria nudipalpis</i> Westr.	62	2.7	45	20.0	2
	<i>Walckenaeria obtusa</i> Blackw.	1				
	<i>Walckenaeria unicornis</i> O.P.C	41	2.1	33	18.2	3
	<i>Walckenaeria vigilax</i> Blackw.	3				
Liocranidae						
	<i>Agroeca brunnea</i> Blackw.	20	8.0	42	21.4	4
	<i>Agroeca proxima</i> O.P.C	1				

family	species	# individuals	body size ^a (mm)	niche width ^b	habitat affinity ^c (%)	Phenology ^d
Lycosidae						
	<i>Alopecosa cuneata</i> Cl.	1				
	<i>Alopecosa pulverulenta</i> Cl.	88	10.0	65	12.3	2
	<i>Arctosa leopardus</i> Sund.	75	9.5	26	19.2	2
	<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i> Ohlert	11				
	<i>Pardosa amentata</i> Cl.	1072	8.0	63	9.5	2
	<i>Pardosa nigriceps</i> Th.	50	7.0	31	29.0	2
	<i>Pardosa palustris</i> L.	2				
	<i>Pardosa prativaga</i> L. Koch	17	6.0	49	14.3	3
	<i>Pardosa pullata</i> Cl.	1033	6.0	66	12.1	3
	<i>Pardosa saltans</i> Töpfer-Hofmann	7				
	<i>Pardosa sphagnicola</i> Dahl	1				
	<i>Pirata hygrophilus</i> Th.	559	6.5	45	17.8	2
	<i>Pirata latitans</i> Blackw.	30	5.0	45	15.6	3
	<i>Pirata piraticus</i> Cl.	11				
	<i>Pirata uliginosus</i> Th.	477	6.0	26	26.9	2
	<i>Trochosa ruricola</i> De Geer	1				
	<i>Trochosa spinipalpis</i> F.O.P. - Cambridge	144	11.0	39	23.1	1
	<i>Trochosa terricola</i> Th.	102	14.0	75	12.0	1
	<i>Xerolycosa nemoralis</i> Westr.	39	7.5	45	13.3	3
Mimetidae						
	<i>Ero cambridgei</i> Kulcz.	2				
	<i>Ero furcata</i> Villers	10				
Miturgidae						
	<i>Cheiracanthium erraticum</i> Walck.	4				
Nesticidae						
	<i>Nesticus cellulanus</i> Cl.	1				
Philodromidae						
	<i>Philaudromus aureolus</i> Cl.	2				
	<i>Tibellus oblongus</i> Walck.	16	10.0	27	14.8	3
Pisauridae						
	<i>Dolomedes fimbriatus</i> Cl.	23	20.0	22	36.4	2
	<i>Pisaura mirabilis</i> Cl.	19	15.0	53	13.2	3
Salticidae						
	<i>Euophrys frontalis</i> Walck.	38	5.0	54	14.8	3
	<i>Evarcha arcuata</i> Cl.	6				
	<i>Evarcha falcata</i> Cl.	5				
	<i>Heliophanus dampfi</i> Schenkel	3				
	<i>Heliophanus flavipes</i> Hahn	3				
	<i>Neon reticulatus</i> Blackw.	1				
	<i>Sibianor aurocinctus</i> Ohlert	1				
Sparassidae						
	<i>Micrommata virescens</i> Cl.	3				
Tetragnathidae						
	<i>Metellina mengei</i> Blackw.	17	6.0	33	15.2	2
	<i>Metellina segmentata</i> Cl.	6				
	<i>Pachygnatha clercki</i> Sund.	112	7.0	63	12.7	1

family	species	# individuals	body size ^a (mm)	niche width ^b	habitat affinity ^c (%)	Phenology ^d
	<i>Pachygnatha degeeri</i> Sund.	22	3.8	69	10.1	1
	<i>Pachygnatha listeri</i> Sund.	190	5.0	50	16.0	1
	<i>Tetragnatha extensa</i> L.	15	11.0	37	24.3	3
	<i>Tetragnatha pinicola</i> L. Koch	1				
Theridiidae						
	<i>Crustulina guttata</i> Wider	5				
	<i>Enoplognatha ovata</i> Cl.	3				
	<i>Enoplognatha thoracica</i> Hahn	1				
	<i>Episinus angulatus</i> Blackw.	10				
	<i>Euryopis flavomaculata</i> C.L.K	1				
	<i>Neottiura bimaculata</i> L.	14	3.3	43	16.3	3
	<i>Paidiscura pallens</i> Blackw.	1				
	<i>Pholcomma gibbum</i> Westr.	1				
	<i>Robertus arundineti</i> O.P.C	31	2.25	27	25.9	3
	<i>Robertus lividus</i> Blackw.	64	4.0	74	12.2	3
	<i>Robertus scoticus</i> Jackson	8				
	<i>Theonoe minutissima</i> O.P.C	1				
	<i>Theridion impressum</i> L. Koch	1				
	<i>Theridion varians</i> Hahn	1				
Thomisidae						
	<i>Ozyptila atomaria</i> Panzer	3				
	<i>Ozyptila praticola</i> C.L.K	1				
	<i>Ozyptila trux</i> Blackw.	15	5.0	45	17.8	1
	<i>Xysticus bifasciatus</i> C.L.K	4				
	<i>Xysticus cristatus</i> Cl.	89	8.0	17	52.9	2
	<i>Xysticus kochi</i> Th.	16	8.0	42	4.8	2
	<i>Xysticus ulmi</i> Hahn	33	8.0	33	18.2	2
Zoridae						
	<i>Zora spinimana</i> Sund.	171	6.5	59	15.3	2

^a maximal female body size

^b total number of habitat types where the species has been found (out of a total of 85 European habitats), according to Hänggi et al. (1995)

^c percentage of target habitat in which the species occurs, according to Hänggi et al. (1995)

^d (1) eurychrones ; (2) stenochrones with the main activity period in March-June; (3) stenochrones of June-September and (4) stenochrones of October-March

Supplementary material 2: Mean values(\pm SE) of environmental variables for each age class.

Variable	Old (n=24)	Middle-aged (n=24)	New (n=24)	P-value
Soil temperature	12.4 \pm 0.3 ^a	12.2 \pm 0.2 ^a	13.9 \pm 0.2 ^b	0.067
Soil moisture (%)	38.2 \pm 2.5 ^a	43.5 \pm 2.2 ^a	27.3 \pm 0.9 ^b	0.042
Sphagnum (%)	31.8 \pm 7.0	21.5 \pm 5.2	1.5 \pm 0.6	0.146
Very short grass (%)	3.9 \pm 1.9	3.1 \pm 1.1	8.8 \pm 1.3	0.242
Short grass (%)	4.3 \pm 0.9 ^a	5.6 \pm 1.1 ^a	14.0 \pm 2.7 ^b	0.004
Tall grass (%)	19.7 \pm 3.2	16.0 \pm 2.2	20.2 \pm 3.3	0.642
Very tall grass (%)	45.0 \pm 5.1 ^a	53.3 \pm 3.8 ^a	13.3 \pm 4.3 ^b	<0.001
Stick litter (%)	1.9 \pm 0.5	1.9 \pm 1.1	10.9 \pm 2.2	0.162
Bare soil (%)	2.1 \pm 1.0 ^a	3.1 \pm 1.2 ^a	29.5 \pm 3.4 ^b	<0.001
Water (%)	3.2 \pm 1.3	4.2 \pm 1.3	0.8 \pm 0.4	0.241

Letters significance according to the Tukey test for $P < 0.05$.

Chapitre 7 — Discussion générale



Fagne du Grand Passage
Ochlodes venatus - *Narthecium ossifragum* - *Neoscona adianta*
Fagne du Grand Passage

Résultats généraux

Dynamique des habitats-cibles dans les deux paysages étudiés

La fragmentation des landes humides, bas-marais acides et tourbières a été objectivée à l'échelle de la zone d'étude (Chap. 2). Au cours des 250 dernières années, c'est une réduction de surface de 94% qui a été mesurée sur les plateaux de Saint-Hubert et des Tailles. C'est entre les années 1770 et 1950 que la perte de surface a été la plus importante (-98 et -95%, respectivement pour le plateau de St-Hubert et le Plateau des Tailles, Tabl. 1). Ces valeurs sont comparables à la diminution générale en Europe des habitats formant le complexe de landes humides (Chap. 1). A l'échelle du paysage, Piessens et Hermy (2006) ont montré une réduction de 99% de la surface de landes entre 1770 et 1985 en Flandre. En étudiant les modifications d'occupation du sol résultant de l'expansion agricole au Pays de Galles, Blackstock et al. (1995) ont montré que la majeure perte de surface touchait les habitats semi-naturels (44%) et principalement les landes humides (95%). Après ce que nous avons nommé une date charnière (années 1950) dans la dynamique des habitats-cibles, le nombre et la surface totale des taches de landes humides et habitats associés ont connu une -légère- croissance (Fig. 1). Dans l'ensemble, la double dynamique de fragmentation et création de taches d'habitats s'est révélée avoir été fortement semblable sur les deux hauts plateaux ardennais, reflétant probablement des influences socio-économiques agissant à l'échelle régionale plutôt qu'à l'échelle locale (paysage) (Petit *et al.*, 2002). Un constat particulièrement intéressant est celui de l'importance des taches d'habitats historiques (i.e. ayant persisté dans la zone d'étude des années 1770 à nos jours) dans le réseau écologique actuel des habitats-cibles. Bien que ne représentant que 8% du nombre total des taches d'habitats rencontrées en 2006, ces taches historiques n'en représentent pas moins 33% de la surface. Il s'agit donc de taches de grande taille, constituant les zones centrales du réseau d'habitat. La répartition de ces taches historiques n'est toutefois pas égale entre les deux hauts plateaux puisque 445 ha sont situés sur plateau des Tailles, alors que seuls 52 ha subsistent sur le plateau de Saint-Hubert. Ce processus de fragmentation importante résulte en fragments d'habitat de taille réduite et isolés les uns les autres. Or un fragment de taille réduite contient généralement des populations représentées par de faibles effectifs, ce qui les rend plus sensibles aux processus stochastiques (Holsinger, 2000). On s'attend donc à un appauvrissement des populations et communautés servant de source pour la recolonisation des taches d'habitat nouvellement recrées (notamment dans le cadre des projets LIFE); fait à garder à l'esprit lors des opérations de conservation (Honnay *et al.*, 2005 ; Soons *et al.*, 2002).

Tableau 1. Pour chaque date, nombre, surface totale et surface moyenne des taches d'habitat du complexe de lande humide.

	nombre de taches	surface totale	surface moyenne des taches \pm SE
1770s	53	27707	522.8 \pm 192.3
1950s	197	1007	5.1 \pm 1.4
2006	663	1765	2.7 \pm 0.4

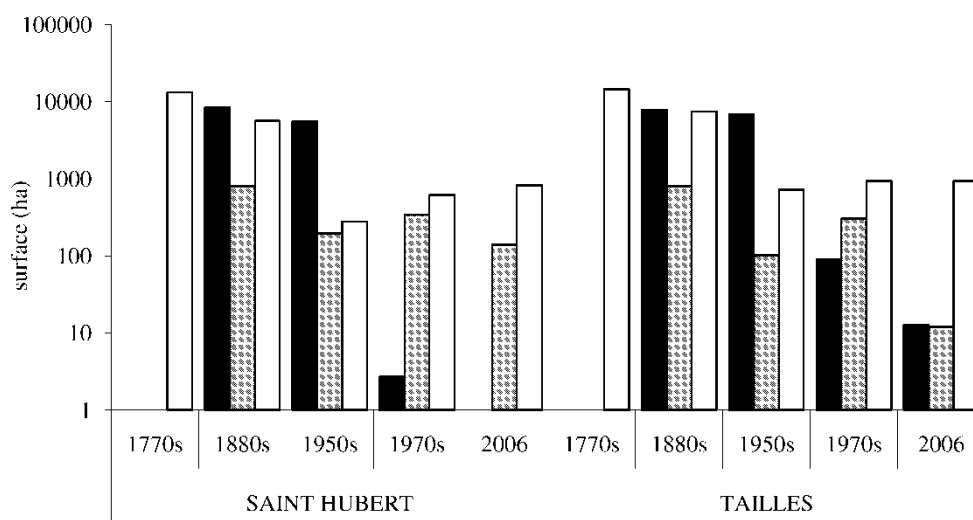


Figure 1. Surface totale (blanc) occupée par le complexe de landes humides dans la zone d'étude, depuis les années 1770 à 2006. La surface détruite (noir) et créée (gris) entre deux périodes est également mentionné.

Comment répondent différents groupes taxonomiques au processus de fragmentation ?

Relation structure spatiale actuelle — richesse spécifique chez deux groupes taxonomiques

Les chapitres 2 et 3 de la thèse sont consacrés à l'étude des effets directs de la fragmentation, via l'examen des relations entre les richesses spécifiques et la structure spatiale (présente et/ou passée) des taches d'habitat (Tabl. 2). Cette analyse concerne les communautés de plantes vasculaires et de rhopalocères. Les richesses spécifiques des espèces spécialistes (ou dénommées 'open'⁵ dans le cas des papillons) des deux groupes taxonomiques montrent une relation hautement significative à la surface des taches d'habitats : une diminution de surface s'accompagne d'une diminution de la richesse spécifique (Fig. 2). Les analyses effectuées ne permettent pas de déterminer une surface minimale de tache d'habitat (ou d'habitat total) assurant une survie à long-terme des communautés échantillonnées. Toutefois, aucune espèce spécialiste stricte de rhopalocère n'a été observée sur les taches d'habitat de surface inférieure à 4 ha. La présence d'espèces spécialistes de plantes vasculaires a quant à elle été observée sur les plus petites des taches échantillonnées (± 0.2 ha). Au-delà de l'importance de la structure spatiale pour les

⁵ Une espèce est considérée comme 'open' lorsque les habitats-cibles sont potentiellement utilisés de façon intensive au cours d'au moins une des phases de son cycle de vie, mais pouvant également survivre dans d'autres habitats ouverts.

communautés de rhopalocères, une corrélation importante avec les ressources nectarifères a également été mise en évidence. Autant que la conservation et la restauration de taches d'habitat de taille jugée suffisante, il est nécessaire de restaurer et maintenir une qualité d'habitat appropriée. La connectivité actuelle du réseau de taches d'habitat (telle qu'estimée dans ce travail) semble revêtir moins d'importance pour les espèces spécialistes des deux groupes taxonomiques, suggérant que les échanges entre taches d'habitat sont suffisants pour les communautés étudiées. Le contexte paysager (i.e. la diversité en occupation de sol adjacent aux taches) s'est par contre révélé important pour expliquer la richesse spécifique en espèces spécialistes de rhopalocères, avec toutefois un poids explicatif plus faible relativement aux facteurs internes des taches d'habitat (surface et ressources nectarifères). La combinaison d'une influence du contexte paysager et de l'absence d'espèces spécialistes de rhopalocère dans les taches de petite taille relève probablement de l'intensité de l'effet lisière dans ces petites taches, où les conditions environnementales propres aux habitats-cibles ne sont plus rencontrées, même au centre des taches. Le type d'occupation du sol adjacent à la tache d'habitat, et plus spécifiquement le contraste de la lisière (e.g. lande humide vs. pessière) influence également l'intensité de l'effet lisière (Ries *et al.*, 2004 ; Ries *et al.*, 2008). Par ailleurs, la relation positive entre la diversité paysagère (jusque 1000 m autour des taches d'habitat) et les différents estimateurs de richesse spécifique suggère que, une fois que des taches de taille et de qualité suffisantes sont restaurées ou maintenues, il ne faut pas ignorer la qualité de la matrice paysagère et que la conservation des espèces liées au complexe de landes humides doit passer par une réflexion de gestion à l'échelle du paysage. Ajoutons que des analyses identiques ont été réalisées sur base des abondances de papillons et ont abouti aux mêmes conclusions (résultats non présentés).

Tableau 2. Comparaison des méthodologies appliquées à l'étude de patrons abordés dans le cadre de la thèse, pour les communautés de plantes vasculaires et les communautés de papillons.

Patron étudié	Méthodologie		
	plantes vasculaires		papillons
Structure paysagère actuelle	régressions	≠	approche multi-modèle
Structure paysagère passée (dette d'extinction)	régressions	=	régressions
Crédit de colonisation	analyse en covariance	=	analyse en covariance

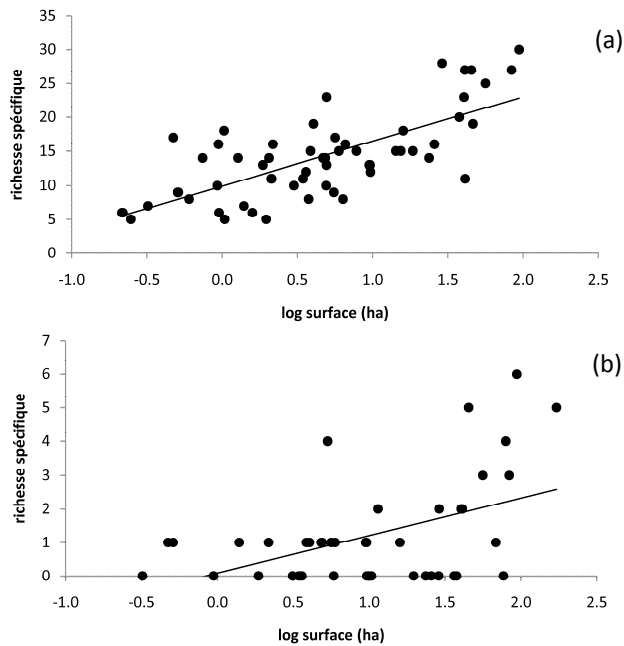


Figure 2. Relation entre la surface des taches d'habitat et la richesse spécifique en (a) espèces de plantes vasculaires spécialistes et (b) en espèces de papillons utilisant de manière intensive l'habitat-cible, tout au moins au cours de l'un des stades du cycle de vie (y inclus trois espèces spécialistes strictes).

