

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES

UR EFNO – *Cemagref*

THÈSE présentée par
Catherine AVON

soutenue le 13 décembre 2010

pour obtenir le grade de **Docteur de l'université d'Orléans**
Discipline Ecologie

**Influences de la composition et de la structure
actuelles de la mosaïque paysagère
sur la diversité de la flore en forêt**

THÈSE dirigée par :

Jean-Luc DUPOUEY

Directeur de Recherches, INRA Nancy

RAPPORTEURS :

Françoise BUREL

Directeur de Recherches, CNRS Rennes

Marc DECONCHAT

Chargé de Recherches HDR, INRA Toulouse

JURY :

François LIEUTIER

Professeur, Université d'Orléans, Président du jury

Luc BARBARO

Chargé de Recherches, INRA Bordeaux

Laurent BERGÈS

Ingénieur Chercheur, Cemagref Nogent, Encadrant

Françoise BUREL

Directeur de Recherches, CNRS Rennes

Marc DECONCHAT

Chargé de Recherches HDR, INRA Toulouse

Jean-Luc DUPOUEY

Directeur de Recherches, INRA Nancy

Préambule

Cette thèse a été financée pour moitié par le Cemagref et par la région Centre (novembre 2006 – novembre 2009). Le travail de terrain (partie A) a été réalisé en autofinancement Cemagref et la partie B constituait une des tâches du projet "Corylus". Ce projet a été financé pour partie par le MEEDDM dans le cadre du programme "Biodiversité et Gestion forestière" (2006-2009) du Gip Ecofor. Coordonné par J.L. Dupouey (INRA Nancy), ce projet associait trois autres partenaires : l'IFN, le MNHN Paris et le Cemagref Nogent-sur-Vernisson (Dupouey *et al.*, 2010). Il a eu pour objectif général d'étudier l'influence de la structure spatiale et de la composition des masses forestières sur la diversité de la végétation et de l'avifaune forestières à large échelle et est basé sur l'exploitation des données de deux réseaux d'observation nationaux de l'environnement : le réseau des placettes de l'Inventaire forestier National (IFN) pour la flore et le réseau de suivi temporaire des oiseaux communs (STOC) pour les oiseaux¹. Pour cette thèse, les analyses paysagères sur les fonds cartographiques existants et la photo-interprétation de la BD-Ortho ont été réalisées en partie par l'IFN.

¹ Le résumé du projet "Corylus" se trouve en Annexe 8.

Remerciements

Durant ces années de thèse il y a eu des moments difficiles et d'autres plus aisés, différentes personnes ont contribué à ce travail ou m'ont aidé d'une façon ou d'une autre, à tous je leur dis merci. Je tiens à remercier en particulier :

- Laurent Bergès, mon encadrant et initiateur de cette thèse au Cemagref de Nogent-sur-Vernisson. Il est difficile de résumer en quelques mots sa contribution, son aide, et son amitié durant toutes ces années. Merci pour la patience, les discussions (très) nombreuses et toujours possibles, le soutien, la gentillesse. Pour être un encadrant qui traite le doctorant comme une personne et un scientifique à part entière, ce qui malheureusement n'est pas si courant...Merci pour tout.

- Yann, pour avoir fait de la première année la meilleure, et parce que le terrain restera un de mes meilleurs souvenirs par sa gentillesse et sa bonne humeur. Pour l'herborisation de la banquette routière, les discussions, son amitié. Dommage de ne pouvoir renouveler le travail ensemble.

- Jean-Luc Dupouey, pour avoir accepté d'être le directeur de thèse, ce qui a permis sa réalisation.

- Emmanuelle, pour son amitié. Les papotages qui aèrent et parce qu'il y a une vie en dehors de la thèse, pour les discussions qui permettent d'avoir un point de vue distancié, des astuces, et bien d'autres choses...Pour le thé, les pic-nic, les repas et les bons souvenirs des premières années de thèse.

- Hilaire Martin, pour ce qui concerne le sig notamment. Pour avoir dû refaire la photo-interprétation dans des conditions peu agréables. Pour les discussions autres, parce qu'on n'est pas des machines...

- Gilles Deboisse de l'ONF, pour ses renseignements sur l'état des routes et des coupes de la FD de Montargis.

- A Jean-Guy Bourreau de l'IFN, avec qui nous avons bien pu dialoguer pour la photo-interprétation ; et qui a assumé aussi la reprise avec Claude Mathis devant les résultats.

- A Richard pour la flore et les traits. Frédéric G., pour les dépannages statistiques sur les analyses RS. A Frédéric A., Françoise, Dominique et Gisèle pour leurs apports divers, et notamment pour ces dernières dans "la logistique". A ce titre à Gilles et Philippe les informaticiens. A Michel Denis pour avoir soutenu le projet, aux membres du personnel de Nogent.

- Aux membres de mon comité de thèse, Françoise Burel, Kris Verheyen, Pascal Monestiez et Jean-Guy Bourreau.

- A Françoise Burel et Marc Deconchat pour avoir accepté d'être les rapporteurs, à Luc Barbaro et François Lieutier pour avoir complété le jury.

- A Marie Ange, Stéphane et Gérard qui étaient là les premières années, Nogent est devenu bien vide ensuite. A Philippe sans qui je n'aurais jamais pu déménager alors que mon contrat était fini et que ma thèse était en suspens ; pour avoir été le confident de mes heures noires, et l'ami qui m'a soutenu, pour la danse.

- A l'Ardèche. Terre de richesses qui se méritent. Pour ce qui y perdure.

Et en tout particulier, à mes parents. Le Loiret c'était bien trop loin "là-haut", mais le ravitaillement était là. A ma mère pour tout ce qu'elle a fait. A mon père pour la terre et tout ce qui en a toujours découlé.

A ce quelque chose, bonne étoile ou ange gardien, qui maintient la dernière lueur quand il n'y a plus de chemin.

"Ce qui est pur, ce qui est vrai, peu le voit. Il est plus facile d'inventer sa propre vérité que d'accepter ce qui ne convient pas. Alors que l'on supporte le reflet, la lumière entière souvent éblouit."

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE	11
1. Le paysage environnant exerce un effet sur la flore	16
1.1. De la nécessité de passer de l'habitat local à la mosaïque paysagère	16
1.2. Les relations plantes-environnement sont complexifiées par les propriétés de la mosaïque et des espèces	18
2. Aborder les relations entre caractéristiques paysagères et diversité floristique	20
2.3. Distinguer le rôle de la composition du rôle de la structure du paysage	20
2.4. Analyser le paysage à différentes échelles	22
2.5. Contrôler les facteurs locaux	22
2.6. Quid de l'auto-corrélation spatiale ?	23
2.7. Intérêt des gros jeux de données	24
3. Comprendre la réponse de la flore par les traits de vie des espèces	25
4. Focus sur un élément majeur du paysage forestier : la route forestière	27
OBJECTIFS ET PLAN DU MEMOIRE	33
PARTIE A. Etude expérimentale de l'effet de la distance à la route forestière sur la flore	39
1. Matériel et Méthodes	42
2. Résultats obtenus	42
3. Conclusions	43
4. Publication : Avon et al. (2010), <i>Forest Ecology and Management</i>	44
PARTIE B. Etude de la mosaïque paysagère sur les données IFN	57
1. Matériel et méthodes	59
1.1. Choix de la zone d'étude	59
1.2. Variables locales	61
1.3. Variables paysagères	65
1.4. Données floristiques	83

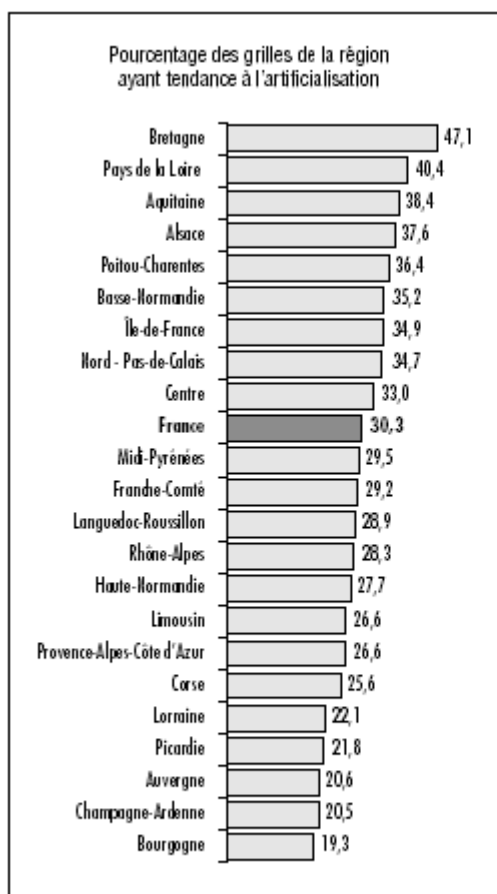
2. Analyses statistiques	88
2.1. Analyses préliminaires : corrélations entre prédicteurs	88
2.2. Démarche et modèles statistiques utilisés pour la réponse de la flore aux facteurs locaux, paysagers et spatiaux	88
2.3. Réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques ou biologiques	90
2.4. Réponse au niveau espèce	91
2.5. Analyse de la réponse de la composition floristique par analyse multivariée (AFC et ACC)	97
2.6. Questions soulevées par les analyses	114
3. Résultats	117
3.1. Corrélations entre indices locaux	117
3.2. Corrélations entre indices paysagers	117
3.3. Réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques ou biologiques	125
3.4. Réponse au niveau espèce	127
3.5. Réponse de la composition floristique au paysage	135
3.6. Décomposition de la variance entre les différentes typologies locales et paysagères	148
3.7. Effets des facteurs locaux, spatiaux et paysagers	151
3.8. Rayon d'action du paysage	159
3.9. Effet de la composition versus la structure du paysage	162
3.10. Agencement des ouvertures dans le paysage : quels effets pour quelle flore, pour quels traits ?	168
4. Synthèse des résultats et discussion	175
4.1. Les principaux gradients de paysages qui influencent la flore forestière	175
4.2. Poids des facteurs paysagers par rapport aux facteurs locaux dans les variations de composition floristique	184
4.3. Quid de l'auto-corrélation spatiale dans les analyses paysagères ?	188
4.4. L'influence du paysage s'exerce sur un large rayon	191
4.5. Composition ou structure paysagère ?	197

4.6. Quels traits de vie pour quels paysages ? _____	202
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES GENERALES _____	209
1. <i>Flore et paysage : Avancées et applications du travail conduit</i> _____	211
2. <i>Flore et incidence de la route : perspectives d'étude</i> _____	213
3. <i>Déterminisme de la flore, des inconnues, et des actions sur le paysage</i> _____	215
BIBLIOGRAPHIE _____	219
ANNEXES _____	249
Annexe 1 _____	251
Annexe 2 _____	255
Annexe 3 _____	262
Annexe 4 _____	264
Annexe 5 _____	266
Annexe 6 _____	268
Annexe 7 _____	275
Annexe 8 _____	278

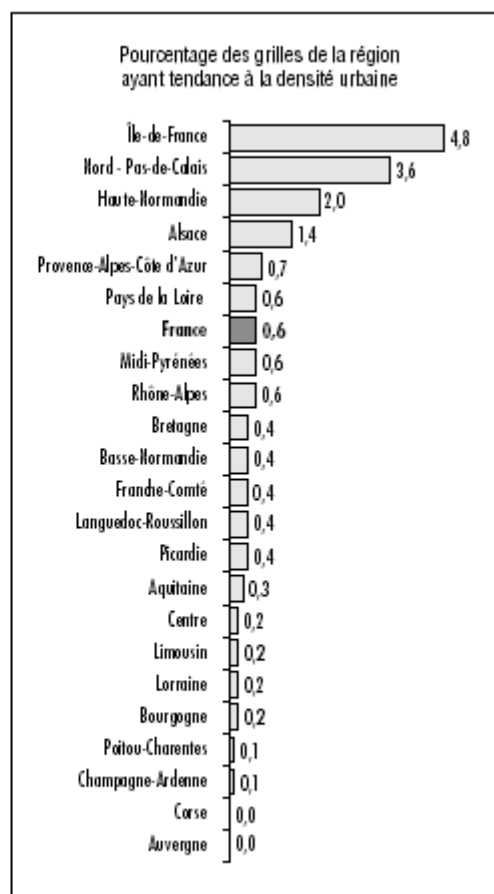
INTRODUCTION GENERALE

En France, la forêt représente 28% du territoire alors que 54% des surfaces sont utilisées pour la culture et l'élevage. Mais entre 1992 à 2002, plus de 12% du territoire a changé d'usage du sol, ce qui est considérable sur une période aussi courte (Source : Agreste – Teruti 1992-2002). Cette évolution est liée à un mitage ou à une déprise agricole (disparition massive des prairies par fermeture de l'habitat, abandon de terres peu fertiles), mais surtout à une urbanisation croissante (extension des villes, routes et chantiers) par péri-urbanisation et densification urbaine : ainsi l'artificialisation des territoires progresse de 16%. La surface forestière progresse quant à elle de 3%. En 10 ans seulement 30% des paysages français sont restés stables et il existe de fortes disparités entre régions. Si dans le quart sud-est on assiste à la fermeture des paysages, l'ouest est impacté par le mitage agricole alors que l'Ile-de-France, le Nord Pas-de-Calais et l'Alsace connaissent une artificialisation continue. L'extension de la forêt est surtout vraie dans le sud (Lee et Slak, 2007 ; Figure 1 à Figure 4). Malgré cette reforestation, la surface forestière actuelle en France reste sans doute en deçà des niveaux qui précèdent la déforestation massive du 18^{ième} siècle, comme on le voit par ailleurs dans d'autres pays d'Europe de l'ouest tels que la Belgique (Butaye *et al.*, 2001 ; voir Fig. 2, p. 771 de Jacquemyn *et al.*, 2003).

L'organisation interne des massifs forestiers est elle-même en évolution, avec un changement progressif entre des plantations, souvent résineuses, dans les années 1950-90 favorisées par des subventions (FFN) et une récente recolonisation très largement naturelle. De plus, on assiste à une densification du réseau de desserte des massifs forestiers et des routes de circulation les traversant (*cf.* point 4 de l'introduction).

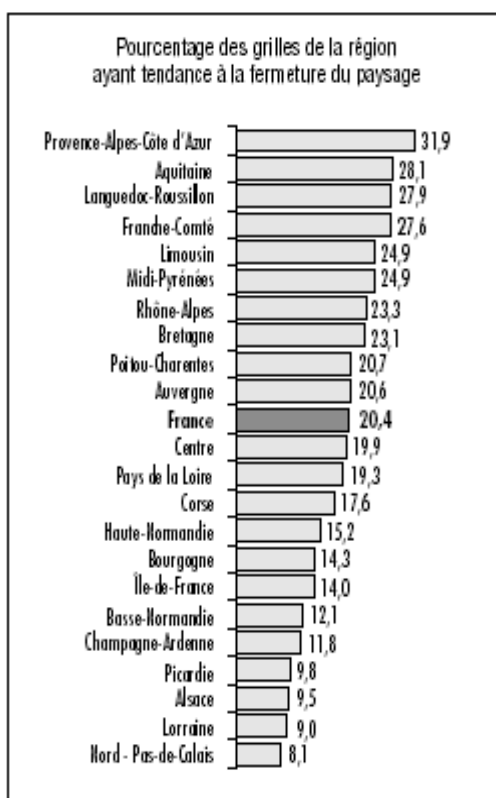


Source : Agreste - Teruti 1992-2002

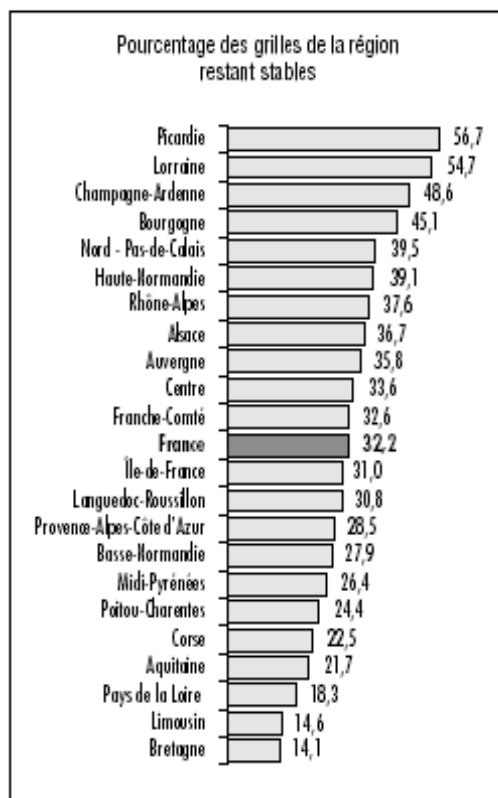


Source : Agreste - Teruti 1992-2002

Figure 1 : Artificialisation et densification urbaine des paysages en France par région entre 1992 et 2002

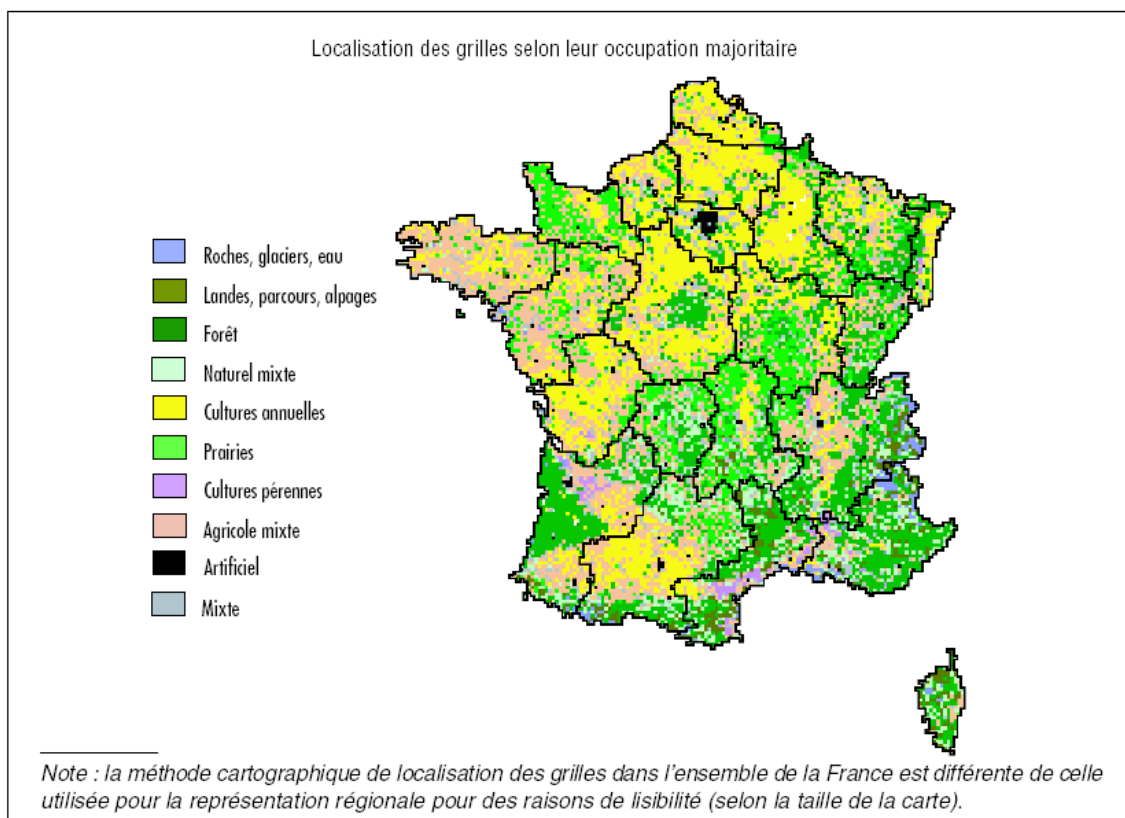


Source : Agreste - Teruti 1992-2002



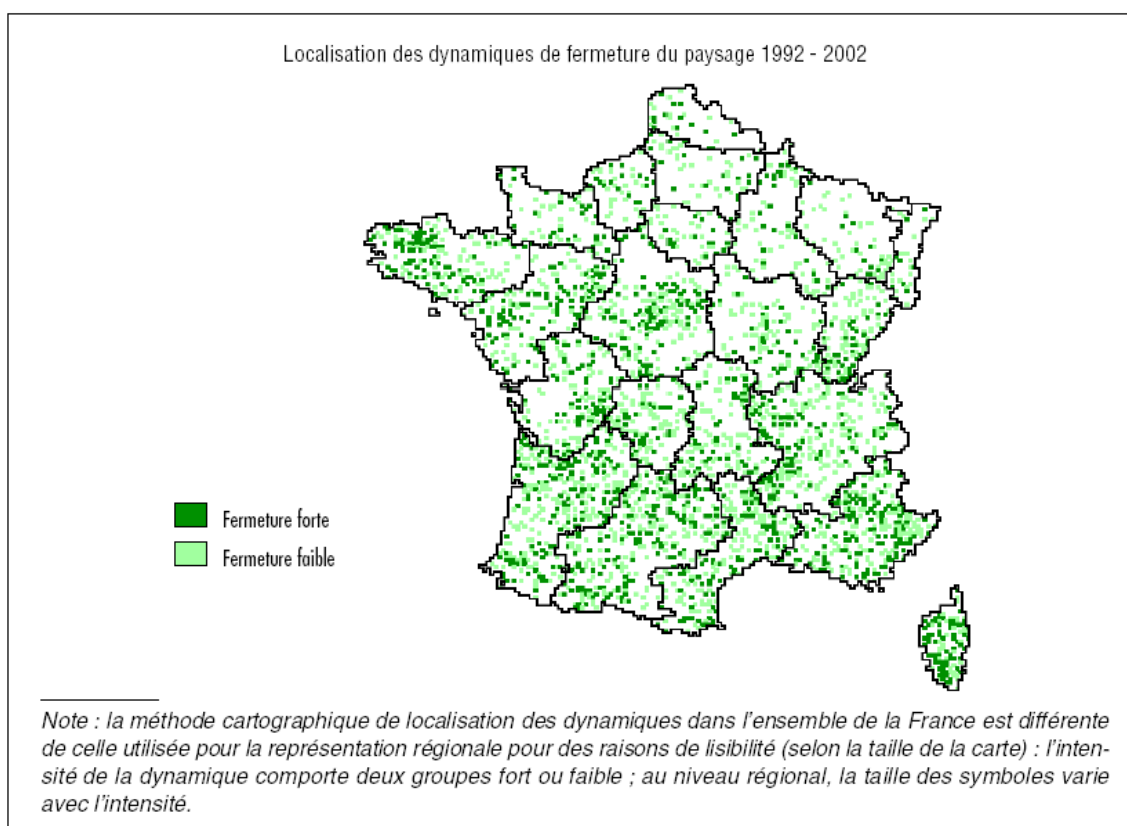
Source : Agreste - Teruti 1992-2002

Figure 2 : Fermeture et stabilité des paysages en France par région entre 1992 et 2002



Source : Agreste - Teruti 2002

Figure 3 : Etat du paysage en 2002 en France



Source : Agreste - Teruti 1992-2002

Figure 4 : Les espaces naturels, dont la forêt, gagnent du territoire surtout à l'Ouest et au Sud

1. LE PAYSAGE ENVIRONNANT EXERCE UN EFFET SUR LA FLORE

1.1. De la nécessité de passer de l'habitat local à la mosaïque paysagère

Les recherches en forêt ont jusqu'à présent essentiellement porté sur la réponse de la flore à l'échelle très locale ou à l'échelle de la parcelle. Ainsi, la réponse de la végétation du sous-bois à des facteurs locaux comme le choix d'essences, la taille ou l'intensité des coupes, et les modes d'exploitation commence à être bien connue (Kirby, 1990 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Deconchat et Balent, 2001 ; Peterken, 2001 ; Chevalier, 2003 ; Gondard *et al.*, 2003 ; Bergès, 2004 ; Decocq *et al.*, 2004 ; Gosselin et Chevalier, 2004 ; Gosselin et Bergès, 2004 ; Roberts, 2004 ; Godefroid *et al.*, 2005a ; Molder *et al.*, 2008 ; Barbier *et al.*, 2009). L'ensemble de ces résultats indique clairement que la flore du sous-bois dépend à la fois du type de station et du type de peuplement, sous l'influence de la sylviculture. Les stades ouverts ou jeunes en particulier favorisent la diversité floristique ; ils forment des fenêtres favorables au développement et à la reproduction des espèces, y compris les forestières (Whigham, 2004).

Pourtant, l'écologie du paysage (Forman et Godron, 1986 ; Forman, 1995 ; Burel et Baudry, 1999) et les concepts de fonctionnement des populations en méta-populations (Levins 1970, Hanski, 1999b) soulignent le besoin de tenir compte des caractéristiques paysagères dans les processus écologiques (Turner, 1989), le fonctionnement des populations et plus globalement sur la biodiversité, au travers notamment de la quantité d'habitats favorables et de leur connectivité (Fahrig, 2003, Vos *et al.*, 2001). La vision classique de taches d'habitats plongées dans une matrice hostile, de "non habitat", est peu à peu abandonnée depuis que différentes synthèses ont montré que la matrice environnante exerce un rôle important sur les organismes en interaction avec les processus se déroulant à l'échelle de la tache (Jules et Shahani, 2003 ; Murphy et Lovett-Doust, 2004 ; Bender et Fahrig, 2005 ; Ewers et Didham, 2006 ; Wiser et Buxton, 2008 ; Vandermeer et Lin, 2008). De la même façon la vision de fonctionnement en méta-populations peut être réductrice car elle se focalise sur les mouvements entre taches,

expliquant les dynamiques populationnelles par la taille des taches et leur isolement. Il est important de considérer les caractéristiques et la qualité de la matrice : par exemple, Bender et Fahrig (2005) montrent que le nombre d'habitats présents dans la matrice influence les mouvements entre taches d'habitats chez les petits mammifères. La vision binaire "noir-blanc" du paysage ne correspond pas à la réalité des relations complexes liant les espèces et les habitats, et le paysage doit être considéré comme une mosaïque d'habitats (Kupfer *et al.*, 2006).

A ce titre, la majorité des études en forêt sur les plantes ont adopté une vision réductrice, considérant la forêt comme une tache homogène isolée dans une matrice hostile souvent agricole (Grashof-Bokdam, 1997 ; Pearson *et al.*, 1998 ; Honnay *et al.*, 1999b ; Graae, 2000 ; Godefroid et Koedam, 2003a ; Jacquemyn *et al.*, 2003 ; Kolb et Diekmann, 2004 ; Gignac *et al.*, 2007). Pourtant, la forêt est elle aussi une véritable mosaïque d'habitats évoluant au gré de la succession forestière et des choix d'aménagement : cette mosaïque se compose de parcelles de tailles et de formes variées, qui se différencient selon leur composition en essences, le degré d'ouverture du peuplement, l'âge ou la structure verticale, et qui sont séparées par un réseau plus ou moins dense de routes et parfois ponctuées de clairières permanentes (Franklin et Forman, 1987 ; Peterken et Francis, 1999 ; Liu et Ashton, 1999 ; Lindenmeyer et Franklin, 2004).

A notre connaissance, les études ayant abordé le rôle de la quantité et de la répartition spatiale des types de peuplements concernent principalement les oiseaux (Jokimaki et Huhta, 1996 ; Heikkinen *et al.*, 2004 ; Hobson *et al.*, 2000 ; Germaine *et al.*, 1997 ; Barbaro *et al.*, 2005 ; Barbaro *et al.*, 2007) et les arthropodes ou les carabes (Jokimaki *et al.*, 1998 ; Bouget, 2005 ; Barbaro *et al.*, 2005 ; Barbaro *et al.*, 2007). Un nombre très limité d'études porte sur la flore, et généralement l'approche de la mosaïque intra-forestière est assez grossière (Hansson, 2000 ; Charbonneau et Fahrig, 2004 ; Grau, 2004 ; Torras *et al.*, 2008).

En conséquence, les effets du paysage environnant sur la flore en forêt restent largement à explorer, en particulier en abordant à la fois les caractéristiques de la mosaïque paysagère extra-forestière et intra-forestière.

