

Insectes et mosaïques de paysages



L'évolution de l'entomofaune némorale d'insectes actuelle a trouvé son origine dans les paysages du Tertiaire et du Pléistocène. Au cours de ces périodes, de grandes parties de l'Amérique du Nord, de l'Asie et de l'Europe étaient des mosaïques mouvantes de différents types de paysages où des prairies alternaient avec des arbres solitaires, des arbustes et des bois constituant une sorte de savane tempérée (Guthrie, 1984). La structure, le degré d'ouverture et le contenu biologique de ce paysage variaient bien sûr dans le temps et dans l'espace, mais l'une de ses caractéristiques était une diversité locale de plantes, de mammifères et d'insectes très élevée. De nombreux ongulés vivaient pendant ces périodes, mais ce qu'il y avait de particulièrement remarquable était la présence de nombreuses espèces de mégaherbivores.

Il semblerait que de nombreux insectes aient un mode de vie adapté à un paysage de structure prononcée en mosaïque. La savane tempérée n'existe pas aujourd'hui en tant que biome, mais on trouve de nombreuses structures similaires dans le paysage agricole à petite échelle (Rackham, 1998) et c'est la raison pour laquelle de nombreuses espèces ont pu survivre dans ces endroits. Cependant il est important de comprendre l'histoire de l'évolution de ce paysage pour être capable de le gérer de manière adaptée à la conservation de la nature. Dans cet article, nous aimerions illustrer à travers des exemples tirés de différents groupes d'insectes, l'importance des milieux pâturés ainsi que des milieux non pâturés et particulièrement la structure en mosaïque du paysage némorale, et les conséquences qu'ils ont sur la diversité des plantes, des animaux en général et des insectes en particulier. Par ailleurs, nous présentons des arguments pour protéger et gérer le boisement némorale et le paysage agricole en tant que totalité fonctionnelle.

Un très grand nombre d'organismes sont dépendants directement ou indirectement de différents habitats au cours de leurs cycles de vie. C'est un fait bien connu que les oiseaux et les mammifères utilisent différents habitats dans un paysage (Law et Dickman, 1998). On a moins écrit sur la dépendance similaire de différents habitats entre une multitude d'insectes. De plus, de nombreuses espèces d'insectes utilisent différents micro habitats comme le bois mort, les parcelles de sol minéral nu et les prairies riches en fleurs. Un paysage en mosaïque possédant en quantité ces différents habitats a souvent une faune d'insectes très diversifiée. Celle-ci est vitale car parmi les insectes qui dépendent de ces mosaïques, nombreux sont ceux qui ont des fonctions-clés (comme pollinisateurs, par exemple) dans la plupart des environnements terrestres (De Lettre et al., 1998 ; Nilsson, 1991 ; Kullenberg, 1991).

Les environnements qui comportent des bois, des successions végétales d'arbustes et de prairies pâturées s'enrichissent en espèces d'au moins trois manières différentes :

1. Les espèces rattachées aux boisements et les espèces rattachées aux habitats ouverts (pâturages et prés) peuvent vivre dans le même espace global.
2. Les écotones (communautés de lisière) sont des habitats à part entière. Les communautés d'herbes hautes et les lisières d'arbustes ont de manière typique une faune d'insectes riche en espèces.
3. Les espèces qui dépendent de deux habitats ou plus à l'intérieur d'une zone relativement limitée se développent dans des paysages en mosaïques.

ESPACE DE VIE TOTAL

ET ESPACES DE VIE PARTIELS

Il est souvent utile de faire la distinction entre l'espace de vie total et les espaces de vie partiels de certaines espèces (Westrich, 1989 ; Wiklund, 1977). L'espace de vie total comprend tous les habitats et micro habitats (espaces partiels de vie) qui sont utilisés par les espèces à différents stades de leurs cycles de vie. Cependant de nombreux groupes, spécialement les abeilles sauvages, les guêpes *Sphecidae* et les guêpes sociales, utilisent plusieurs espaces de vie partiels pendant la période d'élevage de leurs petits (lieu de nidification, matériel de nidification, pollen, nectar, lieu de parade). Ces espaces de vie partiels utilisés à la même époque, sont appelés habitats partiels (Westrich, 1996). Normalement, les insectes utilisent des habitats beaucoup plus

petits en superficie que les vertébrés, et en conséquence, ils doivent disposer au sein de ce petit espace de tous les éléments et habitats vitaux (Wesslerling et Tschantke, 1995).

Les espaces partiels de vie pour les insectes sont :

1. Les lieux de parade : les animaux adultes trouvent souvent leurs partenaires (mâles) dans une zone spécifique et limitée. Les papillons paradent dans les lisières de bois, autour des arbres isolés, autour de groupes d'arbres ou d'arbustes en prairie ouverte et dans les clairières, etc... (Wickman, 1996). De nombreux insectes utilisent les arbustes en lisière de bois comme endroits pour parader et se reproduire (De Lettre et al., 1998). Une aubépine en fleur éclaire le paysage et est visible à grande distance. De nombreux scarabées et autres insectes utilisent ces arbustes non seulement comme source de nourriture mais aussi comme moyen efficace de se trouver pour s'accoupler (Warren et Key, 1991). Les branches et les feuilles en lisière de bois définissent une bordure spatiale qui est utilisée en parade par certains papillons de nuit, comme *Adela spp.*

2. Les lieux utilisés pour le développement larvaire : de nombreux insectes sont hautement spécialisés et n'utilisent qu'une seule espèce ou un groupe d'espèces de plantes apparentées comme espèces-hôtes pour les chenilles. Les espèces-hôtes doivent aussi pousser au bon endroit, par exemple le papillon *Hamearis lucina* pond ses œufs de préférence sur les feuilles de *Primula veris* qui sont ombragées par des arbres ou des arbustes (Kruys, 1998 ; Greif-Andersson, 1998). Le développement larvaire d'autres espèces se fait dans différentes sortes de bois mort. Certaines espèces préfèrent le bois sec et exposé au soleil tandis que d'autres vivent dans le bois humide dans des zones ombragées (Jonsell et al., 1998).

3. Lieux où se nourrissent les adultes : chez un grand nombre d'insectes, les adultes dépendent d'environnements totalement différents de ceux des chenilles. De grandes plantes herbacées comme les cardères (*Dipsacaceae*), les chardons et les verges d'or (*Asteraceae*) sont des plantes nourricières importantes pour les papillons adultes de nombreuses espèces, tandis que les chenilles de ces mêmes espèces peuvent utiliser des plantes-hôtes totalement différentes. De nombreux capricornes (*Cerambycidae*) ont besoin d'endroits riches en fleurs fournissant beaucoup de nectar et de pollen pendant leur vie d'adulte. Ces fleurs doivent pousser à portée d'endroits propices comportant du bois mort. De nombreux bombyles, guêpes solitaires et abeilles sauvages ont un besoin similaire d'accès aux fleurs et au bois mort.