Il est à noter que la méthodologie appliquée à l'étude des patrons de richesses spécifiques en fonction de la structure spatiale actuelle des habitats-cibles diffère pour les deux taxa considérés (Tabl. 2). Pour les végétaux (Chap. 2), nous avons réalisé des régressions simples entre les richesses spécifiques en espèces généralistes (RGEN) et en espèces spécialistes (RSPEC) et les métriques de caractérisation spatiale des taches (surface, connectivité et distance au plus proche voisin). Pour les papillons (Chap. 3), nous avons eu recours à une méthode présentée dans la littérature comme une solution aux problèmes de multi-colinéarité entre variables explicatives : l'approche multi-modèles. L'approche multi-modèle n'est pas novatrice (Anderson, 2008) mais ne bénéficie d'un intérêt certain de la part des scientifiques que depuis peu. Nous renvoyons le lecteur au chapitre 3 pour davantage d'explications quant à la philosophie de cette approche. Une étude préliminaire concernant le même jeu de données (papillons) a toutefois été réalisée selon une méthodologie utilisant des régressions multiples (stepwise) entre les différents estimateurs de richesse spécifique (RGEN, ROPEN et RSPEC) et les variables explicatives locales et paysagères (surface, connectivité et isolement des taches, ressources nectarifères et diversité d'occupation du sol autour des taches). Tout comme l'approche multi-modèles, l'analyse par régression multiple indique une faible valeur explicative des variables paysagères pour la variation des richesses spécifiques de rhopalocères. L'ensemble de ces variables représente en effet une part explicative de moins de 5% de la variation des différents estimateurs de la richesse spécifique. En comparaison, la part de la variation pouvant être attribuée exclusivement aux variables locales variait de 26.5% (ROPEN) à 51.2% (RGEN). Par contre, et au contraire de l'approche par régressions multiples, l'approche multi-modèles fait ressortir l'importance (quoique globalement marginalement significative) du contexte paysager dans un rayon de

1000 m autour des taches. Une seconde différence entre les deux types d'analyses est que les variables qualifiant l'abondance en ressources florales dans les taches d'habitat apparaissaient comme les meilleurs facteurs explicatifs des richesses spécifiques dans le cas de l'approche par régressions multiples, alors que ces variables n'ont pas d'influence significative (coefficient de régression β) sur ces mêmes richesses spécifiques dans le cas de l'approche multi-modèles. Par contre, la surface des taches d'habitats reste, dans l'approche par régressions multiples, une variable explicative importante (valeur du coefficient de régression partiel et standardisé élevée); cette importance est révélée également dans l'approche multi-modèles. On constate que, dans leurs conclusions générales, les deux approches restent relativement similaires et préconisent de porter une attention prioritaire aux facteurs locaux dans le cadre de la conservation des communautés de papillons dans les milieux tourbeux. Le rôle de la matrice paysagère avoisinant la tache reste questionnable. Par là même, l'intérêt ou la préférence de l'une ou de l'autre méthode reste également questionnable. Dans le cadre d'analyses visant à dégager les variables explicatives principales d'un jeu de données (et non pas à établir des modèles prédictifs), le principal avantage de l'analyse multi-modèle avancé par la littérature réside dans le fait qu'elle n'est pas sensible à la multi-colinéarité entre variables explicatives. Toutefois, des méthodes classiques permettent également de vérifier l'importance de la multi-colinéarité dans le jeu de données. Une de ces méthodes, les facteurs d'inflation de la variance (VIF), a été appliquée dans notre approche par régressions multiples et nous a permis de conclure que la multi-colinéarité n'avait probablement que pas (ou peu) d'influence sur les résultats.

Dettes d'extinction

Des relations significatives sont donc observées entre richesse spécifique et structure spatiale actuelle pour les deux groupes taxonomiques étudiés, mais ces relations ne traduisent pas forcément un état d'équilibre entre les deux classes de paramètres. Les espèces ne répondent pas (toutes) instantanément aux modifications environnementales, et la richesse spécifique observée actuellement peut être influencée par une structure spatiale plus ou moins ancienne. Bien que le processus de fragmentation se soit principalement fait sentir des années 1770 aux années 1950, une dette d'extinction a -encore- été détectée chez les plantes vasculaires. Les espèces spécialistes semblent toutefois avoir eu une réponse plus prompte car la structure spatiale des habitats-cibles pré-1950 n'apporte plus de contribution significative à l'explication de la variabilité de la richesse spécifique actuelle. Par contre, aucune dette d'extinction n'a été détectée au sein des communautés de rhopalocères. L'estimation d'une dette d'extinction pour les papillons n'est pas détaillée dans les articles formant la thèse. Nous faisons simplement mention du fait qu'une dette n'a pas été détectée (Chap. 5). La méthode suivie pour la détection de cette dette était identique à celle utilisée pour les plantes vasculaires. C'est-à-dire que, à l'aide de régressions multiples, nous avons vérifié si au delà de l'importance des variables de structure paysagère actuelles, les variables de structure paysagère passées apportaient une contribution significative à l'explication de la variation des richesses spécifiques considérées. Dans le cas des

communautés de papillons, les variables paysagères calculées sur base de cartes topographiques des années 1770s, 1880s, et 1950s et 1970s n'apportent aucune contribution significative à l'explication de variation de richesse spécifique. L'hypothèse la plus probable à cette observation est que les espèces ont déjà subi les effets de la fragmentation et y ont 'répondu'. Ceci se traduit, dans un premier temps, par une réduction de la taille de la population et des échanges inter-populations et s'en suit par une perte de diversité génétique, une augmentation de la consanguinité, une sensibilité accrue face aux processus stochastiques, une perte de valeur reproductive avec, in fine un risque accru d'extinction dans les taches d'habitat devenues défavorables. De plus, lorsque le processus de fragmentation se déroule à l'échelle du paysage, l'effet de sauvetage, ne peut plus s'opérer efficacement. Dans les cas extrêmes, l'ensemble des populations d'une espèce peuvent être amenées à disparaître des taches d'habitat fragmenté, menant à l'extinction locale voire régionale de l'espèce. Toutefois, en Région Wallonne, seule une espèce caractéristique des habitats-cibles (*Colias palaeno*) est considérée comme éteinte (Fichefet *et al.*, 2008). Plutôt que des extinctions massives à l'échelle du paysage, il s'agirait davantage d'une réduction de la distribution spatiale des populations.

Dans un récent article, Vellend *et al.* (2006) ont mis en évidence que, suite à un processus de fragmentation agissant depuis plus d'un siècle dans des forêts décidues européenne, l'importance de la dette d'extinction qu'ils ont mesurée variait selon les caractéristiques propres des espèces végétales. Les espèces avec de faibles taux d'extinction et de colonisation à l'échelle des populations, ou espèces étaient les plus susceptibles de présenter des différences élevées entre leur occurrence observée et leur occurrence prédite (i.e. espèces avec une dette d'extinction prononcée). Les caractéristiques qu'ils ont pu associer à ces espèces végétales 'lentes' sont des productions de graines élevées par individu, un âge peu élevé à la première reproduction et un mode de dispersion à longue distance. Dans notre cas, le processus de fragmentation a débuté plut tôt : la surface maximale du complexe de landes humides a été enregistré dans les années 1770s, i.e. il y a près de 250 ans. Bien que la dette soit moins prononcée pour les espèces végétales spécialistes, on note toutefois encore cette influence du paysage passé. Les espèces de plantes spécialistes concernées présentent des caractères qui, en concordance avec Vellend *et al.* (2006), leur confèrent une capacité à se maintenir sur de longues périodes dans un paysage qui n'est plus optimal à leur égard. On note en effet un mode de dispersion anémochore ou zoochore pour la grande majorité d'entre elles, c'est-à-dire des modes de dispersion facilitant notamment la dispersion entre sites isolés (Kolb *et al.*, 2005 ; Tremlovà *et al.*, 2007). Par ailleurs, toutes les espèces végétales considérées comme spécialistes sont pérennes et près de la moitié d'entre elles possèdent une banque de graine à long terme. Ces deux caractéristiques sont susceptibles d'augmenter les possibilités d'un effet de sauvetage temporel pour ces espèces. Enfin, nous ne pouvons pas passer à côté du fait que la persistance de certaines espèces végétales spécialistes dans des habitats secondaires peut également influencer leur persistance au sein des taches d'habitat considérées. Ces habitats

secondaires peuvent avoir promu l'effet de sauvetage spatial ou se comporter comme populations sources et 'envoyer' des individus ou des propagules de façon récurrente vers les taches considérées. Toutes les espèces spécialistes ne sont toutefois pas concernées par cette possibilité de sauvetage. Des espèces telles qu'*Andromeda polifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix*, *Vaccinium oxycoccos*, etc sont en effet rarissimes dans les habitats secondaires.

Les papillons, quant à eux, ont tous payé leur dette d'extinction, quel que soit leur degré de spécialisation. Cela n'empêche pas de supposer que, tout comme les espèces spécialistes sont les dernières à répondre à la restauration des habitats (cfr infra), elles aient également été les premières à subir les effets de la fragmentation. En effet, toujours selon les critères de Vellend et al. (2006), ces espèces présentent les caractéristiques d'espèces à taux d'extinction-colonisation rapides : très peu d'œufs pondus par individu et capacités de dispersion parmi les plus réduites, en comparaison aux autres espèces observées. Leur cycle de vie court et leur incapacité à persister sous forme de dormance sont d'autres caractéristiques augmentant leur sensibilité face aux changements environnementaux (Bourn *et al.*, 2002).

Dans quelle mesure les différents groupes taxonomiques bénéficient-ils des travaux de restauration ?

Le second axe de la thèse vise à évaluer les effets de la restauration sur les communautés de plantes vasculaires, rhopalocères et araignées. Une méthode novatrice, calquée sur le principe de la dette d'extinction, a été développée dans le cadre de cette étude afin d'estimer un éventuel retard dans la colonisation des nouvelles taches d'habitat (crédit de colonisation). La méthode consiste en comparaisons, entre anciennes et nouvelles taches d'habitat, des relations liant les métriques spatiales des taches d'habitat et la richesse spécifique au sein de ces taches. Le résultat est un nombre d'espèces devant encore coloniser la tache, suite à des modifications du paysage, jusqu'à ce que l'équilibre soit atteint entre la richesse spécifique et les caractéristiques spatiales de la tache (Chap. 4).

Les résultats concernant les plantes vasculaires sont plutôt encourageants du point de vue de l'efficacité des restaurations puisqu'aucun crédit n'a été détecté, ni pour les taches d'habitat créées il y a ~25-55 ans ni pour les taches d'habitat plus récentes (<25 ans). La subsistance de certaines espèces dans des zones reliques (e.g. coupes-feu) a probablement joué un rôle dans ce succès de recolonisation. La colonisation naturelle des nouvelles taches d'habitat par les espèces typiques est donc chose possible et rend prometteur le devenir de la flore suite aux travaux de restauration. Ceci d'autant plus que nous avons considéré des taches d'habitat à gestion non dirigée. Les projets de restauration à large échelle et à grands moyens tels que les LIFE, quant à eux, accélèrent les processus de colonisation de la flore via le semis ou le bouturage de certaines espèces (e.g. sphaignes, linaigrettes, callune). Bien que cette méthode puisse effectivement contribuer à

l'établissement ou le renforcement de populations dans des taches d'habitat, il serait toutefois inenvisageable d'effectuer de telles manœuvres pour l'ensemble de la flore, voire l'ensemble de la biodiversité dont le développement est souhaité.

Les rhopalocères utilisant intensément les habitats cibles, durant au moins un des stades de leur cycle de vie (comprenant les spécialistes stricts), au contraire, présentent un crédit de colonisation (Fig. 3). Celui-ci est principalement causé par les spécialistes stricts. Ce crédit ne se résorbe pas au cours du temps et montre des valeurs semblables entre les taches d'habitats créées il y a ~25-55 ans et les taches de <25 ans. Notons que nous avons précédemment montré que, lorsque l'on considère l'ensemble des taches d'habitat dans le paysage, la connectivité ne semblait pas affecter les patrons de richesse spécifique. Par contre, lorsque ces mêmes taches sont ici distinguées selon des échelles de temps différentes (classes d'âge), c'est vis-à-vis de la connectivité qu'un crédit de colonisation est détecté. Il est toutefois important de noter que cette observation ne semble pas impliquer ici un filtre de dispersion. Le crédit de colonisation était en effet plus important dans les taches d'habitat les plus connectées, ce qui a été expliqué par le fait que la richesse spécifique à l'équilibre dans ces taches est plus élevée. Au contraire, la -faible- richesse spécifique attendue à l'équilibre dans les taches isolées peut être plus rapidement atteinte par des événements de colonisation ponctuels. Les espèces considérées comme spécialistes, et donc concernées par le crédit de colonisation, se sont vues conférer le statut d'espèces vulnérables à l'échelle de la Région Wallonne. Bien que la surface totale et la connectivité des habitats-cibles aient bénéficié de la création de nouvelles taches depuis les années 1950, la faible taille de ces populations et leurs exigences vis-à-vis de la qualité de l'habitat (notamment plante-hôte) peuvent avoir contraint l'émergence de nouvelles populations viables dans les taches d'habitat nouvellement créées. La qualité de l'habitat, d'un point de vue des papillons, a notamment été abordée dans le chapitre 5 par le biais de la structure de végétation et de la composition végétale des taches d'habitats. Ces facteurs peuvent typiquement se révéler être des filtres biotiques (e.g. absence de la plante hôte, manque de ressources nectarifères) ou des filtres abiotiques (e.g. micro-habitats absents, absence de perchoirs). Dans ce chapitre, nous avons en effet mis en évidence un retard dans la réponse de la structure végétale dans les taches d'habitat nouvellement créées (<25 ans), ainsi qu'une différence de composition floristique entre les taches les plus anciennes et les nouvelles taches d'habitat.

Les araignées se sont confirmées être de très bons indicateurs des conditions environnementales. Bien que l'effet de filtres environnementaux ait pu être mis en évidence dans les jeunes communautés (<5 ans; notamment une prépondérance d'espèces mobiles), une période de 15 ans semble suffisante pour retrouver des communautés semblables aux communautés des taches d'habitats plus anciennes (>50 ans). A noter toutefois la tendance à retrouver davantage d'espèces de type forestier dans les taches d'habitat les plus anciennes, probablement due à la fermeture du milieu et/ou l'intensité des effets lisières.

Cette restauration relativement rapide des communautés d'araignées est d'autant plus positive que ce taxon est composé de prédateurs. Les espèces les plus grandes peuvent potentiellement se retrouver au sommet de l'échelle trophique et intégrer les influences affectant les niveaux trophiques inférieurs. En d'autres termes, la restauration de ces communautés de prédateurs typiques des habitat-cibles suppose la présence des communautés de proies associées.

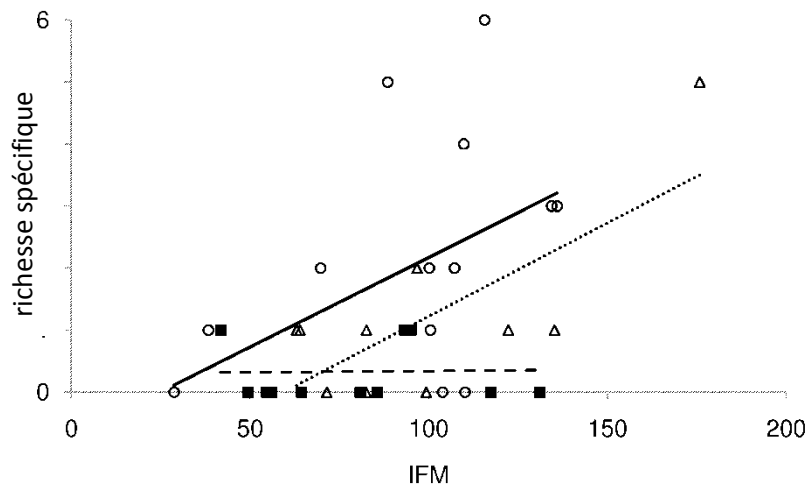


Figure 3. Relations entre la connectivité (IFM) des taches d'habitat et la richesse spécifique en espèces de papillons utilisant de manière intensive l'habitat-cible, du moins au cours de l'un des stades du cycle de vie. Trois groupes de taches sont distingués selon des classes d'âge. Les anciennes taches (>55 ans) sont représentées par des ronds et une ligne de régression pleine; les taches créées il y a 25-55 ans sont représentées par des triangles et une ligne pointillée; les taches créées il y a <25 ans sont représentées par des carrés et une ligne de traits. Le crédit de colonisation dans les nouvelles taches correspond à la distance à l'origine entre les droites de régression des nouvelles et des anciennes taches, lorsque le parallélisme entre celles-ci est forcé (cfr. Chap. 5).

Les traits d'histoire de vie spécifiques influencent-ils la réponse des espèces ?

La réponse des espèces aux processus de fragmentation et/ou de restauration a été comparée selon les traits d'histoire de vie spécifiques, pour les trois groupes taxonomiques. Les traits analysés ne semblaient que peu influencer la réponse à l'échelle de la communauté, ceci principalement lorsque les toutes récentes restaurations opérées par les projets LIFE ne sont pas directement considérées (cas des plantes vasculaires et des papillons). Les études récentes tendent à inclure des approches basées sur les traits d'histoire de vie afin d'intégrer une facette fonctionnelle de la réponse des espèces. Toutefois, les résultats restent encore relativement hétérogènes selon les études. Par exemple, le rôle mineur des caractéristiques spécifiques a également été montré dans le cas de pelouses calcicoles fragmentées (Bisteau, 2007), alors que, des espèces forestières à faible capacité de dispersion (grandes graines, faible fécondité, dispersion non assistée) se sont révélées être de faibles colonisatrices de forêts récentes (Verheyen *et al.*, 2003). Par contre, dans notre étude, certains traits d'histoire de vie, notamment la propension à la

dispersion, affectaient la composition des communautés des taches d'habitat nouvellement restaurées (<5 ans; cas des araignées). Ceci suggère que les effets de masse⁶ (Leibold *et al.*, 2004 ; Schmid *et al.*, 1985) y affectent les assemblages d'espèces.