De plus, dans l'étude des effets du paysage il est important de distinguer les effets de la composition, *i.e.* la quantité des habitats présents, de ceux de leur configuration, *i.e.* leur structure spatiale dans le paysage (Fahrig, 1997 ; McGarigal et Cushman, 2002 ; Fahrig, 2003 ; Bennett et al., 2006 ; Fletcher *et al.*, 2007 ; Mortelliti *et al.*, 2010). En effet, de nombreuses études ont montré que si la taille des habitats ou leur quantité dans le paysage déterminent la présence des espèces, la distance entre taches, la distance à la lisière de la tache, la longueur des interfaces ou encore le nombre de taches d'habitats peuvent jouer un rôle aussi important (Frelich *et al.*, 1998 ; Liu et Ashton, 1999 ; Bascompte et Rodriguez, 2001 ; Hersperger et Forman, 2003 ; Grau, 2004 ; Komuro et Koike, 2005).

1.2. Les relations plantes-environnement sont complexifiées par les propriétés de la mosaïque et des espèces

Plus la tache d'habitat est grande, plus la population présente est supposée importante (ressources disponibles importantes), et plus cette tache joue le rôle de source en envoyant des propagules dans l'environnement alentour. Mais cet effet est fonction de la distance à laquelle se situe la tache source de la tache focus : plus les sources avoisinantes sont éloignées, plus leur contribution à la population de la tache focus sera amoindrie, et ceci est d'autant plus vrai pour les plantes souffrant d'une capacité de dispersion limitée, *i.e.* ayant une probabilité réduite de rejoindre une tache isolée (Opdam *et al.*, 1993 ; Verboom *et al.*, 1993 ; Hanski, 1994). Le paysage est formé d'un ensemble de taches plus ou moins facilement franchissables, pouvant jouer le rôle d'habitat intermédiaire ou complémentaire, de puits ou de filtre. Enfin, le paysage évolue dans le temps selon une dynamique naturelle ou orientée des habitats – ex. coupe, culture – (Jules et Shahani, 2003 ; de Blois *et al.*, 2002).

Pour les plantes, organismes sessiles, les processus de dispersion dans le paysage sont compliqués par le fait qu'elles dépendent d'un ensemble de vecteurs pour la dissémination du pollen (insectes, vent) ou l'envoi de semences (oiseaux, mammifères, fourmis, vent, eau) ; de plus, chaque vecteur est lui-même en interaction avec la mosaïque paysagère (Steffan-Dewenter *et al.*, 2001 ; Jules et Shahani, 2003 ; Murphy et

Lovett-Doust, 2004 ; Ewers et Didham, 2006). Les plantes sont aussi soumises à l'herbivorie et à la prédation des semences dont les agents sont eux aussi influencés par le paysage. Kruess *et al.* (1994) ont par exemple montré que l'isolement des habitats affecte plus les prédateurs naturels que leurs proies (les insectes phytophages) et que cela influence en retour la population de la plante attaquée (*Trifolium pratense*).

Les habitats eux aussi sont soumis à des changements d'origine anthropique qui en retour influencent la dynamique des communautés végétales. Au cours des dernières décennies, la matrice est devenue de plus en plus anthropisée, le turn-over des habitats dans la matrice agricole n'a cessé de s'accélérer et certains éléments anciens et d'importance pour la flore tendent à disparaître (haies, fossés, talus, bosquets, chemins ruraux) : en conséquence, les zones boisées devraient être amenées plus que par le passé à jouer un rôle de refuge (Peterken et Francis, 1999) pour les espèces non forestières. En cela la progression de la forêt dans le paysage peut favoriser le maintien de certaines espèces, mais cette progression s'accompagne d'une profonde modification des caractéristiques internes des massifs : changement des pratiques de gestion (taillis-sous-futaie convertis en futaie régulière, pâturage *versus* coupes de régénération, plantations résineuses *versus* régénérations feuillues) et forte croissance des populations d'herbivores (cerf et chevreuil, Ballon *et al.*, 2005). Depuis 50 ans, la forêt est davantage fermée et serait moins capable que par le passé de jouer ce rôle de refuge pour certaines espèces héliophiles (Stehlik *et al.*, 2007 ; Van Calster *et al.*, 2008).

De plus, l'émission croissante de polluants azotés dans l'atmosphère et dans les sols agricoles augmentent l'eutrophisation des sols forestiers par le biais des lessivats et des dépôts captés par la canopée forestière (Weathers *et al.*, 2001 ; Wyuts *et al.*, 2008) : ces phénomènes modifient la composition des communautés forestières en favorisant notamment les espèces nitrophiles (Thimonier *et al.*, 1992 ; Honnay *et al.*, 2002a ; Hulber *et al.*, 2008).

Tenant compte de ces relations complexes entre l'environnement paysager et les plantes, comment cerner les caractéristiques du paysage à l'origine des patrons de distributions des plantes ?

2. ABORDER LES RELATIONS ENTRE CARACTERISTIQUES PAYSAGERES ET DIVERSITE FLORISTIQUE

2.3. Distinguer le rôle de la composition du rôle de la structure du paysage

La plupart des études ne font pas la distinction entre ce qui est un effet de la quantité d'habitats et ce qui est un effet de leur agencement spatial dans le paysage (Fahrig, 2003). Des liens intrinsèques existent entre la quantité et la structure de l'habitat : changer la quantité d'habitat dans le paysage revient à changer la configuration présente, comme le montre la Figure 5.

De plus, ces liens ne sont pas linéaires (Gardner *et al.* 1987 ; Gustafson et Parker, 1992 ; Bascompte et Solé, 1996 ; Bascompte et Rodriguez, 2001 ; Fahrig, 2003 ; Turner, 2005) : la Figure 6 illustre la relation parfois assez ténue existant entre indices de structure et quantité d'habitat. Dans ce projet, nous avons tenu compte des effets de la quantité d'habitat, et de manière indépendante des effets de la structure de l'habitat dans un rayon donné du paysage. De plus, cette analyse nous permettra de vérifier si la quantité d'habitat dans un buffer est un meilleur prédicteur ou non de la biodiversité que d'autres indices de configuration tels que la distance proximale ou le nombre de taches, car cette question reste débattue dans la littérature (Moilanen et Nieminen, 2002 ; Bender *et al.*, 2003 ; Fahrig, 2003 ; Tischendorf *et al.*, 2003 ; Mortelliti *et al.*, 2010).

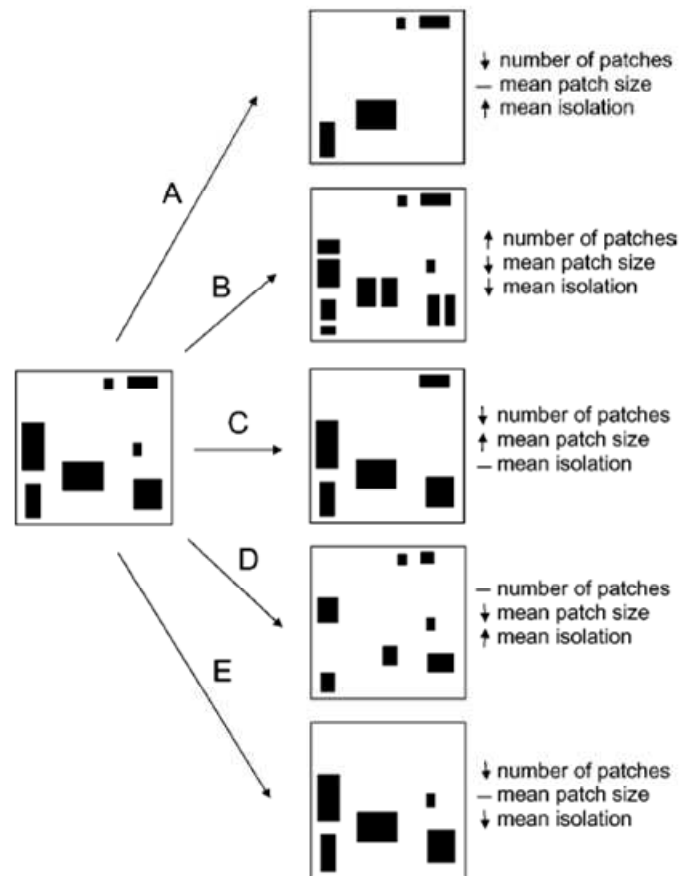


Figure 5 : Exemple de changements de configuration de l'habitat dans le paysage dans une situation de perte d'habitat. Les indices nombre de taches, taille moyenne de la tache, et distance moyenne inter-taches peuvent évoluer différemment pour une même quantité d'habitat perdue (selon Fahrig, 2003).

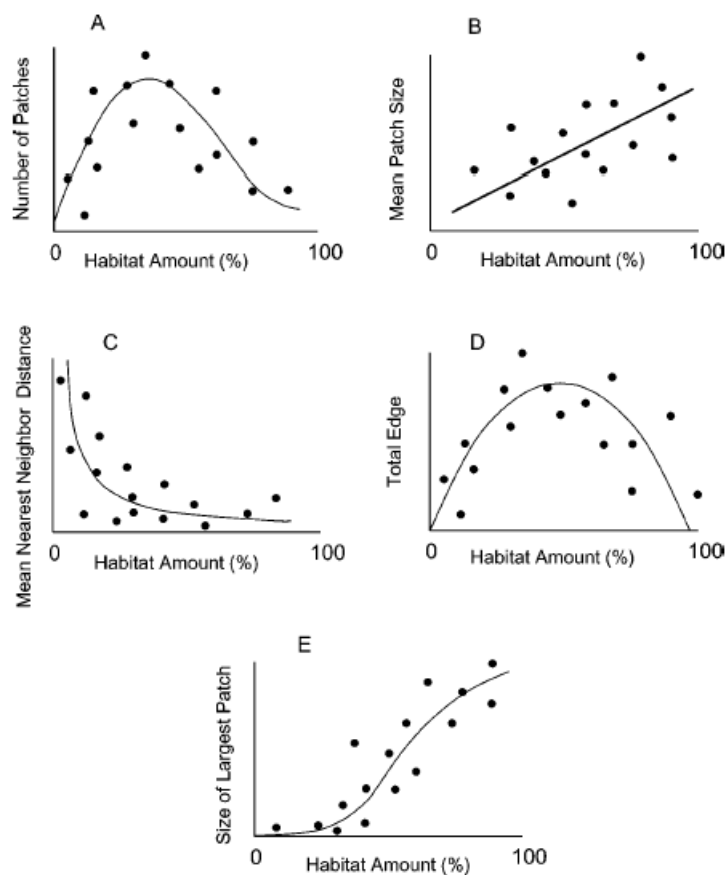


Figure 6 : Liens entre différents indices de structure et la quantité d'habitat selon Fahrig (2003).

2.4. Analyser le paysage à différentes échelles

L'influence du paysage environnant s'exprime à des échelles très variables selon les taxons et les milieux étudiés (Jokimaki et Huhta, 1996 ; Gosselin, 2004 ; Barbaro *et al.*, 2007). De plus, le rayon d'influence du paysage peut varier selon le type d'habitat considéré (Fahrig, 1992). Pour les plantes, si certains auteurs comparent différents rayons paysagers, la plupart étudient les relations plantes-paysage dans un rayon assez faible du fait d'une dispersion limitée de certaines espèces en particulier les forestières (van Ruremonde et Kalkhoven 1991, Dzwonko et Loster, 1992 ; Dzwonko, 1993 ; Matlack, 1994). Ainsi, beaucoup d'études restent en deçà de 500 m (Charbonneau et Fahrig, 2004 ; Petit *et al.*, 2004 ; Snäll *et al.*, 2004 ; Campagne *et al.*, 2006 ; Guirado *et al.*, 2006), et très peu d'auteurs investiguent au delà (Rescia *et al.*, 1994 ; Grashof-Bokdam, 1997; Humphrey *et al.*, 2004 ; Kolb et Diekmann, 2004 ; Hérault et Honnay, 2005) ; de rares études sont allées jusqu'à deux ou quatre kilomètres (Grau, 2004 ; Graae *et al.*, 2004).

Caractériser le rayon d'action des facteurs paysagers permet de connaître quelle peut être la portée d'actes de gestion et d'aménagement sur la biodiversité. Il est donc nécessaire d'appréhender le paysage environnant sur une large gamme d'échelles, malgré les difficultés de corrélations statistiques entre prédictors qui en découle (Borcard et Legendre, 2002 ; Bouget, 2004).

2.5. Contrôler les facteurs locaux

Il est aujourd'hui largement connu que la distribution d'une espèce et la composition des communautés floristiques en forêt dépendent des conditions environnementales locales tels que le sol, le climat (Huston, 1980 ; Becker, 1982 ; Gégout et Houllier, 1996 ; Pausas et Austin, 2001 ; Coudun *et al.* 2006) ou le type de peuplement (*cf.* partie 1.1). En conséquence, estimer proprement les effets du paysage ne peut se faire en ignorant les déterminants locaux. Pour autant, la part respective de ces facteurs dans l'explication de la variabilité de la végétation en forêt a été peu étudiée ou mal quantifiée (Kolb et Diekmann, 2004 ; Hérault et Honnay, 2005 ; Torras *et al.* 2008).

Par ailleurs, il est important de tenir compte des facteurs spatiaux en plus des facteurs locaux et paysagers.

2.6. Quid de l'auto-corrélation spatiale ?

L'auto-corrélation est un phénomène fréquemment observé dans les données écologiques qui sont échantillonnées dans l'espace : il y a auto-corrélation spatiale positive lorsque les relevés à proximité les uns des autres se ressemblent plus (ou différent plus, dans le cas d'une auto-corrélation négative) que les relevés situés à des distances supérieures (Legendre, 1993). L'auto-corrélation spatiale est ainsi d'autant plus élevée que la distance entre relevés est faible et/ou que les relevés forment des agrégats *i.e.* sont regroupés au sein d'entités relativement homogènes, par exemple un type de station ou un habitat particulier. Plusieurs papiers récents soulignent la nécessité de tenir compte de cette autocorrélation spatiale dans les analyses des facteurs explicatifs de la biodiversité (Lichstein *et al.*, 2002, Svenning et Skov, 2005; Bahn *et al.*, 2006, Barbaro *et al.*, 2007 ; Svenning *et al.* 2009).

Ce phénomène est d'autant plus important à prendre en compte que l'on a peu de variables explicatives, mais ce n'est pas le cas dans notre étude. De plus, le paysage fait intrinsèquement appel à la notion d'espace, puisque les caractéristiques environnementales alors considérées ont une large emprise géographique. Pour autant, il est important de considérer dans quelle mesure l'auto-corrélation spatiale existe dans nos données de manière à pouvoir l'éliminer et ne pas surestimer (ou mal qualifier) les effets attribuables aux facteurs paysagers (Borcard *et al.* 1992 ; Dormann, 2007) : en effet, notre zone d'étude est relativement large (350 km sur 300 km), avec un échantillonnage important (1932 relevés) mais agrégé par massif forestier dont la localisation peut dépendre de la richesse minérale du sol. Nos données peuvent présenter une structuration spatiale non reflétée par les variables locales, de même que certains facteurs paysagers peuvent être corrélés à la position latitudinale/longitudinale des relevés. Ainsi un certain nombre d'auteurs travaillant sur les effets du paysage sur les plantes ont tenu compte de l'auto-corrélation spatiale dans leurs analyses (Lobo *et al.*, 2001 ; Campagne *et al.*, 2006 ; Marini *et al.*, 2008 ; Torras *et al.*, 2008).

Dans ce travail, nous avons pris en compte conjointement les effets des facteurs locaux et spatiaux pour étudier les effets du paysage sur la flore, et de manière à quantifier et hiérarchiser les parts respectives de chacun de ces facteurs.

2.7. Intérêt des gros jeux de données

Analyser l'effet des structures paysagères sur la biodiversité se heurte à la difficulté de constituer des échantillons aptes à répondre à l'ensemble de ces questions : contrairement à l'étude de la réponse de la biodiversité à des facteurs locaux, il est difficile de répéter les observations à cause de contraintes de coût et de temps. Cependant il faut éviter de comparer un nombre réduit de situations paysagères comme le font la plupart des auteurs, par exemple en opposant un paysage fragmenté à un paysage peu fragmenté, ce qui induit des problèmes insidieux de pseudo-répliques (Hurlbert, 1984 ; Fahrig, 2003). Au-delà de l'échantillonnage de la biodiversité, il est fondamental de répéter des situations paysagères variées. De plus, cela permet de se donner les moyens de distinguer les effets respectifs des différents facteurs paysagers.

Dans ce travail, nous utiliserons les données du réseau national d'observation de l'Inventaire Forestier National qui réunissent relevés floristiques, relevés stationnels, inventaires dendrométriques et cartographie des peuplements forestiers.

3. COMPRENDRE LA REPONSE DE LA FLORE PAR LES TRAITS DE VIE DES ESPECES

Le regroupement des espèces selon leurs traits de vie a reçu beaucoup d'attention depuis une dizaine d'années avec l'hypothèse que les plantes qui partagent les mêmes traits de vie répondent de la même façon aux changements de l'environnement (Mc Intyre *et al.*, 1995 ; Lavorel *et al.*, 1997 ; McGill *et al.*, 2006 ; Bernhardt-Römermann *et al.*, 2008). L'approche par traits fonctionnels s'est montrée utile pour mettre en évidence des patrons généraux de la réponse de la végétation à différents changements environnementaux d'origine anthropique, à savoir la fragmentation forestière (Dupré et Erhén, 2002 ; Jacquemyn *et al.*, 2003 ; Kolb et Diekmann, 2005), la qualité et la configuration spatiale des habitats dans le paysage (Deckers *et al.*, 2004 ; Campagne *et al.*, 2006), le changement de mode d'utilisation du sol ou des pratiques de gestion (Verheyen *et al.*, 2003 ; Aubin *et al.*, 2007), l'essence dominante (Barbier *et al.*, 2009) et les effets lisière (Godefroid et Koedam, 2003b ; Ries et Sisk, 2004 ; Ewers et Didham, 2006 ; Guirado *et al.*, 2006).

Les traits relatifs à la dispersion dont le mode de dispersion et la taille/poids des semences sont importants pour expliquer le rôle du paysage dans les patrons de distribution des espèces, dans la mesure où ils reflètent des différences de colonisation entre espèces. Ainsi pour la plupart des auteurs les espèces myrmécochores, barochores ou sans mode de dispersion particulier sont souvent répertoriées comme de moins bonnes colonisatrices en forêt que les espèces anémochores, épi-zoochores ou endo-zoochores (Matlack, 1994 ; Dzwonko et Loster, 1992 ; Dzwonko, 1993 ; Brunet et von Oheimb, 1998 ; Grashof-Bokdam et Geertsema, 1998 ; Bellemare *et al.*, 2002 ; Verheyen *et al.*, 2003 ; Takahashi et Kamitani, 2004 ; Windeballe *et al.*, 2004). Pour autant, les résultats sont parfois confus et souvent contradictoires, indiquant finalement un lien ténu entre taux de migration (ou taux de colonisation) et mode de dispersion (Butaye *et al.*, 2001 ; Hermy et Verheyen, 2007). Ce manque de corrélation est lié à la large variation de la distance de dispersion au sein d'un même mode, pouvant être d'un facteur 50 (Vittoz et Engler, 2007). De plus, la dispersion des espèces n'est pas indépendante du type d'habitat : ainsi, les anémochores se disperseraient plus lentement dans les habitats

forestiers que dans les habitats ouverts (Nathan *et al.*, 2002), car en forêt la vitesse du vent est faible (Geiger, 1957).

A ce titre, la mise à disposition de bases de traits de vie des espèces permet de disposer des informations sur un grand nombre d'espèces (Ellenberg *et al.*, 1992 ; Hodgson *et al.*, 1995 ; Hermy *et al.*, 1999 ; Kuhn *et al.*, 2004 ; Gégout *et al.*, 2005 ; Julve, 2009) ; néanmoins de nombreuses espèces ne sont pas renseignées et l'attribution de certains traits "à dire d'expert" peut être sujette à caution. Par exemple, la définition d'un *preferendum* d'habitat à partir de ces bases n'est pas chose aisée : le patron observé de distribution de l'espèce peut être en désaccord avec le caractère forestier, non forestier ou périforestier de l'espèce, ou avec l'attribut "espèce de forêt ancienne". En effet, les plantes réagissent à des gradients environnementaux et non à des catégories, et leur amplitude écologique peut être large (Murphy et Lovett-Doust, 2004). Bien qu'utile, l'approche par traits de vie montre des limites et doit être complétée par une approche s'intéressant à l'identité des espèces elles-mêmes.

4. FOCUS SUR UN ELEMENT MAJEUR DU PAYSAGE FORESTIER : LA ROUTE FORESTIERE

Ces dernières années les éléments linéaires du paysage ont fait l'objet d'un regain d'attention en raison de leur incidence sur la biodiversité et pour leur rôle éventuel de corridor permettant de relier entre eux des habitats isolés (Trame Verte et Bleue du Grenelle de l'environnement en France). Dans la mosaïque paysagère, la route est un élément majeur à considérer de par ces multiples interactions avec le milieu, les espèces et les activités humaines.

En Europe, la densité du réseau routier et l'utilisation des routes ont continué d'augmenter au cours des dernières décennies (*cf.* UNEP-DEWA-GRID-Europe, 2007). Cette augmentation a également été observée dans les forêts gérées en France, où les routes servent depuis longtemps pour la récolte du bois et les travaux sylvicoles. En effet, la superficie de forêt située à plus de 500 m d'un chemin d'exploitation est passée de 27 à 22% entre 1985 et 1998, selon les chiffres de l'Inventaire Forestier National. Ces phénomènes ne semblent pas près de s'inverser puisque d'une part la construction de nouvelles autoroutes se poursuit, et d'autre part les mesures attendues en faveur du "produire plus" du Grenelle de l'Environnement devraient stimuler l'amélioration du réseau actuel de desserte forestière et sa densification dans les zones jugées sous-équipées. Ainsi, étudier les effets des routes forestières sur la biodiversité apparaît comme une évidence lorsque le contexte paysager est dominé par la forêt gérée.

Les routes peuvent avoir des impacts multiples sur les animaux, les plantes et le fonctionnement des écosystèmes, et sont désormais reconnus comme des éléments importants du paysage (Spellerberg, 1998 ; Trombulak et Frissell, 2000 ; Forman *et al.*, 2003 ; Benítez-López *et al.*, 2010), même si les premières études ayant révélé des effets délétères tels que ceux de la pollution sur le milieu adjacent sont déjà anciennes (*cf.* Ward *et al.*, 1975 pour les effets du plomb).

Les routes modifient la structure spatiale de la forêt en la découpant en morceaux (Reed *et al.*, 1996; Tinker *et al.*, 1998), mais créent aussi de nouveaux habitats ouverts dans la matrice forestière (Reed *et al.*, 1996). La densification rapide et continue du réseau d'infrastructures de transports terrestres à travers le monde a ainsi donné lieu

à l'émergence d'une science de l'écologie des routes ou "road ecology", marquée par la publication en 2003 d'un ouvrage collectif sur la question (Forman *et al.*, 2003), l'existence du réseau *IENE* (*Infra Eco Network Europe*) et les conférences biannuelles de l'*International Conference on Ecology and Transportation*².

Plusieurs synthèses sur les impacts écologiques des infrastructures de transport ont été publiées, mais concernent plus souvent les espèces animales que végétales (Spellerberg, 1998 ; Coffin, 2007 ; Fahrig et Rytwinski, 2009). La synthèse de Fahrig et Rytwinski (2009) sur l'abondance d'espèces animales souligne que le nombre d'effets négatifs est plus de cinq fois supérieur au nombre d'effets positifs. Une méta-analyse récente (Benitez-Lopez *et al.*, 2010) conclut à un effet globalement très négatif de la proximité de la route et des autres infrastructures de transport sur l'abondance des espèces d'oiseaux et de mammifères. Cette méta-analyse estime que la portée de l'effet de la route peut s'étendre jusqu'à plus de 1 km pour les oiseaux et 5 km pour les mammifères, avec une portée moindre en forêt que pour les milieux ouverts, sans doute à cause d'une visibilité réduite de l'ouvrage pour les animaux en forêt. La méta-analyse souligne le besoin de synthèse globale pour la flore.

L'impact des routes forestières sur la biodiversité végétale a généralement été étudié à proximité immédiate de la route (Ullmann *et al.*, 1998 ; Parendes et Jones, 2000 ; Mullen *et al.*, 2003 ; Pauchard et Alaback, 2006 ; de Redon, 2008). La plupart des études ont regardé l'effet de la route en s'éloignant peu dans le peuplement forestier adjacent (Honu et Gibson, 2006; Belinchon *et al.*, 2007), 150 m étant la distance maximale étudiée (Watkins *et al.*, 2003; Hansen et Clevenger, 2005). Cependant, même si l'effet de la route concerne avant tout les premiers mètres, il peut aussi porter plus loin pour certaines espèces.

Les recherches se sont principalement focalisées sur les plantes exotiques ou envahissantes (Parendes et Jones, 2000 ; Pauchard et Alaback, 2004 ; Flory et Clay, 2006 ; Honu et Gibson, 2006) et ont accordé moins d'attention à la réponse au niveau communauté (Ullmann *et al.* 1998 ; Watkins *et al.*, 2003). De plus, contrairement aux autres forêts tempérées étudiées dans les références ci-dessus qui ont une histoire courte de gestion, la majorité des forêts européennes sont gérées depuis très longtemps : les impacts des routes forestières sur les communautés végétales peuvent dater.

² Cf. <http://www.cbm.slu.se/iene/conf2010/conf2010.php>

Les routes peuvent favoriser l'introduction en forêt d'espèces exotiques en provenance de zones plus anthropisées : elles leur servent à la fois d'habitat et de conduit le long desquels elles peuvent être dispersées par le vent ou les véhicules (Schmidt, 1989 ; Forman *et al.*, 2003 ; Gelbard et Belnap, 2003 ; Ebrecht et Schmidt, 2008). Sur les bords de route, il existe un niveau élevé de perturbations avec l'entretien régulier des banquettes, des perturbations du sol plus fréquentes, une plus forte exposition à la lumière, une richesse en éléments nutritifs plus élevée et des sols plus humides. Tout cela correspond à des conditions favorables aux espèces exotiques (Parendes et Jones, 2000 ; Watkins *et al.* 2003 ; Flory et Clay, 2006), mais aussi aux espèces non forestières (*sensu* Honnay *et al.*, 2002a). Les routes et chemins forestiers pourraient également être un habitat de substitution pour les espèces forestières tolérantes aux perturbations, qui se réfugieraient à proximité de la route après fermeture du couvert dans les peuplements forestiers.

À l'inverse, puisque les conditions d'habitat près de la route sont défavorables à la présence de certaines espèces, les routes peuvent agir comme un filtre de dispersion. Si l'on prend en compte les effets lisière de la route, l'influence spatiale des routes est ainsi plus large que l'emprise stricte de la route (Reed *et al.*, 1996 ; Forman, 2000 ; Watkins *et al.*, 2003). Par conséquent, les routes ne viennent pas seulement interrompre des habitats continus, mais peuvent également réduire considérablement la taille des taches et notamment la zone d'habitat cœur (Forman et Alexander, 1998). Cela peut conduire à changer la composition des communautés par élimination des espèces les moins compétitives ou des espèces d'intérieur forestier (Belinchon *et al.*, 2007).

Par ailleurs, la portée de l'effet lisière varie selon la physionomie de la lisière, comme son orientation ou son degré de perméabilité physique (Fraver, 1994 ; Cadenasso et Pickett, 2001 ; Honnay *et al.*, 2002a). Les bords de route des forêts gérées de plaine françaises ont un profil topographique particulier, avec la présence d'un talus plus ou moins marqué lié au fossé de la route. Il est possible que cette topographie particulière puisse modeler l'effet lisière sur les communautés végétales, et favorise certaines bryophytes par la présence de sol nu permanent sur les bords du talus.

La nature du peuplement adjacent peut jouer un rôle sur la portée de l'effet lisière. En effet, les perturbations et les conditions environnementales au sein de la

parcelle ne sont pas constantes et évoluent au cours du cycle sylvicole. Dans les premiers stades de la régénération, les espèces non forestières sont favorisées par la suppression du couvert arborée et les perturbations au niveau du sol (Brunet *et al.*, 1996 ; Gondard et Deconchat, 2003 ; Bergès, 2004 ; Gondard *et al.*, 2005). En considérant la route comme une source permanente d'espèces de lisière ou d'espèces non forestières, il pourrait y avoir un effet cumulatif à long terme des coupes de régénération sur la pénétration de ces espèces à l'intérieur des peuplements forestiers. Cela peut conduire à une modification de la composition des communautés végétales forestières et un déclin des espèces forestières (Godefroid *et al.*, 2005c), autrement dit une homogénéisation de la flore des milieux forestiers, menace soulignée par plusieurs travaux sur l'impact de l'anthropisation des milieux dans d'autres contextes et sur d'autres taxons (McKinney et Lockwood, 1999 ; Devictor *et al.*, 2007 ; Vellend *et al.*, 2007 ; McKinney, 2008).