4. Lieux d'hivernation : certains insectes ont besoin d'endroits particulièrement abrités pour pouvoir vivre pendant l'hiver. Ceci s'applique spécialement aux adultes d'espèces qui hibernent. Dans ce but, des habitats importants sont le bois en décomposition, les arbres morts, les écorces rugueuses et fissurées, les branches avec de nombreux lichens, les prairies avec de grandes plantes herbacées sèches, des amoncellements de pierres et des endroits où sont accumulés des débris de feuilles ou de grandes herbes.

LES PAPILLONS

Depuis plusieurs dizaines d'années, la plupart des papillons sont devenus moins communs et de nombreuses espèces ont vu leur distribution se réduire (Thomas, 1991, 1995). Un quart de la faune de papillons suédois, 31 espèces, figure dans la liste rouge nationale (Gårdenfors et al., 2000). Au cours des dix dernières années environ, plusieurs études ont fait ressortir deux facteurs importants qui limitent la distribution des papillons :

- Le manque d'habitat des larves (Erhardt et Thomas, 1991)
- La taille des parcelles d'habitat et leur isolement en relation avec les aptitudes de dispersion des papillons (Dennis et al., 1998 ; Ebenhard, 1995 ; Hill et al., 1996)

Le dégagement des broussailles des pâtures et des prés, l'éclaircissement et le débroussaillage des bords de routes et de micro habitats similaires sont généralement considérés comme les raisons les plus importantes du déclin de nombreuses populations de papillons (Oates, 1995 ; Götmark et al., 1998) mais de nombreuses autres raisons ont aussi été invoquées (Warren, 1992). La théorie courante établit ainsi qu'un niveau réduit de pâture et de fauche mécanique conduit à la détérioration des conditions de vie de nombreuses plantes hôtes des larves et de ce fait, à long terme, à une réduction en taille des parcelles d'habitat et à des niveaux accrus d'isolement. La superficie des prés et des pâtures en Suède a en effet diminué de manière dramatique au cours du XX^e siècle (Eriksson et Hedlund, 1993).

Ceci est, cependant, comme nous le voyons, une explication simplifiée, en partie parce que de nombreuses populations de papillons ont décliné malgré le fait que leurs plantes-hôtes soient toujours communes, et en partie parce que de nombreuses espèces en déclin sont dépendantes de stades successifs de végétations qui ne sont pas bien pâturés ou fauchés (Greiff-Andersson, 1998). Les 8 espèces de papillons mentionnées sur la liste rouge suédoise et qui sont dépendantes du paysage agricole, utilisent les plantes-hôtes suivantes :

Figure 1.
Le papillon *Apatura iris*. Un mâle de Kullen, province de Skane, Suède. Cette espèce dépend au cours de la période larvaire d'arbustes comme les saules (*Salix caprea*) exposés au soleil. La plupart du temps, on voit les papillons matures au sommet de différents arbres. Photographié par Anders Amandusson.



<i>Fabriciana niobe</i>	<i>Viola</i>
<i>Hamearis lucina</i>	<i>Primula veris</i>
<i>Hesperia comma</i>	<i>Poa, Festuca</i>
<i>Maculinea arion</i>	<i>Thymus serpyllum, Origanum vulgare</i>
<i>Mellicta britomartis</i>	<i>Plantago, Veronica</i>
<i>Pyrgus alveus</i>	<i>Agrimonia, Potentilla</i>
<i>Pyrgus armoricanus</i>	<i>Fragaria vesca, Potentilla</i>
<i>Stymonidia pruni</i>	<i>Prunus spinosa</i> (de préférence les arbustes les plus vieux et ombragés)

Il est frappant que ces plantes-hôtes n'appartiennent pas au groupe des espèces qui décroissent rapidement en l'absence de pâture et de fauche, seul le thym appartient à ce groupe (Grime, Hodgson et Hunt, 1988). De nombreuses plantes-hôtes mentionnées, au contraire, sont des espèces qui appartiennent aux premiers stades des prairies en surcroissance comme *Primula veris*, *Origanum*, *Agrimonia*, *Fragaria*, et *Prunus*. De plus, de nombreuses espèces dépendent d'une végétation de hautes herbes où trouver protection et nourriture. En conséquence, la faune des papillons est généralement la plus diversifiée dans des terrains médiocrement pâturés, et la plus grande richesse en espèces est souvent observée dans des endroits qui n'ont pas été pâturés au

Figure 2.
Les papillons de la famille des Zygaenidae sont des animaux plutôt sédentaires qui ont une faible aptitude à la dispersion. On les voit habituellement sur les fleurs dans les pâtures avec des gazons d'herbes hautes. Ils sont vénéneux et les couleurs claires rouges et bleues sont des signaux d'avertissement. Les chrysalides qui hibernent sont fixées à l'extrémité supérieure des grandes herbes et des graminées et sont pour cette raison sensibles à une pâture ou à une fauche intensives. L'espèce *Zygaena filipendulae* de Bohus-Malmön, province de Bohuslän. Photographié par Anders Amandusson



cours des 10 ou 15 dernières années (Götmark et al., 1998). Là où il n'y a que des prairies bien pâturées, la faune de papillons sera appauvrie. Les milieux de broussailles et les bords de forêts procurent aux chenilles d'importants micro habitats mais aussi des endroits adaptés pour la parade et l'accouplement (Wickman, 1996). Oates (1995) souligne plusieurs points importants à prendre en considération lorsqu'on travaille pour la conservation des papillons dont deux peuvent être résumés comme suit :

- La longueur et la durée de la période de pâture. En ce qui concerne les papillons, le meilleur régime de gestion consiste à avoir des animaux qui pâturent dans un lieu spécifique seulement à la fin de l'été et à l'automne. Il est important d'avoir des gazons d'herbes avec différentes hauteurs de végétation car de nombreux papillons préfèrent une végétation de graminées plutôt hautes (8-30 cm)
- Ne pas pâturer toute la superficie d'un lieu spécifique chaque année mais laisser quelques parcelles libres de pâture (rotation de pâtures). De nombreux lieux secs n'ont pas besoin d'être pâturés chaque année mais seulement tous les trois ou quatre ans.