Comme il en a été fait mention au chapitre 1, les impacts de traits spécifiques sur la vulnérabilité d'une espèce face aux changements du paysage sont susceptibles d'être confus du fait des interrelations entre les traits (Laurance *et al.*, 1991). Une des solutions à ce problème est de travailler avec des complexes de traits, tels que les groupes émergents (Chap. 4), plutôt qu'avec les traits individuels. De plus, les fréquences d'extinction sont rarement distribuées aléatoirement entre les familles ou les genres (Bennett *et al.*, 1997 ; Purvis *et al.*, 2000) du fait que ces traits sous-jacent à la susceptibilité des espèces à la fragmentation sont souvent conservés au niveau phylogénétique (McKinney, 1997). La prise en compte de la corrélation phylogénétique des complexes de traits d'histoire de vie permettrait d'élucider davantage les rôles propres aux traits d'histoire de vie (Owens *et al.*, 2000). Par ailleurs, l'un des désavantages des groupes émergents tels que délimités dans notre approche concernant les plantes vasculaires spécialistes peut mener à des classifications non intuitives des espèces. Cette classification non supervisée est fortement sensible au jeu de données. Elle dépend notamment des traits inclus dans l'analyse (Pillar, 1999). De ce fait, l'inclusion d'une nouvelle espèce ou d'un trait de vie supplémentaire peut altérer significativement la classification. De même, la classification des espèces atypiques reste problématique ; elles vont obligatoirement être classées dans un groupe émergent mais masqueront potentiellement les réponses du groupe émergent concerné face aux changements du paysage. Au-delà de ces aspects, l'étude des traits d'histoire de vie par une approche de groupes émergents reste encore relativement peu exploitée dans la littérature et mériterait des explorations approfondies.

Intégration de trois niveaux trophiques

Malgré le caractère intense de la fragmentation et ses effets néfastes observés sur les communautés échantillonnées, la restauration des landes humides, bas-marais acides et tourbière semble prometteuse. Les trois groupes taxonomiques ont globalement montré une réponse relativement rapide (~15 ans) à la restauration des habitats-cibles. Toutefois, la réponse des espèces spécialistes varie d'un groupe à l'autre.

Les plantes vasculaires présentent une dette d'extinction mais pas de crédit de colonisation. Une fois implantées au sein d'une tache d'habitat, elles peuvent subsister pendant des périodes relativement longues après la dégradation de leur environnement et l'apparition de conditions non favorables à leur survie (notamment via leur caractère pérenne). Toutefois, ces espèces ont la faculté de se réimplanter efficacement lors de la

⁶ L'effet de masse consiste en un « flux d'individus de taches d'habitat dans lesquelles l'espèce se maintient avec succès (zones centrales, core areas) vers des taches non favorables », de telle manière que des individus d'une espèce s'établiront dans des taches d'habitat au sein desquelles elle ne peut maintenir une population viable.

création de nouvelles zones d'habitat. Les rhopalocères présentent la tendance inverse avec une absence de dette d'extinction mais un crédit de colonisation (principalement dû aux espèces spécialistes), les montrant plus rapidement sensibles aux effets de la fragmentation. Les différences dans ces patrons de réponse sont probablement à chercher en partie dans les traits d'histoire de vie propres aux deux groupes taxonomiques. Une partie importante des plantes vasculaires spécialistes ont la capacité de subsister dans des habitats non favorables sous forme de banque de graine persistante, leur assurant un effet de sauvetage temporel. Par ailleurs, la plupart de ces espèces peuvent se reproduire végétativement (soit exclusivement, soit en reproduction mixte), caractéristique pouvant également leur permettre de subsister plus facilement dans un paysage fragmenté. Par contre, les papillons, tout comme la plupart des insectes, sont particulièrement vulnérables aux changements de l'environnement, du fait de leur cycle de vie court, leur incapacité à persister sous forme de dormance lors des périodes non propices et, du fait de leur niche écologique généralement étroite (Bourn *et al.*, 2002). Globalement, la restauration des communautés des deux groupes taxonomiques a été assez rapide. Dans une autre étude, les plantes et les insectes ont déjà conjointement été étudiés dans le cadre de l'évaluation de la restauration de landes, via les réseaux de plantes-pollinisateurs. Onze années suffisaient à recréer des communautés fonctionnelles, avec les mêmes pollinisateurs-clés sur les nouvelles et anciennes taches d'habitat (Forup *et al.*, 2008).

Selon la Société de l'Ecologie de la Restauration (SER, 2004), l'évaluation de la réussite d'une restauration se base sur neuf catégories de critères, allant de la restauration d'un ensemble caractéristique d'espèces à l'intégration fonctionnelle de l'écosystème restauré dans la matrice paysagère ou encore sa capacité de résilience (Chap. 1). Ce sont les premières de ces catégories de critères qui ont retenu notre attention dans ce travail. Pour les trois taxa, on a effectivement constaté un retour dans les taches d'habitat restaurées d'une communauté d'espèces semblable aux taches les plus anciennes, que ce soit sur base de richesses spécifiques référant à divers niveaux de spécialisation ou référant à des espèces à combinaisons de traits d'histoire de vie similaire (plantes, papillons) ou sur base de la composition de ces communautés (papillons, araignées). L'interaction des taches d'habitat restaurées avec la matrice ou le paysage n'a pas été testée spécifiquement mais nos résultats laissent néanmoins supposer que, puisque rétablissement rapide de communautés typiques il y a, les flux d'individus entre le paysage et la tache restaurée ont effectivement eu lieu. En ce qui concerne les araignées, l'hypothèse a toutefois été émise que la matrice, largement dominée par des plantations de résineux, pouvait être un frein à la colonisation par les espèces, notamment les espèces les moins mobiles pour lesquelles les coûts à la dispersion sont potentiellement les plus élevés. Notons également qu'un troisième critère de réussite de restauration établi par le SER (2004) se base sur la présence presque exclusive d'espèces indigènes dans l'écosystème. Les systèmes étudiés répondent tout à fait favorablement à ce critère puisqu'aucune espèce de papillon exotique n'a été identifiée. Parmi les végétaux vasculaires, une seule espèce est référencée comme espèce à caractère invasif en Belgique (Verloove, 2006) : *Juncus tenuis* Willd (Jonc grêle). Il s'agit d'une espèce

d'origine nord américaine introduite en 1823 dans notre pays via l'horticulture. *Larix decidua* Mill (Mélèze d'Europe), *Pinus sylvestris* L. (Pin sylvestre) et *Picea abies* (L.) Karst (Epicéa commun) figurent également dans le catalogue des néophytes de Belgique mais leur introduction dans les taches d'habitat est volontaire (plantations). Parmi les araignées, seule la présence d'*Eperigone trilobata* (n = 9) a été notée sur le plateau de Saint-Hubert. Cette espèce d'origine américaine a été observée pour la première fois en 1999 en Belgique.

Bien qu'encourageants, les résultats de ce travail ne permettent pas de quantifier l'ensemble des compartiments de la réussite des restaurations. Pour s'assurer de la survie à long terme des populations et de l'écosystème dans son ensemble l'effort de cette évaluation devrait dès lors être poursuivi.

Des divergences de réponse entre espèces spécialistes de différents groupes taxonomiques, ressort la pertinence d'approches multi-taxonomiques. L'avantage évident de cette approche est de forcer le scientifique et le gestionnaire à prendre en compte les besoins spécifiques, y compris les différentes échelles spatiales auxquelles les espèces perçoivent leur environnement, qui sont pertinents pour les différentes composantes de la biodiversité. Cette approche reste une simplification de la réalité (Roberge *et al.*, 2003), mais est inévitable dans la pratique. De plus, les groupes taxonomiques faisant l'objet de suivi à plus ou moins long terme par les acteurs de la conservation sont généralement choisis pour leur aisance d'identification et les connaissances écologiques que nous en avons. Celles-ci peuvent évoluer et le choix des groupes peut dès lors être revu au cours du temps.

La restauration des communautés semble rapidement effective, toutefois les espèces spécialistes tendent à répondre moins facilement à une amélioration de la structure spatiale de leur habitat préféré. Par ailleurs, leur représentativité au sein des communautés présentes sur les taches d'habitat est généralement faible (d'autant plus en termes d'abondance). La menace qui pèse sur les communautés du complexe de landes humides est la dérive écologique (ecological drift), c'est-à-dire le fait que les organismes les moins communs soient progressivement voués à l'extinction, alors que les plus communs deviendraient davantage fréquents. Il en résulterait un appauvrissement des communautés (Polus *et al.*, 2006) et par là même une altération du rôle fonctionnel de ces communautés.

Il n'en reste pas moins que le complexe de landes humides étant un habitat largement utilisé par des espèces non spécialistes, dont certaines présentant des statuts menacés, il constitue un habitat-clé pour la conservation de la biodiversité à l'échelle des paysages, sur les hauts plateaux ardennais. Ceci découle probablement du fait que ces habitats représentent 28.5% de la surface occupée par des habitats semi-naturels ouverts au sein de la zone d'étude.

Discussion des choix méthodologiques et de leurs implications

Dette d'extinction

Deux biais peuvent être notés dans la méthode de détection de dette d'extinction (Chap. 2). Le premier relève du fait que, parallèlement à la fragmentation per se, la qualité des habitats s'est également dégradée au cours du temps du fait principalement du drainage et de l'abandon des pratiques maintenant ces milieux ouverts. En résultent des perturbations tant des conditions abiotiques que de la structure de la végétation en place. Ceci peut mener à la raréfaction de facteurs essentiels aux espèces, tels que la présence de plantes-hôtes pour les papillons (cfr. la dette d'extinction chez les plantes vasculaires) ou de ressources nectarifères. Une dette d'extinction liée à la qualité passée des habitats-cibles n'est donc pas à exclure mais sa vérification n'est probablement pas du domaine du possible puisque des données historiques concernant les facteurs (a-)biotiques seraient nécessaires.

La seconde limite repose sur la méthode d'estimation de la dette (cette limite concerne également les calculs de crédit de colonisation, voir infra). En effet, la méthode est basée sur les relations existant entre la structure spatiale et la richesse spécifique au sein des taches d'habitat historiques (présentes depuis le début du processus de fragmentation jusqu'à nos jours). Or, l'indicateur de richesse spécifique ne procure pas une information complète quant au statut des populations. En effet, une espèce est considérée présente dans une tache quelle qu'y soit sa densité. Certaines espèces peuvent donc être représentées par un nombre d'individu inférieur au seuil définissant une population viable, signifiant dans ce cas que la dette aurait déjà été payée en grande partie.

Crédit de colonisation

De façon similaire à l'estimation de la dette d'extinction, une espèce peut être considérée comme présente et avoir recolonisé une tache même si un seul individu s'y rencontre (ou trois individus, dans le cas des papillons). Or une 'population' de un à trois individus n'a que peu de chances de se révéler viable sur le long-terme. De plus, bien qu'aucun crédit de colonisation n'ait été détecté pour les plantes vasculaires, l'habitat peut dans certains cas présenter un faciès dégradé suite à l'envahissement par des espèces telles que la Molinie (*Molinia caerulea*). L'accroissement et la dominance de cette espèce se sont progressivement généralisés dans les habitats-cibles en Europe (Thompson *et al.*, 1995), au détriment d'autres espèces typiques (e.g. *Calluna vulgaris*). Or ces modifications de dominance affectent la valeur biologique de ces habitats et leur capacité d'accueil de la faune (Haysom *et al.*, 1998 ; Taylor *et al.*, 2001).

En outre, les taches d'habitat les plus anciennes (> 50 ans) sont considérées comme systèmes de référence quant à l'équilibre entre richesse spécifique et patrons spatiaux des habitats (Chap. 4, 5). La subsistance à travers le temps de ces taches ne les a néanmoins pas empêchées de subir le processus de fragmentation. Ceci peut mener à une surestimation de la richesse spécifique à l'état d'équilibre (ces taches historiques présentant potentiellement elles-mêmes une dette d'extinction). La surestimation de la capacité d'accueil du paysage actuel, à l'équilibre, engendre une sous-estimation de la menace pesant sur les espèces dans ces paysages fragmentés. Néanmoins, dans les deux articles concernés par l'estimation du crédit de colonisation et la référence à des taches historiques, chapitres 4 et 5, nous

précisons qu'une analyse a permis de vérifier la non-existence d'une dette d'extinction dans les paysages étudiés. Dans le cas des plantes vasculaires, ceci peut paraître contradictoire avec les résultats du chapitre 2 dans lequel nous pointons l'effet rémanent de la structure spatiale passée. La raison sous-jacente tient dans les jeux de données utilisés pour la détection de la dette. La méthodologie restant par ailleurs identique pour les deux chapitres. Dans le premier cas (Chap. 4, crédit de colonisation), les 59 taches d'habitat concernées par l'étude avaient été soumises à l'analyse alors que seules les 13 taches d'habitat dites historiques, c'est-à-dire ayant persisté de 1770s à 2006 dans le paysage ont été utilisées dans le cadre du chapitre 2.

Liste d'espèces spécialistes

En ce qui concerne les espèces végétales, les espèces considérées comme spécialistes ne sont pas des spécialistes strictes des habitats-cibles, mais plutôt des espèces qui en sont caractéristiques (Chap. 1, Annexe I). Les implications potentielles sur les résultats obtenus proviennent principalement du fait que certaines de ces espèces peuvent subsister dans des habitats secondaires, i.e. des habitats ne faisant pas partie du complexe de landes humides mais dans lesquels certaines espèces typiques du complexe peuvent trouver refuge. On retrouve typiquement ces habitats secondaires dans les coupe-feu, fossés, chablis et clairières. Il a déjà été souligné dans ce travail que des habitats secondaires peuvent se comporter en sources d'individus et peuvent dès lors accélérer la colonisation des taches d'habitat cible et/ou ralentir l'extinction de populations (puits) dans ces taches. On peut s'attendre à ce que, selon les trois habitats-cibles, landes humides, bas-marais acides et tourbières, les espèces spécialistes strictes ne présentent pas la même probabilité à pouvoir survivre dans de petits îlots d'habitat secondaire de la matrice paysagère. Une solution évidente à ce problème serait de ne considérer comme espèces spécialistes que les espèces spécialistes strictes, c'est-à-dire nécessitant les habitats-cibles pour la réalisation de l'ensemble de leur cycle de vie. Une solution alternative aurait été de considérer les espèces caractéristiques de façon indépendante pour les trois habitats cibles. Par cohérence, ceci aurait nécessité une cartographie des habitats à un niveau de précision non disponible (de surcroît pour les cartes topographiques historiques), à savoir une cartographie propre à chaque habitat.

Choix des taches d'habitat

Une des premières phases du présent travail a consisté en une validation de terrain concernant la présence des taches d'habitat, référencées sur les documents cartographiques disponibles, dans les deux paysages. S'avérant que la majorité des taches les plus petites n'abritaient pas/plus les habitats-cibles, les taches d'habitat de moins de 0.3 ha n'ont plus été considérées dans les analyses des effets de la structure spatiale des habitats sur l'occurrence des espèces. Dans une récente étude, Bisteau (2007) a étudié l'impact de la fragmentation, et plus précisément l'isolement, sur les communautés de pelouses calcicoles

en Belgique. Dans cette étude, toutes les taches d'habitat existant dans le paysage ont été prises en considération, y incluses les plus petites (surface minimale = 0.0013 ha). Les résultats ont été comparés à ceux d'une étude concernant les mêmes habitats dans une région voisine à l'histoire paysagère semblable mais n'ayant considéré qu'une gamme plus restreinte de tailles de taches d'habitat (surface minimale = 0.03 ha). Les résultats ne concordant pas, Bisteau (2007) suggère que les conclusions liées à l'impact de l'isolement sur les richesses spécifiques dépend du nombre et de la taille des taches d'habitat considérées. Les raisons avancées par Bisteau (2007) sont, comme nous l'avons également mis en avant, le rôle potentiel des petites taches (et/ou habitats secondaires) comme refuge pour les espèces. Les solutions possibles à cet égard rejoignent les solutions présentées dans le paragraphe supra. La cartographie, fastidieuse, des habitats secondaires aurait également pu être envisagée. Toutefois, la capacité de persistance des espèces dans ces habitats secondaires variant selon leurs propres exigences écologiques, la qualification d'un habitat comme secondaire peut être considérée comme spécifique à chaque espèce et est dès lors difficilement gérable à l'échelle des communautés.

Evaluation de la connectivité

Il existe diverses manières de considérer la connectivité d'une tache d'habitat. La connectivité paysagère est l'inverse du degré moyen d'isolement d'une tache dans le paysage. Cet isolement est déterminé par le taux d'immigration, dépendant (1) de la quantité de taches d'habitat occupées dans le voisinage de la tache focale, (2) du nombre d'émigrants quittant cet habitat avoisinant, (3) de la nature de la matrice, (4) des capacités de dispersion et de perception de l'organisme et (5) du risque de mortalité des disperseurs (Wiens *et al.*, 1993). L'isolement est donc le degré auquel le paysage facilite ou contraint le mouvement des organismes (Taylor *et al.*, 1993). Il est typiquement impossible de modéliser et paramétrer l'ensemble des facteurs précités pour toutes les espèces d'une communauté considérée. Dès lors, des mesures de connectivité largement simplifiées sont généralement utilisées. Dans ce travail, nous avons eu recours à 'l'Incidence Function Model' (IFM, Hanski, 1994) qui considère toutes les sources possibles d'individus dans le paysage, i.e. toutes les taches d'habitat (Chap. 4). L'IFM se calibre à l'aide de deux paramètres. α détermine l'effet de la distance inter-taches sur la connectivité. Il est généralement considéré qu'une tache contribue d'autant moins à la connectivité de la tache focale que la distance les séparant est élevée. b représente le taux d'immigration de l'espèce considérée. Un paramétrage idéal de l'indice passe donc par des connaissances spécifiques du fonctionnement de chaque espèce. A l'échelle de la communauté (richesses spécifiques), une généralisation de ces paramètres est nécessaire pour l'ensemble des espèces considérées. Cette étape, inévitable, entraîne une certaine perte d'information. Toutefois lorsque l'IFM est utilisé comparativement entre différentes taches d'habitat (et non pas en valeur absolue), le biais peut être considéré comme de faible importance. Par ailleurs, diverses études (e.g. Chap. 4, Pöyry *et al.*, 2009) ont montré que les valeurs des paramètres α et b n'influaient pas sur les conclusions.