Toutefois, l'installation d'espèces non forestières dans les peuplements peut être fortement limitée par la durée de la fermeture du couvert après la phase ouverte de régénération : en effet, même si de nombreuses espèces non forestières ont une banque de graines persistante, la durée de fermeture du couvert dans les traitements sylvicoles actuels épuise nettement la banque de graines (Van Calster *et al.*, 2008).

De la même manière, les perturbations et les facteurs environnementaux peuvent également changer en bord de la route. Mis ensemble, tous ces faits suggèrent que les patrons de réponse des plantes à la distance à la route peuvent varier selon l'âge du peuplement, comme l'ont testé Flory et Clay (2006) sur les ligneux invasifs.

Par rapport aux précédents travaux, nous avons choisi de creuser les effets de la route (1) à l'échelle de l'ensemble de la communauté, (2) à plus grande distance et (3) dans un contexte de longue histoire de gestion (ce qui est le cas des forêts de plaine françaises).

***OBJECTIFS
ET PLAN DU MEMOIRE***

L'objectif général de ce travail est d'étudier **les effets de la composition et de la structure actuelles de la mosaïque paysagère environnante sur la flore en contexte forestier de plaine**. Il s'agit :

- d'analyser le paysage environnant selon différentes typologies paysagères
- d'étudier le poids des facteurs locaux *versus* le poids des facteurs paysagers dans la composition des communautés floristiques
- de mesurer le poids de l'auto-corrélation spatiale dans nos données
- d'étudier l'effet de l'échelle spatiale d'analyse (rayon d'étude du paysage)
- de comparer l'effet de la composition *versus* la structure du paysage
- d'évaluer l'importance des ouvertures du paysage environnant pour la flore
- de mesurer finement l'impact d'une ouverture linéaire, à savoir la route, par le biais d'une étude de terrain spécifique
- de vérifier si les traits biologiques et écologiques résument bien la réponse des espèces aux gradients paysagers

Le plan du mémoire est le suivant :

- **Partie A** : Etude expérimentale de l'effet de la distance à la route forestière sur la flore (Avon *et al.*, 2010. Does the effect of forest roads extend a few meters or more into adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands. *Forest Ecology and Management*, 259, 1546-1555)
- **Partie B** : Effet de la composition et de la structure de la mosaïque paysagère à partir du jeu de données IFN sur 19 départements situés au centre de la moitié Nord de la France. Dans cette partie, nous aborderons les points suivants :
 - effets du paysage selon la typologie d'habitats issue de la photo-interprétation (PI) sur la richesse spécifique de groupes d'espèces basés sur des traits écologiques et biologiques (partie 3.3) et sur l'occurrence des espèces (partie 3.4.1)
 - effets du paysage selon la composition en essences sur l'occurrence des espèces (partie 3.4.2)
 - effets du paysage selon les différentes typologies d'habitats existantes – photo-interprétation, composition en essences, structure du peuplement forestier, types nationaux, propriété foncière – sur la composition des communautés (partie 3.5), et partition de la variance en intégrant les effets locaux (partie 3.6)
 - partition de la variance de la composition des communautés selon les facteurs locaux *versus* les facteurs paysagers *versus* les facteurs spatiaux (partie 3.7)
 - influence du rayon d'étude du paysage sur la réponse des communautés (partie 3.8)
 - influence du type d'indices paysagers (issus de la PI) : indices de composition *versus* indices de configuration (partie 3.9)
 - effets de la configuration des ouvertures paysagères sur la flore : quelles espèces et quels traits différenciés (partie 3.10) ?

Ces différents points sont ensuite synthétisés et discutés dans la partie 4.

En dernière partie figurent les conclusions et perspectives générales de ce travail.

PARTIE A.

Etude expérimentale de l'effet de la distance à la route forestière sur la flore

Cette partie de la thèse vise à quantifier l'effet de la distance à la route empierrée – qui est le type de route dominante pour la forêt française – sur la diversité végétale dans une forêt feuillue de plaine et pour deux stades de succession (jeune et adulte). Notre volonté était de mesurer finement la distance à la route en contrôlant par ailleurs pour un certain nombre d'artéfacts locaux, ce qui ne pouvait être réalisé que par le biais d'une étude de terrain. L'analyse par SIG du jeu de données IFN ne permettait qu'une étude "globale" de l'effet des routes, et le manque de résultats obtenus nous a logiquement conduit à présenter l'analyse de l'effet de la route, *i.e.* l'étude de terrain, de manière distincte dans le mémoire : il en résulte une partie propre qui permet de répondre à une des questions inhérentes à l'analyse du paysage en forêt (*cf.* Introduction).

Notre zone d'étude est la forêt domaniale de Montargis (45-Loiret), pour laquelle l'historique de gestion forestière est bien documenté, puisqu'il remonte à 1670. Plus particulièrement, nous avons abordé les deux questions suivantes :

- (1) l'effet de la route pénètre-t-il loin à l'intérieur de la parcelle ou se manifeste-t-il simplement par un changement sur le bord de la route, et combien d'habitats peuvent-ils être identifiés le long du gradient route-forêt?
- (2) l'effet de la route dépend-il de l'âge du peuplement ?



Illustration des routes concernées par l'étude en FD de Montargis

1. MATERIEL ET METHODES

Nous avons échantillonné l'ensemble de la flore vasculaire et non vasculaire sur 100 relevés de 50 x 2 m² répartis en 20 transects établis en peuplements jeunes et adultes (Figure 7). Cinq distances à la route ont été échantillonnées : la banquette, le talus, puis 5, 30 et 100 m à l'intérieur du peuplement. La réponse de la flore a été analysée au niveau espèce, trait d'histoire de vie – préférences d'habitat, forme biologique et mode de dispersion – et communauté, en utilisant les modèles statistiques suivants : la régression logistique (niveau espèce), le modèle linéaire à effets mixtes (richesse par groupe de traits de vie), l'AFC et l'ACC (niveau communauté).



Figure 7 : Photos des parcelles échantillonnées. Exemple de "peuplement jeune" (à gauche) et de "peuplement adulte" (à droite).

2. RESULTATS OBTENUS

Le principal résultat est que les communautés floristiques s'opposent très fortement entre le bord de route et le compartiment intérieur de la parcelle. Globalement, l'effet lisière de la route s'étend sur moins de 5 m dans le peuplement, et s'ajoute à un effet "habitat" dû aux caractéristiques intrinsèques de la forêt et de la route. La route modifie l'environnement abiotique et la flore du peuplement adjacent, créant un troisième compartiment à l'interface entre la banquette et l'intérieur forestier. Ce troisième

compartiment, qui englobe le talus forestier, est notamment un habitat optimum pour la plupart des bryophytes et certaines espèces herbacées.

Nous avons identifié *a posteriori* six groupes d'espèces allant d'une préférence marquée pour la route à une préférence marquée pour l'intérieur forestier : un grand nombre d'espèces non forestières (mais indigènes) sont incapables de persister en forêt, alors que certaines forestières sont inféodées à l'intérieur forestier et tolèrent la proximité de la route.

De plus, nous avons montré que l'effet de la proximité à la route varie au cours de la succession sylvicole : au moment de la coupe, l'ouverture de la canopée et la circulation des engins à travers la parcelle créent des opportunités pour la colonisation d'espèces non forestières au sein du peuplement (rôle de l'agestochorie), mais rapidement la fermeture de la canopée au cours de la succession crée un environnement très défavorable aux espèces non tolérantes au stress qui disparaissent de la parcelle. Cependant, de manière symétrique, la fermeture du peuplement entraîne aussi des modifications des conditions environnementales du bord de route, ce qui crée un environnement davantage "forestier". Cet environnement est favorable à la recolonisation du bord de route à partir de l'intérieur forestier par certaines espèces forestières, alors qu'elles en étaient exclues dans les stades jeunes.

La réponse de la flore à la proximité de la route varie ainsi en fonction des traits de vie propres aux espèces, mais encore plus selon l'identité de l'espèce : par exemple parmi les non forestières, quelques-unes sont capables de persister au moins jusqu'à 30 m dans le peuplement. Il est donc important de considérer les deux approches (au niveau espèce et au niveau trait de vie) dans les études sur la biodiversité, car elles sont tout à fait complémentaires.

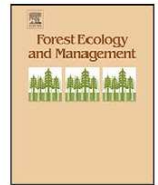
3. CONCLUSIONS

Si aucune menace forte sur la flore n'a pu être identifiée dans cette étude, nous ne pouvons prédire ce qu'il en est dans des contextes plus anthropisés, lorsque par

exemple des espèces exotiques sont présentes (elles sont absentes de nos relevés) : ainsi, comme le niveau de perturbation et d'arrivée de propagules augmente avec l'intensité du trafic, nous pouvons faire l'hypothèse que les effets seraient plus forts au voisinage de routes départementales ou nationales, qu'au voisinage de la route forestière d'autant qu'ici elle est fermée au trafic.

La sylviculture actuelle en futaie régulière de chêne fonctionne avec des cycles longs (150 ans en moyenne) qui semblent pour l'instant atténuer les différents effets créés au moment de la coupe (levée de la banque de graines du sol, colonisation depuis la route notamment, élimination des espèces peu compétitrices ou sensibles aux perturbations), et maintenir une communauté végétale forestière. Pourtant, suite aux engagements du Grenelle de l'Environnement, exploiter davantage la forêt est devenu un enjeu clé (demande en biomasse forestière pour les besoins énergétiques, utilisation du bois pour "stocker" le carbone) ; et des subventions sont notamment attribuées pour la construction de nouvelles routes forestières de manière à soutenir l'effort supplémentaire de récolte des peuplements. Sous l'effet de prélèvements accrus (ouverture plus fréquente de la canopée), de raccourcissement des cycles sylvicoles et d'une densification de la desserte forestière, les fenêtres de colonisation d'espèces non forestières et d'élimination des forestières sensibles seront favorisées : on peut craindre alors que ces effets cumulatifs engendrent des effets délétères sur la flore et une homogénéisation des communautés forestières. Etudier les impacts de la route forestière et plus globalement des infrastructures de transport (routières ou ferroviaires) reste à ce titre un enjeu important dans les années à venir pour une gestion durable des milieux et le maintien de la biodiversité (Benítez-López *et al.*, 2010).

4. PUBLICATION : AVON ET AL. (2010), FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT



Does the effect of forest roads extend a few meters or more into the adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands

Catherine Avon^a, Laurent Bergès^{a,*}, Yann Dumas^a, Jean-Luc Dupouey^b

^a Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

^b INRA, UMR Forest Ecol & Ecophysiolo, Phytoecol Team, F-54280 Seichamps, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 25 September 2009

Received in revised form 15 January 2010

Accepted 18 January 2010

Keywords:

Forest management

Road impact

Edge effect

Plant communities

Biodiversity

ABSTRACT

Roads are recognised as having different ecological roles such as barrier, corridor or habitat, but the spatial extent of road effects on plant communities in forests remains unclear. We studied the effect of forest road distance on plant understory diversity at 20 sites in young and adult oak stands in a French lowland forest with a long history of management and road construction. All vascular and bryophyte species were collected at five distances ranging from the road verge to 100 m into the adjacent forest stand. We analysed species composition, individual species response, a priori life-history traits response – life form, habitat preference and dispersal mode – and environmental indicator values in relation to road distance and stand age. Plant composition strongly differed between road verge and forest interior habitats. The main road effect extended less than 5 m into the forest stand. A third habitat was detected at the forest–road edge resulting from the road effect on light and soil conditions, and from edge-specific topography. Non-forest species were almost absent from the forest interior. In contrast, many bryophytes and several vascular plants kept away from the road. We identified a posteriori six species groups that better explained the variability of plant response profiles than a priori life-history traits. Plant response to road distance was also dependent on stand age: some species colonised from the road into the forest interior in young stands following regeneration cutting, while other species displayed the reverse pattern in adult stands once canopy closed above the forest road. Even if the depth of forest road effect measured in lowland managed stands was narrow, building of a new forest road has non-negligible effects on plant population dynamics. Forest managers should take into account the impacts of roads on biodiversity, since the expected intensification of silviculture in response to global changes is set to accentuate the effect of forest roads. We recommend further study on the role of dispersal by vehicles (i.e. agestochory) in road effects.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Road density and road use have continued to increase over the last few decades (see UNEP-DEWA-GRID-Europe, 2007). This increase has also been observed in managed forests in France, where roads have long served for timber harvesting and silvicultural management. Indeed, forest surface area 500 m away from logging roads declined by 5% between 1985 and 1998 (according to French National Forest Inventory figures). Roads are liable to have multiple impacts on animals, plants and ecosystem functioning, and are now being recognised as important landscape elements (Spellerberg, 1998; Trombulak and Frissell, 2000; Forman et al., 2003). Roads change forest spatial patterns by

slicing the forest into pieces (Reed et al., 1996; Tinker et al., 1998), but they also establish new habitats within the forest matrix.

The impact of forest roads on plant biodiversity has generally been studied in the immediate proximity of the road (Ullmann et al., 1998; Parendes and Jones, 2000; Mullen et al., 2003; Pauchard and Alaback, 2006), but few studies have investigated road effect further into the adjacent stand (Honu and Gibson, 2006; Belincho et al., 2007), with 150 m being the maximum distance studied (Watkins et al., 2003; Hansen and Clevenger, 2005). However, even if road effect mainly occurs within the first few meters, it can also extend further for some species. Moreover, research has mainly focused on exotic or invasive plants (Parendes and Jones, 2000; Pauchard and Alaback, 2004; Flory and Clay, 2006; Honu and Gibson, 2006) paying less attention to community-level response (Ullmann et al., 1998; Watkins et al., 2003). Furthermore, the majority of European forests have been managed for centuries now, meaning that the ecological effects of forest roads on plant communities have a long history, contrary to the other temperate forests studied in the references cited above

* Corresponding author. Tel.: +33 2 38950342; fax: +33 2 38950359.

E-mail addresses: catherine.avon@cemagref.fr (C. Avon),

laurent.berges@cemagref.fr (L. Bergès), yann.dumas@cemagref.fr (Y. Dumas), dupouey@nancy.inra.fr (J.-L. Dupouey).

which have a shorter management history. Consequently, there is a need to investigate road effects on the whole plant community, at large distance and in a context of long management history, which is the case of French lowland forests.

Roads can favour the introduction of exotic species from more human-affected areas into the forest, by serving as both a habitat to grow in and a conduit along which they may disperse by wind or by vehicles (Forman et al., 2003; Gelbard and Belnap, 2003). On the roadside, the high level of disturbance together with specific site conditions such as frequent mowing, soil disturbance, exposure to light, or nutrient-rich and moister soils are favourable to exotic species (Parendes and Jones, 2000; Watkins et al., 2003; Flory and Clay, 2006) but also non-forest species (*sensu* Honnay et al., 2002). Forest roads could also provide a substitute habitat for disturbance-tolerant forest species that would take refuge near the road after canopy closure in the forest stand forces them out.

Conversely, since environmental conditions near the roadside are unsuitable for the presence of certain species, thus keeping them away, roads can act as a dispersal filter. When considering edge effects, the spatial influence of roads is often wider than their actual area implies (Reed et al., 1996; Forman, 2000; Watkins et al., 2003). Hence, roads do not just disrupt continuous habitats but can also drastically reduce patch size and core area. This can lead to a change in community composition by removing less competitive species or species that are dependent on particular interior habitat conditions (Belinchon et al., 2007). Habitat fragmentation can also lead to the reduction of genetic variation of forest plant species (Van Rossum et al., 2002).

Furthermore, the physiognomy of the edge can influence the edge effect (Cadenasso and Pickett, 2001). The road edges of most managed lowland forests in France have a specific topographic profile, with an earth embankment arising from road ditch management. This specific edge topography can also shape the edge effect on plant communities: in particular, some bryophytes can be favoured by the persistence of bareground. Consequently, it is important to take into account the life-history traits of species in the response of plant communities.

Disturbance and environmental conditions change along the forest cycle. In the early stages of regeneration, non-forest species are favoured by previous canopy removal and soil disturbances (Brunet et al., 1996; Gondard and Deconchat, 2003; Bergès, 2004). Considering the road as a permanent source of non-forest or forest-edge species, there could be a long-term cumulative effect of periodic cuttings on the penetration of these species into forest stands. This could lead to a shift in forest plant communities and a decline in forest species. However, the penetration of non-forest species into stands can be strongly limited by canopy closure after stand regeneration: while many non-forest species have a persistent seed bank, the long phase of canopy closure specific to current oak silvicultural treatment can deplete the seed bank (Van Calster et al., 2008). Disturbance and environmental factors can also change on the road verge. Taken together, these facts suggest that plant response patterns to road distance can vary with stand age, as recently tested by Flory and Clay (2006).

This study aimed to quantify the effect of distance to gravelled roads – the dominant road type in French state forests – on plant diversity in a managed, lowland deciduous forest of two successional ages. Our study case was Montargis forest, which has a well-documented history of forest management stretching back to 1670. We specifically addressed the following two questions:

- (1) Does road effect penetrate far into the forest interior or simply result in a shift at the road-forest edge, and how many habitats can be identified along the road-forest gradient?
- (2) Is road effect dependent on stand age?

2. Materials and methods

2.1. Study sites

Our study area was located in the ancient state forest of Montargis (48°01'N, 2°48'E, Loiret, France) managed by the French National Forestry Office (ONF). It covers 4090 ha and altitude ranges from 95 to 132 m. The climate is oceanic with a weak continental influence, mean annual precipitation is 650 mm, and mean annual temperature is 10.9 °C. Forest management was historically coppice-with-standards with sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) as standards and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) as coppice, until 1857 when a conversion was initiated into an even-aged high forest system. Our sample sites were mainly located in even-aged high forest stands derived from natural regeneration, and some were under coppice-with-standards still in conversion. Nevertheless, all stands showed a very similar aspect and composition, with dominant sessile oak mixed with hornbeam and beech (*Fagus sylvatica* L.). Sample sites were selected on homogeneous soil conditions. Soils were luvisol according to FAO classification (IUSS-Working-Group-WRB, 2006), with a variable depth of high clay content. All forest stands selected were bordered by gravelled roads closed to public traffic and only used for stand management and recreational activities such as hunting. Road width averaged 12.1 ± 1.2 m. These roads were managed with some limestone amendments when the native gravel (flint) was not sufficient, plus more or less frequent clearings of vegetation from the road verge to the top of the adjacent earth embankment (referred to hereafter as “embankment”, see Fig. 1). In addition, there has been moderate to severe soil disturbance and compaction on road verges every 6–12 years during thinning and every 200 years during regeneration phase.

2.2. Sampling design and data collection

We sampled 20 oak sites from June to the beginning of August 2007 using the ONF forest management map. Even-aged high forests were classified as “young stands” if they had an average age of 20 ($n = 5$) to 40 ($n = 6$) years. Both coppices-with-standards in conversion ($n = 4$) and even-aged high forests at least 90 years old ($n = 5$) were classified as “adult stands”. At each site, a transect was set up perpendicular to the road, and extended from the roadside to 100 m into the forest interior (see Fig. 1), a distance rarely investigated. Distance was measured from the top of embankment. We selected transect location in order to avoid confounding relationships such as multiple edge effects. Managed forests are entirely gridded by forest roads, leading to the reduction of stand size and thus the potential area for setting up transects. More precisely, transects were set up at least 300 m away from forest/non-forest boundary, and at least 150 m away from any contrasted intra-forest edges (“hard” edges), i.e. edges with clearings, clearcuts and other roads. In addition, transects were kept at least 60 m away from non-contrasted intra-forest edges, i.e. boundaries sharing similar stand type but separated by a narrow dirt road. Likewise, the type of stand at the opposite side of the road had to be similar to the sampled site. Finally, we also controlled for homogeneous stand conditions and soil type within a 60 m buffer zone surrounding the transect.

Along each of the 20 transects, we established $2 \text{ m} \times 50 \text{ m}$ plots parallel to the road at five locations: on the road verge, at the top of the embankment, and at 5, 30 and 100 m (Fig. 1). In contrast with previous published studies that used an almost continuous sampling scheme (Watkins et al., 2003; Honu and Gibson, 2006), we only sampled 5 selected distances in order to determine whether the road effect penetrated far into the forest interior (30 and 100 m) or stopped just after the edge (5 m). At each of these

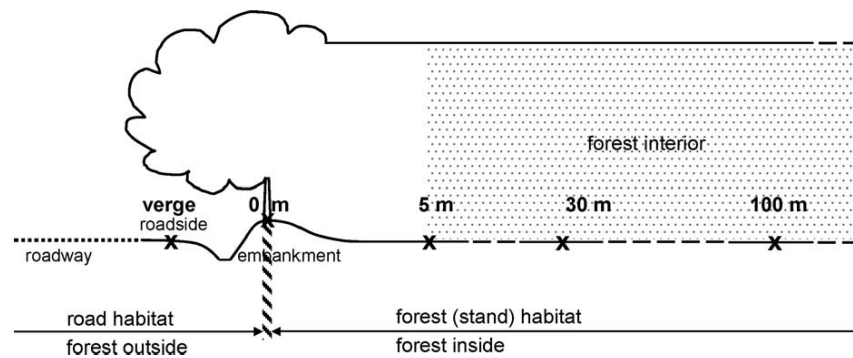


Fig. 1. Road-to-forest profile with location of the five sampled distances, and the main terminology employed in the text. The “0 m” position is the exact edge between road and forest stand. Note that the term “embankment” covers the bank earth plus the habitat compartment extended below 5 m.

100 plots, we made visual estimates of percent canopy cover and recorded presence of all understory vascular species (pteridophytes and phanerogams) and all bryophytes growing on the soil. Trees and shrubs were recorded from seedling stage to 2 m height. As we assumed that species richness could vary strongly between plots, sample time on each plot was standardised: we applied a minimal 20 min research effort on each plot followed by a 5-min rolling period until a new species was found, otherwise research was stopped (Archaux et al., 2006; Brunet, 2007). We used the French BDNFF flora nomenclature and the European BDNBE bryophyte nomenclature (Tela-Botanica, 2008). Finally, at each transect, we collected humus type (following the Humus Index given in Ponge et al., 2002) at 30 and 100 m, and percent canopy cover above the road.

2.3. Data analysis

The 216 species identified were pooled in ecological groups based on life-history traits according to Julve (2007): dispersal mode of vascular plants (anemochorous, barochorous, epi- and endo-zoochorous, and myrmecochorous) and growth form $\times$ habitat preference; for this classification, we only analysed forest herbs, forest shrubs, forest trees, forest-edge herbs, forest-edge shrubs, and non-forest herbs, as the other combinations of traits did not exist. All bryophytes were put in a separate group. In addition, for each relevé, we calculated the mean indicator values from all the species present (Diekmann, 2003) for five environmental gradients, i.e. light and soil moisture (L and F) according to Ellenberg and three parameters of soil mineral richness, i.e. pH, carbon/nitrogen ratio (C/N) and base saturation (BS), provided by the EcoPlant database (Gégout et al., 2005).

We applied a linear mixed effect model (lme) to test the effects of forest age, distance to road and their interaction on α -species richness of each ecological group (SR) and on mean indicator value (mL, mF, mpH, mCN and mBS), using transect as a random effect. All the effects were treated as factors. The significance of the effects was tested by ANOVA. We ran diagnoses for normality and homoscedasticity of residuals and applied a power or log transformation ($y = \log(x + 1)$) to the response variable if necessary. We have only presented ecological groups with correct diagnoses (see Table 1 and Fig. 2).

Nevertheless, the global response of an ecological group can mask individual species profiles. Therefore, in addition to the approach based on a priori life-history traits, we also analysed individual species response using logistic regression models testing the effects of road distance and stand age and their interaction. We only analysed 68 species with a frequency between 15% and 95% so as to avoid model parameterisation problems. A posteriori species groups were formed according to similarity of the response to road distance and stand age.

To summarize floristic composition variation according to road distance and stand age, we applied a canonical correspondence analysis (CCA) to the presence-absence matrix of 100 plots and the 130 species present at least in 4 plots, with road distance and stand age as predictors (5×2 categories). This analysis was performed using the “cca” function available in ade4 package of the R software (Dray et al., 2007).

Finally, we analysed which positions along the distance gradient were significantly different in terms of mean indicator values, plot canopy cover, species richness and species composition. For species composition, we used the score of the relevés on

Table 1

Effects of road distance, stand age and their interaction on species richness (SR) of a priori ecological groups and environmental conditions. mF, mpH and mCN were mean indicator values for soil humidity (from Ellenberg), pH and C/N (from EcoPlant). Anemochorous species were not presented because the model did not prove valid. The table gives means and p -values. See Fig. 2 for other ecological groups and mean indicator values.

	Young stands					Adult stands					Distance	Age	Distance $\times$ age
	Road verge	0 m	5 m	30 m	100 m	Road verge	0 m	5 m	30 m	100 m			
SR forest shrubs	1.64	2.18	2.55	2.09	2.18	1.89	2.44	2.22	2.22	2.22	**	–	–
SR forest trees	3.09	3.73	3.55	4.00	3.18	3.22	3.44	3.00	3.00	3.67	–	–	–
SR forest-edge shrubs	2.18	2.64	2.82	2.18	2.36	2.22	2.44	2.22	2.78	2.33	–	–	–
SR barochorous	19.46	7.18	5.64	5.27	5.00	12.89	4.22	2.00	2.22	1.67	***	***	–
SR endo-zoochorous	5.00	5.73	6.18	5.64	5.64	5.78	5.78	4.89	5.22	5.56	–	–	–
SR epi-zoochorous	16.55	7.36	5.73	5.82	5.27	11.56	4.11	3.00	2.89	3.33	***	***	–
SR myrmecochorous	4.36	4.91	4.82	4.82	4.91	5.11	4.22	2.33	2.56	2.56	*	**	***
mF	5.05	4.95	4.95	4.96	4.98	5.24	4.99	5.03	4.95	4.93	***	–	–
mpH	6.26	5.56	5.45	5.41	5.52	6.11	5.52	5.28	5.20	5.29	***	–	–
mCN	13.07	14.84	14.97	14.93	14.30	12.01	15.09	15.26	16.15	15.74	***	–	–

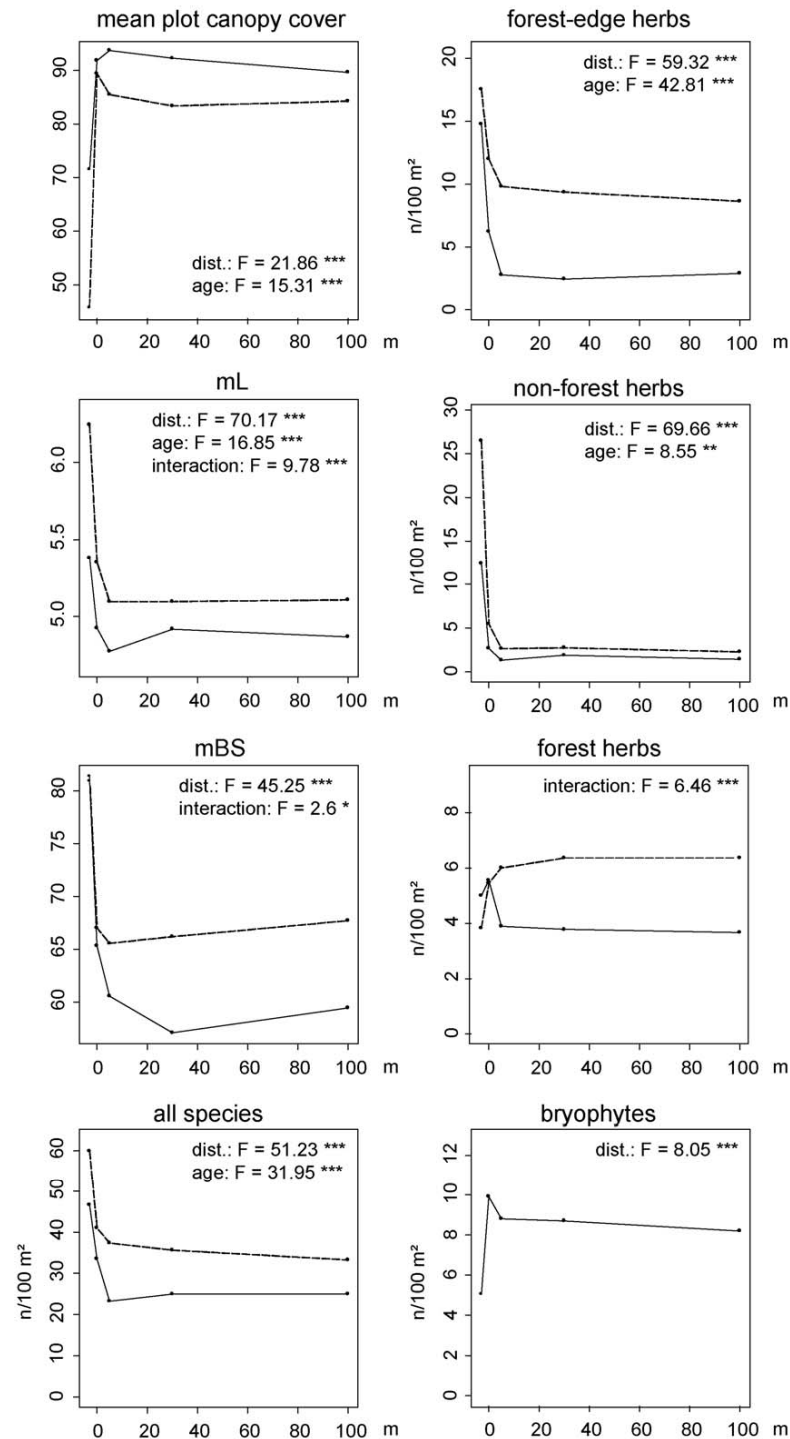


Fig. 2. Mean indicator values for environmental conditions and average species richness ($n/100 \text{ m}^2$) of a priori ecological groups at the five positions along the transect distance (road verge and 0, 5, 30 and 100 m from the road-forest edge) and for the two forest stand ages (young: dashed line; adult: solid line); mL and mBS are mean indicator values for light (Ellenberg L) and base saturation (Ecoplant), respectively. Degrees of freedom for the tests are: road distance: 4, 72; stand age: 1, 18; interaction: 4, 72. Also shown are the F and p -values of the average effects of road distance (dist.) and stand age (age) and their interaction: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***). Note that only significant effects are reported in the graph.

the first CCA axis, which was best correlated with distance gradient. We used the previous lme model structure to build nested models by pooling the 5 road distances in 4, 3 and 2 groups with respect to distance order along the gradient (i.e. only pooling consecutive distances). The models were selected using Akaike's

information criterion (AIC). Cross-comparison between these models allowed us to determine the number of distinct habitat zones and evaluate the depth of edge influence.