Une autre raison du déclin des populations de papillons pourrait être le fait que de nombreuses espèces sont dépendantes de paysages en mosaïques car les imagos utilisent souvent des habitats différents de ceux des chenilles. Une quantité limitée de grandes herbes avec des fleurs riches en

nectar détermine en grande partie la distribution des imagos et de ce fait aussi l'endroit où se fera la ponte des œufs (Murphy et al., 1984 ; Loertscher et al., 1995). Les papillons utilisent de préférence des parcelles chaudes et ensoleillées quand la température de l'air est basse, puis se déplacent vers des parcelles plus exposées quand la température s'élève (Shreeve, 1984 ; Davies, 1978 ; Dennis, 1982). Les petites parcelles dont la température s'élève à proximité de buissons sont particulièrement importantes pour les insectes d'Europe du Nord (Thomas, 1993). Quelques exemples d'espèces qui utilisent différents habitats ou paysages en mosaïques au cours de leur cycle de vie :

Lopinga achine vit dans les bois ouverts (densité de couronne : 65 à 85 %) qui présentent de nombreuses zones bordières (Bergman, 1998). La femelle préfère pondre ses œufs sur la laïche *Carex montana* poussant à mi ombre des lisières de bois. L'une des interprétations possibles est que ce comportement a évolué dans un environnement où le pâturage de grands animaux a créé d'abondantes clairières dans les bois de feuillus (Bergman, 1996).

Coenonympha pamphilus vit normalement dans des prés ouverts et bien pâturés. Les papillons ne visitent pas les fleurs très souvent mais se consacrent à la reproduction. Les chenilles se nourrissent de plusieurs espèces de graminées, habituellement *Festuca ovina*. Souvent les mâles se rassemblent dans la pâture autour d'arbustes et d'arbres solitaires où ils exécutent une sorte de comportement de parade pour séduire les femelles (Wickman, 1996).

Gonepteryx rhamni font partie des papillons les plus

précoces du printemps car ils hibernent à l'état adulte. Les papillons ne visitent pas très souvent les fleurs au printemps mais consacrent leur temps à s'accoupler et à pondre leurs œufs. Les chenilles se nourrissent essentiellement de *Frangula alnus* qui pousse dans les bois et sur les bords de lacs. La nouvelle génération vole à la fin de l'été et les papillons visitent alors les grandes plantes herbacées riches en pollen et en nectar, comme *Succisa pratensis* et les chardons qui poussent en bord de champ et en lisières de bois. Les papillons ont besoin de faire de bonnes réserves de nourriture pour pouvoir vivre tout au long de l'hiver (Jennertsen, 1980).

Les chenilles de *Anthocharis cardamines* se nourrissent des graines de plusieurs crucifères, essentiellement *Cardamine pratensis* et *Arabidopsis thaliana*. Accouplement et ponte des œufs ont lieu au printemps et quelques fois les papillons visitent les fleurs de printemps comme *Primula veris*. Quand les étés sont pluvieux, les chenilles survivent mieux sur *Arabidopsis* et lors des étés secs sur *Cardamine*. Donc, pour bien se développer, *Anthocharis cardamines* a besoin à la fois de prairies sèches et humides sur un même petit espace (Wiklund et Ahrberg, 1978 ; Dempster, 1997).

Leptidea sinapis vole au début de l'été et les femelles pondent leurs œufs sur des légumineuses comme *Lathyrus pratensis* et *Vicia cracca* qui poussent en prairie ouverte.

Les papillons recherchent leur nourriture et s'accouplent en boisements ouverts où ils utilisent presque exclusivement *Lathyrus linifolius*, *Viola riviniana* et *V. canina* (Wiklund, 1977).

TABLEAU I : LA DÉPENDANCE DES PAPILLONS VIS-A-VIS DES MOSAÏQUES

(liste établie d'après plusieurs guides et manuels sur les papillons et d'après les listes rouges suédoises (www.dha.slu.se))

Espèces/groupes	Hibernation	Chenille	Imago (alimentation)	Imago (reproduction)
<i>Parnassius mnemosyne</i>	à la base des arbres	Bois et lisière de bois	lisière de bois et prairie	prairie
Fritillaires	bois	bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois et prairie
(nombreuses espèces)				
<i>Gonepteryx rhamni</i>	bois et lisière de bois	bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois et prairie
<i>Euphydryas maturna</i>	lisière de bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois	lisière de bois
<i>Lopinga achine</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois
<i>Strymonidia pruni</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois et prairie
<i>Carterocephalus palaemon</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois et prairie
<i>Leptidea sinapis</i>	prairie	prairie	bois	bois
<i>Anthocharis cardamines</i>	prairie sèche et humide	prairie sèche et humide	prairie et lisière de bois	prairie et lisière de bois
<i>Maculinea arion</i>	prairie sèche et lisière de bois	prairie sèche et lisière de bois	prairie et lisière de bois	prairie et lisière de bois
<i>Aricia nicias</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois
<i>Lycaeides argyrognomon</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois et prairie
<i>Heodes virgaureae</i>	prairie	prairie	prairie et lisière de bois	prairie et lisière de bois
<i>Anthocharis cardamines</i>	prairie sèche et humide	prairie sèche et humide	prairie et lisière de bois	prairie et lisière de bois
<i>Maculinea arion</i>	prairie sèche et lisière de bois	prairie sèche et lisière de bois	prairie et lisière de bois	prairie et lisière de bois
<i>Aricia nicias</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois
<i>Lycaeides argyrognomon</i>	lisière de bois	lisière de bois	lisière de bois et prairie	lisière de bois et prairie
<i>Heodes virgaureae</i>	prairie	prairie	prairie et lisière de bois	prairie et lisière de bois

La pollinisation par les insectes est le type le plus important de mutualisme entre les plantes et les insectes. Les abeilles sauvages sont les pollinisateurs les plus importants des écosystèmes tempérés (Weislo et al., 1996). Au cours des dernières années, on a pris de plus en plus conscience de la réduction rapide et sérieuse de la biodiversité dans ce groupe (Götmark et al., 1998 ; Kearns et al., 1998 ; Banaszak, 1995 ; Williams, 1995 ; Westrich, 1996 ; Cederberg, 1999). Cette réduction est particulièrement sérieuse car elle est accompagnée d'un changement considérable dans la flore et la structure du paysage. De nombreux défenseurs de l'environnement pensent que ces interactions devraient faire l'objet d'une plus grande attention (Kearns et Inouye, 1997).

Dans un paysage en mosaïque à petite échelle, la richesse en espèces et l'abondance des abeilles sauvages sont particulièrement élevées, car leur demande en lieux de nidification, en plantes comme source de nourriture et en lieux de parade est satisfaite (Sörensson, 2000). Un travail de conservation efficace doit prendre en compte le fait que ces animaux utilisent différents habitats qui sont souvent largement séparés les uns des autres dans l'espace par des habitats inutilisés (Westrich, 1996). Les abeilles sauvages et les guêpes solitaires (*Sphecidae*, *Eumenidae*) utilisent leur espace de vie partiel à la même époque et non de manière séquentielle comme le font la plupart des autres insectes. Les différents habitats partiels doivent exister à l'intérieur de la zone d'alimentation des abeilles, qui varie de quelques kilomètres à 5 kilomètres (l'abeille mellifère *Apis mellifera*). La plupart des abeilles sauvages solitaires doivent avoir accès à leurs habitats partiels dans un espace de 500 mètres (Wesslering et Tschardt, 1995).