En revanche, lorsque que les analyses effectuées permettent des mesures d'IFM propres à chaque espèce, deux méthodes de calcul restent possibles. Soit seules les taches occupées par l'espèce sont considérées, soit l'ensemble des taches d'habitat intervient dans le calcul. La première méthode considère le paysage comme relativement statique, alors que dans la seconde, le paysage est considéré comme dynamique, avec des distributions de l'espèce potentiellement fluctuantes au cours du temps. Bastin et Thomas (1999) ont montré que ces différentes méthodes peuvent affecter les conclusions relatives à l'effet de l'isolement/connectivité. La distribution passée des espèces étant généralement connue avec peu de précision, les études telles que la nôtre, prenant en compte les effets potentiels de la connectivité présente et passée trouvent davantage de cohérence en ayant recours à la seconde méthode, i.e. en incluant toutes les taches d'habitat agissant potentiellement comme sources d'individus.

Effort d'échantillonnage – Papillons

Basé sur la littérature existante (Krauss *et al.*, 2003 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2000b) et l'avis d'expert, l'effort d'échantillonnage réalisé dans les taches d'habitat et visant à caractériser les communautés de papillons n'était pas directement proportionnel à la classe de taille des taches (Chap. 3, 5 ; Tabl. 3).

Tableau 3. Durée d'échantillonnage pour les papillons en fonction des classes de taille des taches d'habitat. Corrélations de Pearson entre les richesses spécifiques observées et estimées, pour chaque classe de taille.

Classe de taille	Surface moyenne réelle (ha)	n	Durée d'échantillonnage	r	P
<1 ha	0.6	4	25	0.999	0.001
1-10 ha	5.2	19	45	0.975	<0.001
10-50 ha	28.1	13	90	0.875	<0.001
>50 ha	90.2	7	180	0.845	0.017

Le risque découlant de cette méthode serait un sous-échantillonnage des taches de grande taille, en comparaison aux taches de petite taille. Si l'effort d'échantillonnage dans les plus grandes taches permet d'atteindre l'asymptote de la courbe d'accumulation, cette différence relative d'effort d'échantillonnage peut toutefois être considérée comme peu influente sur les résultats. Dans le cas présent, nous pouvons raisonnablement considérer, de manière visuelle, atteindre l'asymptote pour l'ensemble des taches de grande taille. Le cas du site du Sacrawé en est une illustration représentative (Fig. 4). Par ailleurs, les corrélations entre les richesses spécifiques totales observées et les richesses estimées étaient significatives et semblables pour l'ensemble des classes de taches d'habitat (Tabl. 3). Enfin, le nombre moyen d'espèces non observées (i.e. la différence entre la richesse estimée et la richesse observée) variait de 0.36 (11%) dans le cas des taches de 1-10 ha à 2.11 espèces (14%) dans les taches de >50 ha. Le cas des taches de <1 ha se distingue néanmoins avec 2% d'espèces non observées ; seules quatre taches sont concernées.

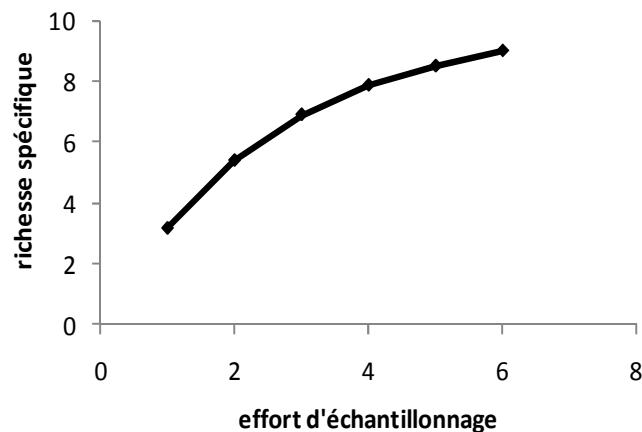


Figure 4. Courbe d'accumulation des espèces de papillons au Sacrawé.

Individus erratiques – Araignées

La colonisation de taches d'habitat récemment créées par les communautés d'araignées a suivi une méthode consistant à considérer une espèce comme erratique et rare lorsqu'elle était représentée par ≤ 9 individus (Chap. 6). L'élimination des espèces représentées par un faible nombre d'individus pourrait ne pas être homogène selon les classes d'âge de taches d'habitat, ce qui entraînerait un biais dans nos résultats, d'autant plus que la richesse spécifique y est largement exploitée. Nous présentons ici la vérification que la perte d'espèces selon quatre seuils d'exclusion donnés peut être considérée comme équivalente entre classes d'âge. La richesse totale initiale en espèces dans chaque piège est comparée à (1) la richesse spécifique totale à l'exclusion des espèces erratiques ; une espèce étant considérée comme erratique lorsqu'elle est représentée par un seul individu dans le piège, sauf si cet individu représente $>5\%$ de la somme des captures pour cette espèce (Dufrêne *et al.*, 1997) ; (2) la richesse spécifique totale à l'exclusion des erratiques et des espèces représentées par ≤ 3 individus ; (3) la richesse spécifique totale à l'exclusion des erratiques et des espèces représentées par ≤ 5 individus et (4) la richesse spécifique totale à l'exclusion des erratiques et des espèces représentées par ≤ 9 individus (Fig. 5). Dans les quatre cas, les points correspondants aux pièges sont linéairement alignés, qu'il s'agisse des points d'une même classe d'âge ou de points de classes d'âge différentes. La perte d'espèces se fait donc de façon homogène dans les pièges, quel que soit le seuil d'exclusion retenu.

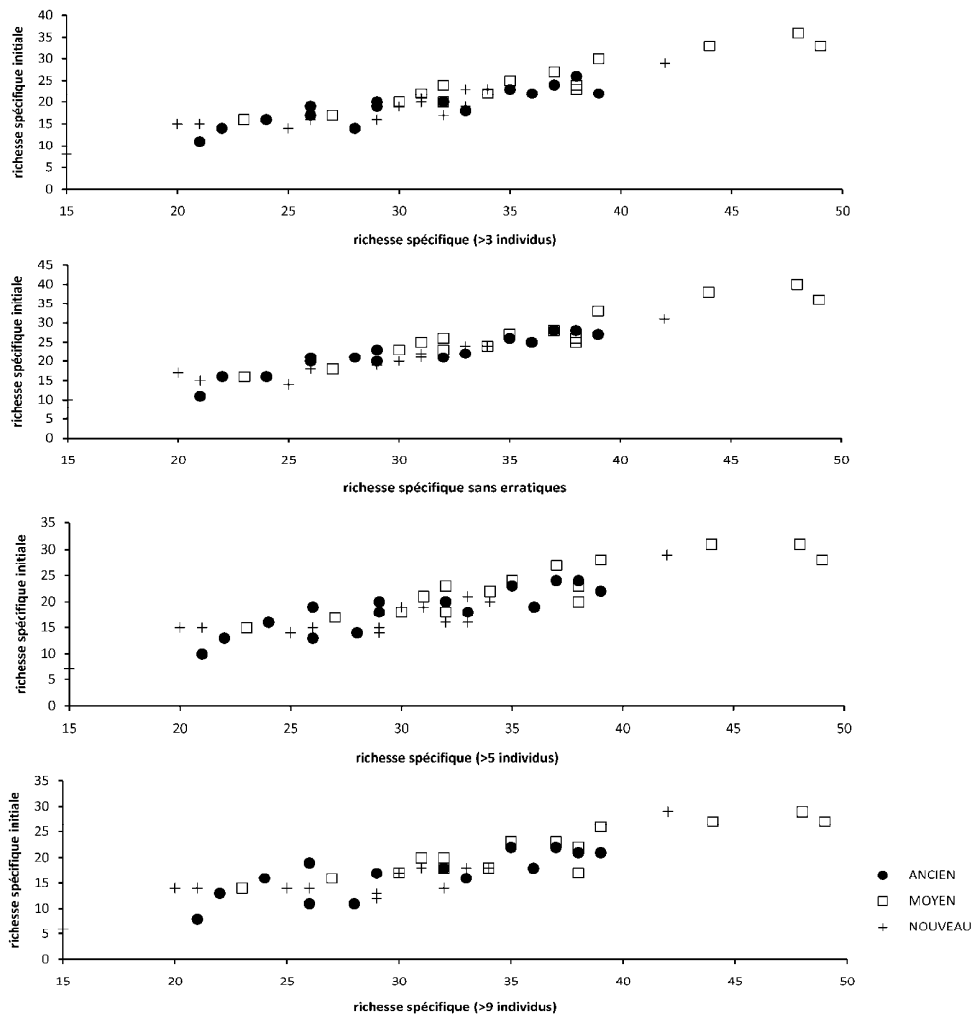


Figure 5. Relation entre la richesse spécifique totale observée dans chaque piège de type pitfall et la richesse spécifique après exclusion (a) des espèces erratiques, (b) des espèces représentées par ≤ 3 individus, (c) des espèces représentées par ≤ 5 individus et (d) des espèces représentées par ≤ 9 individus.

Nous avons par ailleurs réitéré les analyses multivariées selon le protocole présenté au chapitre 6, avec l'ensemble des espèces capturées et les jeux de données correspondant aux différents seuils d'exclusion des espèces. Les conclusions concordent dans tous les cas.

Conclusions et perspectives

Les habitats tourbeux sont en forte régression à travers l'Europe. Nos études ont toutefois montré l'aspect prometteur de la restauration du complexe de landes humides, en haute Ardenne belge. Des groupes taxonomiques représentatifs de différents échelons de la chaîne trophique montrent une réponse relativement rapide à la création de nouvelles taches d'habitats. Les taches d'habitat considérées dans nos analyses n'ont pour la plupart fait l'objet d'aucune gestion dirigée vers le développement de ces habitats. On peut dès lors s'attendre à ce que les grands moyens actuellement mis en œuvre dans les divers projets

LIFE assurent une réponse des espèces davantage rapide. En effet une attention particulière est portée dans ces projets à la réhabilitation des conditions abiotiques (entre autre, niveaux d'humidité) ainsi qu'à la restauration de taches de grande surface, facteurs ayant montré leur importance quant aux patrons de richesse spécifique et des assemblages des taxons étudiés.

Toutefois, nous avons soulevé divers aspects qu'il convient de garder à l'esprit lorsque des programmes de restauration ou de conservation sont développés :

- Une dette d'extinction a été mise en évidence pour les plantes vasculaires. Ceci implique le risque de sous-estimer la menace pesant sur les espèces dans ces habitats fragmentés.
- Les espèces spécialistes des différents groupes taxonomiques ont montré plus de difficultés à répondre à la restauration. Ceci, ajouté au fait qu'une grande partie de ces espèces est menacée à l'échelle régionale voire européenne, montre l'urgence des interventions conservatoires et la nécessité d'un monitoring spécifique pour ces espèces.
- Nous confirmons l'impact de la fermeture progressive et naturelle de ces habitats ouverts sur les compositions des communautés. Bien que l'objectif de nos analyses n'était pas de trouver la fréquence de gestion idéale, nous avons montré que la proportion d'araignées typiques du milieu était plus importante dans les taches de ~15 ans que dans les taches de référence de >50 ans, en cours d'envahissement par les ligneux et influencés par la lisière forestière.
- Enfin, bien que les facteurs internes aux habitats-cibles montrent les liens les plus importants avec la richesse spécifique (et constituent donc des objectifs prioritaires à la conservation), nous avons également montré l'importance (plus ténue) du contexte paysager. Ceci suggère que les réflexions de conservation et de restauration doivent s'entreprendre à l'échelle du paysage (objectif secondaire).

Une des contraintes de la méthode utilisée pour quantifier le crédit de colonisation est son recours à des données de présence-absence. Ces données ne nous renseignent pas sur l'état de la population. Il s'agit là d'un point qui devrait faire l'objet d'amélioration. Une alternative serait de considérer une espèce comme présente sur un site uniquement si elle est représentée par un nombre d'individus jugé suffisant que pour pouvoir aboutir à une population viable. Ceci nécessiterait idéalement des données spécifiques de taille minimale viable de population.

D'une façon générale, les conclusions obtenues à l'échelle de la communauté ne peuvent être généralisées pour l'ensemble des espèces concernées. Toutefois, dans ce travail, nous avons analysé les communautés de manière plus fine, en distinguant d'une part les espèces à caractère spécialistes des espèces généralistes et, d'autre part, en considérant des groupes d'espèces à combinaisons de traits d'histoire de vie homogènes. Ceci étant, les approches à l'échelle de la communauté et à l'échelle de l'espèce restent complémentaires.

L'analyse de la réponse de quelques espèces, spécialistes et généralistes, rendrait plus robustes nos conclusions et leurs implications pour la conservation. Principalement, les espèces ayant montré des sensibilités élevées à la fragmentation et/ou la restauration devraient faire l'objet d'études spécifiques visant notamment à caractériser leur viabilité à long terme et leur dynamique spatio-temporelle. Les papillons les plus sensibles font déjà l'objet de telles études (e.g. Turlure, 2009), bien que celles-ci restent généralement cantonnées à l'échelle paysagère (Plateau des Tailles). Par contre, le cas des plantes et araignées sensibles a jusqu'ici moins retenu l'attention des scientifiques.

Par ailleurs, l'objectif étant ici de comprendre la réponse des espèces vis-à-vis de modifications d'un habitat-cible, nous avons considéré le complexe de lande humide comme un habitat potentiel pour l'ensemble des espèces. Une approche, plus complexe, à l'échelle du paysage pourrait être envisagée afin de prendre en considération le point de vue de l'espèce. Pour certaines des espèces considérées dans notre étude, seule une zone réduite des taches d'habitat-cible constitue l'habitat préféré, alors que d'autres, ubiquistes, considère l'habitat-cible sur le même pied d'égalité qu'un autre habitat ouvert de type prairial.

Enfin, la plupart des études portant sur les impacts des modifications paysagères se limitent à l'étude d'un paysage. Les conclusions des diverses études se révèlent parfois contradictoires mais, du fait d'application de méthodologies diverses, les causes de ces contradictions sont difficilement attribuables directement à des différences intrinsèques entre paysages. Une approche multi-paysagère apporterait en ce sens une contribution importante à la compréhension des patrons généraux affectant les communautés des habitats fragmentés (e.g. Vellend *et al.*, 2006). Nous avons brièvement abordé ces aspects dans nos analyses préliminaires (Chap. 2, 3, 4), en comparant la réponse des richesses spécifiques aux paramètres spatiaux de l'habitat selon les deux hauts plateaux étudiés. Une étude plus approfondie de la question ainsi que la considération de paysages appartenant à des régions géographiques diverses mériteraient des développements.