Linear mixed-effects and logistic regression models were fitted using S-Plus 8.0 (Insightful Inc., 2008).

Table 2

The six a posteriori groups based on similarity between species response profile. Species response was analysed according to road distance, stand age and their interaction.

Group A	<i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Potentilla erecta</i> , <i>Potentilla reptans</i> , <i>Ranunculus repens</i> , <i>Taraxacum campyloides</i>
Group B	<i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Stachys officinalis</i>
Group C	<i>Agrostis capillaris</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Lapsana communis</i> , <i>Lathyrus linifolius</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Vicia sepium</i>
Group D	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Potentilla sterilis</i> , <i>Scleropodium purum</i> , <i>Teucrium scorodonia</i>
Group E	<i>Atrichum undulatum</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Dicranella heteromalla</i> , <i>Dicranum scoparium</i> , <i>Eurhynchium striatum</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Ilex aquifolium</i> , <i>Isoetecium alopecuroides</i> , <i>Luzula forsteri</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Polytrichastrum formosum</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Ilex aquifolium</i> , <i>Isoetecium alopecuroides</i> , <i>Luzula forsteri</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Polytrichastrum formosum</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Thuidium tamariscinum</i>
Group F	<i>Carex sylvatica</i> , <i>Euphorbia amygdaloides</i> , <i>Kindbergia ssp.</i> , <i>Fissidens taxifolius</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Melittis melissophyllum</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Viola ssp.</i>

3. Results

3.1. Environmental conditions

Humus Index was not different between adult and young stands ($F_{(1,18)} = 2.24$, $p = 0.15$) but openness of road canopy was significantly higher in young stands ($F_{(1,18)} = 9.47$, $p < 0.01$). Plot canopy cover was higher in the forest interior (i.e. 5, 30, 100 m) than at the road verge and higher in adult than in young stands (Fig. 2). The mean indicator value for light (mL) was higher in young stands and at roadside. Plot canopy cover and mL were highly correlated ($r = 0.76$, $p < 0.001$, $n = 100$). The mean indicator value for soil humidity (mF) varied little with distance but indicated a significantly moister soil on road verge (Table 1). The mean indicator values for soil base saturation (mBS) and pH (mpH) were highly correlated ($r = 0.97$, $p < 0.001$, $n = 100$), and both were significantly higher at the road verge, but mBS was higher in the forest interior of young stands (Fig. 2). The mean indicator value for C/N ratio (mCN) logically displayed the opposite trend, being lower near the road (Table 1).

3.2. Ecological group response

Total SR was strongly influenced by road distance and stand age: more species were found in young than adult stands and on the road verge than in the forest interior (Fig. 2). Total SR decreased considerably between road verge and 5 m, with intermediate values on the embankment, then decreased slightly with distance-to-road in the young stands but remained constant in the adult stands. Total SR was closely correlated to light availability estimated by mL ($r = 0.76$, $p < 0.001$, $n = 100$) and to soil nutrient richness estimated by mBS ($r = 0.61$, $p < 0.001$, $n = 100$).

Forest-edge herbs showed a similar pattern with a higher difference between young and adult stands (Fig. 2). The number of forest-edge herbs in young stands decreased by 25% from the verge to the embankment. Non-forest herbs displayed a more dramatic decrease with distance, including in young stands (Fig. 2). Forest herbs showed a more complex response: in adult stands, they preferred the road verge and above all the embankment, but in young stands they preferred the forest interior. Forest shrubs showed a slight response to road distance, being less frequent on road verge (Table 1). There was no effect on forest trees and forest-edge shrubs.

Bryophyte SR increased dramatically from verge to forest with a local peak on the embankment (Fig. 2): this trend was found for all bryophytes whatever their substratum preference. Barochorous and epi-zoochorous species showed a decreasing SR pattern from verge to forest interior in both stands (Table 1). This pattern was intermediate between the pattern of non-forest and forest-edge species: the two dispersal groups were mainly composed of non-forest and forest-edge species (these two habitat preference traits account for 90% of the barochorous and 83% of the epi-zoochorous species). Myrmecochorous species showed a similar response pattern to forest herbs. There was no significant effect on endo-zoochorous species.

3.3. Species response

Among the 216 recorded species, 177 species were found on the roadside, 129 on the embankment, 100 at 5 m, 92 at 30 m and 94 at 100 m (and a total of 122 species for the entire forest interior). There were 63 species present at all the distances and 67 present on the road verge only, but about 90% of these were sporadic (frequency < 7%). Eleven infrequent species were only found on the embankment and were mainly bryophytes. Another 11 sporadic species were specific to forest interior. No exotic, rare or emblematic species were sampled.

Among the 68 species whose profile was analysed (Appendix), 26 were influenced by both road distance and stand age without interaction and 10 showed a significant interaction between road distance and stand age. Thirteen species responded to road distance only, 10 to stand age only, and 9 were not sensitive to any factors. Seven species were more frequent in adult stands, but many more species ($n = 29$) preferred young stands.

The 49 species significantly responding to road distance were classified into six species groups according to response pattern to road distance and stand age (Table 2 and Fig. 3). Group A comprised species that were very frequent on the road verge but absent from the forest interior ($n = 5$). Group B comprised species that were more frequent outside but were sparsely present in the forest interior, some reaching up to 100 m inside ($n = 5$). Group C comprised species showing a more gradual decrease in frequency with road distance (10 species). Group D included four species whose frequency was higher in young stands but decreased with road distance in both stand ages. Group E comprised 16 species showing preference for the forest interior, i.e. increasing in frequency from road verge to forest interior: among them, seven species were more frequent in young stands (*Atrichum undulatum*, *Cytisus scoparius*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca heterophylla*, *Luzula forsteri*, *Melica uniflora* and *Prunus avium*) whereas five were more frequent in adult stands and very often absent on the road verge of young stands (*Dicranella heteromalla*, *F. sylvatica*, *Hypnum cupressiforme*, *Ilex aquifolium* and *Isoetecium alopecuroides*). Group F species frequency was high on the embankment, and several species peaked at this position, at least in one stand age (e.g. *A. undulatum*, *C. scoparius*, *D. flexuosa*, *Dicranum scoparium*, *I. alopecuroides* and *Thuidium tamariscinum*).

Finally, Group F comprised eight species whose frequency showed a significant interaction between road distance and stand age: frequency dramatically decreased in adult stands from road verge to forest interior, whereas it was fairly stable or even increased along this gradient in young stands. Moreover, in forest interior, frequency of Group F species was higher in young than adult stands, whereas the opposite trend was observed on the road verge (see Fig. 3). Finally, *Poa nemoralis* showed an uncommon pattern, with a huge and constant rise from the road verge up to 100 m in young stands but showing no variation in adult stands.

The CCA summarized plant community response to the two factors (Fig. 4): road distance and stand age explained 80% of the inertia of the two first factorial axes. The 10 combinations of road distance and stand age were ordered along a unique gradient on

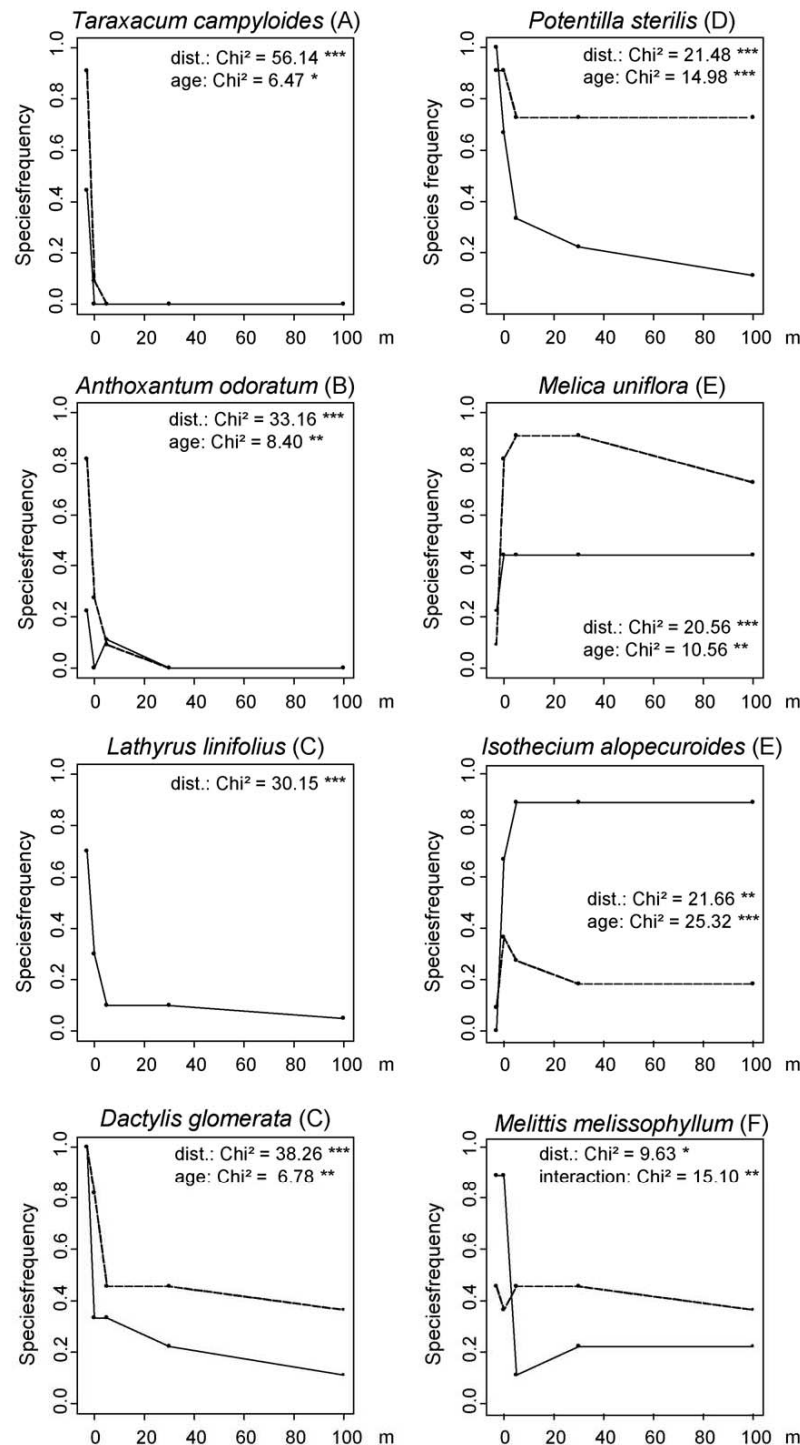


Fig. 3. Frequency of plant species at the five positions along the transect distance (road verge and 0, 5, 30 and 100 m from the road-forest edge) and for the two forest stand ages (young: dashed line; adult: solid line). The six *a posteriori* species groups (indicated by capital letters) are illustrated by one or two species. Also shown are Chi-square values. See Fig. 2 for the key.

the first factorial map due to a strong arch effect: road verge of young stands on one side and forest interior in adult stands on the other side (Fig. 4a). The embankment plots were positioned intermediately in both stand ages. For a given road distance, young stands were always located on the right side of the adult stands along the gradient. Moreover, as shown in Fig. 4b, we noted that the six *a posteriori* species groups previously determined were

ordered along the first axis, with group A on the right side and group E on the left side. Species exclusive to the road verge were placed at the bottom-right side of the factorial map. However, Groups D and F overlapped on the CCA factorial map. This is due to the fact that CCA failed to detect interaction between the two factors for species response, whereas logistic regression detected them.

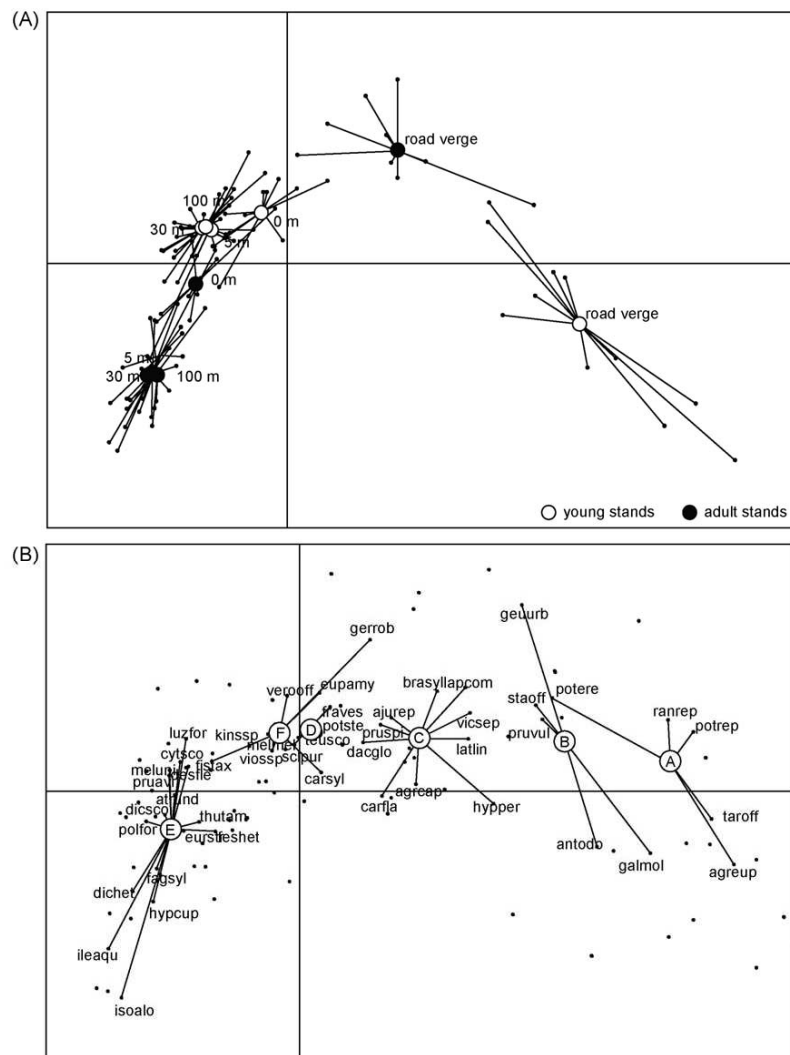


Fig. 4. Results of the canonical correspondence analysis performed on the floristic matrix (100 plots $\times$ 130 species present at least in 4 plots) using road distance (5 levels) and stand age (2 levels) as predictors: (a) factorial map (1, 2) of the plots clustered into the 10 classes; the group centre is the barycentre of the plot coordinates; (b) factorial map (1, 2) of the 48 species clustered into the six a posteriori response groups; the first three letters of genus and species are given (see Table 2 for complete species names).

When pooling the 5 positions in lme models, mL, mpII, mBS, species richness and species composition revealed three distinct compartments, i.e. road verge, embankment and forest interior. There were only two compartments, i.e. roadside versus embankment-forest interior, for plot canopy cover, mCN and mF.

4. Discussion

4.1. The main road effect extended less than 5 m into the forest stand

The understory plant response to road distance was globally characterized by a strong opposition between road verge and forest interior. The main road effect stopped between the embankment and 5 m into the forest stand, and beyond this edge-effect zone the forest interior was a homogeneous habitat from 5 to 100 m. The vegetation patterns we observed can be related to the different predictive models of edge effects presented by Ries et al. (2004, p. 502).

Road verge is an open and frequently disturbed habitat presenting distinct climate and soil conditions (Parendes and Jones, 2000; Watkins et al., 2003). In particular, the use of local limestone amendments for road management decreases the soil

acidity of the road verge (Mrotzek et al., 2000). Mean indicator values for light, BS, C/N and canopy cover clearly indicated more open and nutrient-rich conditions on the road verge compared to forest interior (Table 3). In addition, the road verge is not exposed to competition from trees. Given these abiotic and biotic conditions, the road verge can be considered an early-successional habitat that favours fast-growing, nutrient- and light-demanding species, and consequently offers a suitable habitat for non-forest herbs. Accordingly, these characteristics were predominant among the 67 plants exclusively present at the road verge and also among species in groups A, B and C.

Table 3

Synthesis of the ecological characteristics – light, nutrient richness and disturbance levels – of the four main habitats: road verge versus forest interior in young and adult stands.

	Light	Nutrients	Disturbance
Road of young stands	High	High	High
Road of adult stands	Mid-high	High	Mid or mid-high
Interior of young stands	Mid-low	Mid	Mid or mid-low
Interior of adult stands	Low	Low	Low

As expected, the species clearly favoured by road verge conditions were markedly disadvantaged in the forest interior. Forest interior habitat favours species that are more shade-tolerant, less nutrient-demanding, or more sensitive to frequent and intense disturbance, such as most bryophytes. These environmental traits were predominant among the species present in the forest interior and yet absent from the roadside and from group E species.

Nevertheless, some species (group D) showed a less contrasted response due to their larger habitat requirements: they prefer roadside conditions and are able to tolerate forest interior conditions, especially in young stands.

Although the plant communities mainly differed between roadside and forest interior, our results showed that the embankment constitutes a distinct third habitat at the interface between road and forest. The embankment is influenced by the environmental conditions of both these habitats, as shown by intermediate mean indicator values for light and BS. It constitutes a habitat that is usable by species preferring roadside and species preferring forest interior. The embankment receives a significant amount of lateral light from the road. This edge effect of light can improve soil nutrient level by increasing soil bacteria activity and humus turnover (Collins et al., 1985). In addition to these characteristics, the embankment also provides low herb cover and permanent bareground caused by embankment slope. These factors together offer optimal conditions for several bryophytes. Hence, bryophyte response can be compared with the positive predicted edge response of Luczaj and Sadowska (1997) and Ries et al. (2004, Fig. 4b): the embankment provides a combination of complementary resources from road and forest habitats, plus an extra specific resource (bareground).

In our study, the inward edge effect extended less than 5 m. Other investigations have also shown that plant community and environmental conditions are similar to those of the forest interior habitat within a short distance from the road (Watkins et al., 2003; Hansen and Clevenger, 2005). Nevertheless, some species showed a decreasing frequency until 30 or 100 m (e.g. *Agrostis capillaris*, *Ajuga reptans*, *Dactylis glomerata*, *Prunus spinosa* and group D species, see Fig. 3 and Appendix). This pattern could be explained by three mechanisms: species colonisation from road sources when canopy is removed, i.e. agestochory (dispersal via transportation or soil disturbances caused by logging machines, Schmidt, 1989), soil seed bank expression, and/or seed dispersal from other surrounding landscape sources. When stand canopy closes again, species intolerant to canopy closure only subsist on road verge.

Road effects on vegetation in adjacent habitats have been reported to occur at greater distances, i.e. up to several hundreds meters, but the studies concerned roads with higher traffic and disturbance (Angold, 1997; Forman and Deblinger, 2000). Indeed, due to stronger changes in habitat conditions such as microclimate and soil or more arrivals of non-forest or exotic seeds, road impact is expected to be more intense and act at a deeper extent when road anthropogenization level increases (Angold, 1997; Parendes and Jones, 2000; Gelbard and Belnap, 2003). These stronger changes at the forest edge are also expected when the adjacent open habitat covers a large area such as agricultural fields and grasslands: many authors highlight edge effects occurring over a hundred meters, and possibly even at a thousand meters (Laurance, 2000). However, other studies on forest edges adjacent to open habitats have found an edge effect zone covering just a few meters (Luczaj and Sadowska, 1997; Honnay et al., 2002; Devlaeminck et al., 2005; McDonald and Urban, 2006). Other factors can play a role in the depth of edge influence, including edge orientation and physical permeability of the edge (Fraver, 1994; Cadenasso and Pickett, 2001; Honnay et al., 2002). Biotic interactions could also shape the edge effect (Ries et al., 2004; Ness

and Morin, 2008). However, in our study, the dispersal vector did not show original patterns compared to growth form x habitat preference. Species response profiles can simply be explained by the light, nutrient and disturbance gradients.

Although the depth of forest-road influence on plants was small, the road impact at the landscape scale can prove non-negligible for several reasons. Firstly, roads are evenly distributed in managed French lowland forests, especially in state forests: since the resulting interface length is large, so is the forest area exposed to road effects. Secondly, multiple edge effects, i.e. interactions between several edges, may have additive impacts on biodiversity, although few papers have targeted this point (Harper et al., 2007; Li et al., 2007). Thirdly, some authors have highlighted that roads change landscape patterns, and especially patch attributes, more heavily than clearcuts (Reed et al., 1996; Tinker et al., 1998; McGarigal et al., 2001). Fourthly, the fact that the road effect was relatively weak in our study can be explained in two ways. On one hand, since French lowland forests have a long history of management and road construction, it is possible that the main species loss may have already occurred. On the other hand, the increase in stress levels due to the mechanization of silviculture, the transformation of the forest road network for logging vehicles, and increasing road traffic and density only dates back around 50 years. These changes may therefore be too recent to observe significant impacts on the forest's plant communities, as stated by Findlay and Bourdages (2000) who detected a time lag of at least 40 years in biodiversity response to road construction.

4.2. Road effect is dependent on stand age

Beyond the strong opposition between road verge and forest interior, our results also showed that plant response patterns to road distance varied with stand age. Since internal stand conditions change with forest succession, many species are actually more favoured in early stages than in older stages (Bergès, 2004) where disturbances (thinning and soil disturbance) are less frequent. The decreasing availability of light, nutrients, and water together with soil disturbance frequency converges to reduce understory cover and species richness (Brunet et al., 1996; Gondard and Deconchat, 2003). Our data showed that forest succession also causes alterations outside the forest interior, as tree growth creates more shaded conditions at both roadside and embankment, as canopy closure above the road leads to a decline in vertical and lateral light exposure. Since the understory vegetation grew more slowly, roadsides were mowed less often in adult stands. In contrast, road verges of young stands were mowed almost yearly, and were classified as the most disturbed habitats (Table 3). These conditions can explain why some species of Group E (*Polytrichastrum formosum*, *H. cupressiforme* and *F. sylvatica*) that preferred forest interior were removed from the road verge of young stands but were able to recolonise the road verge once the stand became adult (see Appendix). Moreover, as observed for group F, some species responded differently to road distance in young and adult stands and cannot be classified as preferring forest interior or road verge. These species were penalised by the habitat conditions of interior of adult stands, but found optimum conditions on the road verge of these stands.

However, some species have shown the reverse pattern and colonised from the road into the forest interior in young stands. Non-forest species propagules sent by the surrounding habitat sources find a window of opportunity to set up in the forest interior during the regeneration cutting phase and the following years (Reader and Bricker, 1994). Because agestochory can be an important means of plant propagation along roads (Schmidt, 1989) and an auxiliary vector along skid trails within stands (Ebrecht and Schmidt, 2008), a deeper road-distance effect is

expected for non-forest species in regenerative cuttings. Unfortunately, our sample design lacks the very early phases of forest succession. The canopy of our 40-year-old stands was already too closed, and so very few non-forest species were detected up to 100 m into the forest interior. The current oak silvicultural management system (at least a 150-year cycle) prevents non-forest species from persisting in forest stands due to insufficient seed bank longevity (Van Calster et al., 2008). However, in the coming years, French silviculture is likely to dramatically change in relation to global warming and biomass fuel needs: shortening of cycles, increased timber harvesting and more frequent penetration of logging vehicles would allow the non-forest species to persist longer in forest stands, to better replenish the seed bank (Ebrecht and Schmidt, 2008), and so to gradually spread into forest interiors. This long-term phenomenon could lead either to an increase in plant community species richness or the removal of the least competitive forest species from the community.

5. Conclusion

Plant community response to forest roads is driven by the combined forces of a habitat effect and a narrow edge effect. This has resulted in a strong shift between road verge and forest interior and a depth-of-edge influence extending less than 5 m, except for some non-forest and forest-edge species that were detected further into the forest stand. Moreover, plant response also varied with stand age: our results suggest a colonisation from road to forest interior for non-forest and forest-edge species in the early stages of the forest cycle, and the reverse phenomenon for forest species in the later stages of the cycle. Since the expected intensification of French silviculture in the coming years in response to global changes is set to increase road effects, forest managers should be aware of road impacts on plant biodiversity. One way to limit fragmentation within forest areas and the risk of species loss is to minimize road densities in the landscape and reconsider whether new road constructions are really necessary. Further study should focus on the influence of forest roads on plant biodiversity in more human-impacted environments and give a better evaluation of the contribution of agestochory.

Acknowledgments

We thank the French National Forestry Office (ONF) for granting free access to Montargis forest, and local office managers for valuable information on forest roads and stands. This study is a part of Ph.D. project financed by Cemagref and the “Centre” Regional Council.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.foreco.2010.01.031.