Différentes sortes de sols nus sont des habitats partiels intéressants. La plupart des abeilles sauvages nichent en colonies dans des parcelles de ce type. Les trous abandonnés dans les graviers ou dans le sable, les parties érodées le long des routes, les berges de rivières érodées naturellement et les bords de lacs en pente raide, de même que les pâturages secs

où le piétinement du bétail met des parcelles à nu sont d'importants éléments du paysage comportant des lieux de nidification propices. Les espèces nichant dans le bois mort utilisent des éléments comme les arbres morts, les bûches et les bois de construction non peints. D'autres espèces nichent dans la tige sèche des grandes plantes herbacées et les coquilles vides d'escargots. Il y a un lien clair à établir entre l'existence de ces habitats partiels et l'existence des abeilles sauvages (Steffen-Dewenter et Tschardt, 2000).

Certaines abeilles sauvages tapissent leur nid avec des parties spéciales de plantes qui peuvent être trouvées dans un autre habitat partiel. *Macropis europaea* garnit son nid avec les poils glandulaires des pétales de *Lysimachia* tandis que *Anthidium* utilise les poils de *Verbascum* et *Stachys*. Les abeilles coupeuses de feuilles *Megachile* coupent des bouts de feuilles et de pétales de plantes spécifiques.

Les endroits avec des plantes nourricières sont d'autres habitats partiels très importants. De nombreuses espèces sont oligolectes, c'est-à-dire qu'elles ne récoltent le pollen pour leur progéniture qu'à partir d'une ou d'un groupe de plantes apparentées. Quelques plantes éparpillées ne sont pas suffisantes, mais la source de nourriture doit être suffisamment abondante. Parfois, ces espèces d'abeilles oligolectes utilisent d'autres plantes pour récolter le nectar.

Enfin, quelques espèces essaient et s'accouplent sur des éléments particuliers du paysage. Le gros bourdon *Bombus lapidarius* essaime vers la cime des arbres, un habitat où normalement il ne doit pas se manifester (Bergman, 1997).

Les abeilles sauvages constituent un groupe d'insectes important et négligé qui peuvent voir leur espace de vie disparaître en dépit de la gestion prudente des sites à valeur patrimoniale par les protecteurs de l'environnement, comme les prés, les pâtures et les réserves de bois. Les abeilles sauvages peuvent être favorisées en préservant et en restaurant la structure en mosaïque du paysage et en identifiant cette structure comme caractéristique naturelle à part entière (Cederberg, 1999).



Figure 3.
Une abeille sauvage qui habite dans le bois (*Osmia* sp) à l'entrée de son nid.
(Photographiée par Mats W. Petterson.)



Figure 4.
Une abeille sauvage du genre *Anthidium* récoltant les poils d'une grande herbe, la plante des jardins *Stachys byzantina*. Photographiée par Matts W. Petterson.

TABEAU 2.
LA DÉPENDANCE DES ABEILLES SAUVAGES VIS À VIS DES MOSAÏQUES

(tableau établi en grande partie d'après Westrich, 1989, mais également d'après d'autres ouvrages suédois ou allemands et d'après les listes rouges suédoises (www.dha.slu.se)).

Genre	Habitat de nidification	Matériel de nidification	Nourriture	Parade
<i>Osmia</i>	bois mort / coquilles d'escargots	argile apparente / terre / graviers / feuilles / pétales	<i>Salix</i> (fruticée) <i>Corydalis</i> (bois)	-
<i>Eucera</i>	sable / terre en milieux ouverts	-	<i>Pulmonaria</i> (bois)	-
<i>Anthophora</i>	sable / terre en milieux ouverts	-	<i>Asteraceae</i> (essentiellement en prairie ouverte)	-
<i>Lasioglossum</i>	sable / terre en milieux ouverts	-	<i>Salix</i> (arbustes, boisement / terrain ouvert)	cime des arbres / arbustes
<i>Bombus</i>	successions végétales/ terrier de campagnol etc	-	terrain ouvert / fruticée	cime des arbres / arbustes
<i>Apis</i>	bois / arbres creux	-	<i>Lysimachia</i> (habitat sombragés et exposés au soleil)	herbes hautes
<i>Macropis</i>	sable / terre en milieu ouvert	<i>Lysimachia</i>	herbes de printemps, souvent en forêt de feuillus,	et arbustes (plusieurs espèces)
<i>Andrena</i>	sable / terre en milieu ouvert	-	<i>Calluna</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Veronica</i> , <i>Potentilla</i>	
<i>Anthidium</i>	sable / terre en milieu ouvert	poils de <i>Verbascum</i>	milieux couverts de mauvaises herbes	-
<i>Colletes</i>	sable / terre en milieu ouvert	-	<i>Asteraceae</i> et saules (essentiellement en habitat ouvert)	-
<i>Halictus</i>	sable / terre en milieu ouvert	-	<i>Lamiaceae</i> , <i>Scrophulariaceae</i> (habitats ombragés et exposés au soleil)	-
<i>Chelostoma</i>	bois mort, essentiellement dans des habitats exposés au soleil	-	<i>Campanula</i> , <i>Ranunculus</i> (boisement ouvert / prairie)	<i>Campanula</i>

LES BOMBYLES

Les bombyles (*Syrphidae*) forment une famille riche en espèces et nombreux sont ceux qui dépendent de l'accès à différentes sortes d'espaces de vie partiels. Les mouches adultes sont d'importantes pollinisatrices (Torp, 1994). Elles visitent essentiellement les fleurs au pollen facilement accessible, par exemple les rosacées comme les fleurs de pommier. On trouve les bombyles essentiellement en lisière de bois, dans les clairières et les communautés de hautes plantes herbacées. Une grande partie des bombyles se nourrit de pucerons. Les larves, qui normalement sont polyphages et chassent plusieurs espèces de pucerons, vivent dans les arbres et les arbustes. Les larves d'autres espèces chassent les chenilles dans des habitats similaires.

La biodiversité élevée des **paysages en mosaïques** est accrue par le fait que de nombreux prédateurs dépendent des bombyles comme principale ou unique proie. Les mouches *Laphria flava* qui vit dans le bois, *Asilius craboniformis* qui vit dans les excréments, et la guêpe *Bembix rostrata* qui vit dans le sable, se nourrissent toutes essentiellement de gros bombyles. La guêpe solitaire *Ectemnius ruficornis* (= *E. planifrons*) niche dans le bois mort et ne chasse les bombyles que pour nourrir ses larves.