Références bibliographiques

- Aavik T., Jogar Ü., Liira J., Tulva I., Zobel M., 2008. Plant diversity in a calcareous wooded meadow - The significance of management continuity. *J. Veg. Sci.* **19**, 475-484.
- Adriaens D., Honnay O., Hermy M., 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biol. Conserv.* **133**, 212-224.
- Alleaume-Benharira M., Pen I.R., Ronce O., 2006. Geographical patterns of adaptation within a species' range: interactions between drift and gene flow. *J. Evol. Biol.* **19**(1), 203-215.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P., 1949. *Principles of animal ecology*. Philadelphia, USA: Saunders, W.B.
- Allison M., Ausden M., 2004. Successful use of topsoil removal and soil amelioration to create heathland vegetation. *Biol. Conserv.* **120**, 221-228.
- Andersen A.N., Hoffmann B.D., Somes J., 2003. Ants as indicators of minesite restoration: community recovery at one of eight rehabilitation sites in central Queensland. *Ecol. Manag. Restor.* **4**(1), 12-19.
- Anderson D.R., 2008. *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence*. Berlin: Springer.
- Andrén H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitats: a review. *Oikos* **71**, 355-366.
- Angelstam P., 1992. Conservation of communities - the importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure. In: Hansson L., ed. *Ecological principles of nature conservation. Applications in temperate and boreal environments*. London, United Kingdom: Elsevier Applied Science, 9-70.
- Aronson J., Le Floch E., 1996. Vital landscape attributes: missing tools for restoration ecology. *Restor. Ecol.* **4**, 377-387.
- Arponen A., Moilanen A., Ferrier S., 2008. A successful community-level strategy for conservation prioritization. *J. Appl. Ecol.* **45**(5), 1436-1445.
- Arroyo-Mora J.P., Sánchez-Azefeifa G.A., Rivard B., Calvo J.C., Janzen D.H., 2004. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agric. Ecosyst. Environ.* **106**(1), 27-39.
- Ausden M., Drake M., 1996. Invertebrates. In: Sutherland W.J., ed. *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge: Cambridge University Press, 214-249.
- Baguette M., 2003. Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography* **26**(2), 153-160.
- Baguette M., Mennechez G., Petit S., Schtickzelle N., 2003a. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclissiana eunomia*. *Comptes Rendus Biol.* **326**, 200-209.
- Baguette M., Schtickzelle N., 2003b. Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *J. Appl. Ecol.* **40**, 404-412.
- Bakker J.P., Berendse F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Tree* **14**(2), 63-68.
- Bakker J.P., Bos A.F., Hoogveld J., Muller H.J., 1991. The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grasslands. In: Ravera O., ed. *Terrestrial and Aquatic Ecosystems: Perturbation and Recovery*. New York: Ellis Horwood, 449-455.
- Bakker J.P., Grootkans A.P., Hermy M., Poschold P., 2000. How to define targets for ecological restoration? - Introduction. *Appl. Veg. Sci.* **3**, 3-6.
- Bakker J.P., Poschold P., Strykstra R.J., Bekker R.M., Thompson K., 1996. Seed bank and seed dispersal : important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* **45**, 461-490.
- Balmford A., Bennun L., Brink B.T., Cooper D., Cote I.M., Crane P., Dobson A., Dudley N., Dutton I., Green R.E., Gregory R.D., Harrison J., Kennedy E.T., Kremen C., Leader-Williams N., Lovejoy

- T.E., Mace G., May R., Mayaux P., Morling P., Philipps J., Redford K.H., Ricketts T.H., Rodriguez J.P., Sanjayan M., Schei P.J., Van Jaarsveld A.S., Walther B.A., 2005a. The Convention on Biological Diversity's 2010 Target. *Science* **307**, 212-213.
- Balmford A., Bond W., 2005b. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecol. Lett.* **8**, 1218-1234.
- Barbaro L., Dutoit T., Cozic P., 2001. A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps. *Biodivers. Conserv.* **10**, 119-135.
- Bastin L., De Sloover J., Evrard C., Moens P., 1996. *Flore de la Belgique*. 4 ed. Namur: Artel.
- Bastin L., Thomas C.D., 1999. The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecol.* **14**, 493-507.
- Baudry J., Tatoni T., 1993. Changes in landscape patterns and vegetation dynamics in Provence, France. *Landscape Urban Plan.* **24**(1-4), 153-159.
- Baz A., Garcia-Boyer A., 1995. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *J. Biogeogr.* **22**, 129-140.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3rd edition ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Beissinger S., McCullough D.R., 2002. *Population viability analysis*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Bell J.R., Bohan D.A., Shaw E.M., Weyman G.S., 2005. Ballooning dispersal using silk : world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bull. Entomol. Res.* **95**, 69-114.
- Bell J.R., Cullen W.R., Wheeler C.P., 1998. The structure of spider communities in limestone quarry environments. In: Seldon P.A., ed. *17th European colloquium of Arachnology*. Edinburgh: Burnham Beeches, Bucks: British Arachnological Society, 253-259.
- Bellamy P.E., Hinsley S.A., Newton I., 1996. Factors influencing bird species numbers in small woods in south-east England. *J. Appl. Ecol.* **33**, 249-262.
- Bennett A.F., 1997. Habitat linkages — a key element in an integrated landscape approach to conservation —. *Parks* **7**, 43-49.
- Bennett A.F., 1999. *Linkages in the landscapes. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. Landscape Ecology Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.
- Bennett P.M., Owens I.P.F., 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proc. R. Soc. London Ser. B, Biol. Sci.* **264**, 401-408.
- Bergman K.O., Ask L., Askling J., Ignell H., Wahlman H., Milberg P., 2008. Importance of boreal grasslands in Sweden for butterfly diversity and effects of local and landscape habitat factors. *Biodivers. Conserv.* **17**, 139-153.
- Bergman K.O., Askling J., Ekberg O., Ignell H., Wahlman H., Milberg P., 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* **27**, 619-628.
- Bink F.A., 1992. *Ecologische Atlas van de Dvlinders van Noordwest-Europa*. Haarlem: Schuyt en Co.
- Binzenhöfer B., Biedermann R., Settele J., Schröder B., 2008. Connectivity compensates for low habitat quality and small patch size in the butterfly *Cupido minimus*. *Ecol. Res.* **23**, 259-269.
- Bisteau E., 2007. *Diversité et distribution des espèces végétales au sein d'un habitat fragmenté: le cas des pelouses calcicoles en Région wallonne (Belgique)*. PhD. Gembloux Agricultural University, Laboratory of Ecology, Gembloux (Belgique), 171 p.
- Bizoux J.P., Brevers F., Meerts P., Graitson E., Mahy G., 2004. Ecology and conservation of Belgian populations of *Viola calaminaria*, a metallophyte with a restricted geographic distribution. *Belg. J. Bot.* **137**(1), 91-104.
- Bizoux J.P., Daïnou K., Raspé O., Lutts S., Mahy G., 2008. Fitness and genetic variation of *Viola calaminaria*, an endemic metallophyte: implications of population structure and history. *Plant Biology* **10**, 684-693.
- Blackstock T.H., Stevens J.P., Howe E.A., Stevens D.P., 1995. Changes in the extent and fragmentation of heathland and other semi-natural habitats between 1920-22 and 1987-88 in the Llyn peninsula, Wales, UK. *Biol. Conserv.* **72**, 33-44.

- Bonte D., Baert L., Lens L., Maelfait J.P., 2004. Effects of aerial dispersal, habitat specialisation, and landscape structure on spider distribution across fragmented grey dunes. *Ecography* **27**, 343-349.
- Bonte D., Lens L., Maelfait J.P., 2006. Sand dynamics in coastal dune landscapes constrain diversity and life-history characteristics of spiders. *J. Appl. Ecol.* **43**, 735-747.
- Bonte D., Vandenbroecke N., Lens L., Maelfait J.P., 2003. Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proc. R. Soc. London Ser. B, Biol. Sci.* **270**, 1601-1607.
- Bossuyt B., Honnay O., Van Stichelen K., Hermy M., Van Assche J., 2001. The effect of a complex land use history on the restoration possibilities of heathland in central Belgium. *Belg. J. Bot.* **134**(1), 29-40.
- Bourn N.A.D., Thomas J.A., 2002. The challenge of conserving grassland insects at the margins of their range in Europe. *Biol. Conserv.* **104**, 285-292.
- Bremmer J., Rogers S.I., Frid C.L.J., 2006. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *J. Marine Syst.* **60**(3-4), 302-316.
- Brown J.H., Kodric-Brown A., 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**, 445-449.
- Brussard P.F., 1991. The role of ecology in biological conservation. *Ecol. Appl.* **1**(1), 6-12.
- Bruun H.H., 2000. Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape. *Ecography* **23**, 341-650.
- Bullock J.M., Moy I.L., Pywell R.F., Coulson S.J., Nolan A.M., Caswell H., 2002. Plant dispersal and colonization processes at local and landscape scales. In: Bullock J.M., Kenward R.E., Hails R.S., eds. *Dispersal Ecology*. London, United Kingdom: British Ecological Society, 279-302.
- Burel F., Baudry J., 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris, France: TEC & DOC.
- Caro T.M., 2003. Umbrella species: critique and lessons from East Africa. *Anim. Conserv.* **6**, 171-181.
- Chao A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scan. J. Stat.* **11**, 265-270.
- Chase J.M., 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecol.* **136**, 489-498.
- Claessens H., 2001. Faut-il bannir la sylviculture de l'épicéa au nom de la gestion durable? *For. Wallonne* **49-50**, 36-44.
- Clarke K.R., Ainsworth M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecol. Progr. Series* **92**, 205-219.
- Clausen H.D., Holbeck H.B., Reddersen J., 2001. Factors influencing abundance of butterflies and burnet moths in the uncultivated habitats of an organic farm in Denmark. *Biol. Conserv.* **98**(2), 167-178.
- Clicheroux E., 1985. La forêt de 1800 à nos jours. Organisation de la forêt publique. In: Mardaga P., ed. *Le grand livre de la forêt Wallonne*. Liège: Soledi, 34-44.
- Clifford H.T., Stephenson W., 1975. *An introduction to numerical classification*. London, United Kingdom: Academic Press.
- Collins B.S., Dunne K.P., Pickett S.T.A., 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. In: Pickett S.T.A., White P.S., eds. *The ecology of natural disturbance and plant dynamics*. San Diego, CA: Academic Press, 217-234.
- Cousins S.A., Eriksson O., 2002. The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecol.* **17**, 517-529.
- Coyle F.A., 1981. Effects of clearcutting on the spider community of a southern appalachian forest. *J. Arachnol.* **9**, 285-298.
- Cremene C., Groza G., Rakosy L., Schileyko A.A., Baur A., Erhardt A., Baur B., 2005. Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots. *Conserv. Biol.* **19**, 1606-1618.
- Cristofoli S., Mahy G., Submitted. The complex landscape dynamics of wet heathlands and its implication for plant species diversity in the belgian ardenne.

- Cristofoli S., Piqueray J., Dufrêne M., Bizoux J.P., Mahy G., *in press*. Colonization credit in restored wet heathlands. *Restor. Ecol.*, doi: 10.1111/j.1526-100.2008.00495.x.
- Crossley D.A.J., 1977. The roles of terrestrial saprochagous arthropods in forest soils: current status of concepts. In: Mattson W.J., ed. *The role of arthropods in forest ecosystems*. New-York: Springer-Verlag.
- Cullen W.R., Wheeler C.P., 1993. The flora and invertebrate fauna of a relocated grassland at Thrislington Plantation, County Durham, England. *Restor. Ecol.* **1**, 130-137.
- Davies K.F., Margules C., Lawrence J.F., 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**, 1450-1461.
- Davies K.F., Margules C., Lawrence J.F., 2004. A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology* **85**, 265-271.
- Davis J.D., Debinski D.M., Danielson J., 2007. Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats. *Landscape Ecol.* **22**, 1341-1354.
- Debinski D.M., Holt R.D., 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv. Biol.* **14**(2), 342-355.
- Delescaille L., 1993. Le maillage écologique et l'espace rural. *Ann. Gembloux* **1-2**, 61-69.
- DEMNA. 2009. <http://biodiversite.wallonie.be/>. Last accessed: 09/2009.
- Dennis B., 2002. Allee effects in stochastic populations. *Oikos* **96**(3), 389-401.
- Dennis R.L.H., 2004. Just how important are structural elements as habitat components? Indications from a declining lycaenid butterfly with priority conservation status. *J. Insect Conserv.* **8**(1).
- Dennis R.L.H., Hardy P.B., 2007. Support for mending the matrix: resource seeking by butterflies in apparent non-resource zones. *J. Insect Conserv.* **11**, 157-168.
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G., Van Dyck H., 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat : a butterfly biology viewpoint. *Oikos* **102**(2), 417-426.
- Dirzo R., Raven P.H., 2003. Global state of biodiversity and loss. *Ann. Rev. Env. Ressor.* **28**, 137-167.
- Dover J., Settele J., 2009. The influence of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *J. Insect Conserv.* **13**, 3-27.
- Drake J.A., Hewitt C.L., Huxel G.R., Kolasa J., 1996. Diversity and higher levels of organization. In: Gaston K.J., ed. *Biodiversity: a biology of numbers and differences*. Cambridge, UK: Oxford Press, 149-166.
- Draney M.L., Crossley D.A.J., 1999. Relationship of habitat age to phenology among ground-dwelling linyphiidae (Araneae) in Southeastern United States. *J. Arachnol.* **27**, 211-216.
- Dufrêne M., 2003a. Méthodes d'analyse des données écologiques et biogéographiques. Last accessed: 09/2009.
- Dufrêne M., 2003b. *Réseau écologique - Structure écologique principale: concepts - structure - stratégie d'élaboration. Version provisoire*. DGRNE.
- Dufrêne M., 2005. *LIFE PLTTailles - Dossier pour l'Europe*. CRNFB, Gembloux.
- Dufrêne M., Legendre P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* **67**(3), 345-366.
- Dulière J.F., 2001. *L'étude la banque de graine du sol est un outil efficace qui doit orienter les actions de restauration des milieux semi-naturels menacés*. Thèse annexe de doctorat. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique).
- Dumont J.M., 1985. L'homme et la forêt en Ardenne. *Parcs Natx.* **60**, 50-65.
- Dupieux N., 1998. *La gestion conservatoire des tourbières de France: premiers éléments scientifiques et techniques*. Espaces naturels de France, programme Life "Tourbières de France".
- Dupré C., Ehrlén J., 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *J. Ecol.* **90**, 796-805.
- Duvigneaud J., 2001. Essai de réalisation d'un synopsis des groupements végétaux de Wallonie (avec quelques références relatives aux régions voisines) (proposition of a synopsis for the Walloon vegetation groups (with some references related to adjacent regions)). *Adoxa* **1**, 23.
- Ebert G., Rennwald F., 1991. *Die schmetterlinge Baden-Württembergs. Band I. Tagfalter I*. Stuttgart: Eugen Ulmer.

- Ehrlén J., van Groenendael J.M., 1998. Plant species diversity and the trade-off between dispersability and longevity. *Appl. Veg. Sci.* **1**, 29-37.
- Entling W., Schmidt M.H., Bacher S., Brandl R., Nentwig W., 2007. Niche properties of Central European spiders : shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **16**(4), 440-448.
- Environment and Heritage Service. 2004. Peatlands. Last accessed: 09/2009.
- Eriksson A., Eriksson O., Berglund H., 1995. Species abundance patterns of plants in Swedish semi-natural pastures. *Ecography* **18**, 310-317.
- Eriksson O., 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* **77**, 248-258.
- Eriksson O., Ehrlén J., 2001. Landscape fragmentation and the viability of plant populations. In: Silvertown J., Antonovics J., eds. *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publications, 157-175.
- Eriksson O., Jakobsson A., 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *J. Ecol.* **86**, 922-933.
- ESRI. 2002. ArcGIS 8.3 Geographic Information System. In. Redlands, CA: Environmental Research Institute Inc.
- Evans D., 2006. The habitats of the European habitats directive. *Biol. Env. Proc. Royal Irish Acad.* **106b**(3), 167-173.
- Fahrig L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**, 487-515.
- Fahrig L., Merriam G., 1994. Conservation of fragmented populations. *Conserv. Biol.* **8**, 50-59.
- Falk D., Palmer M., Zedler J., 2006. *Foundations of restoration ecology. The science and practice of ecological restoration*. (The Science and Practice of Ecological Restoration Series). USA: Island Press, 384.
- Fattorini M., Halle S., 2004. The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembling communities after disturbance. In: Temperton V.M., Hobbs D.A., Nuttle T., Halle S., eds. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Washington, D.C., USA: Island Press, 94-116.
- Fichet V., Barbier Y., Baugnée J.-Y., Dufrêne M., Goffart P., Maes D., Van Dyck H., 2008. *Papillons de jour de Wallonie (1985—2007)*. Vol. 4. (Faune - Flore - Habitat). Gembloux, Belgium: Groupe de Travail Lépidoptères *Lycaena* and Département de l'Etude du Milieu Naturel et Agricole (SPW—DGARNE).
- Fitter A., Peat H., 1994. The Ecological Flora Database. *J. Ecol.* **82**, 415-425.
- Folke C., Carpenter S., Emqvist T., Gunderson L., Holling C.S., Walker B., Bengtsson J., Berkes F., Colding J., Danell K., Falkenmark M., Gordon L., Kaperson R., Kautsky N., Kinzig A., Levin S., Maler K.-G., Moberg F., Ohlsson L., Olsson P., Ostrom E., Reid W., Rockstrom J., Savenije H., Svedin U., 2002. Resilience and sustainable development: building adaptative capacity in a world of transformations. *Ambio* **31**, 437-440.
- Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L., Holling C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **35**, 557-581.
- Forman R.T.T., 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecol.* **10**(3), 133-142.
- Forup M.L., Henson K.S.E., Craze P.G., Memmott J., 2008. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *J. Appl. Ecol.* **45**(3), 742-752.
- Frankard P., 2000. Les bas-marais et les tourbières de l'Ardenne. In: Région Wallonne Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement Division de la nature et des forêts, ed. *Les zones humides de Wallonie*. Vol. Travaux n°21. Jambes : Ministère de la Région Wallonne. Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement, 387-401.
- Frankel O.H., Soulé E., 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.

- Franklin J.F., 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes? *Ecol. Appl.* **3**, 202-205.
- Franklin J.F., 1994. Preserving biodiversity: species in landscapes. Response to Tracy and Brussart. *Ecol. Appl.* **4**, 208-209.
- FUSAGx. 2004. Carte Numérique des Sols de Wallonie. Pour le compte de la Région Wallonne (DGA). D'après la Carte des Sols de la Belgique levée 1/20,000, pour le compte de l'Institut pour l'encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (IRSIA) (Walloon digital soil map. On the Walloon Region's behalf (DGA). Based on the Belgian soil map drawn at 1/20,000, on the IRSIA's behalf). In: DGA, Namur, Belgium.
- Gaston K.J., 1996. Spatial covariance in the species richness of higher taxa. In: Hochberg M.E., Clobert J., Barbault R., eds. *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press, 221-242.
- Gates J.E., Gysel L.W., 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* **59**, 871-883.
- Gilpin M.E., Soulé M.E., 1986. Minimum viable populations: processes of extinction. In: Soulé M.E., ed. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 19-34.
- Gimingham C.H., 1972. *Ecology of Heathland*. London: Chapman & Hall.
- Glaser P.H., 1998. The distribution and origin of mire pools. In: Standen V., Tallis J.H., Meade R., eds. *Patterned mires and mire pools - Origin and development; flora and fauna*. Durham: British Ecological Society, University of Durham.
- Godron M., Forman R.T.T., 1983. Landscape modification and changing ecological characteristics. In: Mooney H.A., Godron M., eds. *Disturbance and ecosystems: components of response*. New-York: Springer-Verlag, 12-28.
- Gonzalez-Megias A., Menendez R., Roy D., Brereton T., Thomas C.D., 2008. Changes in the composition of British butterfly assemblages over two decades. *Glob. Change Biol.* **14**(7), 1464-1474.
- Goodwillie R., 1980. *Les tourbières en Europe*. (Collection sauvegarde de la nature). Strasbourg: Conseil de l'Europe.
- Goudie A., 2005. *The human impact on the natural environment: past, present, and future*. 6th ed. Oxford: Blackwell Publishing.
- Grootjans A.P., van Diggelen R., Bakker J.P., 2006. Restoration of mires and wet grasslands. In: van Andel J., Aronson J., eds. *Restoration Ecology. The new frontier*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing, 111-123.
- Grubb P., 1977. The maintenance of species richness in pant communitites: the importance of the regeneration niche. *Bot. Rev.* **52**, 107-145.
- Gunderson L., 2000. Ecological resilience - in theory and application. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **31**, 425-439.
- Gustavsson E., Lennartsson T., Emanuelsson M., 2007. Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biol. Conserv.* **138**, 47-59.
- Halaj J., Ross D.W., Moldenke A.R., 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. *J. Arachnol.* **26**, 203-220.
- Hambler C., Speight M., 1996. Extinction rates in British nonmarine invertebrates since 1900. *Conserv. Biol.* **10**, 892-896.
- Hambler C., Speight M., 2004. Extinction rates and butterflies. *Science* **305**, 1563.
- Hampton M., 2008. *Management of Natura 2000 habitats. 4010 Northern Atlantic wet heaths with Erica tetralix*. European Commission.
- Hänggi A., Stöckli E., Nentwig W., 1995. *Habitats of central European spiders*. Vol. 4. (Miscellanea faunistica helvetiae). Neuchâtel.
- Hanski I., 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.* **63**, 151-162.
- Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**(5), 41-49.