References

- Angold, P.G., 1997. The impact of a road upon adjacent heathland vegetation: effects on plant species composition. *Journal of Applied Ecology* 34, 409–417.
- Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., Chevalier, R., 2006. Effects of sampling time, quadrat richness and observer on exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science* 17, 299–306.
- Belinçon, R., Martínez, I., Escudero, A., Aragón, G., Valladares, F., 2007. Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science* 18, 81–90.
- Bergès, L., 2004. The effects of felling regime and silvicultural treatments on forest species with different life history traits: state of the art and management implications. In: Andersson, F., Birot, Y., et al. (Eds.), *Towards the Sustainable Use of Europe's Forests—Forest Ecosystem and Landscape Research: Scientific Challenges and Opportunities*. European Forest Institute, pp. 221–236.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., 1996. Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests—effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management* 88, 259–272.
- Brunet, J., 2007. Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology* 44, 563–572.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S., 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15, 91–97.
- 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 Patch Dynamics*. Academic Press, New York, pp. 217–233.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* 176, 1–17.
- Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology—a review. *Basic and Applied Ecology* 4, 493–506.
- Dray, S., Dufour, A.B., Dray, S.A.F., Dufour, A.-B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1–20.
- Ebrecht, L., Schmidt, W., 2008. Impact of soil seed bank and diaspore transportation by forest machines on the development of vegetation along skid trails. *Forstarchiv* 79, 91–105.
- Findlay, C.S., Bourdages, J., 2000. Response time of wetland biodiversity to road construction on adjacent lands. *Conservation Biology* 14, 86–94.
- Flory, S.L., Clay, K., 2006. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecology* 184, 131–141.
- Forman, R.T.T., Deblinger, R.D., 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway. *Conservation Biology* 14, 36–46.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R., Goldman, C.R., Heanue, K., Jones, J.A., Swanson, F.J., Turrentine, T., Winter, T.C., 2003. *Road Ecology: Science and Solutions*. Island Press, Washington.
- Forman, R.T.T., 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation Biology* 14, 31–35.
- Fraver, S., 1994. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in the mixed hardwood forests of the Roanoke River Basin, North Carolina. *Conservation Biology* 8, 822–832.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16, 257–260.
- Gelbard, J.L., Belpap, J., 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology* 17, 420–432.
- Gondard, H., Deconchat, M., 2003. Effects of soil surface disturbances after logging on plant functional types. *Annals of Forest Science* 60, 725–732.
- Hansen, M.J., Clevenger, A.P., 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation* 125, 249–259.
- Harper, K.A., Mascara-Lopez, L., Macdonald, S.E., Drapeau, P., 2007. Interaction of edge influence from multiple edges: examples from narrow corridors. *Plant Ecology* 192, 71–84.
- Honnay, O., Verheyen, K., Hermy, M., 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161, 109–122.
- Honu, Y., Gibson, D.J., 2006. Microhabitat factors and the distribution of exotic species across forest edges in temperate deciduous forest of southern Illinois, USA. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 133, 255–266.
- IUSS-Working-Group-WRB, 2006. World reference base for soil resources. *Julve, P.*, 2007. *Baseflor*. <http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Laurance, W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15, 134–135.
- Li, Q.L., Chen, J.Q., Song, B., LaCroix, J.J., Bresee, M.K., Radmacher, J.A., 2007. Areas influenced by multiple edges and their implications in fragmented landscapes. *Forest Ecology and Management* 242, 99–107.
- Luczak, L., Sadowska, B., 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 32, 343–353.
- McDonald, R.I., Urban, D.L., 2006. Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont. *Biological Invasions* 8, 1049–1060.
- McGarigal, K., Romme, W.H., Crist, M., Roworth, E., 2001. Cumulative effects of roads and logging on landscape structure in the San Juan Mountains, Colorado (USA). *Landscape Ecology* 16, 327–349.
- Mrotzek, R., Pfirrmann, H., Barge, U., 2000. Effect of road construction material and light on the vegetation along the roadsides and adjoining forest using the example of roads in the forest district Bramwald in Niedersachsen. *Forstarchiv* 71, 234–244.
- Mullen, K., Fahy, O., Gormally, M., 2003. Ground flora and associated arthropod communities of forest road edges in Connemara, Ireland. *Biodiversity and Conservation* 12, 87–101.
- Ness, J.H., Morin, D.F., 2008. Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation* 141, 838–847.
- Parendes, L.A., Jones, J.A., 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H.J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* 14, 64–75.

- Pauchard, A., Alaback, P.B., 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology* 18, 238–248.
- Pauchard, A., Alaback, P.B., 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223, 327–335.
- Ponge, J.F., Chevalier, R., Loussot, P., 2002. Humus index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1996–2001.
- Reader, R.J., Bricker, B.D., 1994. Barriers to establishment of invading, non-forest plants in deciduous forest nature reserves. *Environmental Conservation* 21, 62–66.
- Reed, R.A., Johnson-Barnard, J., Baker, W.L., 1996. Contribution of roads to forest fragmentation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* 10, 1098–1106.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 491–522.
- Schmidt, W., 1989. Plant dispersal by motor cars. *Vegetatio* 80, 147–152.
- Spellerberg, I.F., 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7, 317–333.
- Tela-Botanica, 2008. Base de Données Nomenclaturale des Bryophytes d'Europe (BDNBE, 1.00). <http://www.tela-botanica.org/>.
- Tinker, D.B., Resor, C., Beauvais, G.P., Kipfmüller, K.F., Fernandes, C.I., Baker, W.L., 1998. Watershed analysis of forest fragmentation by clearcuts and roads in a Wyoming forest. *Landscape Ecology* 13, 149–165.
- Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14, 18–30.
- Ullmann, I., Bannister, P., Wilson, J.B., 1998. Lateral differentiation and the role of exotic species in roadside vegetation in southern New Zealand. *Flora* 193, 149–164.
- UNEP-DEWA-GRID-Europe, 2007. GEO Data Portal. <http://geodata.grid.unep.ch/>.
- Van Calster, H., Chevalier, R., Van Wyngene, B., Archaux, F., Verheyen, K., Hermy, M., 2008. Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science* 11, 251–260.
- Van Rossum, F., Echchgadda, G., Szabadi, I., Triest, L., 2002. Commonness and long-term survival in fragmented habitats: *Primula elatior* as a study case. *Conservation Biology* 16, 1286–1295.
- Watkins, R.Z., Chen, J., Pickens, J., Broszofske, K.D., 2003. Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology* 17, 411–419.

PARTIE B.
*Etude de la mosaïque paysagère sur les
données IFN*

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Choix de la zone d'étude

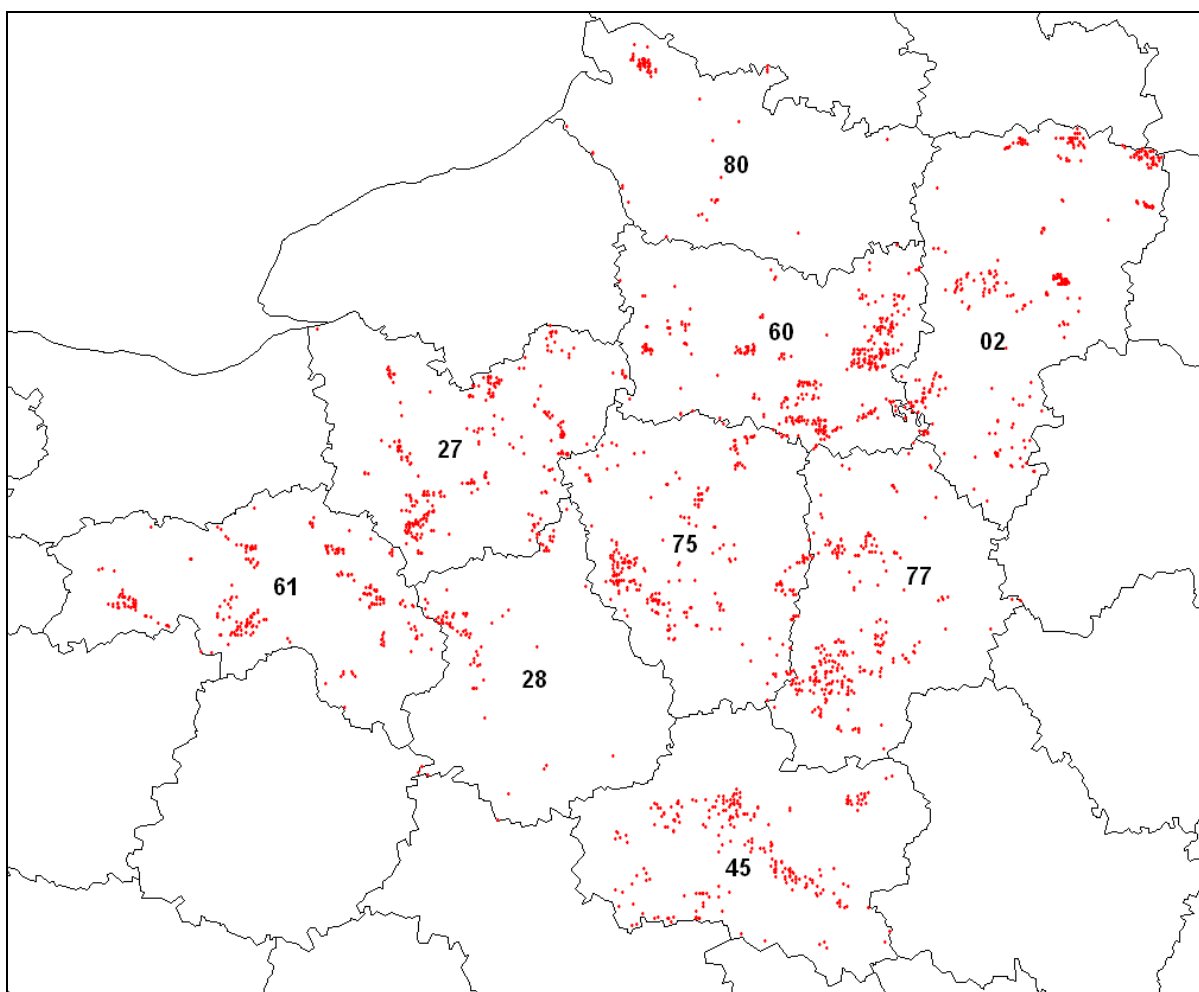


Figure 8. Localisation des 1932 points des données IFN situés sur 15 départements (02, 27, 28, 45, 60, 61, 77, 75, 78, 91, 92, 93, 94, 95 et 80, le département "75" regroupant en fait dans la nomenclature IFN sept départements : 75, 78, 91, 92, 93, 94 et 95).

Cette partie B de la thèse a porté sur 15 départements situés en régions Picardie, Ile-de-France, Centre, Haute et Basse Normandie : Aisne (02), Eure (27), Eure-et-Loir (28), Loiret (45), Oise (60), Orne (61), Seine-et-Marne (77), Somme (80) et l'ensemble des autres départements de l'Ile-de-France regroupés sous la dénomination "75" (regroupant les départements 75, 78 et 91 à 95). Le critère de choix de ces départements a été l'antériorité des photographies aériennes numériques disponibles par rapport aux dates des observations de la végétation au sol (Tableau 1). Dans ces départements, 1932 points ont été sélectionnés en fonction de leur distance à la lisière du massif (Figure 8). Seuls ont été retenus les points suffisamment éloignés des lisières (plus de 300 m), puisque l'objectif de la thèse est de mettre l'accent sur l'étude de l'impact des structures paysagères intra-forestières.

Tableau 1. Nombre de relevés analysés par département et dates de la BD-Ortho et des levés au sol des relevés.

Département	Nb points IFN	Année BD-Ortho	Année levés au sol
02 Aisne	303	2001	2003
27 Eure	263	2000	2002
28 Eure-et-Loir	76	2002	2004
45 Loiret	221	2001	2005
60 Oise	315	2001	2001
61 Orne	218	2001	2001
75 Paris (75, 78, 91, 92, 93, 94, 95)	244	2003	2003
77 Seine-et-Marne	230	2003	2004
80 Somme	62	2001	2002
Total	1932		

1.2. Variables locales

1.2.1. Variables locales liées au type de station

Nous avons effectué une première sélection des variables stationnelles collectées sur les relevés IFN en fonction de l'intérêt des variables pour bien cerner l'hétérogénéité stationnelle des relevés. A partir de cette sélection, nous avons choisi de ne pas réduire la variabilité stationnelle et de tester l'effet du paysage environnant sur l'ensemble de l'échantillon. Le Tableau 2 précise la nature et la distribution des principales variables stationnelles.

1.2.2. Variables locales liées au type de peuplement et au type de propriété

Plusieurs variables et facteurs ont été retenus pour caractériser l'environnement des relevés : surface terrière, composition en essences, classe d'âge, couvert de la canopée, type de structure, présence de coupe, type de peuplement local (défini sur la base de la photo-interprétation) et type foncier (*cf.* Tableau 2 et Tableau 3).

1.2.3. Valeurs indicatrices moyennes

Pour compléter la liste des variables topographiques, dendrométriques et édaphiques, nous avons calculé pour chaque relevé la valeur indicatrice moyenne pour 5 gradients écologiques à partir des valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992) ou celles issus d'Ecoplant (Gégout *et al.*, 2005) : acidité (pH), taux de saturation du complexe adsorbant (S/T), qualité de la nutrition azotée (C/N), lumière (L) et humidité (F) (Tableau 2 et Figure 9). La valeur indicatrice moyenne d'un relevé est la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes dans le relevé pour un gradient environnemental donné.

Tableau 2. Statistiques élémentaires des variables continues stationnelles et dendrométriques et des valeurs indicatrices moyennes correspondant aux 5 gradients écologiques analysées. La topographie et la dendrométrie des relevés IFN sont évaluées sur 1964 m².

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
Altitude (m)	alti	30	145±66,4	400
Profondeur de pseudogley (dm)	pseudo	0	7,2±3,5	10
Profondeur d'apparition du CaCO ₃ (dm)	pcalc	0	9,5±1,8	10
Surface terrière (m ² /ha)	G	0	19,9±11,9	77,6
Valeur indicatrice moyenne pour le pH du sol	vim.pH	3,0	4,7±0,9	7,07
Valeur indicatrice moyenne pour le S/T du sol	vim.ST	0,0	45,9±21,2	95,3
Valeur indicatrice moyenne pour le C/N du sol	vim.CN	7,0	19,4±6,7	39,3
Valeur indicatrice moyenne pour la lumière	vim.L	3,3	5,4±0,6	7,2
Valeur indicatrice moyenne pour l'humidité du sol	vim.F	3,5	5,3±0,4	7,5

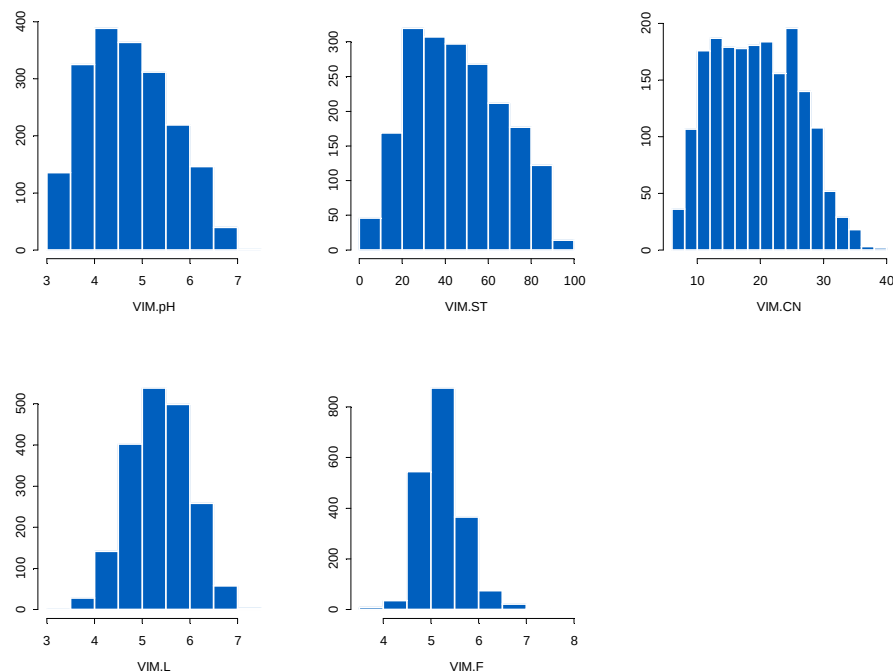


Figure 9. Histogramme des 5 valeurs indicatrices moyennes pour le pH, le S/T, le rapport C/N de l'horizon organo-minéral (VI Ecoplant), la lumière (L d'Ellenberg) et l'humidité du sol (F d'Ellenberg).

Tableau 3. Description des facteurs liés à l'environnement local de la placette : date de relevé, type de station, type de peuplement et type de propriété. La topographie et la dendrométrie des relevés IFN sont évaluées sur 1964 m².

Nom	Code	Modalités	Commentaire
Date du relevé	dateeco	1 : J-F-M : n=273 2 : A-D-ND* : n=276 3 : M-S-O-N : n=736 4 : J-Jt-A : n=647	Les 4 groupes ont été faits en regroupant les mois proches en termes de richesse totale du relevé
Indice topographique	topo	A<P : n=72 A=P : n=1798 A>P : n=62	L'indice correspond au bilan entre les apports (A) et les pertes (P) latérales en eau de la placette
Ecorégion	region	A (n=126) ; B (n=233) ; C (n=129) ; D (n=90) ; E (n=262) ; F (n=198) ; G (n=115) ; H (n=232) ; I (n=251) ; J (n=216)	Regroupement spatial des 36 régions IFN d'origine en 10 nouvelles régions
Composition en essences	comp	Feuillus purs (n=1428) Feuillus majoritaires (n=81) Résineux majoritaires (n=95) Résineux purs (n=328)	Variable issue des relevés IFN (recodée)
Composition en essences simplifiée	comp2	Feuillus purs (n=1509) Résineux purs (n=423)	Regroupement des deux classes comportant des feuillus et les deux catégories contenant des résineux
Age maximal du peuplement	agemax	1 : de 0 à 10 ans (n=132) 2 : de 10 à 20 ans (n=185) 3 : de 20 à 30 ans (n=191) 4 : de 30 à 40 ans (n=190) 5 : de 40 à 60 ans (n=386) 6 : de 60 à 80 ans (n=201) 7 : de 80 à 120 ans (n=337) 8 : de 120 à 240 ans (n=310)	Recodage des classes d'âge IFN (cf. protocole IFN)
Couvert végétal de la canopée sur la placette	cons	1 (n=23) ; 2 (n=45) ; 3 (n=81) ; 4 (n=12) ; 5 (n=6) ; 7 (n=37) ; 8 (n=233) ; 9 (n=1495)	Cf. protocole IFN
Type de structure	sfon	1 : futaie régulière (n=1411) 2 : futaie irrégulière (n=1) 3 : mélange futaie - taillis (n=446) 4 : taillis (n=74)	Cf. protocole IFN
Présence / absence de coupe	cpe	0 : absence de coupe (n=1147) 1 : présence de coupe (n=785)	Recodage de la variable IFN en deux catégories (cf. protocole IFN)
Type de peuplement local	ppt.local	1 : peuplement ouvert (n=203) 2 : peuplement semi-ouvert (n=173) 3 : peuplement fermé (n=1556)	Codage du type de peuplement local à partir de l'information des 4 carrés centraux de la photo-interprétation
Type foncier	pron	1 : forêt domaniale (n=1047) 2 : autre forêt relevant du régime forestier (n=174) 4 : forêt privée (n=711)	Cf. protocole IFN

* ND : non déterminé.

1.2.4. Variables locales liées au climat et à la réserve utile (sources extérieures)

A la fin de l'année 2009, nous avons pu récupérer des informations locales complémentaires issues de bases autres que celles de l'IFN. Ces informations (fournies par le LERFOB) concernent le climat, l'évapo-transpiration et la réserve utile, et sont issus de calculs extrapolant les données de Météo France par la méthode AURELHY (voir Bénichou et Le Breton, 1987) ou d'autres calculs réalisés par le LERFOB (Lebourgeois et Piedallu, 2005 ; Piedallu et Gégout, 2007). Nous avons sélectionné huit variables pour compléter les données locales (voir précédemment) : nombre de jours de gel par an (nb.gel.an), précipitations annuelles (pluie.an), température maximale et minimale moyenne annuelle (T.max.an, T.min.an), bilan hydrique annuel (bh.tot.an), évapotranspiration annuelle (etp.tot.an), rayonnement moyen annuel (ray.an), et réserve utile maximale annuelle (ru.max). Les valeurs des variables pédoclimatiques ont été calculées au niveau de chaque point IFN en utilisant les cartographies existantes. Les statistiques sommaires de ces variables pour notre échantillonnage figurent dans le Tableau 4 ci-dessous.

Tableau 4 : Statistiques élémentaires des variables climatiques sur les 1932 points de la zone d'étude. Données disponibles en fin de projet issues de calculs faits au LERFOB (Nancy).

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
Nombre de jours de gel par an	nb.gel.an	36,7	61,0±7,6	81,7
Précipitations annuelles (mm)	pluie.an	563,3	719,1±84,2	1006,3
Température minimale moyenne annuelle (°C)	T.min.an	4,5	5,6±0,5	7,2
Température maximale moyenne annuelle (°C)	T.max.an	12,0	14,5±0,7	16,5
Bilan hydrique annuel (mm)	bh.tot.an	-122,6	57,6±101,7	401,9
Evapo-transpiration annuelle	etp.tot.an	524,6	656,3±28,3	749,8
Rayonnement moyen annuel (j.cm ⁻²)	ray.an	25,2	33,7±1,2	38,6
Réserve utile maximale annuelle (cm)	ru.max	40,8	90,0±20,0	143,5

1.3. Variables paysagères

1.3.1. Paramètres calculés sur buffers circulaires et issus de la carte forestière numérique de l'IFN

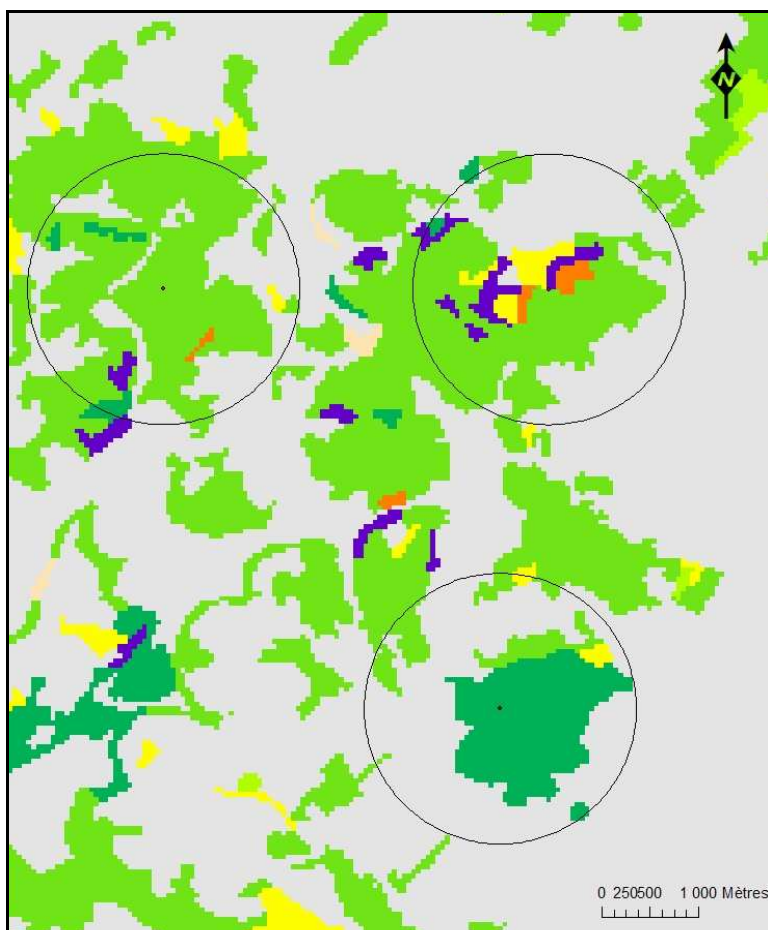


Figure 10 : Extrait de la cartographie numérique des types nationaux IFN (format raster), avec représentation des buffers d'analyse paysagère de rayon 1414 m autour des relevés.

Les paramètres spatiaux ont été calculés sur 4 buffers circulaires centrés sur le relevé IFN et de rayon $R = 250, 500, 1000$ et 1414 m. Ces quatre buffers ont donc des surfaces respectives de $19,6, 78,5, 314,1$ et $628,1$ ha. Ces chiffres n'étant pas ronds, nous avons gardé par la suite l'appellation des buffers selon le rayon.

A partir de la carte numérique des types de peuplements de l'IFN, six classifications ont été définies : les cinq premières correspondent aux 10 types nationaux ou à une simplification de ces types (selon la clé de regroupement indiquée dans le Tableau 5), et la dernière classification correspond au type de propriété foncière.

Les typologies servent à compléter les paramètres spatiaux mesurées lors de la photo-interprétation (partie d'après) – composition en essence, type de structure, type de propriété – ou ont pour objectif de comparer les deux approches. L'idée est de connaître quelle est la typologie la plus indicatrice des effets du paysage sur la flore : y a-t-il un intérêt à utiliser les 10 types nationaux ou une cartographie plus simple suffit elle ? Les six classifications de la cartographie sont :

- 1- type d'habitats selon la classification nationale (cf. Figure 12)
- 2- forêt / non forêt
- 3- forêt / forêt ouverte / lande / autre
- 4- composition en essences : feuillus / résineux / mélange
- 5- type de structure : futaie / taillis / mélange futaie-taillis
- 6- type de propriété foncière : domanial / autre forêt soumise au régime forestier / privé (cf. Figure 11)

Pour chaque buffer et chaque classification, ont été calculés la surface totale du type d'habitat, le périmètre total des taches et le nombre de taches. Cela fait un nombre élevé de paramètres spatiaux calculés. Pour ne pas alourdir l'énoncé, nous avons limité la présentation aux données de surface totale par habitat dans les buffers $R = 500^3\text{m}$ et $R = 1414\text{ m}$ (Tableau 6).

Tableau 5. Clé de répartition des 10 types nationaux selon 4 clés simplifiées d'habitats.

1- classification nationale	2- forêt / non forêt	3- forêt / forêt ouverte / lande / autre	4- composition en essences	5- type de structure
hors territoire	non forêt	autre	hors	hors
autre	non forêt	autre	hors	hors
futaie de feuillus	forêt	forêt	feuillus	futaie
futaie de conifères	forêt	forêt	résineux	futaie
futaie mixte	forêt	forêt	mélange	futaie
forêt ouverte	forêt	forêt ouverte	hors	hors
mélange de futaie de feuillus et taillis	forêt	forêt	feuillus	mélange futaie-taillis
lande	non forêt	lande	hors	hors
mélange de futaie de conifères et taillis	forêt	forêt	mélange	mélange futaie-taillis
peupleraie	forêt	forêt	feuillus	futaie
taillis	forêt	forêt	feuillus	taillis

³ Sauf pour le type foncier où les valeurs sont données pour $R=250\text{ m}$.



Figure 11 : Illustration de la typologie "propriété foncière" IFN sur un extrait cartographique des massifs dans l'Aisne (02) : forêt domaniale (vert sapin) ; forêt privée (vert prairie) ; autre forêt publique (vert fluo) ; les autres types ne sont pas forestiers.

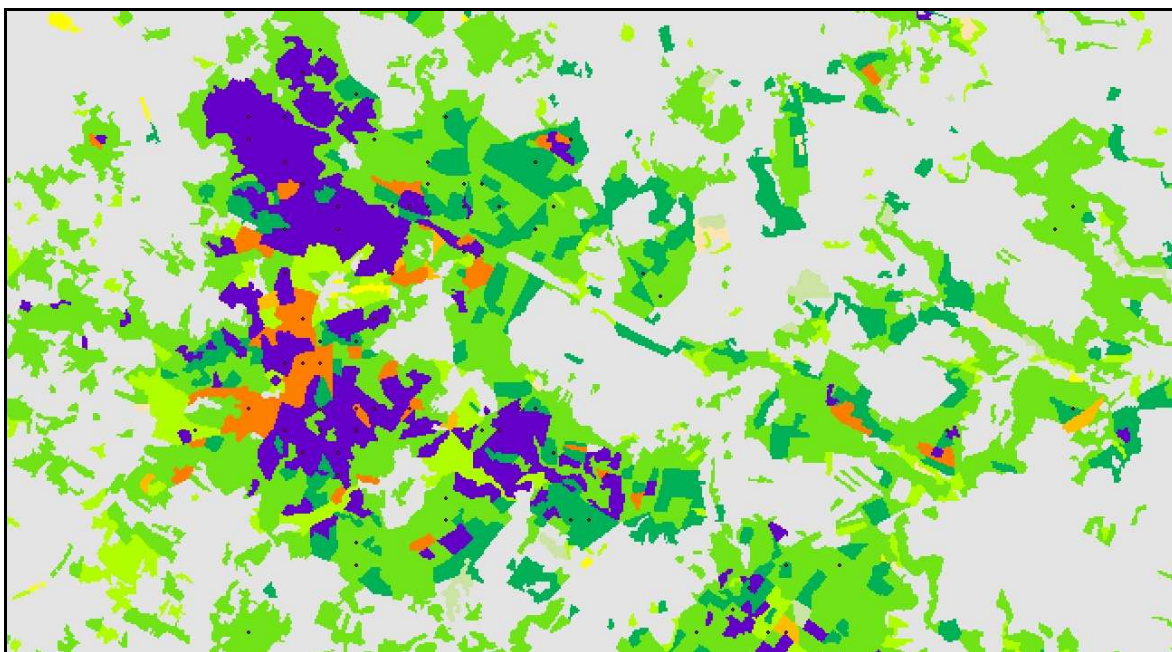


Figure 12 : Illustration de la typologie "types nationaux" IFN sur un extrait cartographique de la même région que ci-dessus : futaie de conifères (violet) ; futaie de feuillus (vert foncé) ; futaie mixte (orange foncé) ; mélange de futaie de feuillus-taillis (vert prairie) ; taillis (vert citron) ; mélange de futaie de conifères-taillis (orange clair) ; peupleraie (jaune) ; forêt ouverte (vert grisé) ; lande (saumon) ; non forêt (gris)

La forêt couvre en moyenne 79% de la surface des buffers de 1414 m et 98% de celle des buffers de 500 m. En faisant la distinction entre forêt ouverte, lande et autres, le pourcentage change peu car la lande et la forêt ouverte représentent en moyenne moins de 0,5% de la surface des buffers.