Parmi les bombyles qui vivent dans le bois, il y en a beaucoup de typiques qui se nourrissent de cambium comme celles du genre *Temnostoma*, *Spilomyia*, *Xylota* et *Chalcosyrphus*. Sur les branches ou les troncs endommagés avec des coulées de sève, on peut trouver des espèces comme *Hammer-schmidtia ferruginea*, *Pocota personata*, *Ceriana conopsoidea* et *Lejota ruficornis*. Quelques larves de bombyle, comme *Mallota cimbiciformis* et *Myathropa florea*, se développent dans des cavités remplies d'eau de vieux arbres en même temps que de nombreuses autres insectes spécialisés et des mouches. Le staphylin *Quedius truncicola* est le prédateur majeur de cet écosystème. Les bombyles qui vivent dans le bois dépendent de bois humides et ombragés ou de vieux arbres pour le développement des larves. Elles constituent un groupe d'insectes dépendant du bois qui occupe un habitat différent de celui de nombreux scarabées vivant dans des habitats de bois sec et exposés au soleil (Nilsson et Baranowski, 1994, 1996 ; Ranius et Jansson, 2000). Néanmoins, les bombyles adultes de ce groupe ont toujours besoin d'habitats ensoleillés à proximité des fleurs dont ils se nourrissent et sur lesquelles ils s'accouplent.

LA FORMATION DU PAYSAGE EN MOSAÏQUE

Il est intéressant de s'interroger sur la formation et le maintien du paysage en mosaïque (au sens de savanes tempérées pour Rackham (Rackham, 1998) et de pâtures boisées pour Vera (Vera, 2000)) et sur l'histoire de son évolution. L'apparence et le contenu biologique des paysages en mosaïques de ce type varie naturellement dans le temps et dans l'espace. Au cours de l'Holocène, il est possible que la savane comme les forêts aient été limitées à des régions plus chaudes et plus arides au sein du premier biome

némoral et que la structure de savane dans des régions plus froides et plus humides (comme l'Angleterre, le Danemark et la Scandinavie) puisse avoir été moins prononcée. Certains auteurs, cependant, mettent l'accent sur le fait que les parties nord de l'Europe avaient également des forêts plutôt ouvertes pendant l'Holocène (voir par exemple Vera 2000).

L'histoire de l'évolution du paysage en mosaïque se déroula essentiellement au cours de l'ère tertiaire et du Pléistocène et c'est pourquoi il est nécessaire d'examiner aussi ces périodes si nous voulons comprendre les écosystèmes de prairies et de boisements de feuillus actuels.

Un grand nombre d'ongulés pâturant et broutant existaient au cours de ces périodes. Mais ce qui est particulièrement remarquable est la présence d'un grand nombre de très grands herbivores appelés méga-herbivores (Owen-Smith, 1988). Il y a de nombreuses théories qui tentent d'expliquer le phénomène des paysages en mosaïques et nous ferons ici une brève présentation de certaines d'entre elles que nous trouvons particulièrement intéressantes dans ce contexte.

Théorie de Guthrie sur les paysages en mosaïques. Selon le paléobiologiste américain Guthrie (1984), de grandes parties des continents d'Amérique du Nord et d'Eurasie à la fin de l'ère tertiaire et au cours du Pléistocène étaient couvertes de paysages variés où des prairies de hautes herbes et de graminées, des espaces couverts d'arbustes, des lisières, des vieux arbres, du bois mort, des bosquets et des bois formaient des mosaïques mouvantes. Il montre que les herbivores non ruminants sont dépendants de mosaïques de végétation. Il affirme aussi que lorsque le paysage évolue vers plus d'uniformité (fin du Pléistocène), le nombre d'espèces d'ongulés décline de manière dramatique. L'hémisphère Nord était occupé à cette époque par de très grands herbivores comme les rhinocéros, les proboscidiens et des paresseux géants terrestres. A l'opposé des ongulés qui dominent les écosystèmes de prairie aujourd'hui, ces énormes herbivores étaient des non-ruminants incapables de synthétiser certains amino acides et certaines vitamines. Leur système digestif les rendaient plus vulnérables aux grandes quantités de substances toxiques contenues dans les plantes. Les non-ruminants étaient ainsi dépendants d'un régime très varié comprenant à la fois des herbes, des graminées, des brindilles et des feuilles et ce type de nutrition les cantonnaient à un paysage en mosaïque. Les éléphants et les rhinocéros qui existent aujourd'hui ont des demandes d'habitat similaires.

La théorie des méga-herbivores. A cause de leur taille impressionnante, les grands herbivores ont besoin de consommer des quantités considérables de nourriture pour survivre. Un éléphant mâle adulte africain consomme 300 kg de végétaux chaque jour dont environ 50% est constitué de graminées et le reste en feuilles, brindilles et plantes diverses (Law, 1970). La taille énorme du corps fonctionne comme une protection efficace contre les carnivores et c'est

la raison pour laquelle les tailles de populations sont régulées par l'apport de nourriture (Owen-Smith, 1987, 1988, 1989). Ces caractéristiques les rendent capables d'influencer au plus haut point la structure du paysage (Muller-Dumbois, 1972 ; Jachman et Bell, 1985). Si l'on tient compte de ceci, il est très vraisemblable que les megaherbivores jouaient un rôle majeur dans la formation des structures de végétations au cours du Tertiaire et du Pléistocène (voir également Zimov et al., 1995). Si l'on établit des parallèles avec les savanes africaines actuelles, une horde d'éléphants peut, par exemple, transformer un boisement en une savane ouverte ou semi ouverte, puis l'abandonner si la végétation devient trop homogène (Caughley, 1976, mais voir aussi Prins et Van der Jeugd, 1993). Les megaherbivores sont uniques dans le sens où ils peuvent aussi créer un paysage en mosaïque à partir d'espaces couverts de forêts.

La théorie du " renouvellement cyclique de la végétation ". Ces dernières années, de nombreuses études ont été menées dans de grandes réserves naturelles aux Pays-Bas et en Allemagne sur des animaux de pâture et sur l'impact qu'ils ont sur la végétation (Olf et al., 1999 ; Vera, 2000). Cette recherche a donné naissance à une théorie qui décrit la façon dont les animaux de pâture créent une succession cyclique où différents stades de successions coexistent en étroite liaison les uns avec les autres. Le mécanisme qui sous-tend ce processus est basé sur la " résistance d'association " qui fait que les végétaux appétants sont proportionnellement moins broutés par les grands herbivores alors que comparativement, les espèces moins agréables au goût se trouvent plus abondantes. Selon cette théorie, la plupart des herbivores contribueront au maintien de mosaïques de végétation, et il en résultera un paysage dominé par les " bois pâturés " avec des prairies, de la végétation de lisière et des bosquets.