- Hanski I., Gaggiotti O.E., 2004. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Academic Press.
- Hanski I., Moilanen A., Pakkala T., Kuussaari M., 1995. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conserv. Biol.* **10**, 578-590.
- Hanski I., Ovaskainen O., 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conserv. Biol.* **16**(3), 666-673.
- Hanski I., Simberloff D., 1997. The metapopulation approach : its history, conceptual domain, and application to conservation. *In: Hanski I.A., Gilpin M.E., eds. Metapopulation biology*. San Diego, California: Academic Press, 5-25.
- Harner R.F., Harper K.T., 1976. The role of area, heterogeneity, and favorability in plant species diversity of Pinyon-Juniper ecosystems. *Ecology* **57**(6), 1254-1263.
- Harris J.A., van Diggelen R., 2006. Ecological restoration as a project for global society. *In: van Andel J., Aronson J., eds. Restoration Ecology. The new frontier*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Science, 3-15.
- Harrisson S., Bruna E., 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**, 225-232.
- Haysom K.A., Coulson J.C., 1998. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecol. Entomol.* **87**, 330-340.
- Hellström K., Huhta A.-P., Rautio P., Tuomi J., Oksanen J., Laine K., 2003. Use of sheep grazing in the restoration of semi-natural meadows in northern Finland. *Appl. Veg. Sci.* **6**, 45-52.
- Helm A., Hanski I., Pärtel M., 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecol. Lett.* **9**, 72-77.
- Henle K., Davies K.F., Kleyer M., Margules C., Settele J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers. Conserv.* **13**, 207-251.
- Hérault B., Honnay O., 2005. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *J. Biogeogr.* **32**, 2069-2081.
- Hérault B., Honnay O., Thoen D., 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *J. Appl. Ecol.* **42**, 536-545.
- Hermly M., De Blust G., Sloommaekers M., 2004. *Natuurbeheer*. Leuven (Belgium): Davidsfonds.
- Hobbs R.J., Norton D.A., 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restor. Ecol.* **4**, 93-110.
- Hobbs R.J., Norton D.A., 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *In: Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T., Halle S., eds. Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Washington, D.C., USA: Island Press, 72-95.
- Hodgson J., Grime P.J., Hunt R., Thompson K., 1995. *The Electronic Comparative Plant Ecology*. London: Chapman & Hall.
- Hoevestadt T., Poethke H.J., 2006. The control of emigration and its consequences for the survival of populations. *Ecol. Model.* **190**, 443-453.
- Holl K.D., Cairns J.J., 2002. Monitoring and appraisal. *In: Perrow M.R., Davy A.J., eds. Handbook of ecological restoration. Principles of restoration*. Vol. 1. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 409-432.
- Holsinger K.E., 2000. Demography and extinction in small populations. *In: Young A.G., Clarke G.M., eds. Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge: Cambridge University Press, 55-74.
- Holt R.D., Lawton J.H., Polis G.A., Martinez N.D., 1999. Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**, 1495-1504.
- Honnay O., Endels P., Vereecken H., Hermly M., 1999a. The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Diversity and Distribution* **5**, 129-141.

- Honnay O., Hermy M., Coppin P., 1999b. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biol. Conserv.* **87**, 73-84.
- Honnay O., Jacquemyn H., Bossuyt B., Hermy M., 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytol.* **166**, 723-736.
- Huhta V., 1971. Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. *Ann. Zool. Fenn.* **8**, 483-542.
- Huxel G.R., Hastings A., 1999. Habitat loss, fragmentation, and restoration. *Restor. Ecol.* **7**(3), 309-315.
- Ingvarsson P.K., 2001. Restoration of genetic variation lost - the genetic rescue hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 62-63.
- Jacquemart A.-L., Champluvier D., De Sloover J., 2003. A test of mowing and soil-removal restoration techniques in wet heaths of the high Ardenne, Belgium. *Wetlands* **23**(2), 376-385.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermy M., 2003a. Impacts of restored patch density and distance from natural forests on colonization success. *Restor. Ecol.* **11**(4), 417-423.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermy M., 2003b. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography* **26**, 768-776.
- Jadoul G., Dierstein A., 2007. *LIFE project - Rehabilitation of peat and wet heathlands on the Saint-Hubert plateau, Belgium*
- Jaeger J.A.G., 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size : new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecol.* **15**, 115-130.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78**, 1946-1957.
- Jongman R.H.G., 2002. Homogenization and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape Urban Plan.* **58**, 211-221.
- Jongman R.H.G., Pungetti G., 2004. Introduction: ecological networks and greenways. In: Pungetti R.J.G., ed. *Ecological Networks and Greenways : Concept, Design, Implementation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1-5.
- Jonsen I.D., Fahrig L., 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecol.* **12**, 185-197.
- Kajak A., Kupryjanowicz J., Petrov P., 2000. Long term changes in spider (Araneae) communities in natural and drained fens in the Biebrza River Valley. In: Gajdoš P., Pekár S., eds. *18th European Colloquium of Arachnology*. Vol. 19 Supplement 4. Stará Lesná: Ekológia (Bratislava), 55-64.
- Kareiva P., Wennergren U., 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**, 299-302.
- Keddy P., 1999. Wetland restoration: the potential for assembly rules in the service of restoration. *Wetlands* **19**, 716-732.
- Keddy P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* **3**, 157-164.
- Kerr J.T., Sugar A., Packer L., 2000. Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conserv. Biol.* **14**, 1726-1734.
- Kiehl K., Thormann A., Pfadenhauer J., 2006. Evaluation of initial restoration measures during the restoration of calcareous grasslands on former arable fields. *Restor. Ecol.* **14**(1), 148-156.
- Klapkarek N., Harter A., 1998. Ökologische Untersuchungen an der Spinnenfauna unterschiedlich degradierteter Niedermoorstandorte in Brandenburg. *Nat. Landsc. Brandenburg* **7**(4), 240-248.
- Klotz S., Kühn I., Durka W., 2002. *BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland*. Vol. 38. (Schriftenreihe für Vegetationskunde). Bonn: Bundesamt für Naturschutz.
- Kolb A., Diekmann M., 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conserv. Biol.* **19**(3), 929-938.

- Krauss J., Klein A.M., Steffan-Dewenter I., Tscarntke T., 2004. Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species of calcareous grasslands. *Biodivers. Conserv.* **13**, 1427-1439.
- Krauss J., Steffan-Dewenter I., Müller C.B., Tscarntke T., 2005. Relative importance of resource quality, isolation and habitat quality for landscape distribution of a monophagous butterfly. *Ecography* **28**, 465-474.
- Krauss J., Steffan-Dewenter I., Tscharncke T., 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *J. Biogeogr.* **30**, 889-900.
- Kreuels M., Platen R., 2000. Rote Liste der gefährdeten Webspinnen (Arachnida: Araneae) in Nordrhein-Westfalen mit Checkliste und Angaben zur Ökologie der Arten. *Schriftenr. Landesanst. Ökol. Bodenordn* **17**, 449-504.
- Kruess A., Tscharncke T., 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies and trap-nesting bees and wasps. *Conserv. Biol.* **16**, 1570-1580.
- Krüger A.M., Hellwig F.H., Oberprieler C., 2002. Genetic diversity in natural and anthropogenic inland populations of salt-tolerant plants: random amplified polymorphic DNA analyses of *Aster tripolium* L. (Compositae) and *Salicornia ramosissima* Woods (Chenopodiaceae). *Mol. Ecol.* **11**(9), 1647-1655.
- Lake P.S., 2001. On the maturing of restoration: Linking ecological research and restoration. *Ecol. Manag. Restor.* **2**, 110-115.
- Lake P.S., Bond N., Reich P., 2007. Linking ecological theory with stream restoration. *Freshw. Biol.* **52**(4), 597-615.
- Lambeck R.J., 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conserv. Biol.* **11**(4), 849-856.
- Lambeets K., Hendrickx F., Vanacker S., Van Looy K., Maelfait J.P., Bonte D., 2008a. Assemblage structure and conservation value of spiders and carabid beetles from restored lowland river banks. *Biodivers. Conserv.* **17**, 3133-3148.
- Lambeets K., Vandegehuchte M.L., Maelfait J.P., Bonte D., 2008b. Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *J. Anim. Ecol.* **77**, 1162-1174.
- Lambeets K., Vandegehuchte M.L., Maelfait J.P., Bonte D., 2009. Integrating environmental conditions and functional life-history traits for riparian arthropod conservation planning. *Biol. Conserv.* **142**(3), 625-637.
- Lambinon J., De Langhe J.-E., Delvosalle L., Duvigneaud J., 1992. *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (ptéridophytes et Spermatophytes)*. Quatrième édition ed. Meise.
- Lambinon J., De Langhe J.-E., Delvosalle L., Duvigneaud J., 2004. *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Pteridophytes et Spermatophytes) (new flora of Belgium, Luxembourg, north of France and adjacent regions (Pteridophytes and Spermatophytes))*. 5th ed. ed. Meise: Editions du Patrimoine du jardin botanique national de Belgique.
- Lande R., 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.* **142**, 911-927.
- Lang O., Pütz S., 1999. Frühjahrsbesiedlung eines im Winter überfluteten Naßpolders durch Laufkäfer und Spinnen im Nationalpark Unteres Odertal. In: Dohle W.D., Bornkamm R.G., Weigmann G., eds. *Das Untere Odertal. Auswirkungen der periodischen Überschwemmungen auf Biozönosen und Arten*. (Limnologie aktuell 9). Stuttgart, Germany: Schweizerbart, 171-195.
- Larsen T.B., 2008. Forest butterflies in West Africa have resisted extinction... so far (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Biodivers. Conserv.* **17**(12), 2833-2847.
- Laurance W.F., Yensen E., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Conserv.* **55**, 77-92.

- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A., 1997. Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* **12**, 474-478.
- Lawton J.H., 1993. Range, population abundance, and conservation. *Trends Ecol. Evol.* **8**, 409-413.
- Lawton J.H., 1995. *Population dynamic principles*. (Extinction rates). Oxford: Oxford University Press, 147—163.
- Le Floc'h E., Aronson J., 1995. Ecologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Nat. Sci. Soc.* **3**, 29-35.
- Le Viol I., Julliard R., Kerbiriou C., de Redon L., Carnino N., Machon N., Porcher E., 2008. Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biol. Conserv.* **141**, 1581-1590.
- Lebrun J., Noirfalise A., Heinemann P., Vandenberghen C., 1949. Les associations végétales de Belgique. *B. Soc. Roy. Bot. Belg.* **82**, 105-207.
- Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L., 1989. *Ecology of soil seed banks*. San Diego, USA: Academic Press Inc.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* **7**, 601-613.
- Lenormand T., 2002. Gene flow and the limits of natural selection. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 183-189.
- Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* **15**, 236-240.
- Lindborg R., 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *J. Ecol.* **95**, 555-565.
- Lindborg R., Eriksson O., 2004a. Effects of restoration on plant species richness and composition in Scandinavian semi-natural grasslands. *Restor. Ecol.* **12**(3), 318-326.
- Lindborg R., Eriksson O., 2004b. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* **85**(7), 1840-1845.
- Lockwood J.L., Samuels C.L., 2004. Assembly models and the practice of restoration. In: Temperton V.M., Hobbs R.J., Nettle T., Halle S., eds. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Washington, D.C., USA: Island Press, 34-54.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**(2), 433-438.
- Luxmoore R., Fenton J., 2005. *The role of large herbivores in shaping the upland landscape of Britain. What does the science of herbivore ecology tell us? Report of a seminar*. The National Trust for Scotland, Battelby, Perth, Scotland.
- Lytle D.A., Poff N.L., 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends Ecol. Evol.* **19**(2), 94-100.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. *Island Biogeography*. Princeton Univ. Press ed. Princeton N.J.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 2001. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Macmillan D.C., Harley D., Morrison R., 1998. Cost-effectiveness analysis of woodland ecosystem restoration. *Ecol. Econ.* **27**(3), 313-324.
- MacQueen J.B., 1967. Proceedings.
- Madgwick F.J., Jones T.A., 2002. Europe. In: Perrow M.R., Davy A.J., eds. *Handbook of ecological restoration. Principles of restoration*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge university press, 32-56.
- Maelfait J.P., Baert L., Janssen M., Alderweireldt M., 1998. A Red list for the spiders of Flanders. *Bull. Belg. K. Inst. Natuurwet.* **68**, 131-142.
- Maelfait J.P., Segers H., Baert L., 1990. A preliminary analysis of the forest floor spiders of Flanders (Belgium). *Bull. Soc. Eur. Arachnol.* **1**, 242-248.
- Maes D., Van Dyck H., 2005. Habitat quality and biodiversity indicator performances of a threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. *Biol. Conserv.* **123**, 177-187.
- Magurran A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Cornwall: Blackwell Publishing.

- Manley P., Schlesinger M.D., Roth J.K., Van Horne B., 2005. A field-based evaluation of a presence-absence protocol for monitoring ecoregional-scale biodiversity. *J. Wildl. Manag.* **69**(3), 950-966.
- Manneville O., Vergne V., Villepoux O., 1999. *Le monde des tourbières et des marais*. Delachaux et Niestlé ed. Lausanne, Switzerland: BETA.
- Maurer K., Durka W., Stöcklin J., 2003. Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics. *Basic Appl. Ecol.* **4**(4), 307-316.
- McCann C.S., 2000. The diversity–stability debate. *Nature* **405**, 228-233.
- McCune B., Grace J.B., 2002. *Analysis of ecological communities*. Oregon, USA: MjM Software.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* **21**(4), 178-185.
- McKay J., Christian C., Harrison S.P., Rice K.J., 2005. How local is local? A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restor. Ecol.* **13**(3), 432-440.
- McKinney M.L., 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **28**, 495-516.
- Melin E., 1997. La problématique du réseau écologique. In: Stein J., Woué L., eds. *Le réseau écologique. Actes du colloque, Arquennes 8 et 9 novembre 1995*. Jambes: MRW-DGRNE, 39-56.
- Menges E.S., 1992. *Stochastic modeling of extinction in plant populations*. (Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management). New York: Chapman & Hall, 253–276.
- Michael N., 1996. *Lowland heathland : wildlife value and conservation status*
- Mitchell R.J., Auld M.H.D., Hughes J.M., Marrs R.H., 2000. Estimates of nutrient removal during heathland restoration on successional sites in Dorset, southern England. *Biol. Conserv.* **95**, 233-246.
- Moilanen A., Nieminen M., 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* **83**(4), 1131-1145.
- Moles A.T., Westoby M., 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* **113**(1), 91-105.
- Montalvo A.M., Williams S.L., Rice K.J., Buchmann S.L., Cory C., Handel S.N., Nabhan G.P., Robichaux R.H., 1997. Restoration biology: a population biology perspective. *Restor. Ecol.* **5**, 277-290.
- Monty A., 2009. *Sources de variation phénotypique des traits d'histoire de vie d'une espèce invasive, Senecio inaequidens DC. (Asteraceae)*. PhD. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Laboratory of Ecology, Gembloux, 108 p.
- Moretti M., Duelli P., Obrist M.K., 2006. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests. *Oecol.* **149**, 312-327.
- Mousson L., Nève G., Bagnette M., 1999. Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, nymphalidae) in Belgium. *Biol. Conserv.* **87**(3), 285-293.
- Mungiura M.L., Thomas J.A., 1992. Use of road verges by butterfly and burnet populations, and the effect of roads on adult dispersal and mortality. *J. Appl. Ecol.* **29**, 316-329.
- Nentwig W., Hänggi A., Kropf C., Blick T., 2003. Spinnen Mitteleuropas/Central European Spiders. An internet identification key. <http://www.araneae.unibe.ch> Version of 08.12.2003. Last accessed: 15 May 2008.
- New T.R., 1997. Are the Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? *J. Insect Conserv.* **1**, 5-12.
- Noirfalise A., Vanesse R., 1976. *Les landes à bruyère de l'Europe Occidentale (heathlands of Western Europe)*. Vol. 12. (Collection sauvegarde de la nature). Strasbourg, France: Conseil de l'Europe.
- Noss R.F., 1983. A regional landscape approach to maintain biodiversity. *Bioscience* **33**, 700-706.
- Öberg S., Ekbom B., Bommarco R., 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* **122**, 211-219.