La répartition moyenne des types de peuplements selon la composition en essences simplifiée montre que les feuillus sont majoritaires sur la zone d'étude (60% à 1414 m et 73% à 500 m), tandis que la part des résineux varie de 13% à 1414 m à 17% à 500 m. Les peuplements mélangés sont moins représentés et couvrent 5,8% à 1414 m et 7,4% à 500 m.

La répartition moyenne des types de peuplements selon la structure forestière montre que les futaies sont majoritaires aux deux échelles (44% à 1414 m et 56% à 500 m) mais la part des structures futaie-taillis est importante (32% à 1414 m et 40% à 500 m). En revanche, les taillis sont peu nombreux et ne couvrent que 2% de la surface forestière.

Si on décompose encore plus finement les habitats en 10 types de peuplement, les plus courants sont les associations de futaie feuillue et taillis (30% à 1414 m et 38% à 500 m), suivies par les futaies feuillues (27% et 33%), et les futaies résineuses (13 et 17%) ; viennent ensuite les futaies mixtes (4,0% et 5,0%), les associations de futaie résineuse et taillis (2,0 et 2,4%), les taillis (2,0 et 2,3%) et en dernier les peupleraies (0,8 et 0,7%).

La répartition des types de peuplement selon le type de propriété foncière est assez différente des valeurs moyennes connues pour la France : les forêts privées sont plus fréquentes que les forêts domaniales à 1414 m (52% contre 43%), mais l'ordre s'inverse en passant à 250 m (38% contre 54%), et la proportion des autres forêts soumises au régime forestier ("comm") reste faible (5% et 8%).

Tableau 6. Statistiques élémentaires des indices paysagers tirés de la carte forestière numérique de l'IFN. Cf. texte précédent pour la définition des indices et des types d'habitats (cf. le protocole d'analyse cartographique IFN pour plus de précisions). Pour des raisons liées à la méthode de découpage des taches dans le buffer et d'arrondi de surface, la somme des taches d'habitats n'est pas tout à fait égale à la surface théorique du buffer circulaire. Pour la classification "propriété foncière", les buffers à 500 m n'étant pas complets, la seconde série de valeurs correspond au buffer de R = 250 m.

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
surface d'habitats "forêt et forêt ouverte"	surf.foret.1414	0	490,8±110	625,0
surface d'habitats "forêt et forêt ouverte"	surf.foret.500	59,4	76,6±2,9	78,2
surface d'habitats "non forêt"	surf.non.foret.1414	0	132,1±106,8	610,0
surface d'habitats "non forêt"	surf.non.foret.500	0	1,5±2,9	18,7
surface d'habitats "forêt"	surf.foret.1414	0	487,8±110	625,0
surface d'habitats "forêt"	surf.foret.500	27,9	76,3±3,6	78,2
surface d'habitats "forêt ouverte"	surf.for.ouv.1414	0	3,1±11,9	136,7
surface d'habitats "forêt ouverte"	surf.for.ouv.500	0	0,3±2,1	40,2
surface d'habitats "landes"	surf.lande.1414	0	1,0±4,6	103,5
surface d'habitats "landes"	surf.lande.500	0	0,03±0,38	9,4
surface d'habitats "autres"	surf.autre.1414	0	131,2±106,7	610,0
surface d'habitats "autres"	surf.autre.500	0	1,5±2,8	18,7
surface d'habitats "feuillus"	surf.feui.1414	0	372,9±137,5	624,9
surface d'habitats "feuillus"	surf.feui.500	0	57,5±23,1	78,2
surface d'habitats "résineux"	surf.coni.1414	0	79±102,9	548,4
surface d'habitats "résineux"	surf.coni.500	0	13,1±19	78,1
surface d'habitats "mélange feuillus-résineux"	surf.mela.1414	0	35,9±54,5	416,1
surface d'habitats "mélange feuillus-résineux"	surf.mela.500	0	5,8±11,4	77,9
surface d'habitats "hors"	surf.hors.ess.1414	0	135,2±106,9	610,0
surface d'habitats "hors"	surf.hors.ess.500	0	1,8±3,6	50,2
surface d'habitats "futaie"	surf.fut.1414	0	273,9±183,8	624,9
surface d'habitats "futaie"	surf.fut.1414	0	43,9±28,5	78,1
surface d'habitats "mélange futaie-taillis"	surf.mela.fut.tail.1414	0	200,2±145,4	588,3
surface d'habitats "mélange futaie-taillis"	surf.mela.fut.tail.500	0	31,4±27,0	78,1
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.1414	0	13,6±30,7	450,1
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.500	0	1,8±5,8	66,8
surface d'habitats "futaie de feuillus"	surf.fut.feui.1414	0	165,5±165,2	619,5
surface d'habitats "futaie de feuillus"	surf.fut.feui.500	0	25,6±27,5	78,1
surface d'habitats "futaie de résineux"	surf.fut.coni.1414	0	79±102,9	548,4
surface d'habitats "futaie de résineux"	surf.fut.coni.500	0	13,1±19	78,1
surface d'habitats "futaie mixte"	surf.fut.mixt.1414	0	24,1±43,2	293,1
surface d'habitats "futaie mixte"	surf.fut.mixt.500	0	3,9±9,3	66,5

Nom (unité)	Code	Min	Moy±écart-type	Max
surface d'habitats "mélange de futaie de feuillus et taillis"	surf.fut.feui.tail.1414	0	188,4±145	588,4
surface d'habitats "mélange de futaie de feuillus et taillis"	surf.fut.feui.tail.500	0	29,6±26,9	78,1
surface d'habitats "mélange de futaie de conifères et taillis"	surf.fut.coni.tail.1414	0	11,8±27,9	337,6
surface d'habitats "mélange de futaie de conifères et taillis"	surf.fut.coni.tail.500	0	1,9±6,4	67,2
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.1414	0	13,6±30,7	450,1
surface d'habitats "taillis"	surf.tail.500	0	1,8±5,8	66,8
surface d'habitats "peupleraie"	surf.popul.1414	0	5,3±17,1	216,0
surface d'habitats "peupleraie"	surf.popul.500	0	0,6±3,2	53,7
surface d'habitats en terrain "domanial"	surf.doma.1414	0	266,0±241,2	624,9
surface d'habitats en terrain "domanial"	surf.doma.250	0	10,5±9,4	19,5
surface d'habitats en terrain "communal"	surf.comm.1414	0	32,1±94,4	624,9
surface d'habitats en terrain "communal"	surf.comm.250	0	1,6±5,0	19,5
surface d'habitats en terrain "privé"	surf.priv.1414	0	324,2±251,2	624,9
surface d'habitats en terrain "privé"	surf.priv.250	0	7,4±9,1	19,5

1.3.2. Variables issues de la photo-interprétation (PI) sur les buffers carrés

Le protocole de photo-interprétation est détaillé dans l'Annexe 2.

L'analyse des données issues de la photo-interprétation représente "le cœur" de la thèse. En effet la cartographie IFN ne fait pas état des habitats ouverts dans le paysage et notamment des coupes en forêt ; le seul moyen d'analyser l'effet de la présence des habitats cultivés et des coupes (dont nous avons explicité l'importance en introduction) était de les répertorier par le biais d'une nouvelle photo-interprétation. Le paysage environnant les relevés a été photo-interprété sur des buffers carrés de 400 ha en utilisant la BD-Ortho et le Scan25 et en distinguant les types d'habitats suivants par carré élémentaire de 1 ou 1,56 ha (selon la maille des relevés IFN) : landes, espaces ouverts avec fauchage culturales ou sans, zones non végétalisées, milieux aquatiques, clairières, coupes, peuplements jeunes et peuplements adultes (Figure 13). Bien qu'il soit plus pertinent d'un point de vue écologique de travailler sur un paysage isotrope, *i.e.* buffer circulaire, pour optimiser le travail de photo-interprétation, nous avons dû travailler sur des buffers carrés pour des raisons pratiques, ce qui par ailleurs a déjà été fait (Heikkinen *et al.*, 2004 ; Campagne *et al.*, 2006). En complément, ont été aussi mesurées les distances du relevé au plus proche type d'habitat (pour les mêmes habitats) et à la plus proche route pour 3 types de routes (chemin, route empierrée et goudronnée).

Le fait de photo-interpréter le paysage sur une maille élémentaire de 1 ou 1,56 ha a aussi permis de calculer les indices sur de plus petits buffers (en redécoupant le buffer de 400 ha) : 100 ha et 25/36 ha.

Des indices sommant différents types d'habitats semblables ont aussi été calculés : la distance au plus proche habitat "ouvert végétalisé extra-forêt" (minimum de la distance aux plus proches habitats avec ou fauchage culturales), la proportion d'habitats ouverts extra-forestiers (somme des habitats avec et sans fauchages culturales), la proportion d'habitats ouverts intra-forestiers (somme des habitats coupes et clairières), et enfin la proportion d'habitats ouverts (somme des deux indices précédents).

A noter que les distances proximales ont été mesurées dans la limite d'un rayon de recherche de 1000 m pour les habitats surfaciques et le ruisseau, les valeurs manquantes ont été remplacées arbitrairement par "1100 m". Les routes et voies ferrées

ont été mesurées sans limite de distance (mais les quelques valeurs manquantes ont été remplacées par la valeur "3500 m").

Les variables issues de la photo-interprétation (Tableau 7) ont été obtenues après deux photo-interprétations successives, la première ayant révélé un taux d'erreur d'identification ou de calcul de distance à l'habitat trop élevé pour être acceptable. Comme le travail de photo-interprétation est déjà conséquent en soi, et que l'IFN n'avait qu'un temps limité à consacrer au projet "Corylus", nous avons finalement décidé que des indices paysagers plus élaborés que la simple quantité d'habitat ou distance proximale ne seraient extraits que des données cartographiques IFN (disponibles en début de projet). En effet, ces calculs, pourtant assez simples, n'ont pas pu être faits par l'IFN sur cette couche issue de la photo-interprétation de la BD-ORTHO réalisée pour le projet.

Le premier chemin se rencontre à une distance faible (73 ± 227 m), la route empierrée à une distance de 500 m environ, et cette distance est logiquement plus faible que la distance moyenne à la route goudronnée la plus proche, mais l'écart est très réduit (60 m). La distance à la lisière la plus proche est supérieure à 300 m, ce qui correspond au choix initial des relevés IFN retenus.

Par ordre d'importance, les quatre principaux types d'habitats dans les buffers de 400 ha sont : les peuplements adultes ($74,9 \pm 13,9\%$), suivis des habitats avec façons culturales ($13,6 \pm 13,5\%$), des peuplements jeunes ($7,9 \pm 7,9\%$) et des coupes ($2,1 \pm 3,6\%$). Les quatre autres types d'habitats (zones non végétalisées, milieux aquatiques, sans façon culturale, clairières) couvrent en moyenne moins de 1% de la surface des buffers de 400 ha. Lorsqu'on passe à 100 ha et à 25/36 ha, la répartition moyenne par type d'habitats change avec une baisse rapide et logique de la part des habitats avec façons culturales (2,6 puis 0,13%) et une légère hausse de la part des peuplements jeunes (environ 9% puis 10%) et de la part des coupes dans le paysage (2,5 puis 2,7%).

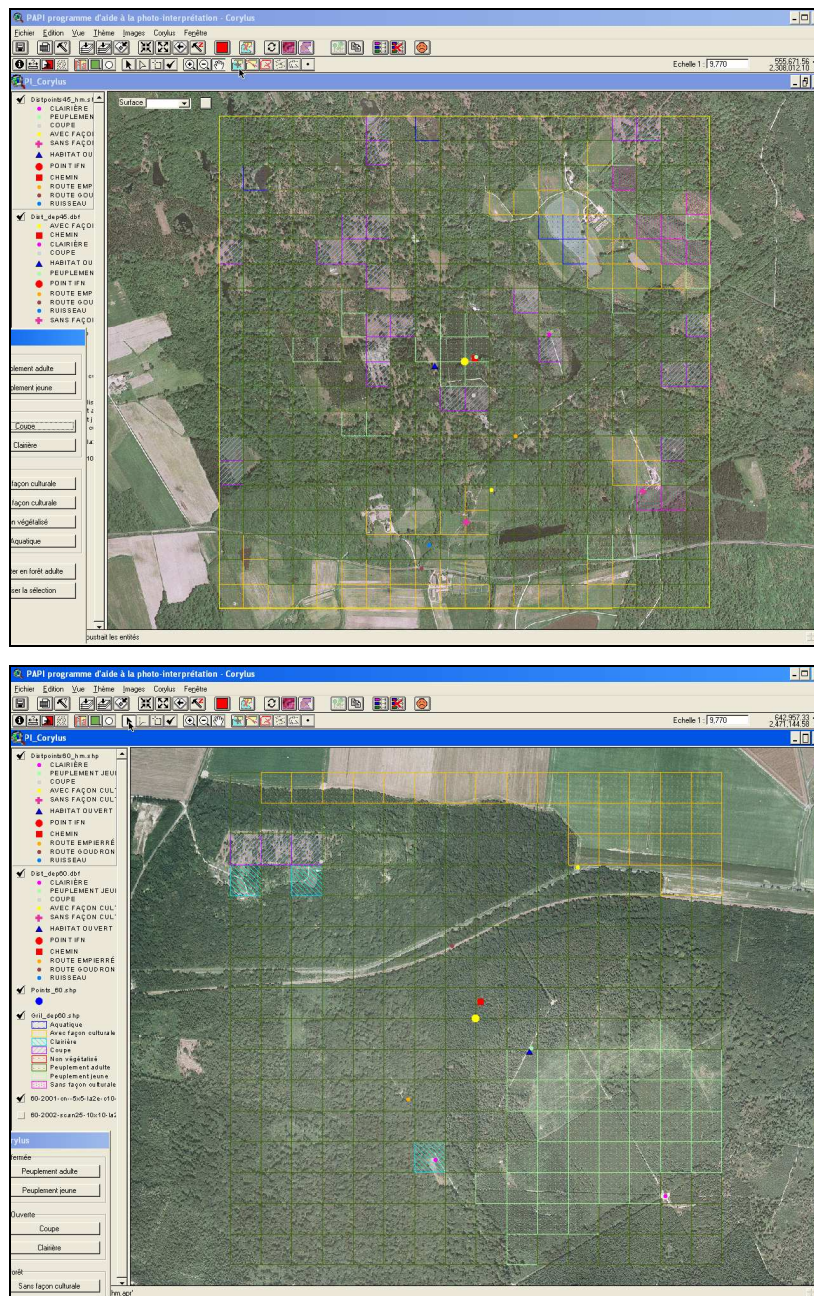


Figure 13 : Fenêtre de travail pour la photo-interprétation de la BD ORTHO ® selon le protocole d'analyse paysagère mis en place. L'image montre la grille d'interprétation (buffer carré de 400 ha) sur laquelle chaque maille élémentaire (1 ou 1,56 ha) est interprétée en type d'habitat présent.

Tableau 7. Statistiques élémentaires des indices paysagers issus de la photo-interprétation. Cf. protocole de photo-interprétation pour la définition précise des indices et des types d'habitats⁴.

Type d'indices	Code	Min	Moy±écart-type	Médiane	3 ^{ème} quartile	Max
Dist. proximale "ruisseau" (distance du point CPP au ruisseau le plus proche en m)	dist.eau	9,5	870,5±327,4	1100	1100	1100
Dist. proximale "chemin forestier"	dist.chemin	0,9	72,9±227	45,4	78,9	3500
Dist. proximale "route empierrée" (fermée au trafic)	dist.pierre	0,8	498,7±422,4	404,1	717,5	3500
Dist. proximale "route goudronnée ou voie ferrée" (ouverte au trafic)	dist.goudron	2,8	558,7±450,7	479,4	767,4	3500
Dist. proximale lisière du massif (ou à un "trou" dans le massif si plus près)*	dist.lis.corr	300,1	676±384,5	548,2	818,9	2719,6
Dist. proximale hab. "ouvert végétalisé extra-forestier" (compilant avec et sans façons culturales)	dist.non.foret	14,5	687,2±282,2	624,8	957,1	1100
Dist. proximale hab. "avec façons culturales"	dist.avec.cult	14,5	693,1±281,9	636,6	965,1	1100
Dist. proximale hab. "sans façon culturale"	dist.sans.cult	25,1	1001,2±187,1	1100	1100	1100
Dist. proximale hab. "clairière"	dist.clair	22,8	737,3±326,2	752,3	1100	1100
Dist. proximale hab. "coupe"	dist.coupe	3,1	377±349,5	251,3	545,2	1100
Dist. proximale hab. "peuplement jeune"	dist.ppt.jeune	1,0	353,2±301	274,2	510,9	1100
% hab. aquatiques sur 25/36 ha	p.aqua.25.36	0	0,06±0,60	0,0	0,0	8,33
% hab. aquatiques sur 100 ha	p.aqua.100	0	0,17±0,84	0,0	0,0	12,5
% hab. aquatiques sur 400 ha	p.aqua.400	0	0,35±1,1	0,0	0,3	14,84
% hab. "non végétalisés" sur 25/36 ha	p.non.veg.25.36	0	0,02±0,59	0,0	0,0	18,8
% hab. "non végétalisés" sur 100 ha	p.non.veg.100	0	0,15±1,2	0,0	0,0	23,44
% hab. "non végétalisés" sur 400 ha	p.non.veg.400	0	0,66±2,98	0,0	0,0	46,87
% hab. "avec façons culturales" sur 25/36 ha	p.avec.cult.25.36	0	0,13±2,20	0,0	0,0	75,0
% hab. "avec façons culturales" sur 100 ha	p.avec.cult.100	0	2,6±4,8	0,0	3,1	48
% hab. "avec façons culturales" sur 400 ha	p.avec.cult.400	0	13,6±13,5	10,2	21,5	74,6

⁴ * La variable "dist.lis.corr" est issue de la cartographie IFN mais présentée ici avec les autres distances à l'habitat extra-forestier.

Type d'indices	Code	Min	Moy±écart-type	Médiane	3 ^{ième} quartile	Max
% hab. "sans façon culturale" sur 25/36 ha	p.sans.cult.25.36	0	0,06±1,06	0,0	0,0	31,3
% hab. "sans façon culturale" sur 100 ha	p.sans.cult.100	0	0,1±0,67	0,0	0,0	12,5
% hab. "sans façon culturale" sur 400 ha	p.sans.cult.400	0	0,22±0,84	0,0	0,0	14,45
% hab. "clairières" sur 25/36 ha	p.clair.25.36	0	0,13±0,89	0,0	0,0	12,5
% hab. "clairières" sur 100 ha	p.clair.100	0	0,17±0,63	0,0	0,0	7,81
% hab. "clairières" sur 400 ha	p.clair.400	0	0,19±0,53	0,0	0,3	8,20
% hab. "coupes" sur 25/36 ha	p.coupe.25.36	0	2,68±7,82	0,0	0,0	68,8
% hab. "coupes" sur 100 ha	p.coupe.100	0	2,48±5,25	0,0	2,0	54,7
% hab. "coupes" sur 400 ha	p.coupe.400	0	2,14±3,58	0,4	2,7	40,23
% hab. "peuplements jeunes" sur 25/36 ha	p.ppt.jeune.25.36	0	9,8±17,5	0,0	0,1	100
% hab. "peuplements jeunes" sur 100 ha	p.ppt.jeune.100	0	9,0±11,8	4,7	14,1	100
% hab. "peuplements jeunes" sur 400 ha	p.ppt.jeune.400	0	7,9±7,9	5,9	11,7	78,75
% hab. "peuplements adultes" sur 25/36 ha	p.ppt.adult.25.36	0	87,1±19,5	1,0	1,0	100
% hab. "peuplements adultes" sur 100 ha	p.ppt.adult.100	0	85,4±13,7	89,1	95,3	100
% hab. "peuplements adultes" sur 400 ha	p.ppt.adult.400	19,8	74,9±13,9	76,5	85,2	100
% hab. "ouverts" sur 25/36 ha	p.ouv.25.36	0	3,04±8,22	0,0	0,0	75
% hab. "ouverts" sur 100 ha	p.ouv.100	0	5,35±6,9	3,1	7,8	60,9
% hab. "ouverts" sur 400 ha	p.ouv.400	0	16,1±13,3	13,3	24,2	75,8
% hab. "ouverts intra-forestiers" sur 25/36 ha	p.ouv.intra.25.36	0	2,84±7,86	0,0	0,0	68,8
% hab. "ouverts intra-forestiers" sur 100 ha	p.ouv.intra.100.	0	2,65±5,27	0,0	3,1	54,7
% hab. "ouverts intra-forestiers" sur 400 ha	p.ouv.intra.400	0	2,33±3,61	0,8	3,1	40,2
% hab. "ouverts extra-forestiers" sur 25/36 ha	p.ouv.extra.25.36	0	0,20±2,46	0,0	0,0	75,0
% hab. "ouverts extra-forestiers" sur 100 ha	p.ouv.extra.100	0	2,7±4,84	0,0	4,0	48
% hab. "ouverts extra-forestiers" sur 400 ha	p.ouv.extra.400	0	13,8±13,6	10,3	21,5	75,39

1.3.3. Réutilisation des données "type d'habitat" de la photo-interprétation : calcul de nouveaux paramètres à partir d'une procédure de rasterisation/vectorisation

Ce n'est qu'en dernière année du projet que nous nous sommes rendus compte des problèmes d'incohérence entre indices issus de la cartographie IFN, tels que la présence d'une surface d'habitat donné à une échelle mais son absence à l'échelle supérieure, l'incohérence entre nombre de taches et quantité d'habitat, ou encore entre nombre d'interfaces et nombre de taches (dus notamment à des problèmes persistants d'interfaces virtuelles non résolus sur les données IFN). Par la suite, nous avons donc décidé d'utiliser l'information paysagère de la PI de manière à pouvoir calculer des indices un peu plus sophistiqués et néanmoins très classiques en écologie du paysage, tels que le nombre de taches, la longueur d'interfaces...

Pour cela, nous avons réfléchi au moyen de récupérer l'information de base de la PI à savoir le type d'habitat occupant la maille élémentaire (1 ou 1,56 ha) du buffer de 400 ha pour chacun des 1932 points de relevés. Sans expliquer ici les détails de la procédure, ce qui serait fastidieux et sans grand intérêt, nous avons procédé à une rasterisation puis une vectorisation de l'information initiale géo-référencée, de manière à aboutir à une couche SIG propre sur laquelle peuvent être exécutés des calculs avec les outils présents sous la licence ArcInfo (ESRI® ArcMap™ 9.3) tels que Spatial Analyst (Figure 14).

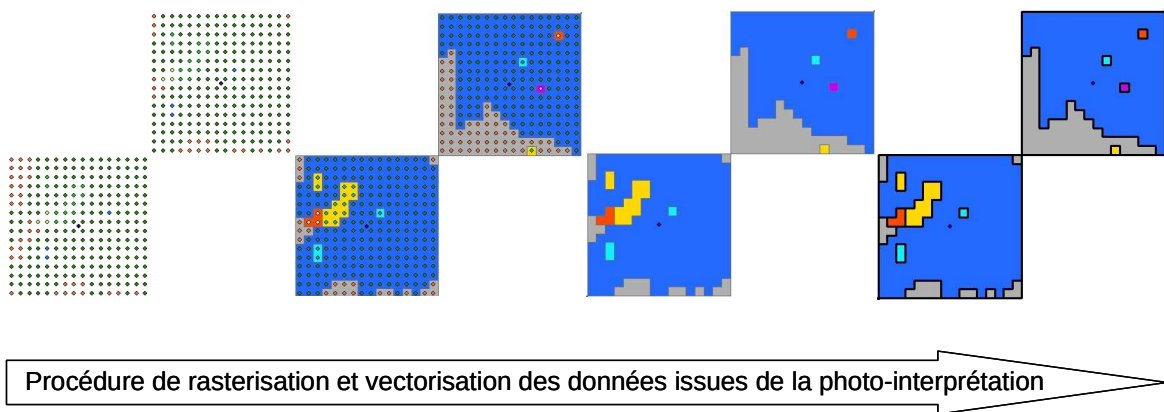


Figure 14 : Calculs d'indices de structure paysagère sous Arc View à partir des données de photo-interprétation. Les données IFN sur le type d'habitat à l'échelle du buffer de 400 ha sont traitées par un processus de rasterisation et de polygonisation en différentes étapes sous SIG après ajustement des coordonnées spatiales, de manière à aboutir à une couche d'information propre à partir de laquelle les indices de structure peuvent être extraits automatiquement.

L'objectif était de disposer d'indices de composition et de structure complétant la surface totale et la distance proximale à l'habitat, mais pouvant être interprétés, c'est-à-dire ayant une signification écologique. L'objet de notre étude étant la biodiversité et non pas le paysage, cela n'avait aucun intérêt de calculer une pléthore d'indices décrivant la structure paysagère tels qu'on peut le faire avec Fragstats ; trop d'auteurs utilisent ce logiciel "presse-bouton" en espérant mettre la main sur le bon indice expliquant la présence des organismes tout en ayant du mal à interpréter sa signification.

De plus, l'objet d'étude "biodiversité" implique, en ce qui nous concerne, de ne pas calculer d'indice d'hétérogénéité du paysage, qui est un indice pertinent lorsque l'on veut comparer entre eux des paysages ou lorsque d'un suivi diachronique de l'évolution du paysage *i.e.* lorsque l'objet d'étude est le paysage (Burel et Baudry, 1999).

Les indices calculés concernent le paysage présent sur le buffer carré de 400 ha (Tableau 8) :

- le type d'interfaces : longueur de lisière entre deux types d'habitats.
- le nombre de taches : nombre de taches par type d'habitat
- la distance moyenne à la tache : somme des distances à toutes les taches voisines d'un type d'habitat divisée par le nombre de taches
- la surface moyenne des taches : quantité d'habitat divisée par le nombre de taches
- la surface pondérée par la distance, de manière exponentielle ou non (*cf.* formules Tableau 8) : somme des rapports surface/distance à la tache pour toutes les taches d'un

type d'habitat (basé sur Hanski, 1994). Le rapport est maximal lorsque la tache est grande et proche/inclut le relevé, en lien avec l'hypothèse sur l'effet de la quantité et la proximité des habitats *cf.* H.4.3 en Annexe 1).

Toutes les distances ont été calculées du point de relevé à la lisière de la tache voisine ; pour la tache incluant le point de relevé ou à l'interface avec ce point (possibilité de quatre taches à l'interface à cause du maillage de PI centrée sur le point de relevé), la distance nulle a été remplacée par une distance arbitraire de 1 m.

Dans le Tableau 8 sont présentés les indices avec peu de valeurs manquantes et pour les habitats dont le gradient est suffisamment bien représenté au vu des analyses sur la surface des habitats (*cf.* 3.5.2). Ainsi, nous avons privilégié les indices concernant les habitats "avec façons culturales", "peuplements jeunes", "peuplement adultes" et "coupes", et inclus pour ces trois types d'habitats intra-forestiers les interfaces supplémentaires avec les habitats "sans façon culturelle" et "non végétalisé".

Tableau 8 : Statistiques élémentaires des indices paysagers issues de la rasterisation des habitats surfaciques de la photo-interprétation initiale.