La " théorie de la forêt haute ". Il y a aussi la possibilité que les insectes adaptés à un paysage ayant une structure de mosaïque prononcée puissent satisfaire leurs exigences écologiques dans des forêts uniquement avec des dynamiques internes et en l'absence de gros herbivores. Cette théorie est en accord avec la vision classique des " forêts de chênes mixtes " des botanistes nord européens dont on pense qu'elles ont existé au cours de l'Holocène. Les données polliniques de l'Eémien du Jutland au Danemark, ne montrent en pratique aucun grain de pollen de plantes indicatrices de conditions ouvertes (Bradshaw et Mitchell, 1999).

On pourrait argumenter que les bombyles par exemple, que nous avons mentionnés précédemment, pourraient survivre dans un boisement à canopée fermée avec des trouées et sans que la pâture soit une condition nécessaire. Des arbustes comme *Crateagus laevigata*, qui sont plus tolérants à l'ombre que *C. monogyna*, et les hautes plantes herbacées en lisière de bois et dans des trouées pourraient peut être fournir du nectar et des sites d'accouplement. Ceci est également en accord avec leurs préférences florales (Branquart et Hemptine, 2000).

Ranius et Jansson, 2000, d'un autre côté, montrent que les vieux arbres avec beaucoup de bois mort ont plus de valeur lorsqu'on les trouve dans des conditions de croissance ouverte. Les insectes saproxyles rattachés aux chênes (et quelquefois aux conifères) préfèrent aussi les parties de bois mort exposées au soleil (Nilsson et Baranowski, 1994, 1996). Des trouées naturelles ne sont dans cet état d'ensoleillement que pour une courte période (Elofsson et Gustafsson, 2000) et pas assez longtemps pour satisfaire les demandes écologiques de ces espèces. Les abeilles sauvages ont besoin de plantes en populations abondantes et en situations ouvertes, et ne pourraient certainement pas survivre dans une forêt à canopée fermée avec uniquement des dynamiques internes. Selon notre opinion, il semble donc invraisemblable que l'utilisation d'habitats multiples ait évolué et survécu dans des groupes d'insectes aussi nombreux et dans un paysage ne comportant que des forêts hautes.

CONSERVATION DE LA NATURE ET PRINCIPE DE LA MOSAÏQUE

La faune et la flore du paysage agricole ont été sérieusement appauvries au cours des dernières dizaines d'années (Agence Suédoise de Protection de l'Environnement, 1994). La faune d'insectes n'a pas été étudiée de manière aussi exhaustive que les végétaux à fleurs, mais les menaces qui touchent les insectes n'en sont pas moins sérieuses (Thomas, 1991). Les insectes ont de nombreuses caractéristiques uniques qui réclament de leur porter une attention spéciale dans un travail de conservation. Apparemment, les insectes dépendent de paysages à petite échelle avec une variété d'habitats partiels à l'intérieur d'une petite superficie.

En conséquence, la diversité des habitats est très importante dans un travail de conservation. De nombreux insectes ont des populations temporaires dans des milieux de petite taille (comme une souche, une carcasse ou un amas de brindilles). Ils y vivent très peu de temps puis s'éteignent dans cet endroit particulier. Heureusement, certains individus s'arrangent pour coloniser un nouveau milieu avant que n'ait lieu l'extinction totale. Des dynamiques de populations de ce type sont dépendantes d'un accès constant à ces petits habitats souvent temporaires. On peut donc s'attendre à ce que seules quelques années de conditions d'environnement non adaptées conduisent à l'extinction de l'espèce vulnérable. Les herbivores et les pollinisateurs spécialisés dépendent de l'accès à des quantités suffisantes de plantes qui leur conviennent. La plupart des espèces d'habitats temporaires ont de bonnes facultés de dispersion et sont capables d'en trouver de nouveaux dans des distances raisonnables (de l'ordre de quelques kilomètres). C'est pourquoi il est souvent payant pour les protecteurs de la nature de créer de nouveaux habitats pour les insectes.

Dans un travail de conservation, on devrait faire meilleur usage de la connaissance des interactions entre les organismes des boisements de feuillus et ceux des paysages agricoles. Par exemple, il est très

important d'intégrer des prairies et des espaces où se développent des broussailles dans les nouvelles réserves de boisement, même si le but premier est de préserver un vieux bois à feuilles caduques. De nombreux défenseurs de l'environnement maintiennent que le meilleur moyen de protéger la vie sauvage du paysage agricole est d'associer gestion intensive et pratiques traditionnelles. La restauration des paysages agricoles des XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles est souvent perçue comme le meilleur moyen de créer des conditions optimales pour la vie sauvage de paysages agricoles à petite échelle. On tient rarement compte dans ces projets de gestion et de restauration de la composition et des qualités des boisements contigus. Les stratégies de conservation sont construites sur les demandes de quelques plantes à fleurs qui dépendent d'une pâture intensive ou d'une fauche. Les successions végétales sont souvent considérées comme des types de végétation indésirables et qui doivent être contrôlés. Cependant, la majeure partie de la diversité biologique, dont la plupart des insectes, est dépendante d'interactions écologiques complexes plutôt que de milieux gérés de manière intensive et de prairies uniformes.

Les réserves de nature consistant en boisements de feuillus ont trop souvent été laissées à un développement libre sans pâture ni aucune autre gestion. Dans ces habitats, les défenseurs de l'environnement se sont efforcés de restaurer un soi-disant paysage naturel, la forêt vierge. L'accroissement des connaissances sur les interactions entre prairie et boisement doit cependant mener à une compréhension de l'importance de la pâture en boisement ainsi que de l'importance des milieux non pâturés en prairie. Comme des perturbations dans la forme de pâtu-

res et de broutis ont eu historiquement un rôle clé dans le biome némoral, différentes sortes de pâturages doivent représenter une part importante de la gestion de ce paysage (voir par exemple Ranius et Jansson, 2000).

La directive habitat de l'Union Européenne (réseau Natura 2000) utilise un système de types d'habitats statiques. Un tel système rend difficile une argumentation en faveur de l'intégration de terrains couverts d'herbes et d'arbustes qui ne sont pas gérés au sein d'une réserve de prairie pâturée ou d'une réserve de boisements, bien que ceci favoriserait, et c'est souvent une condition préalable, la diversité entomologique. Malheureusement, nous sommes toujours enclins à croire que ces boisements de feuillus s'ils ne reçoivent aucune gestion, retourneront à une sorte d'"écosystème naturel" auquel toutes les espèces sont adaptées.