- Öckinger E., Smith H.G., 2006. Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecol.* **149**, 526-534.
- Olivieri I., Vitalis R., 2001. The biology of extinctions. *Med. Sci.* **17**, 63-69.
- Opdam P., Steingröver E., van Rooij S., 2006. Ecological networks: a spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape Urban Plan.* **75**(3-4), 322-332.
- Opdam P.F.M., van Apeldoorn R., Schotman A., Kalkhoven J., 1993. Population responses to landscape fragmentation. In: Vos C.C., Opdam P., eds. *Landscape Ecology of Stressed Environment*. London: Chapman and Hall, 147-167.
- Orsini L., Corander J., Alasentie A., Hanski I., 2008. Genetic spatial structure in a butterfly metapopulation correlates better with past than present demographic structure. *Mol. Ecol.* **17**, 2629-2642.
- Ouborg N.J., 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system. *Oikos* **66**, 298-308.
- Ouborg N.J., Vergeer P., Mix C., 2006. The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *J. Ecol.* **94**, 1233-1248.
- Owens I.P.F., Bennett P.M., 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**, 12144-12148.
- Palmer M.A., Ambrose R.F., Poff N.L., 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restor. Ecol.* **5**, 291-300.
- Pärtel M., Zobel K., 2007. Dispersal limitation may result in the unimodal productivity-diversity relationship: a new explanation for a general pattern. *J. Ecol.* **95**, 90-94.
- Peeters M., Franklin A., Van Goethem J.L., 2003. *Biodiversity in Belgium*. Bruxelles: Royal Belgian Institute of Natural Sciences.
- Pekár S., 1997. Changes in epigeic spider community in primary succession on a brown-coal dump. *Arachnol. Mitteilungen* **14**, 40-50.
- Perrow M.R., Davy A.J., 2002a. *Handbook of ecological restoration*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge university press, 599.
- Perrow M.R., Davy A.J., 2002b. *Handbook of ecological restoration - Principles of restoration*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge university press.
- Peterson H., Luxton M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* **39**, 287-388.
- Petit C., Lambin E.F., 2002. Long-term land-cover changes in the Belgian Ardennes (1775-1929): model-based reconstruction vs. historical maps. *Glob. Change Biol.* **8**, 616-630.
- Pickett S.T.A., Parker V.T., 1994. Avoiding old pitfalls: opportunities in a new discipline. *Restor. Ecol.* **2**(75-79).
- Piersma T., Baker A.J., 2000. Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. In: Gosling M.L., Sutherland W.J., eds. *Behaviour and conservation. Conservation biology Series 2*. Cambridge: Cambridge University Press, 105-124.
- Piessens K., 2006. *Spatial and temporal patterns in the plant community composition of fragmented heathlands*. PhD thesis. Katholieke Universiteit Leuven, Departement Landbeheer en Economie, Leuven (Belgium), 203 p.
- Piessens K., Hermy M., 2006. Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biol. Conserv.* **132**, 382-394.
- Piessens K., Honnay O., Hermy M., 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biol. Conserv.* **122**, 61-69.
- Piessens K., Honnay O., Nackaerts K., Hermy M., 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *J. Biogeogr.* **31**(10), 1683-1692.
- Pillar V.D., 1999. On the identification of optimal plant functional types. *J. Veg. Sci.* **10**, 631-640.
- Pimm S.L., Jones H.L., Diamond J., 1988. On the risk of extinction. *Am. Nat.* **132**, 757-785.
- Poff N.L., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **16**(2), 391-409.

- Pollard E., Yates T.J., 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Vol. 2. (Conserv. Biol.). London: Chapman & Hall.
- Polus E., Vandewoestijne S., Choutt J., Baguette M., 2006. Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity and Conservation* **In press**.
- Pöyry J., Luoto M., Paukkunen J., Pykala J., Raatikainen K., Kuussaari M., 2006. Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* **115**(3), 401-412.
- Pöyry J., Paukkunen J., Heliölä J., Kuussaari M., 2009. Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands. *Oecol.* **160**(3), 577-587.
- Primack R.B., 1998. *Essentials of conservation biology (2nd edition)*. Sunderland: Sinauer.
- Pulliam H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* **132**, 652-661.
- Pulliam H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* **3**, 349-361.
- Purvis A., Agapow P.-M., Gittleman J.L., Mace G.M., 2000. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* **288**, 328-330.
- Pykälä J., 2003. Effects of restoration with cattle grazing on plant species composition and richness of semi-natural grasslands. *Biodivers. Conserv.* **12**, 2211-2226.
- Quintana-Ascencio P.F., Weekley C.W., Menges E.S., 2007. Comparative demography of a rare species in Florida scrub and road habitats. *Biol. Conserv.* **137**, 263-270.
- Rahel F.J., 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **33**, 291-315.
- Reay S.D., Norton D.A., 2002. Assessing the success of restoration plantings in a temperate New Zealand forest. *Restor. Ecol.* **7**(3), 298-308.
- Rebane M., Wynde R., 1997. Lowland Atlantic Heathland. In: Tucker G.M., Evans M.I., eds. *Habitats for birds in Europe - a conservation strategy for the wider environment*. Cambridge: BirdLife International, 187-202.
- Rees M., 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Nature* **366**, 150-152.
- Ricketts T.H., 2001. The matrix matters : effective isolation in fragmented landscapes. *Am. Nat.* **158**(1), 88-99.
- Ricklefs R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.* **7**(1), 1-15.
- Ries L., Sisk T.D., 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* **85**, 2917-2926.
- Ries L., Sisk T.D., 2008. Butterfly edge effects are predicted by a simple model in a complex landscape. *Oecol.* **156**(1).
- Roberge J.M., Angelstam P., 2003. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* **18**(1), 76-85.
- Roberts M.J., 1996. *Spiders of Britain and Northern Europe*. Berkshire: Collins.
- Robinson G.R., Quinn J.F., 1988. Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. *Oecol.* **76**(1), 71-82.
- Rodwell J.S., 1998. *Mire and Heaths*. Vol. 2. (British plant communities): Cambridge University Press.
- Rosenzweig M.L., 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Rothenbücher J., Schaefera M., 2006. Submersion tolerance in floodplain arthropod communities. *Basic Appl. Ecol.* **7**(5), 398-408.
- Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W., Hanski I., 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491-494.
- Saintenoy-Simon J., Barbier Y., Delescaille L., Dufrêne M., Gathoye J.-L., Verté P., 2006. Première liste des espèces rares, menacées et protégées de la Région Wallonne (Ptéridophytes et Spermatophytes). Version 1. Last accessed: June 10th 2009.
- Saintenoy-Simon J., Duvigneaud J., Rouxhet S., 2003. Flore et végétation du plateau de Saint-Hubert (flora and vegetation of the Saint-Hubert plateau). *Adoxa* **39**, 1-19.

- Salwasser H., 1991. In search of an ecosystem approach to endangered species conservation. In: Kohm K.A., ed. *Balancing on the brink of extinction: the endangered species act and lessons for the future*. Washington, D.C., USA: Island Press.
- Samu F., Csontos P., Szinetár C., 2008. From multi-criteria approach to simple protocol: Assessing habitat patches for conservation value using species rarity. *Biol. Conserv.* **141**, 1310-1320.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* **5**(1), 18-32.
- Sawchik J., Dufrene M., Lebrun P., 2003. Estimation of habitat quality based on plant community, and effects of isolation in a network of butterfly habitat patches. *Acta Oecol.* **24**(1), 25-33.
- Sawchik J., Dufrière M., Lebrun P., Schtickzelle N., Baguette M., 2002. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly : modelling the effect of habitat fragmentation. *Acta Oecol.* **23**, 287-296.
- Schaefer M., 1976. Experimentelle Untersuchungen zum Jahrescyclus und zur Überwinterung von spinnen (Araneida). *Zool. Jahrbuch Syst. Okol. Geog. Tiere* **103**, 127-289.
- Schlaepfer M.A., Runge M.C., Sherman P.W., 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* **17**(10), 474-480.
- Schmida A., Wilson M.V., 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* **12**, 1-20.
- Schmidt M.H., Thies C., Nentwig W., Tscharrntke T., 2008. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *J. Biogeogr.* **35**(1), 157-166.
- Schtickzelle N., Mennechez G., Baguette M., 2006. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology* **87**, 1057-1065.
- Scott A.G., Oxford G.S., Selden P.A., 2006. Epigeic spiders as ecological indicators of conservation value for peat bogs. *Biol. Conserv.* **127**, 420-428.
- Seabloom E.W., van der Valk A.G., 2003. Plant diversity, composition, and invasion of restored and natural prairie pothole wetlands: implications for restoration. *Wetlands* **23**, 1-12.
- SER. 2004. *The SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group) international primer on ecological restoration*. Society for Ecological Restoration International, www.ser.org & Tucson.
- Shaffer M.L., 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* **45**, 80-88.
- Shannon C., Weaver W., 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. Chicago: University of Illinois Press.
- Sheibley R.W., Ahearn D.S., Dahlgren R.A., 2006. Nitrate loss from a restored floodplain in the lower Cosumnes River, California. *Hydrobiologia* **571**, 261-272.
- Sih A., Jonsson B.G., Luikart G., 2000. Habitat loss : ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends Ecol. Evol.* **15**, 132-134.
- Simberloff D.S., 1988. The contribution of population community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **19**, 473-511.
- Simpson E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163**, 888.
- Skórkaa P., Setteleb J., Woyciechowski M., 2007. Effects of management cessation on grassland butterflies in southern Poland. *Agric. Ecosyst. Environ.* **121**(4), 319-324.
- Smith B., Wilson J.B., 1996. A consumer's guide to evenness measures. *Oikos* **76**, 70-82.
- Smith H., 2000. The statut and conservation of the fen raft spider (*Dolomedes plantarius*) at Redgrave and Lopham Fen National Nature Reserve, England. *Biol. Conserv.* **95**, 153-164.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R., 1972. *Numerical Taxonomy*. San Francisco and London: Freeman.
- Söderström B., Svensson B., Vessby K., Glimskär A., 2001. Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodivers. Conserv.* **10**, 1839-1863.
- Soons M.B., Heil G.W., 2002. Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forb. *J. Ecol.* **90**, 1033-1043.
- Soulé M.E., Orians G.H., 2001. Conservation biology research : Its challenges and contexts. In: Soulé M.E., Orians G.H., eds. *Conservation biology, Research priorities for the next decade*: Society for Conservation Biology, Island press, 271-285.

- Steffan-Dewenter I., Münzenberg U., Bürger C., Thies C., Tscharrntke T., 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**(5), 1421-1432.
- Steffan-Dewenter I., Tscharrntke T., 2000a. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology letters* **3**, 449-456.
- Steffan-Dewenter I., Tscharrntke T., 2000b. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol. Lett.* **3**, 449-456.
- Stieperaere H., Franssen K., 1982. Standaardlijst van de Belgische vaatplanten, met aanduiding van hun zeldzaamheid and socio-oecologische groep (standard list of the Belgian vascular plants, with indication of their scarcity and socio-ecological group). *Dumortiera* **22**, 1-41.
- Tallmon D.A., Luikart G., Waples R.S., 2004. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends Ecol. Evol.* **19**(9), 489-496.
- Taylor K., Rowland A.P., Jones H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J. Ecol.* **89**(1), 126-144.
- Taylor P.D., Fahrig L., Henein K., Merriam G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**(3), 571-573.
- Temperton V.M., Hobbs R.J., 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. In: Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T., Halle S., eds. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Washington, D.C., USA: Island Press, 34-54.
- Templeton A.R., 1986. Coadaptation and outbreeding depression. In: Soulé M.E., ed. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Ter Braak C.J.F., Smilauer P., 2002. Canoco reference manual and Canodraw for Windows user's guide : software for canonical community ordination (version 4.5). In. New York: Microsoft computer, Ithaca.
- Thies C., Tscharrntke T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* **285**, 893-895.
- Thomas C.D., 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proc. R. Soc. London Ser. B, Biol. Sci.* **267**, 139-145.
- Thomas C.D., Baguette M., Lewis O.T., 2000. Butterfly movement and conservation in patchy landscapes. In: Gosling M.L., Sutherland W.J., eds. *Behaviour and conservation. Conservation Biology Series 2*. Cambridge: Cambridge University Press, 85-104.
- Thomas J.A., 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **360**, 339-357.
- Thomas J.A., Bourn N.A.D., Clarke R.T., Stewart K.E., Simcox D.J., Pearman G.S., Curtis R., Goodger B., 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proc. R. Soc. London Ser. B, Biol. Sci.* **268**(1478), 1791-1796.
- Thomas J.A., Telfer M.G., Roy D.B., Preston C.D., Greenwood J.J.D., Asher J., Fox R., Clarke R.T., Lawton J.H., 2004. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* **303**, 1879-1881.
- Thompson B.D.A., MacDonald A.J., Marsden J.H., Galbraith C.A., 1995. Upland heather moorland in Great Britain : a review of international importance, vegetation change and some objectives for nature conservation. *Biol. Conserv.* **71**, 163-178.
- Thrall P.H., Richards C., McCauley D., Antonovics J., 1998. Metapopulation collapse: the consequences of limited gene-flow in spatially structured populations. In: Bascompte J., Sole R.V., eds. *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*: Springer Verlag, 83-104.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**, 65-66.
- Tonn W.M., Magnuson M., Rask M., Toivonen J., 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *Am. Nat.* **136**, 345-375.
- Tremlovà K., Münzbergová Z., 2007. Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. *Ecology* **88**(4), 965-977.

- Trexler J.C., 1995. Restoration of the Kissimmee river: a conceptual model of past and present fish communities and its consequences for evaluating restoration success. *Restor. Ecol.* **3**, 195-210.
- Trowbridge W.B., 2007. The role of stochasticity and priority effects in foodplain restoration. *Ecol. Appl.* **17**(5), 1312-1324.
- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A., Thies C., 2002a. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini-review. *Ecol. Res.* **17**, 229-239.
- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A., Thies C., 2002b. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecol. Appl.* **12**, 354-363.
- Turlure C., 2009. *Habitat from a butterfly's point of view: How specialist butterflies map onto ecological resources*. PhD. Université Catholique de Louvain, Département de biologie, Louvain-la-Neuve.
- Turner M.G., 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 171-197.
- Turner M.G., Gardner R.H., O'Neill R.V., 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. New York, USA: Springer-Verlag.
- Turner W.R., Tjørve E., 2005. Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* **28**(6), 721-730.
- Uetz G.W., 1979. The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecol.* **40**, 29-42.
- UNEP. 2007. *Global environmental outlook - GEO 4*. Valletta, Malta: Progress press.
- Usher M.B., 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. *Biodivers. Conserv.* **1**, 63-79.
- Van Andel J., Aronson J., 2006a. *Restoration ecology: the new frontier*. Oxford, UK: Blackwell Science.
- van Andel J., Grootjans A.P., 2006b. Concepts in restoration ecology. In: van Andel J., Aronson J., eds. *Restoration ecology: the new frontier*. Oxford: Blackwell Science, 340.
- Vandewoestijne S., Schtickzelle N., Baguette M., 2008. Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biol.* **6**(1), 46-56.
- Vellend M., 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* **84**, 1158-1164.
- Vellend M., Verheyen K., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G., Hermy M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* **87**(3), 542-548.
- Verhagen R., 2007. *Changing land use. Restoration perspectives of low production communities on agricultural fields after top soil removal*. PhD Thesis. Rijksuniversiteit Groningen, Groningen, The Netherlands.
- Verheyen K., Fastenaekels I., Vellend M., Keersmaecker L., Hermy M., 2006. Landscape factors and regional differences in recovery rates of herb layer richness in Flanders (Belgium). *Landscape Ecology* **21**:7, 1109. *Landscape Ecol.* **21**(7), 1109-1118.
- Verheyen K., Honnay O., Motzkin G., Hermy M., Foster D.R., 2003. Response of forest plant species to land-use change : a life-history trait-based approach. *J. Ecol.* **91**, 563-577.
- Verloove F., 2006. *Catalogue of neophytes in Belgium (1800-2005)*. Vol. 39. (Scripta Botanica Belgica). Meise: National Botanic Garden (Belgium).
- Vessby K., Söderström B., Glimskär A., Svensson B., 2002. Species-richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. *Conserv. Biol.* **16**, 430-439.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**, 882-892.
- Wali M.L., 1987. The structure, dynamics, and rehabilitation of drastically disturbed ecosystems. In: Khoshoo T.N., ed. *Perspectives in Environmental Management*. New Delhi, India: Oxford and IBH publishing, 163-183.
- Watt A.S., 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *J. Ecol.* **43**, 490-506.
- Webb N.R., 1998a. History and ecology of European heathlands. *Trans. Suffolk Nat. Soc.* **34**, 1-10.

- Webb N.R., 1998b. The traditional management of European heathlands. *J. Appl. Ecol.* **35**, 987-990.
- Webb N.R., 2002. Atlantic heathlands. In: Perrow M.R., Davy A.J., eds. *Handbook of ecological restoration. Principles of restoration*. Cambridge: Cambridge university press, 401-418.
- Weiher E., Keddy P., 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In: Weiher E., Keddy P., eds. *Assembly rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 251-271.
- Westhoff V., 1983. Man's attitude towards vegetation. In: Holzner W., Werger M.J.A., Ikusima I., eds. *Man's impact on vegetation*. The Hague, Holland: Geobotany 5, Dr. W Junk Publishers, 7-21.
- Wettstein W., Schmid B., 1999. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *J. Appl. Ecol.* **36**, 363-373.
- White P.S., Walker J.L., 1997. Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restor. Ecol.* **5**(4), 338-349.
- Wiens J.A., Stenseth N.C., VanHorne B., Ims R.A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* **66**, 369-380.
- Wilcox B.A., Murphy D.D., 1985. Conservaton strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.* **125**, 879-887.
- Wilhere G.F., 2008. The How-much-is-enough myth. *Conserv. Biol.* **22**(3), 514 - 517.
- Woodcock B.A., Pywell R.F., 2009. Effects of vegetation structure and floristic diversity on detritivore, herbivore and predatory invertebrates within calcareous grasslands. *Biodivers. Conserv.*, 10.1007/s10531-009-9703-6.
- Wright J.P., Jones C.G., Flecker A.S., 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecol.* **132**, 96-101.
- Young A., Clarke G., 2000. *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Young T.P., Petersen D.A., Clary J.J., 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecol. Lett.* **8**, 662-673.