Type d'indices	Code	Min	Moy±écart-type	Médiane	3ième quartile	Max
Dist. moyenne hab. "avec façons culturales" (moyenne de la distance du point CPP aux taches en m)	dist.moy.avec.cult	0,0	1115,5±892,2	759,5	974,1	3000,0
Dist. moyenne hab. "coupe"	dist.moy.coupe	0,0	1526,7±1204,5	838,5	3000,0	3000,0
Dist. moyenne hab. "peuplement adulte"	dist.moy.ppt.adulte	0,0	65,6±99,8	28,3	95,0	805,6
Dist. moyenne hab. "peuplement jeune"	dist.moy.ppt.jeune	0,0	722,0±731,4	566,6	749,8	3000,0
Longueur d'interface (lisière partagée) entre hab. "ppt. adulte" et "avec façons culturales" (en m) *	l.adulte.avec.cult	0,0	2953,0±2532,1	2500,0	4500,0	12375,0
Long. interface entre hab. "ppt. adulte" et "coupe" *	l.adulte.coupe	0,0	1235,0±1766,2	500,0	1750,0	11375,0
Long. interface entre hab. "ppt. adulte" et "ppt. jeune" *	l.adulte.jeune	0,0	3633,0±2789,4	3125,0	5500,0	13500,0
Long. interface entre hab. "ppt. adulte" et "non végétalisé"	l.adulte.non.veg	0,0	142,2±577,5	0,0	0,0	7625,0
Long. interface entre hab. "ppt. adulte" et "sans façon culturale"	l.adulte.sans.cult	0,0	98,0±326,2	0,0	0,0	3250,0
Long. interface entre hab. "coupe" et "avec façons culturales" *	l.coupe.avec.cult	0,0	41,2±166,8	0,0	0,0	3250,0
Long. interface entre hab. "coupe" et "non végétalisé"	l.coupe.non.veg	0,0	2,1±25,1	0,0	0,0	500,0
Long. interface entre hab. "coupe" et "sans façon culturale"	l.coupe.sans.cult	0,0	2,3±33,9	0,0	0,0	1250,0
Long. interface entre hab. "jeune" et "avec façons culturales" *	l.jeune.avec.cult	0,0	184,7±376,0	0,0	250,0	3875,0
Long. interface entre hab. "jeune" et "coupe" *	l.jeune.coupe	0,0	248,9±636,6	0,0	250,0	7600,0
Long. interface entre hab. "jeune" et "non végétalisé"	l.jeune.non.veg	0,0	7,8±61,8	0,0	0,0	1250,0
Long. interface entre hab. "jeune" et "sans façon culturale"	l.jeune.sans.cult	0,0	11,3±69,5	0,0	0,0	1125,0
Long. totale interfaces (somme des * précédentes)	l.interfaces.spe	0,0	8560,0±3820,0	8250,0	11000,0	21500,0
Nb. de types d'interface (nb de catégories présentes parmi les * précédentes)	nb.interfaces.spe	0,0	3,6±1,6	3,0	5,0	11,0
Nb. taches pour hab. "avec façons culturales"	nb.avec.cult	0,0	2,4±2,2	2,0	3,0	18,0

Type d'indices	Code	Min	Moy±écart-type	Médiane	3ième quartile	Max
Nb. taches pour hab. "coupe"	nb.coupe	0,0	2,0±2,6	1,0	3,0	16,0
Nb. taches pour hab. "ppt. adulte"	nb.ppt.adulte	1,0	2,2±1,6	2,0	3,0	11,0
Nb. taches pour hab. "ppt. jeune"	nb.ppt.jeune	0,0	3,8±2,7	3,0	5,0	17,0
Nb. total taches (somme des 4 indices précédents)	nb.taches.spe	1,0	10,4±5,4	9,0	13,0	44,0
Surface moyenne taches hab. "avec façons culturales" (surf. à 400 ha divisée par le nb. de taches)	surf.moy.avec.cult	0,0	24,7±33,3	13,9	33,6	298,4
Surf. moyenne taches hab. "coupe"	surf.moy.coupe	0,0	2,6±3,5	1,6	3,6	53,6
Surf. moyenne taches hab. "ppt. adulte"	surf.moy.ppt.adulte	9,0	204,3±119,2	168,5	326,6	400,0
Surf. moyenne taches hab. "ppt. jeune"	surf.moy.ppt.jeune	0,0	8,4±11,7	5,9	10,2	315,0
Surf. pondérée par la distance hab. "avec façons culturales" Σ (surf. tache / dist. du point CPP à la tâche)	surf.pond.avec.cult	0,0	22,3±346,0	6,2	17,6	13590,0
Surf. pondérée hab. "coupe"	surf.pond.coupe	0,0	74,2±479,0	0,4	2,5	15310,0
Surf. pondérée hab. "ppt. adulte"	surf.pond.ppt.adulte	12,8	28076,4±8618,3	30000,0	33906,3	40000,0
Surf. pondérée hab. "ppt. jeune"	surf.pond.ppt.jeune	0,0	540,1±1860,8	5,9	24,4	31500,0
Surf. pondérée par la distance prise en exponentielle hab. "avec façons culturales " Σ (exp(- dist. du point CPP à la tâche) x surf. tache)	surf.pond.exp.avec.cult	0,0	1,0±3,9	0,1	0,8	134,6
Surf. pondérée exp. hab. "coupe"	surf.pond.exp.coupe	0,0	1,0±4,9	0,0	0,2	151,7
Surf. pondérée exp. hab. "ppt. adulte"	surf.pond.exp.ppt.adulte	0,2	281,3±75,7	297,0	335,7	396,0
Surf. pondérée exp. hab. "ppt. jeune"	surf.pond.exp.ppt.jeune	0,0	6,7±18,6	0,4	3,8	311,9

La distance moyenne à la tache offre des informations différentes de la distance proximale sur la structure paysagère, puisque contrairement à leur proximité immédiate, les habitats "avec façons culturales" sont plus près en moyenne que les coupes, avec 1115,7 *versus* 1526,7 m ceci pouvant s'expliquer par la plus grande quantité de ces milieux à 400 ha et la rareté des coupes dans le paysage (*cf.* Tableau 7 précédent).

Parallèlement, on s'aperçoit que le nombre de taches de "coupe" est même plus faible que le nombre de tache de "peuplement adulte", habitat prédominant, alors que les peuplements jeunes, moins abondants que les habitats avec façons culturales sont toutefois nettement plus fragmentés que ces derniers (3,8 contre 2,4 taches en moyenne sur 400 ha). Il en résulte que les surfaces moyennes restent dominées par les peuplements adultes suivis des habitats avec façons culturales, des peuplements jeunes et des coupes, mais que les tailles moyennes sont extrêmement variables puisque l'écart-type est supérieur à la moyenne pour les trois types d'habitats ouverts (hors "peuplement adulte"). Toutefois, dès cette étape l'indice de surface moyenne des tâches est abandonné au vu de la corrélation systématique avec la surface totale ($r \geq 0,7$).

Lorsque l'on pondère les surfaces des taches par la distance au relevé, la variabilité des tailles de tache ou des distances à la tache est encore plus visible puisque, par exemple, l'écart-type de la surface pondérée par la distance pour les habitats avec façons culturales est plus de 15 fois supérieur à sa moyenne. Ceci montre à la fois que ce type d'indice est très sensible aux extrêmes – par opposition aux surfaces totales qui sont des indices plus stables (la variabilité de la surface est par exemple moindre que la variabilité de la distance) – mais aussi que des paysages de configurations spatiales très différentes existent sur le jeu de données (Figure 15) : grandes taches d'habitat à proximité *versus* petites taches à distance. Par la suite, seul l'indice de surface pondérée par la distance sous forme exponentielle sera conservé car le rapport écart-type/moyenne est moins déséquilibré que pour l'indice avec pondération simple ; de plus, il a été démontré que cet indice est plus à même de s'appliquer à différentes échelles et sur des structures paysagères variées (Moilanen et Nieminen, 2002).

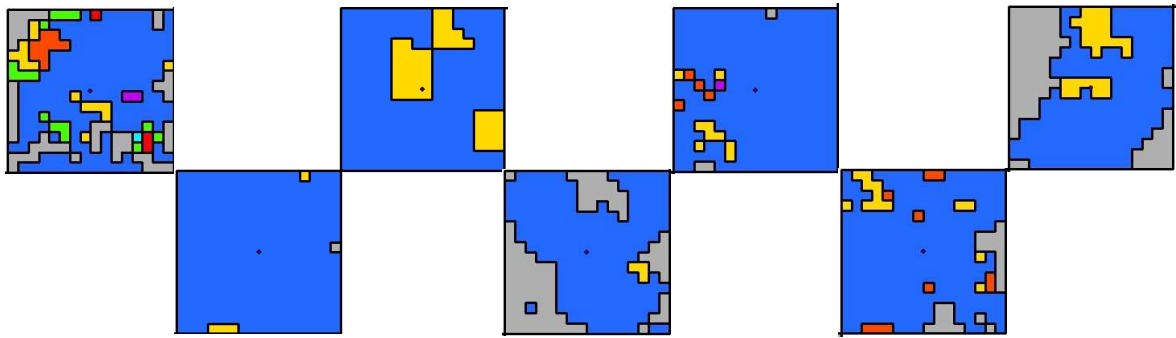


Figure 15 : Illustration de la diversité des mosaïques paysagères échantillonnées sur la zone d'étude.

Pour appréhender la diversité des habitats présents dans le paysage, plutôt que le nombre de types d'habitat par buffer nous avons retenu le nombre de types d'interfaces : cet indice a l'avantage de tenir compte à la fois du type d'habitat présent et de celui de son voisin (*cf. Rescia et al, 1994*). En concordance avec les précédents commentaires, les longueurs d'interfaces les plus importantes sont entre les peuplements adultes et jeunes, puis avec les habitats avec façons culturales, puis avec les coupes ; on retrouve le même classement pour les peuplements jeunes (interfaces plus nombreuses avec les habitats avec façons culturales puis avec les coupes) et les coupes. Les autres types d'interfaces, avec les habitats sans façons culturales et non végétalisés, seront ignorés dans la suite de l'étude étant donnés leur faible représentation et les grands écart-types.

1.4. Données floristiques

La nomenclature mentionnée est celle de la BDNFF (v4.02) pour les phanérogames et la BDNBE (v1.00) pour les bryophytes de Tela-Botanica (2008). La liste des espèces figure en Annexe 3.

1.4.1. Richesse moyenne des relevés et variation intra-annuelle

Si les relevés de l'IFN sont inventoriés durant toute l'année, le nombre de relevés faits en saison de végétation est plus élevé (68% des relevés avec une date renseignée ont été réalisés entre les mois de Mai et Octobre, *cf.* Tableau 9). Comme le montre la Figure 16, le pic de richesse totale par relevé est en Juin et le creux en Janvier. Le nombre d'espèces moyen par relevé sur l'ensemble de l'année est de $15,7 \pm 6,8$ espèces, avec un minimum à 1 et un maximum à 53.

Tableau 9. Moyenne du nombre total d'espèces par relevé (700 m²) en fonction du mois du relevé et nombre de relevés disponibles sur l'échantillon. ND : non déterminé (le mois du relevé n'est pas renseigné dans la BD de l'IFN).

Mois	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	ND	Moy.
RS.totale	12,1	14,4	14,3	15,5	15,9	17,3	16,4	16,6	16,3	16,1	15,7	14,5	13,5	15,7
Nombre de relevés	99	63	111	63	153	207	222	218	227	234	122	141	72	1932

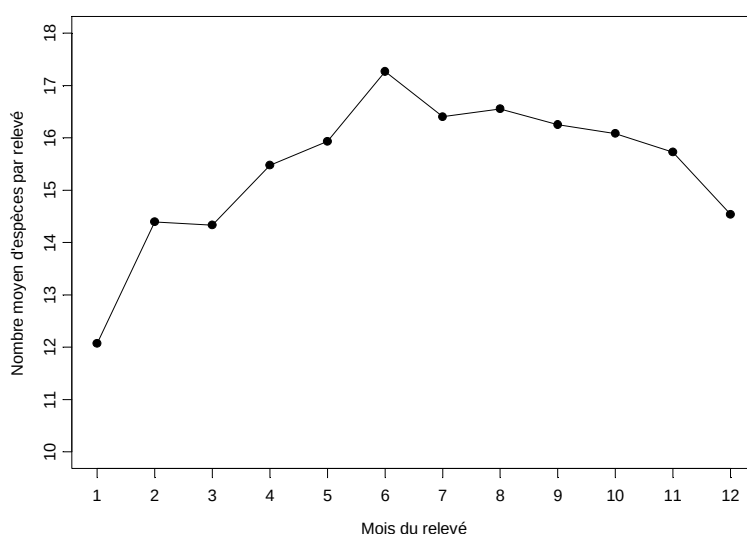


Figure 16. Nombre moyen d'espèces par relevé (RS.totale moyenne) en fonction du numéro de mois du relevé (1 correspond à Janvier et 12 à Décembre).

Au total, 428 taxons ont été échantillonnés : sur ces taxons, 411 sont identifiés à l'espèce et 17 au genre. Dans la mesure où l'on peut émettre l'hypothèse que deux taxons proches sur un même relevé n'ont pas été confondus, chaque occurrence au sein d'un relevé doit être prise en compte pour calculer la richesse spécifique totale et les richesses par traits de vie si le trait de vie est identifiable. En revanche, dans le cas des traitements statistiques au niveau espèce, seules 411 espèces ont été retenues.

Parmi les espèces les plus fréquentes, on note par ordre croissant : *Corylus avellana* (507 occurrences), *Pinus sylvestris* (529), *Molinia caerulea* (541), *Teucrium scorodonia* (542), *Carex pilulifera* (547), *Hedera helix* (611), *Deschampsia flexuosa* (692), *Fagus sylvatica* (863), *Quercus robur* (875), *Carpinus betulus* (908), *Pteridium aquilinum* (936), *Lonicera periclymenum* (967), *Polytrichum formosum* (980) *Quercus petraea* (1079), *Betula pendula* (1182), *Rubus fruticosus* (1567).

1.4.2. Traits de vie des espèces

Nous avons utilisé deux bases de données sur les traits de vie : Julve (baseflor 2009) et Bioflor (<http://www.ufz.de/bioflor/index.jsp>, Kuhn *et al.*, 2004).

Les différents traits analysés sont : (1) la forme biologique selon Raunkier, l'appartenance au groupe des graminoides (regroupant les Joncacées, les Cypéracées et les Graminées), (2) l'habitat préférentiel à partir des informations sur les associations dans lesquelles l'espèce est rencontrée (deux sources comparées : Julve et Bioflor), (3) la présence de l'espèce dans des habitats de type "coupe forestière", (4) l'appartenance au groupe des espèces de forêt ancienne (selon Hermy *et al.* 1999), (5) le comportement selon un gradient d'urbanité (Bioflor) et (6) selon un gradient d'hémérobie (Bioflor), (7) la valeur indicatrice moyenne du relevé pour l'hémérobie (basé sur le même principe que les autres valeurs indicatrices moyenne de type Ecoplant ou Ellenberg), (8) le type de stratégie adaptative CSR de Grime (Hodgson *et al.*, 1995), (9) le mode préférentiel de reproduction, (10) de dispersion et (11) de pollinisation, (12) le poids moyen de la graine et (13) la combinaison poids-longueur de la graine. La construction des groupes au sein de ces différents traits de vie est détaillée dans l'Annexe 3.

Les classes d'origine ont été regroupées de manière à avoir un nombre suffisant d'espèces et d'occurrence d'espèces pour chaque groupe écologique ou biologique. Les autres préférences écologiques comme le degré d'héliophilie, la qualité de la nutrition azotée et l'acidité du sol ont été intégrées dans les analyses sous la forme d'une valeur indicatrice moyenne (Ellenberg *et al.*, 1992).

Tableau 10. Traits de vie utilisés, source d'origine, catégories définies avec entre parenthèses le nombre d'espèces.

Trait de vie	Origine	Catégorie et/ou symbole utilisé (nombre d'espèces)
Forme biologique	Julve	chaméphyte C (19) ; géophytes G (61) ; hémicryptophytes H (199) ; phanérophytes P (91) ; thérophytes T (19) ; bryophytes B (32) ; indéterminé (7)
Graminoïde	-	Graminoïde (72) ; non-graminoïde (340) ; indéterminé (16)
Habitat préférentiel	Julve	forestière F (109) ; péri-forestière PF (143) ; non forestière NF (78) ; hygrophile HYG (52) ; indéterminé (46)
Habitat préférentiel	Biolflor	1F (41) ; 2F-PF (135) ; 3PF (12) ; 4PF-NF (44) ; 5NF (17) ; 6G (94) ; 7HY (4) ; indéterminé (81)
Habitat "coupe forestière"	Biolflor	coupe (87) ; indéterminé (81)
Espèce de forêt ancienne	Hermu	ancien5* (37) ; ancien1** (95)
Urbanité	Biolflor	1 (132) ; 2 (155) ; 3 (52) ; 4 (9) ; 5 (2) ; indéterminé (78)
Hémérobie	Biolflor	1.5 (4) ; 2.5 (196) ; 3 (82) ; 3.5 (36) ; 4 (18) ; 4.5 (12) 5 (3) ; indéterminé (77)
Stratégie adaptative de Grime	Biolflor	hémérobie<3 (200) ; hémérobie=3 (82) ; hémérobie>3 (69)
Mode de reproduction	Biolflor	C (144) ; CR (13) ; CS (86) ; CSR (98) ; R (2) ; S (3) SR (3) ; indéterminé (79)
Mode de dispersion	Julve	s (112) ; ssv (38) ; sv (187) ; vvs (16) ; indéterminé (75)
Mode de pollinisation	Biolflor	anémochore (91) ; autochore (5) ; barochore (88) ; dyszoochore (10) ; endozoochore (58) ; épizoochore (68) ; hydrochore (21) ; myrmécochore (29) ; indéterminé (58)
Poids de la graine	Biolflor	anémogame (97) ; autogame (31) auto-/anémogame (8) auto-/entomogame (30) ; entomogame (168) ; entomo-/anémogame (1) ; indéterminé (93)
Longueur de la graine	Biolflor	graine légère (58) ; graine moyenne (114) ; graine lourde (58) ; indéterminé (198)
Poids et longueur de la graine	Biolflor	graine courte (71) ; graine de longueur moyenne (136) ; graine longue (69) ; indéterminé (152)
	Biolflor	graine légère et courte (326) ; autre type de graine (326) ; graine lourde et longue (47)

* ancien5 : espèce citée dans au moins 5 études parmi les 12 référencées par Hermu *et al.* (1999) ;

** ancien1 : espèce citée dans au moins 1 étude parmi les 12 études référencées par Hermu *et al.* (1999).

Les relevés floristiques sont constitués majoritairement d'espèces hémicryptophytes et phanérophytes, sont composés pour moitié de forestières et de péri-forestières selon Julve mais majoritairement d'espèces forestières à péri-forestières selon Biolflor (Tableau 11). Le nombre moyen d'espèces de coupe forestière est élevé, ce qui présage sans doute d'une faible discrimination pour ce trait de vie. La distribution des espèces pour les deux traits urbanité et hémérobie devrait permettre d'analyser la

réponse des groupes extrêmes. Les communautés contiennent en moyenne 4,5 espèces de forêt ancienne en prenant la classification la moins restrictive (ancien1).

Les relevés sont pour la plupart composés d'espèces compétitrices (type C de Grime), et sont dominés à parts égales par des espèces se reproduisant par voie sexuelle uniquement et par des espèces se reproduisant par voie sexuelle ou végétative. Par ailleurs, les relevés sont dominés par des espèces anémochores et endozoochores. Selon Julve, les relevés sont riches en espèces anémogames et secondairement en espèces entomogames, mais l'écart est moindre entre ces deux catégories selon Bioflor. Malgré une répartition équilibrée des espèces en deux catégories calées sur la distribution du poids et de la longueur de la graine sur l'ensemble des espèces (premier et dernier quartiles), la richesse en espèces à graine légère ou à graine légère et courte est beaucoup plus faible que celles de l'autre groupe, ce qui traduit que ces espèces sont moins fréquentes sur l'échantillon.

Tableau 11. Statistiques élémentaires des richesses spécifiques par groupe écologique.

Groupe écologique	Min	Moy±écart-type	Max	Groupe écologique	Min	Moy±écart-type	Max	Groupe écologique	Min	Moy±écart-type	Max
RS totale	1	15,7±6,8	53	RS heme<3	0	7,5±3,8	26	RS myrmécochore	0	0,9±1,2	8
RS chaméphyte	0	1,2±0,9	5	RS heme=3	0	4,1±2,2	14	RS anémogame	1	7,0±2,8	22
RS géophyte	0	1,2±1,2	8	RS heme>3	0	1,3±1,6	11	RS entomogame	0	2,9±2,7	18
RS hémicryptophyte	0	5,3±4,0	29	vim.heme	2,4	2,8±0,1	3,5	RS entomogame/anémogame	0	0,2±0,4	2
RS phanérophYTE	1	6,1±2,8	18	RS ancien1	0	4,5±3,7	25	RS entomogame/autogame	0	1,7±1,6	12
RS bryophyte	0	1,5±1,3	8	RS ancien5	0	2,2±2,1	15	RS hydrogame	0	1,0±0,9	5
RS graminioïde	0	2,8±2,1	15	RS c	1	7,8±3,4	30	RS anémogame BF	0	6,2±2,6	20
RS F	0	7,2±3,5	23	RS cs	0	2,9±2,2	17	RS autogame	0	0,4±0,8	7
RS PF	0	5,2±3,1	25	RS csr	0	2,1±2,1	14	RS autogame/entomogame	0	0,4±0,7	5
RS NF	0	0,8±1,2	14	RS s	0	5,2±2,2	14	RS entomogame	0	4,5±3,4	21
RS HYG	0	0,7±0,9	8	RS ssv	0	1,8±1,4	8	RS entomogame/anémogame	0	0,2±0,4	1
RS.1F	0	1,4±1,2	9	RS sv	0	5,4±4,1	28	RS graine légère	0	1,7±1,4	10
RS 2F-PF	0	8,6±4,6	32	RS vvs	0	0,5±0,7	4	RS graine lourde	0	4,3±2,5	16
RS 3PF à 5NF	0	0,4±0,8	11	RS anémochore	0	4,1±2,2	15	RS graine légère et courte	0	0,8±1,1	9
RS 6G	0	2,5±1,9	12	RS autochore	0	0,2±0,4	2	RS graine lourde et longue	0	4,2±2,4	14
RS coupe	0	4,1±2,5	19	RS barochore	0	1,4±1,5	10				
RS urban1	0	3,0±2,0	17	RS dyszoochore	0	2,0±1,0	5				
RS urban2	0	7,7±4,2	31	RS endozoochore	0	3,3±2,2	13				
RS urban3	0	1,9±1,6	14	RS épizoochore	0	1,6±1,7	17				

2. ANALYSES STATISTIQUES

2.1. Analyses préliminaires : corrélations entre prédicteurs

Nous avons analysé au préalable les corrélations simples entre variables paysagères de manière à détecter et éliminer si possible les variables redondantes et quantifié les corrélations entre indices associés au même type d'habitats (proportion sur 400 ha, sur 100 ha ou distance proximale). Les corrélations entre variables stationnelles, dendrométriques et paysagères sont importantes à regarder mais cela est un peu plus compliqué dans la mesure où nous avons beaucoup de facteurs pour le type de station et le type de peuplement.

2.2. Démarche et modèles statistiques utilisés pour la réponse de la flore aux facteurs locaux, paysagers et spatiaux

Les effets du paysage environnant sur la biodiversité floristique ont été testés à l'échelle des relevés floristiques (diversité alpha), à trois niveaux :

- (1) sur la richesse spécifique de différents groupes écologiques ou biologiques de la flore ;
- (2) sur la fréquence de chaque espèce.
- (3) sur la composition floristique de la communauté ;

La réponse au niveau "groupe écologique ou biologique" (richesse spécifique) repose sur l'utilisation de modèles linéaires à effets mixtes (procédures *lme* de S+). L'analyse de la réponse au niveau "espèce" s'est faite au moyen de régression logistique (procédure *glm* sous S+). L'intérêt d'avoir recours à des modèles à effets mixtes réside dans une meilleure prise en compte de la structure de l'échantillonnage, en partie de sa structure spatiale. Cependant, nous n'avons pas appliqué faute de temps de modèle

linéaire généralisé aux analyses par espèce et les modèles sont donc restés des modèles à effets fixes.

La réponse au niveau de la composition floristique de la communauté s'est faite sous R (R Development Core Team, 2008) par des analyses multivariées de type AFC et ACC (Ter Braak, 1986) au moyen des packages *ade4* avec les fonctions *dudi.coa* et *cca* (Chessel et *al.*, 2004), et par des ACC partielles au moyen du package *vegan* sous R avec la fonction *cca* (Oksanen et *al.*, 2009).

Quel que soit le niveau analysé, la structure des modèles comprenait lorsque cela a été possible les quatre composantes suivantes (Heikkinen et *al.* 2004) :

- (1) les caractéristiques stationnelles : climat, topographie, sol, type de peuplement ;
- (2) le type de peuplement forestier apprécié par différentes variables ;
- (3) les effets du paysage environnant, décomposés en plusieurs groupes : surfaces couvertes par les différents types d'habitats (avec des variables intra- et extra-forestières), indices de distance aux linéaires intra-forestiers, indices de structure paysagère (nombre de tâches, longueur d'interfaces, indice de connectivité) ;
- (4) les facteurs spatiaux, appréhendés par les coordonnées géographiques des relevés (*cf.* Heikkinen et *al.*, 2004) en testant un effet aléatoire "région" (partie RS), puis ensuite en incluant directement des combinaisons des coordonnées géographiques (partie ACC).

Le grand nombre d'indices disponibles calculés sur chaque point et la multiplication des échelles soulève le problème du nombre très élevé de prédicteurs, avec le risque sous-jacent de détecter des effets de manière fortuite. Un ratio de 1/20 entre le nombre d'observations et le nombre de prédicteurs est généralement préconisé dans le cas de construction d'un modèle statistique à valeur prédictive (Harrell, 2001), mais on peut retenir un ratio de 1/10 si on ne cherche pas à avoir un modèle prédictif mais simplement explicatif. Ce ratio est néanmoins largement dépassé pour cette étude, puisque le nombre total de prédicteurs locaux et paysagers disponibles est d'environ 310 (pour 1932 points).

Pour analyser l'effet des variables paysagères sur la biodiversité floristique, nous avons mené une analyse globale à l'échelle de la zone d'étude sans chercher à découper notre zone d'étude. Le facteur "région" mis dans les modèles sur la richesse permettra de vérifier s'il existe des particularités régionales. La prise en compte des coordonnées a permis un contrôle plus précis des facteurs spatiaux (point discuté en partie 2.6).

2.3. Réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques ou biologiques

Pour aboutir au modèle global, nous avons procédé en deux étapes.

Étape 1 : sélection du meilleur modèle intégrant les effets locaux : station (sol, topographie) et peuplement (essence, âge, ouverture, surface terrière) et un effet aléatoire "region" ; les variables locales ont été sélectionnées pour chaque groupe écologique de la manière suivante :

1-1 : test de chacun des paramètres locaux et sélection des paramètres significatifs parmi les 14 variables suivantes : dateeco, vim.L, vim.F, vim.pH, vim.N, vim.ST, G, alti, topo, agemax, ppseudo, comp, cpe et ppt.local.simp ; les variables ont été testées sous forme simple et polynomiale ;

1-2 : construction du modèle additif à partir des variables significatives de l'étape 1-1, puis test des effets de chaque variable du modèle complet ; les variables devenues non significatives sont alors enlevées du modèle local ; cette étape est reproduite pour aboutir à un modèle allégé où toutes les variables locales sont significatives à $p = 0,05$.

Étape 2 : ajout de chaque variable paysagère au modèle précédent.

Les modèles ont été sélectionnés sur la base du critère d'Akaike modifié AICc (Lee et Tsai, 1998), en comparant les modèles entre eux et à un modèle ne tenant compte que des effets aléatoires (appelé modèle "nul"). Cette démarche doit aboutir à un modèle assez robuste, à condition de s'être débarrassé au préalable des variables redondantes. Par ailleurs, cela se fait au détriment de la mise en évidence d'effets significatifs pour des variables secondaires, c'est-à-dire qui n'auraient d'effets significatifs qu'une fois d'autres variables prises en compte. Mais vu le nombre de prédicteurs à tester, il nous paraît important de procéder à une intégration progressive des prédicteurs dans le modèle par lot de variables et non *via* une procédure pas à pas, comme cela se fait généralement (Kolb et Diekmann, 2004 ; Smith *et al.*, 2009 ; Torras *et al.*, 2008).

Nous n'avons pas testé l'effet additif des différentes variables paysagères sur les richesses spécifiques par groupe écologique. Nos conclusions sur les effets des variables paysagères sont donc à prendre avec précaution car les effets indiqués par la suite sur les richesses spécifiques ne sont pas tous additifs.

2.4. Réponse au niveau espèce

La réponse de chaque espèce aux variables locales paysagères a été ajustée en utilisant un modèle de régression logistique :

$$\text{logit}(p_i) = \log\left(\frac{p_i}{1 - p_i}\right) = \alpha + \beta_i.X_i + \varepsilon \quad (\text{eq.1})$$

Pour éviter les problèmes d'ajustement des modèles (Kolb et Diekmann, 2004), nous avons supprimé les espèces présentant moins de 40 occurrences et celles présentant plus de 908 occurrences, et donc conservé 105 espèces pour cette partie de l'analyse.