Les boisements de feuillus et les terres agricoles sont souvent considérées comme deux entités séparées sans aucunes relations. La sylviculture est destinée à prendre des responsabilités pour la biodiversité des forêts et des boisements, et l'agriculture est destinée à faire de même pour les prés et les pâtures. Cette façon de penser est à notre point de vue, sub-optimale quand elle en vient à conserver la biodiversité dans un boisement de feuillus et dans une terre agricole.

Nous suggérons de considérer le boisement de feuillus et les prairies, non pas comme des unités séparées, mais comme un tout, vestiges de la savane tempérée, où des pâtures, une végétation d'herbes hautes et de graminées, des espaces plantés d'arbustes ou de la végétation de lisière, de vieux arbres, des bosquets et des bois forment des mosaïques ●

Figure 5.
Un paysage de pâtures avec des épineux en abondance. Ces arbustes représentent une source importante de pollen et de nectar pour de nombreux insectes et maintiennent aussi des niches de régénération pour différents arbres. Une pâture intense conduira à l'exclusion complète des espèces ligneuses, mais si cette activité est maintenue à des niveaux raisonnables, des parcelles de régénération apparaîtront éventuellement, créant de ce fait une structure de peuplement forestier et rétablissant la succession des arbres.
Illustration Nils Forshed.



BIBLIOGRAPHIE

- Banaszak, J.** (1995). Natural resources of wild bees in Poland an attempt at estimation of their changes. In: *Changes in fauna of wild bees in Europe* (Ed. by J. Banaszak) pp.11-25. Pedagogical Univ., Bydgoszcz.
- Bergman, K.-O.** (1996). Röjning i lövskogen kan rädda dårgräsfjärilen [Opening up the deciduous woodland may save the butterfly, *Lopinga achine*]. *Fauna och Flora* 91: 6-11. (In Swedish).
- Bergman, K.-O.** (1998). Host plant choice, habitat selection, dispersal ability and population structure of a threatened butterfly, *Lopinga achine*. *Linköping Studies in Science and Technology*. Thesis No. 686. Linköping 1998.
- Bergman, P.** (1997). Chemical communication in bumblebee pre-mating behaviour. Dissertation. Göteborg University. Department of Chemical Ecology. Göteborg.
- Bradshaw, R. & Mitchell, F.J.G.** (1999). The paleoecological approach to reconstructing former grazing-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management* 120: 3-12.
- Branquart E. & Hemptine J-L.** (2000). Selectivity in the exploitation of floral resources by bombyles (Diptera: Syrphinae). *Ecography* 23: 732-742.
- Caughley, G.** (1976). The elephant problem: an alternative hypothesis. *East African Wildlife Journal*. 14: 265-283.
- Cederberg, B.** (1999). Vilda bin. In: *Pollination - är den nödvändig för landskap och odling?* [Wild bees. In: *Pollination - a necessity for landscape and cultivation?*] *The Royal Swedish Academy of Agriculture and Forestry* 138 (3): 63-68. Stockholm.
- Davies, N.B.** (1978). Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim. Behav.* 26: 138-147.
- DeLettre, Y.R., Morvan, N., Trehen, P. & Grootaert, P.** (1998). Local biodiversity and multi-habitat use in empidoiid flies (Insecta: Diptera, Empidoidea). *Biodiversity and Conservation* 7: 9-25.
- Dempster, J.P.** (1997). The role of larval food resources and adult movement in the population dynamics of the orange-tip butterfly (*Anthocharis cardamines*). *Oecologia* 111: 549-556.
- Dennis, R.L.H.** (1982). Mate locations strategies in the wall brown butterfly *Lasiommata megera* L. (Lep. Satyridae): wait or seek? *Entomol. Rec. J. Var.* 94: 209-214.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Sparks, T.H.** (1998). The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera: Satyrinae) on British and Irish offshore islands. *Biodiversity and Conservation* 7: 765-776.
- Ebenhard, T.** (1995). Våtmarksfjärilar i ett fragmenterat landskap - små populationers överlevnad. [Wetland butterflies in a fragmented landscape - the survival of small populations]. *Entomologisk Tidskrift*. 116: 73-82. (In Swedish, English summary).
- Elofsson M & Gustafsson L.** (2000). Uncommon vascular plant species in an East-Central Swedish forest area - a comparison between young and old stands. *Nord. J. of Botany* 20:51-60.
- Erhardt, A. & Thomas, J.A.** (1991). Lepidoptera as indicators of change in the seminatural grasslands of lowland and upland Europe. In: *The conservation of insects and their habitats*. (Ed. by N.M. Collins & J.A. Thomas). Academic Press. London. 213-237.
- Eriksson, M.O.G. & Hedlund, L.** (Eds.) (1993). Biologisk mångfald [Biodiversity]. Swedish environmental protection agency. *Report no.* 4138. Solna, Sweden.
- Greiff-Andersson, C.** (1998). Habitatval och ägglägningspreferenser hos gullvivefjärilen *Hamearis lucina* Linnaeus 1758 (Riodinidae) i Östergötland. [Habitat selection and oviposition preferences in *Hamearis lucina* Linnaeus 1758 (Riodinidae) in the county of Östergötland, Sweden]. Exam paper. University of Linköping, department of physics, measurement technology, biology and chemistry.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R.** (1988). Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. London.
- Guthrie, R.D.** (1984). Mosaics, allelochemicals and nutrients. In: *Quaternary extinctions* (Ed. by P.S. Martin & R.G. Klein) pp. 259-298. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Gärdenfors, U.** (ed.) (2000). Rödlistade arter i Sverige 2000 - The 2000 Red List of Swedish Species. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Hill, J.K., Thomas, C.D. & Lewis, O.T.** (1996). Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperis comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *J. of Animal Ecology* 65: 725-735.
- Jachmann, H. & Bell, R.H.V.** (1985). Utilization by elephants of the *Brachystegia* woodlands of the Kasunga National Park, Malawi. *Afr. J. Ecol.* 23: 245-258.
- Jennersten, O.** (1980). Födoval och rörelsemönster av citronfjäril. [Food preference and movement pattern of *Gonepteryx rhamni*] *Entomologisk Tidskrift* 101: 109-114. (In Swedish, English summary).
- Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B.** (1998). Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7: 749-764.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W.** (1997). Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47: 297-307.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. & Waser, N.M.** (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kruys, I.** (1998). The Duke of Burgundy Butterfly (*Hamearis lucina* Linnaeus 1758). Observations regarding its ecology on Omberg in Östergötland, Sweden. - *Entomologisk Tidskrift* 119 (2): 77-82.
- Kullenberg, B.** (1991). (rec) Vildbin - ekologisk ryggrad i många terrestriska biocoenoser, om de vilda biarterna i Baden-Wurtemberg. [Wild bees - the ecological spine of many terrestrial biocoenoses, about the wild bee species of Baden-Wurtemberg] *Entomologisk Tidskrift* 112: 43-48. (In Swedish, English summary).
- Law, B.S. & Dickman, C.R.** (1998). The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation* 7: 323-333.
- Law, R.M.** (1970). Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos* 21: 1-15.
- Loertscher, M., Erhardt, A. & Zettel, J.** (1995). Microdistribution of butterflies in a mosaic-like habitat: The role of nectar sources. *Ecography* 18: 15-26.
- Muller-Dombois, D.** (1972). Crown distortion and elephant distribution in the woody vegetation of Ruhuna National Park. Ceylon. *Ecology* 53: 208-226.
- Murphy, D.D., Menninger, M.S. & Ehrlich, P.R.** (1984). Nectar source distribution as a determinant of oviposition host species in *Euphydryas chalcedona*. *Oecologia* 62: 269-271.