Annexe I

Liste des plantes vasculaires identifiées sur les taches du complexe de landes humides, sur les Plateaux de Saint-Hubert et Plateau des Tailles. Les espèces considérées comme spécialistes de l'habitat-cible sont annotées d'un astérisque. Il est entendu par 'spécialiste' une espèce qui, en association avec les autres espèces de la liste, forme une communauté végétale typique des habitats-cibles.

Nom latin	Nom français
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Erable sycomore
<i>Achillea millefolium</i> L.	Acjillée millefeuille
<i>Agrostis canina</i> L. *	Agrostis des chiens
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Agrostis capillaire
<i>Agrostis gigantea</i> ROTH	Agrostis géante
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Agrostis stolonifère
<i>Ajuga reptans</i> L.	Bugle rampante
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	Alchémille à lobes aigus
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Plantain d'eau commun
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) GAERTN.	Aulne glutineux
<i>Andromeda polifolia</i> L. *	Andromède
<i>Angelica sylvestris</i> L.	Angélique sauvage
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Flouve odorante
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) ROTH	Fougère femelle
<i>Betula pendula</i> ROTH	Bouleau verruqueux
<i>Betula pubescens</i> EHRH.	Bouleau pubescent
<i>Blechnum spicant</i> (L.) ROTH	Blechnum en épi
<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth *	Calamagrostis des marais
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull *	Callune, Bruyère commune
<i>Caltha palustris</i> L. *	Populage des marais
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	Campanule à feuilles rondes
<i>Carex canescens</i> L. *	Laïche blanchâtre
<i>Carex demissa</i> Vahl ex Hartm. *	Laïche vert jaunâtre
<i>Carex diandra</i> SCHRANK	Laïche arrondie
<i>Carex echinata</i> L. *	Laïche étoilée
<i>Carex hostiana</i> DC. *	Laïche blonde
<i>Carex laevigata</i> L. *	Laïche lisse
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh. *	Laïche filiforme
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard *	Laïche noire
<i>Carex ovalis</i> Good *	Laïche des lièvres
<i>Carex pallescens</i> L.	Laïche pâle
<i>Carex panicea</i> L. *	Laïche bleuâtre
<i>Carex paniculata</i> L. *	Laïche paniculée
<i>Carex rostrata</i> Stokes *	Laïche à bec
<i>Carex sylvatica</i> HUDS.	Laïche des bois
<i>Centaurea jacea</i> L.	Centaurée jacée
<i>Centaurea jacea nigra</i> (L.) BONNIER et LAYENS	Centaurée noire
<i>Cerastium fontanum</i> BAUMG.	Céraiste commun
<i>Cirsium palustre</i> (L.) SCOP.	Cirse des marais
<i>Cirsium vulgare</i> (SAVI) TEN.	Cirse commun
<i>Comarum palustre</i> L. *	Comaret
<i>Crataegus monogyna</i> JACQ.	Aubépine à un style
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) LINK	Genêt à balai commun

Nom latin	Nom français
Dactylis glomerata L.	Dactyle commun
Dactylorhiza maculata (L.) Soó *	Orchis tacheté
Dactylorhiza sphagnicola Höppner *	Orchis des sphaignes
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. *	Canche cespiteuse
Deschampsia flexuosa (L.) Trin. *	Canche flexueuse
Digitalis purpurea L.	Digitale pourpre
Drosera rotundifolia L. *	Rosolis à feuilles rondes
Dryopteris carthusiana (VILL.)H.P. FUCHS	Dryoptéris des chartreux
Empetrum nigrum L. *	Camarine
Epilobium angustifolium L.	Epilobe en épi
Epilobium palustre L. *	Epilobe des marais
Equisetum arvense L.	Prêle des champs
Equisetum fluviatile L.	Prêle des eaux
Equisetum palustre L.	Prêle des marais
Equisetum sylvaticum L.	Prêle des forêts
Erica tetralix L. *	Bruyère quaternée
Eriophorum angustifolium Honck. *	Linaigrette à feuilles étroites
Eriophorum vaginatum L. *	Linaigrette vaginée
Fagus sylvatica L.	Hêtre
Festuca gigantea (L.) VILL.	Fétuque géante
Festuca rubra L.	Fétuque rouge
Filipendula ulmaria (L.) MAXIM.	Reine-des-prés
Frangula alnus MILL.	Bourdaïne
Galeopsis tetrahit L.	Galéopsis tétrahit
Galium palustre L. *	Gaillet des marais
Galium saxatile L.	Gaillet du Harz
Geranium robertianum L.	Géranium herbe à Robert
Glyceria sp.	Glycérie
Hieracium laevigatum WILLD.	Epervière lisse
Hieracium umbellatum L.	Epervière en ombelle
Holcus lanatus L.	Houlque velue
Holcus mollis L.	Houlque molle
Hydrocotyle vulgaris L.	Hydrocotyle commune
Hyperichum humifusum L.	Millepertuis couché
Hyperichum montanum L.	Millepertuis des montagnes
Hyperichum perforatum L.	Millepertuis perforé
Hypericum pulchrum L.	Millepertuis élégant
Juncus acutiflorus Ehrh. Ex Hoffman *	Jonc à tépales aigus
Juncus bufonius L.	Jonc des crapauds
Juncus bulbosus L. *	Jonc couché
Juncus effusus L. *	Jonc épars
Juncus squarrosus L. *	Jonc raide
Juncus tenuis WILLD.	Jonc grêle
Larix decidua MILL.	Mélèze d'Europe
Leontodon autumnalis L.	Léontodon d'automne
Linaria vulgaris MILL.	Linaire commune
Lonicera periclymenum L.	Chèvrefeuille des bois
Lotus corniculatus L.	Lotier corniculé
Lotus pedunculatus CAV.	Lotier des fanges
Luzula luzuloides (LAM.) DANDY et WILMOTT	Luzule blanche

Nom latin	Nom français
<i>Luzula multiflora congesta</i> (Ehrh.) Lej. *	Luzule agglomérée
<i>Luzula multiflora multiflora</i> (Ehrh.) Lej. *	Luzule multiflore
<i>Luzula sylvatica</i> (HUDS.) GAUDIN	Luzule des bois
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	Lychnis fleur-de-coucou
<i>Lysimachia nemorum</i> L.	Lysimaque des bois
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Lysimaque commune
<i>Melampyrum pratense</i> L.	Mélaampyre des prés
<i>Mentha</i> sp.	Menthe
<i>Menyanthes trifoliata</i> L. *	Trèfle d'eau
<i>Mercurialis perennis</i> L.	Mercuriale vivace
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench *	Molinie
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	Myosotis des marais
<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds. *	Narthécie des marais
<i>Oxallis acetosella</i> L.	Surelle
<i>Persicaria bistorta</i> (L.) SAMP.	Bistorte
<i>Petasites hybridus</i> (L.) P. GAERTN.	Pétasite officinal
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	Baldingère
<i>Phleum nodosum</i> L.	Fléole noueuse
<i>Phragmites australis</i> (CAV.) STEUD.	Roseau
<i>Picea abies</i> (L.) KARST.	Epicéa commun
<i>Pimpinella major</i> (L.) HUDS.	Grand boucage
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Pin sylvestre
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantain lancéolé
<i>Plantago media</i> L.	Plantain moyen
<i>Platanthera chloranta</i> (CUST.) REICHENB.	Platanthère des montagnes
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) L.C.M. RICH.	Platanthère à deux feuilles
<i>Poa bulbosa</i> L.	Pâturain bulbeux
<i>Poa palustris</i> L. *	Pâturin des marais
<i>Poa trivialis</i> L.	Pâturin commun
<i>Polygala serpyllifolia</i> Hose *	Polygala à feuilles de serpolet
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) ALL.	Sceau de Samlmon à feuilles verticillées
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räucher *	Tormentille
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (MIRB.) FRANCO	Sapin de Douglas
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) KUHN	Fougère-aigle
<i>Quercus petrae</i> LIEBLEIN	Chêne sessile
<i>Quercus robur</i> L.	Chêne pédonculé
<i>Ranunculus flammula</i> L.	Renoncule flammette
<i>Ranunculus repens</i> L.	Renoncule rampante
<i>Rubus</i> sp.	Ronce
<i>Rumex acetosa</i> L.	Oseille sauvage
<i>Rumex acetosella</i> L.	Petite oseille
<i>Rumex crispus</i> L.	Patience crépue
<i>Salix aurita</i> L.	Saule à oreillettes
<i>Salix caprea</i> L.	Saule marsault
<i>Salix cinerea</i> L.	Saule cendré
<i>Salix repens</i> L. *	Saule rampant
<i>Scirpus cespitosus</i> (L.) Hartm. *	Scirpe cespiteux
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	Scirpe des bois
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	Scrophulaire noueuse
<i>Scutellaria minor</i> HUDS.	Scutellaire naine

Nom latin	Nom français
Senecio ovatus WILLD.	Sénéçon de Fuchs
Senecio sylvaticus L.	Sénéçon des bois
Sorbus aucuparia L.	Sorbier des oiseleurs
Sparganium emersum REHM.	Rubanier simple
Stachys palustris L.	Epiaire des marais
Stachys sylvatica L.	Epiaire des bois
Stellaria alsine GRIMM	Stellaire des fanges
Stellaria graminea L.	Stellaire graminée
Stellaria palustris RETZ.	Stellaire glauque
Succisa pratensis MOENCH	Succise des prés
Taraxacum palustre (LINDB. f.) DAHLST	Pissenlit
Teucrium scorodonia L.	Germandrée scorodoine
Trientalis europaea L. *	Trientale
Trifolium repens L.	Trèfle rampant
Typha latifolia L.	Massette à large feuilles
Urtica dioica L.	Ortie dioïque
Vaccinium myrtillus L. *	Myrtille commune
Vaccinium oxycoccos L. *	Canneberge des marais
Vaccinium uliginosum L. *	Myrtille de loup
Vaccinium vitis-ideae L. *	Airelle
Valeriana repens HOST	Valériane officinale à rejets
Veronica officinalis L.	Véronique officinale
Vicia cracca L.	Vesce à épis
Viola palustris L. *	Violette des marais

Annexe II

Liste des papillons Rhopalocères considérés dans les analyses relatives à ce taxon, i.e. les espèces représentées par au moins trois ou davantage d'individus au sein d'une tache d'habitat donnée. Sont distinguées les espèces généralistes, les espèces dites 'open' (i.e. utilisant intensivement les habitats-cibles, au moins au cours d'une des phases de leur cycle de vie, mais pouvant également tirer profit d'autres habitats ouverts) et les espèces strictement spécialistes.

Nom latin	Nom français	Type
<i>Boloria aquilonaris</i> Stichel	Nacré de la canneberge	Spécialiste
<i>Clossiana selene</i> Denis & Schiffermüller	Petit collier argenté	Spécialiste
<i>Procllossiana eunomia</i> Esper	Nacré de la bistorte	Spécialiste
<i>Brenthis ino</i> Rottemburg	Grande violette, Nacré de la sanguisorbe	Open
<i>Callophris rubi</i> Linnaeus	Argus vert, Thécla de la ronce	Open
<i>Carterocephalus palaemon</i> Pallas	Echiquier, Hespérie du brome	Open
<i>Lycaena hippothoe</i> Linnaeus	Cuivré écarlate	Open
<i>Lycaena phlaeas</i> Linnaeus	Cuivré commun, Bronzé	Open
<i>Thymelicus sylvetris</i> Poda	Hespérie de la houlque, Bande noire	Open
<i>Aglais urticae</i> Linnaeus	Petite tortue	Généraliste
<i>Aphantopus hyperantus</i> Linnaeus	Tristan	Généraliste
<i>Aporia crataegi</i> Linnaeus	Gazé	Généraliste
<i>Araschnia levana</i> Linnaeus	Carte géographique	Généraliste
<i>Celastrina argiolus</i> Linnaeus	Azuré des parcs, Azuré des nerpruns	Généraliste
<i>Coenonympha pamphilus</i> Linnaeus	Fadet commun	Généraliste
<i>Inachis io</i> Linnaeus	Paon-du-jour	Généraliste
<i>Lasiommata megera</i> Linnaeus	Mégère, Satyre	Généraliste
<i>Maniola jurtina</i> Linnaeus	Myrtil	Généraliste
<i>Ochlodes venatus</i> Esper	Sylvaine	Généraliste
<i>Pararge aegeria</i> Linnaeus	Tircis	Généraliste
<i>Pieris brassicae</i> Linnaeus	Piérïde du chou	Généraliste
<i>Pieris napi</i> Linnaeus	Piérïde du navet	Généraliste
<i>Pieris rapae</i> Linnaeus	Piérïde de la rave	Généraliste
<i>Polygonia c-album</i> Linnaeus	Robert le diable	Généraliste
<i>Tymelicus lineolus</i> Ochsenheimer	Hespérie du dactyle	Généraliste
<i>Vanessa atalanta</i> Linnaeus	Vulcain	Généraliste
<i>Vanessa cardui</i> Linnaeus	Belle-dame	Généraliste

Annexe III

Liste des araignées considérées dans les analyses relatives à ce taxon, i.e. espèces représentées par au moins neuf individus, sur l'ensemble des pièges. L'affinité principale de chaque espèce, en terme d'habitat, est extraite de Kreuels et Platen (2000).

Espèce	Affinité
<i>Agroeca brunnea</i> Blackw.	forêt
<i>Alopecosa pulverulenta</i> Cl.	pelouses
<i>Antistea elegans</i> Blackw.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Aphileta misera</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Arctosa leopardus</i> Sund.	pelouses
<i>Bathypantes gracilis</i> Blackw.	pelouses
<i>Bathypantes nigrinus</i> Westr.	forêt
<i>Bathypantes parvulus</i> Westr.	pelouses
<i>Centromerita bicolor</i> Blackw.	pelouses
<i>Centromerita concinna</i> Th.	forêt
<i>Centromerus sylvaticus</i> Blackw.	forêt
<i>Ceratinella brevipes</i> Westr.	pelouses
<i>Cicurina cicur</i> Fab.	forêt
<i>Clubiona reclusa</i> O.P.C	pelouses
<i>Clubiona subtilis</i> L. Koch	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Coelotes terrestris</i> Wider	forêt
<i>Diplocephalus latifrons</i> O.P.C	forêt
<i>Dolomedes fimbriatus</i> Cl.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Drassodes cupreus</i> Blackw.	prairie, champ
<i>Drassyllus lutetianus</i> L. Koch	pelouses
<i>Drepanotylus uncatu</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Erigone atra</i> Blackw.	pelouses
<i>Erigone dentipalpis</i> Wider	pelouses
<i>Euophrys frontalis</i> Walck.	forêt
<i>Eurocoelotes inermis</i> L. Koch	forêt
<i>Floronia bucculenta</i> Cl.	forêt
<i>Gonatium rubens</i> Blackw.	forêt
<i>Gongylidiellum latebricola</i> O.P.C	forêt
<i>Gongylidiellum vivum</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Hilaira excisa</i> O.P.C	forêt
<i>Linyphia triangularis</i> Cl.	forêt
<i>Lophomma punctatum</i> Blackw.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Meioneta rurestris</i> C.L.K	pelouses
<i>Meioneta saxatilis</i> Blackw.	forêt
<i>Metellina mengei</i> Blackw.	forêt
<i>Micaria pulicaria</i> Sund.	prairie, champ
<i>Micrargus herbigradus</i> Blackw.	forêt
<i>Neottiura bimaculata</i> L.	lisière
<i>Neriere clathrata</i> Sund.	forêt

Espèce	Affinité
<i>Notioscopus sarcinatus</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Oedothorax apicatus</i> Blackw.	pelouses
<i>Oedothorax fuscus</i> Blackw.	pelouses
<i>Oedothorax gibbosus</i> Blackw.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Ozyptila trux</i> Blackw.	pelouses
<i>Pachygnatha clercki</i> Sund.	pelouses
<i>Pachygnatha degeeri</i> Sund.	pelouses
<i>Pachygnatha listeri</i> Sund.	forêt
<i>Palliduphantes ericaceus</i> Blackw.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Pardosa amentata</i> Cl.	pelouses
<i>Pardosa nigriceps</i> Th.	prairie, champ
<i>Pardosa prativaga</i> L. Koch	pelouses
<i>Pardosa pullata</i> Cl.	prairie, champ
<i>Pirata hygrophilus</i> Th.	forêt
<i>Pirata latitans</i> Blackw.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Pirata uliginosus</i> Th.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Pisaura mirabilis</i> Cl.	pelouses
<i>Pocadicnemis pumila</i> Blackw.	pelouses
<i>Robertus arundineti</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Robertus lividus</i> Blackw.	forêt
<i>Saaristoa abnormis</i> Blackw.	forêt
<i>Sintula corniger</i> Blackw.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Tallusia experta</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Tegenaria picta</i> Simon	forêt
<i>Tenuiphantes cristatus</i> Menge	forêt
<i>Tenuiphantes flavipes</i> Blackw.	forêt
<i>Tenuiphantes mengei</i> Kulcz.	forêt
<i>Tenuiphantes tenuis</i> Blackw.	pelouses
<i>Tenuiphantes zimmermanni</i> Bertkau	forêt
<i>Tetragnatha extensa</i> L.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Tibellus oblongus</i> Walck.	pelouses
<i>Trochosa spinipalpis</i> F.O.P. - Cambridge	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Trochosa terricola</i> Th.	forêt
<i>Troxochrus nasutus</i> Schenkel	forêt
<i>Walckenaeria acuminata</i> Blackw.	forêt
<i>Walckenaeria antica</i> Wider	pelouses
<i>Walckenaeria atrotibialis</i> O.P.C	forêt
<i>Walckenaeria nudipalpis</i> Westr.	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Walckenaeria unicornis</i> O.P.C	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Xerolycosa nemoralis</i> Westr.	forêt
<i>Xysticus cristatus</i> Cl.	pelouses
<i>Xysticus kochi</i> Th.	prairie, champ
<i>Xysticus ulmi</i> Hahn	landes humides, bas-marais acides, tourbières
<i>Zora spinimana</i> Sund.	prairie, champ