- Nilsson, E.G.** (1991). The wasp, and bee fauna of the Ridö archipelago in lake Mälaren, Sweden (Hymenoptera, Aculeata). *Entomologisk Tidskrift* 112: 79-92.
- Nilsson, S.G. & Baranowski, R.** (1994). Indikatorer på jätteträdskontinuitet - svenska förekomster av knäppare som är beroende av grova, levande träd. [Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (Coleoptera: Elatridae) dependent on hollow trees] *Entomologisk Tidskrift* 115: 81-97. (In Swedish, English summary).
- Nilsson, S. G. and Baranowski, R.** (1996). Förändringar i utbredningen av den boreala skogens vedlevande knäppare. [Changes in distribution of the boreal forest click beetles (Coleoptera: Elatridae)] *Entomologisk Tidskrift* 117: 87-101. (In Swedish, English summary).
- Oates, M.R.** (1995). Butterfly conservation within the management of grassland habitats. In: *Ecology and conservation of butterflies* (Ed. by A.S. Pullin) pp. 98-112. Chapman & Hall. London.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., Maeyer, K. de & Smit, R.** (1999). Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1: 127-137.
- Owen-Smith, N.** (1987). Pleistocene extinctions: The pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13: 351-362.
- Owen-Smith, N.** (1988). Megaherbivores. Cambridge University Press.
- Owen-Smith, N.** (1989). Megafaunal extinctions: the conservation message from 11 000 years B.P. *Conserv. Biol.* 3: 405-412.
- Prins, H.H.T. & Van der Jeugd, H.P.** (1993). Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *Journal of Ecology* 81: 305-314.
- Rackham, O.** (1998). Savanna in Europe. In: *The Ecological History of European Forests*. (Ed by K.J. Kirby & C. Watkins). Cab International. Oxon.
- Ranius, T. & Jansson, N.** (2000). The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation* 95: 85-94.
- Shreeve, T.G.** (1984). Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 42: 371-377.
- Steffen-Dewenter, I. & Tschardtke, T.** (2000). Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122: 288-296.
- Swedish environmental protection agency.** (1994). Biologisk mångfald i Sverige [Biodiversity in Sweden]. *Monitor* 14. Solna, Sweden.
- Sörensson, M.** (2000). Insektsinventering av "kaninlandet" [An insect inventory of a dry meadow, "kaninlandet", outside Lund, Sweden]. City of Lund, Technical service department. (In Swedish, English summary). Also available in PDF-format from: <http://media.cmt.framfab.se/lkom/LKOM-F3F6F633-D1B7-11D4-9D9D-0000F806C5EF/kaninlandet.pdf>
- Thomas, J.A.** (1991). Rare species conservation: case studies of European butterflies. In: *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation* (Ed. by I.F. Spellerberg, F.B. Goldsmith & M.G. Morris) pp. 149-197. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Thomas, J.A.** (1993). Holocene climate changes and warm man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies possess unnatural early-successional habitats. *Ecography* 16: 278-284.
- Thomas, J.A.** (1995). The conservation of declining butterfly populations in Britain and Europe: priorities, problems and successes. *Biol. J. of the Linn. Soc. Suppl.* 56: 55-72.
- Torp, E.** (1994). Danmarks Svirrefluer (Diptera: Syrphidae) [Bombyles of Denmark]. Danmarks Dyreliv Bind 6. Apollo Books. Stenstrup.
- Warren, M.S. & Key, R.S.** (1991). Woodlands: Past, Present and Potentials for Insects. In: *The conservation of insects and their habitats* (Ed. by N.M. Collins & J.A. Thomas). 15th Symp. of R. Entomol. Soc. London. Academic Press. London.
- Warren, M.S.** (1992). The conservation of British butterflies. In: *The ecology of butterflies in Britain* (Ed. by R.L.H. Dennis). Oxford University Press. Oxford. 246-274.
- Weislo, W.T. & Cane, J.H.** (1996). Floral resource utilization by solitary bees and exploitation of their stored products by natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 257-286.
- Vera, F.W.M.** (2000). Grazing Ecology and Forest History. CAB publishing, Wallingford.
- Wesslerling, J. & Tschardtke, T.** (1995). Homing distances of bees and wasps and the fragmentation of habitats. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol* 10: 323-326.
- Westrich, P.** (1989). Die Wildbienen Baden Württembergs. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.
- Westrich, P.** (1996). Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: *The Conservation of bees* (Ed. by Matheson et. al.). Academic Press. London.
- Wickman, P.-O.** 1996. Dagfjärilslekar [Butterfly lekking]. *Entomologisk Tidskrift* 117: 73-85. (In Swedish, English summary).
- Wiklund, C. & Åhrberg, C.** (1978). Host plants, nectar source plants and habitat selection of males and females of *Anthocaris cardamines* (Lepidoptera). *Oikos* 31: 169-183.
- Wiklund, C.** (1977). Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). *Oikos* 28: 56-68.
- Williams, C.S.** (1995). Conserving Europe's bees: why all the buzz? *Trends Ecol. Evol.* 10: 309-310.
- Zimov, S.A., Chuprynin, V.I., Oreshko, A.P., Chapin, III, F.S., Reynolds J.F. & Chapin, M.C.** (1995). Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the pleistocene. *Am. Naturalist* 146: 765-794.

THOMAS APPELQVIST, RICKARD GIMDAL
& OLA BENGTSON

Pro Natura, Träringen 66, SE-416 76 Göteborg, Sweden
thomas.appelqvist@systbot.gu.se, rickard.gimdal@pro-natura.net
ola.bengtson@pro-natura.net