2.4.1. Réponse aux indices paysagers issus de la photo-interprétation

Toutes les variables paysagères ont été testées en corrigeant pour les effets stationnels à partir d'une sélection des variables stationnelles sur la base du nombre de fois où la variable avait un effet significatif sur la fréquence dans des modèles univariés ajustés au préalable. Le même modèle (modèle 2) a été ajusté à chaque espèce. Ensuite, 25 variables issues de la photo-interprétation "var.PI" ont été ajoutées l'une après l'autre au modèle précédent (modèle 3), puis comparées entre elles et avec le modèle 2 en utilisant l'AICc.

$$\log(p_i) = \varepsilon \quad (\text{modèle 1})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.L} + \text{vim.L}^2 + \text{vim.F} + \text{vim.F}^2 + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + G + \text{pppseudo} + \text{comp} + \text{ppt.local.simp} + \varepsilon \quad (\text{modèle 2})$$

$$\log(p_i) = \text{dateeco} + \text{vim.L} + \text{vim.L}^2 + \text{vim.F} + \text{vim.F}^2 + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + G + \text{pppseudo} + \text{comp} + \text{ppt.local.simp} + \text{var.PI} + \varepsilon \quad (\text{modèle 3})$$

Toutes les valeurs de distance ont subi une transformation logarithmique $y' = \log(y+1)$ pour obtenir une meilleure distribution. Tous les modèles se sont limités à tester des effets linéaires sans chercher à tester des relations de forme polynomiale. Nous nous sommes aussi limités dans cette partie à ajuster l'effet de chaque variable paysagère

sans chercher à ajuster des modèles additifs. Les variables paysagères significatives ont été sélectionnées en considérant un écart d'AICc d'au moins 5 entre les modèles 3 et 2, ce qui correspond à peu près à un seuil de significativité pour la variable paysagère <1%.

Compte-tenu de la multiplicité des modèles possibles (nombre de variables, modèles à interaction ou additifs), du nombre d'espèces ($n = 105$) et de la difficulté en résultant à les comparer (emboîtement nécessaire ou non, similitude du modèle comparé entre espèces...), le travail présenté dans cette partie du mémoire met l'accent sur les disparités des effets selon le facteur paysager concerné, l'échelle paysagère étudiée, l'appartenance ou non au paysage forestier de l'habitat concerné. Nous avons volontairement choisi ici de limiter la citation de listes d'espèces "non stabilisées", et de leurs traits associés, en conséquence, discutables. Lors de la comparaison de différents modèles paysagers entre eux, par exemple deux modèles 3 (modèle à 400 ha vs 100 ha ou modèle paysage intra- vs paysage extra-forestier), un écart d'AICc d'au moins 2 points correspondant à une valeur de significativité d'environ 5% a été considéré (*cf.* Figure 17).

Comme pour les analyses au niveau richesse spécifique, la considération des traits de vie à ce stade de l'analyse au niveau espèce n'a pas été satisfaisante (nous avons par ailleurs analysé la corrélation entre traits de vie et profil de réponse des espèces), nous avons choisi de ne pas approfondir davantage l'étude au niveau de l'analyse par espèce, et de mettre plus tard l'accent sur une approche au niveau de la communauté par ACC, en considérant le paysage dans son ensemble (modèles paysagers multivariés). En conséquence, les espèces et traits écologiques des communautés influencés par le paysage avoisinant ne sont abordés qu'à la suite des différentes analyses exécutées par ACC (voir partie 2.5.4). Toutefois, pour illustrer le propos, les espèces sont citées en fonction du sens des effets pour le paysage à 400 ha.

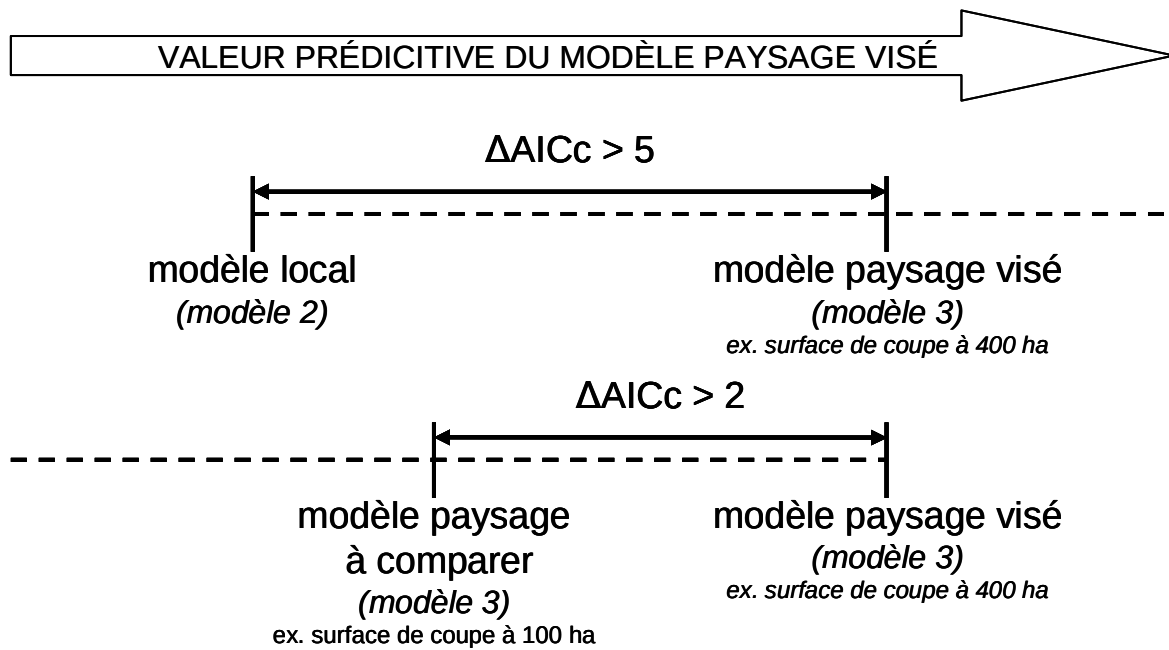


Figure 17 : Les deux critères de comparaison entre modèles paysagers. Ces critères ont été utilisés pour vérifier si une échelle explique mieux la présence des espèces qu'une autre, ou si le paysage extra-forestier explique mieux que le paysage intra-forestier. Le modèle paysager qu'on évalue comme meilleur modèle doit avoir un écart d'AICc ≥ 5 avec le modèle local ($p < 0,01$) et ≥ 2 avec le modèle paysager "moins bon". L'exemple donné permet de comparer le pouvoir d'explication de l'échelle 400 ha par rapport au pouvoir d'explication de l'échelle 100 ha.

2.4.2. Réponse aux indices paysagers liés à la composition en essences

Deux séries de modèles ont été comparés : la première avec la date du relevé (dateeco) ; la seconde série avec la date du relevé (dateeco) et la vim pour le pH (vim.pH).

Pour chaque série, neuf modèles ont été comparés et intègrent selon le cas et de différentes manières (forme additive avec ou sans interaction) la composition en essences locale simplifiée en deux classes "feuillus" ou "conifères" ("comp2", cf. Tableau 3) et la composition en essences du paysage environnant (feuillus ou conifères) dans le buffer R = 1414 m. Les deux indices paysagers n'ont pas été mis ensemble dans le même modèle étant donné leur niveau de corrélation (R = -0,63, p < 0,0001). Les neuf modèles comparés par AIC sont précisés ci-dessous avec une écriture simplifiée :

$\log(\pi) = \varepsilon$	(modèle 1)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \varepsilon$	(modèle 2)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} + \varepsilon$	(modèle 3)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{surf.feui.1414} + \varepsilon$	(modèle 4)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{surf.coni.1414} + \varepsilon$	(modèle 5)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} + \text{surf.feui.1414} + \varepsilon$	(modèle 6)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} + \text{surf.coni.1414} + \varepsilon$	(modèle 7)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} * \text{surf.feui.1414} + \varepsilon$	(modèle 8)
$\log(\pi) = \text{dateeco} + \text{vim.pH} + \text{vim.pH}^2 + \text{comp2} * \text{surf.coni.1414} + \varepsilon$	(modèle 9)

Afin de simplifier l'analyse et la détermination des profils de réponse, nous n'avons pas testé de modèle avec les indices de surface sous une forme polynomiale. Cette réponse correspondrait à un maximum ou minimum de fréquence de l'espèce pour une quantité intermédiaire de feuillus ou de conifères à l'échelle du paysage, ce qui est tout à fait envisageable. Toutefois, tester proprement un effet avec optimum d'une variable mériterait d'être fait sur seulement quelques espèces modèles et plutôt par le biais de simulations.

Le modèle avec l'AIC le plus faible a été considéré comme le plus parcimonieux et a été sélectionné pour chaque espèce. Néanmoins, si un modèle plus simple possédait un AIC supérieur de moins de 10 points à l'AIC le plus faible, le modèle plus simple a été sélectionné. Par exemple, lorsque le modèle 8 était sélectionné, nous avons regardé l'écart d'AIC avec les modèles plus simples : modèle 6, 4, 3 ou 2 voire modèle nul (modèle 1) à l'extrême. Idem pour le modèle 9 comparé au 7, 5 3 ou 2. Idem pour le modèle 6 (resp. 5) comparé aux modèles 4 ou 2 (resp. 5 ou 2).

Ensuite, les coefficients du modèle retenu par comparaison des modèles emboîtés ont servi à déterminer le profil de réponse des espèces aux facteurs environnementaux. La préférence locale a été déterminée à partir du coefficient associé à "comp2" et la préférence au niveau paysage a été déterminée par le signe du coefficient associé à "surf.feui.1414" ou "surf.coni.1414" : un coefficient positif pour "surf.feui.1414" indiquait que l'espèce préfère les feuillus et un coefficient négatif le contraire (et inversement pour le coefficient associé à "surf.coni.1414").

Comme plusieurs modèles étaient concurrents, nous avons aussi regardé le modèle symétrique pour apprécier la cohérence de la réponse au facteur paysager, avec l'hypothèse suivante : si l'espèce répond positivement à la quantité de feuillus au niveau paysage, il est attendu qu'elle réponde de manière négative à celle de conifères. Cependant, la réponse n'est pas systématiquement celle attendue car il s'agit d'une corrélation forte entre les deux indices paysagers mais pas davantage. Lorsque la réponse était incohérente, nous avons regardé si le modèle symétrique était retenu par l'AIC : (1) si le modèle symétrique était significatif, nous avons considéré que l'espèce répondait de manière incohérente au facteur paysager ; (2) mais si le modèle symétrique n'était pas significatif, la préférence est restée définie avec le modèle sélectionné.

Nous avons aussi examiné la cohérence de la réponse entre le niveau local et paysager lorsque le modèle sélectionné combinait les deux effets (modèles 6 à 9). Neuf profils de réponse au facteur "composition en essences" ont été définis :

- espèce indifférente (local ou paysage) ;
- espèce préférant les feuillus au niveau local ;
- espèce préférant les feuillus au niveau paysage ;
- espèce préférant les feuillus au niveau local et au niveau paysage ;
- espèce préférant les conifères au niveau local ;
- espèce préférant les conifères au niveau paysage ;
- espèce préférant les conifères au niveau local et au niveau paysage ;
- espèce présentant une interaction entre les préférences locale et paysagère (profil à interaction) ;
- espèce présentant une préférence de même sens pour les feuillus et les conifères au niveau paysage ou espèce à préférences locale et paysagère opposées.

Les résultats obtenus avec les deux séries de modèles (avec ou sans correction par vim.pH) ont été croisés pour estimer la stabilité de réponse selon le type de correction.

2.5. Analyse de la réponse de la composition floristique par analyse multivariée (AFC et ACC)

De manière à compléter les analyses en abordant la réponse de la flore pour l'ensemble de la communauté floristique, nous avons soumis le tableau floristique à une analyse factorielle des correspondances suivie de plusieurs analyses canoniques des correspondances (ACC) en couplant le tableau floristique à différents tableaux de variables écologiques. Cette approche nous a aussi permis de nous affranchir des problèmes de modélisation rencontrés pour la réponse de la RS et de la fréquence des espèces. Les espèces dont la fréquence est trop faible sont exclues du tableau floristique, pour ne pas surévaluer leur rôle au sein de la communauté. De plus, bien qu'il serait préférable de travailler avec les coefficients de détermination ajustés (R^2 ajustés) pour ne pas biaiser l'analyse des correspondances (Peres-Neto, 2006), l'implémentation de ces fonctions pour l'ACC n'existe pas encore sous R ; les ACC ont donc été réalisées avec les coefficients de détermination classiques. Les analyses ont été effectuées sous le package *ade4* (Dray *et al.*, 2007) et le package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2009) pour R.

2.5.1. Réponse selon les différentes typologies paysagères

L'objectif est de mettre en évidence les principaux gradients paysagers qui sont déterminants pour la composition floristique en plus des effets de l'habitat local. Pour cela, nous avons appliqué des ACC à chaque typologie paysagère, puis dans un deuxième temps décomposé l'inertie totale du tableau floristique en fonction de ces typologies et des caractéristiques locales. La décomposition de la variance est considérée par certains comme meilleure que les méthodes de régression classique pour comprendre les relations entre l'environnement et les organismes (Heikkinen *et al.*, 2004 ; Klimek *et al.*, 2007 ; Raatikainen *et al.*, 2009).

2.5.1.1. ACC par lot de données

Sept ACC ont été appliquées successivement sur (1) les facteurs locaux, (2) les indices issus de la photo-interprétation, (3) ceux liés à la composition en essences, (4) à la classification forêt / forêt ouverte / lande / autre, (5) à la structure forestière, (6) aux types nationaux et (7) aux types fonciers. Pour chaque ACC, nous avons appliqué un test de permutation des données avec 999 répétitions (fonction *randtest* sous *ade4*) pour vérifier si le lot de prédictors est significatif. Les tests étaient toujours significatifs à $p < 0,001$.

Pour chaque ACC, la part d'inertie expliquée est calculée en divisant la somme des valeurs propres de l'ACC par la somme des valeurs propres de l'AFC (ratio entre l'ensemble des valeurs propres de l'analyse avec contrainte et sans contrainte, cf. Borcard *et al.*, 1992). Cette méthode "automatique" n'est sans doute pas optimale, car on ne sélectionne ni les valeurs propres du côté de l'ACC ni celles du côté de l'AFC. Pourtant, elle est largement employée pour déterminer la part expliquée de l'inertie totale d'un tableau floristique par des variables écologiques.

2.5.1.2. Décomposition de la variance : "local" vs "paysage"

L'ACC sur les facteurs locaux a été couplée aux 6 autres ACC sur les facteurs paysagers afin de quantifier les parts propres et communes expliquées par les effets locaux et paysagers.

Pour réaliser une décomposition correcte, il fallait au préalable réduire le nombre de variables utilisées comme prédictors dans l'ACC. A partir des résultats fournis par les ACP et les ACC, nous avons refait des ACC en sélectionnant les variables selon 3 critères : (1) les variables étaient de bons prédictors dans l'ACC, (2) elles n'étaient pas trop corrélées entre elles et (3) elles couvraient correctement les gradients de composition et de structure du paysage. Cette phase de sélection étant un peu délicate et parfois subjective, nous avons indiqué la liste des variables conservées pour chaque lot d'indices.

De manière à suivre les recommandations faites par Okland (1999), pour chaque ACC la somme totale des valeurs propres a été fournie (ΣVP ACC), en plus du taux d'inertie expliquée (ΣVP ACC / ΣVP AFC) ; pour chaque ACC partielle, la fraction de l'inertie totale expliquée est donnée (ΣVP ACC partielle / ΣVP ACC totale).

Il existe deux manières de décomposer la variance, tout à fait équivalentes (cf. Borcard, 2006).

La première option consiste à exécuter des ACC partielles qui évaluent directement l'effet d'une variable (ou lot de variables) une fois pris en compte l'effet des autres variables, dites alors "covariables" ou "condition". L'ACC est ainsi réalisée en deux temps : tout d'abord, ACC de la condition puis ACC de la variance résiduelle par la contrainte (variable d'étude). Ces "partial constrained correspondence analysis" existent sous le package *vegan* ou sous le logiciel *CANOCO*, ou encore peuvent se programmer en plusieurs étapes dans *ade4* sous *R*. On obtient ainsi directement la part propre d'un effet mais il reste à calculer "à la main" la part commune (sur laquelle on ne peut donc réaliser des tests). Différents auteurs ont utilisé ces méthodes (Deckers *et al.*, 2004 ; Kolb et Diekmann, 2004 ; Benjamin *et al.*, 2005 ; Campagne *et al.*, 2006 ; Wulder *et al.*, 2009 et d'autres encore...). Cette méthode simplifie donc la décomposition lorsqu'il y a au moins trois lots de variables. Nous l'avons utilisée dans les décompositions de la partie 2.5.2.2.

La deuxième option consiste à exécuter de manière classique l'ACC pour chaque variable puis l'ACC complète sur l'ensemble des variables, puis à calculer à la main les parts propres et communes. Cette méthode a été choisie pour les décompositions simples, c'est-à-dire avec deux lots de variables.

Soient a , b et t les inerties respectives des ACC en fonction des facteurs locaux, des facteurs paysagers et de l'ensemble des variables.

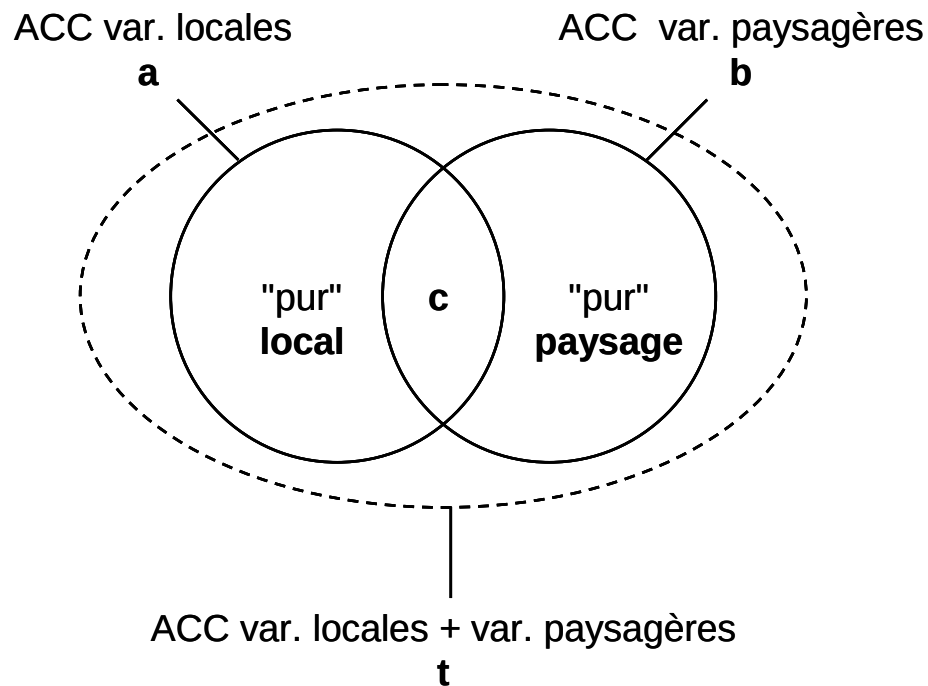


Figure 18 : Diagramme de décomposition de la variance à deux termes : contraintes du paysage et du local.

La décomposition de la variance est calculée de la manière suivante :

- Part propre liée aux facteurs locaux (local "pur") $= t - b$
soit ramenée à l'inertie totale expliquée (%) $= 1 - b/t$
- Part propre liée aux facteurs paysagers (paysage "pur") $= t - a$
soit ramenée à l'inertie totale expliquée (%) $= 1 - a/t$
- Part commune⁵ aux facteurs locaux et paysagers (c) $= a + b - t$
soit ramenée à l'inertie totale expliquée (%) $= (a + b)/t - 1$

Finalement un test de permutation sur l'ACC partielle des facteurs paysagers (conditionnée aux facteurs locaux) a été exécuté pour contrôler la significativité du "paysage" une fois pris en compte le "local" (fonction *permutest* de *vegan*, 2000 permutations). Les tests étaient toujours significatifs à $p < 0,001$.

⁵ La part commune ne désigne en aucun cas l'interaction entre les deux variables au sens de l'analyse de la variance, mais seulement la part des effets qui sont autant attribuables à l'une et à l'autre des variables (Legendre et Borcard, 2003).

2.5.2. Réponse à la composante locale, climatique, spatiale et paysagère

Dans cette partie, l'objectif est de vérifier si les facteurs paysagers étudiés peuvent être en partie le reflet de la structuration des relevés dans l'espace, de manière à pouvoir extraire l'effet qui ne s'explique que par les facteurs paysagers. Pour cela, l'auto-corrélation spatiale des relevés est intégrée à une échelle plus fine que pour les analyses au niveau de la richesse spécifique (effet région), en introduisant les coordonnées géographiques des relevés.

2.5.2.1. *Sélection des variables*

Le nombre de variables utilisées pour chaque lot – local, spatial, paysage – est réduit comme nous l'avons fait pour la décomposition précédente (local *versus* paysage, cf. partie 2.5.1.2). Les ACC ont été réalisées avec *ade-4*, et *vegan* pour les ACC partielles.

a) Variables paysagères

Les variables conservées sont celles qui expliquent le mieux l'inertie du tableau floristique et qui ont été répertoriées à l'étape précédente.

b) Variables locales

A la liste de variables locales sélectionnée à l'étape précédente, ont été ajoutées les variables locales récupérées en fin de projet (données calculées par le LERFOB Nancy au niveau de chaque relevé IFN). Les variables ont été analysées une à une par ACC pour conserver celles qui expliquent le maximum d'inertie du tableau floristique. Des tests de permutation ont été appliqués pour vérifier le niveau de significativité des variables conservées.

c) Variables spatiales

Tenir compte de l'auto-corrélation spatiale dans la composition floristique des relevés peut être fait *a posteriori* ou *a priori* en injectant les termes spatiaux dans l'analyse. Des méthodes existent telles que les analyses PCNM "Principal Coordinates of Neighbour Matrices", mais ces méthodes sont pertinentes lorsque l'objectif est de capter toute la structure spatiale "pure" des données (part *a* de la Figure 19, voir Borcard et Legendre, 2002) non explicable par des variables disponibles. Notre objectif ici est d'enlever la part des effets paysagers qui pourrait être simplement expliquée par la position relative des relevés dans la zone d'étude.

Comme la plupart des auteurs, nous avons choisi d'utiliser le polynôme de degré 3 des coordonnées spatiales de Legendre (1990), ce qui permet de prendre en compte une structure spatiale complexe des espèces comme les agrégats (Borcard *et al.*, 1992). Les coordonnées géographiques (x,y) des relevés IFN sont utilisés pour former le polynôme spatial à 9 termes :

$$x + y + x^2 + xy + y^2 + x^3 + x^2y + xy^2 + y^3$$

Pour réduire au mieux le nombre de variables introduites lors de la décomposition de la variance, nous n'avons gardé que les termes les plus explicatifs. Comme chacun est une combinaison des coordonnées (x,y) d'origine, nous avons mesuré la part de variance expliquée par chaque terme en présence des huit autres en exécutant des ACC partielles. Des tests de permutation ont été réalisés pour vérifier le niveau de significativité des variables conservées.

2.5.2.2. Décomposition de la variance : "local" vs "spatial" vs "paysage"

La décomposition à trois termes est un peu plus compliquée à réaliser car il faut connaître les sept parts individuelles de variance (propres et partagées). Pour cela, six ACC partielles sont conduites avec le package *vegan* :

		<i>Variables prises en contrainte</i>	<i>Variables prises en condition</i>
1	part propre spatial = a	lot var. spatiales	lot var. paysagères + lot var. locales
2	part propre paysage = b	lot var. paysagères	lot var. locales + lot var. spatiales
3	part propre local = c	lot var. locales	lot var. spatiales + lot var. paysagères
4	part propre spatial + paysage = a + d + b	lot var. spatiales + lot var. paysagères	lot var. locales ; déduction de d
5	part propre paysage + local = b + e + c	lot var. paysagères + lot var. locales	lot var. spatiales ; déduction de e
6	part propre local + spatial = c + f + a	lot var. locales + lot var. spatiales	lot var. paysagères ; déduction de f

- déduction de la part **g** = ACC n°4 - **e** - **f**
- variance totale expliquée = **t** : ACC (*lot var. spatiales + lot var. paysagères + lot variables locales*) ou somme des 7 parts, **a + b + c + d + e + f + g**.

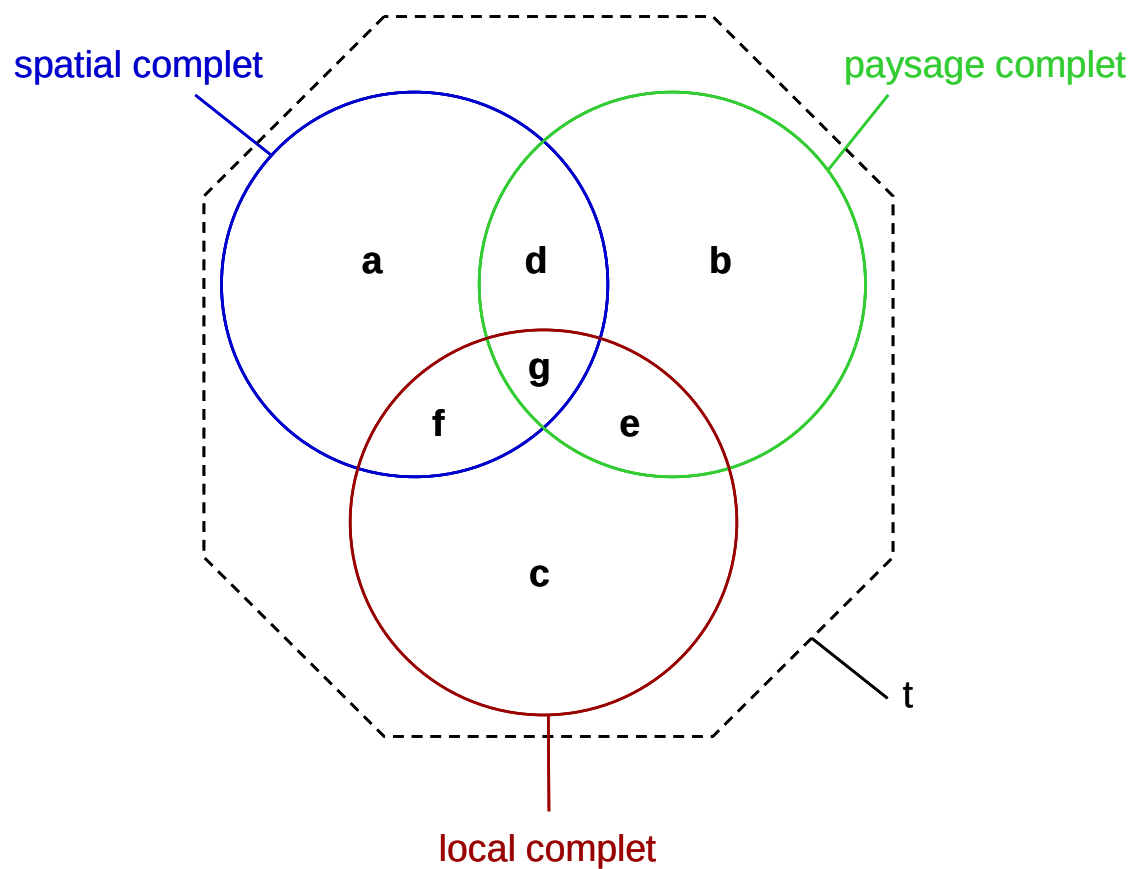


Figure 19 : Diagramme de décomposition de la variance à trois termes : contraintes du spatial, du paysage, et du local. Sept composantes (parts pures et partagées) sont déterminées.

2.5.3. Effet de l'échelle de mesure et du type d'indices paysagers

Dans cette partie, l'objectif est de comparer entre eux : (1) un même indice ou lot d'indices paysagers à différentes échelles de mesure et (2) différents indices ou lots d'indices paysagers liés à la structure ou à la composition à une même échelle.

2.5.3.1. Comparaison entre échelles

Bien que nous ayons fait l'hypothèse (*cf.* Hypothèses 10 en Annexe 1), que le rayon d'action du paysage varie selon l'espèce ou la caractéristique paysagère considérée, l'objectif ici est de connaître l'apport de chaque échelle de mesure du paysage et de connaître quelle échelle paysagère a le plus d'influence. Notre hypothèse en lien avec celle sur la réponse des espèces est que l'échelle la plus large est la plus explicative des patrons de la communauté floristique. Pour répondre à cette question, nous avons procédé de la manière suivante :

- pour chaque classification issue de la carte forestière de l'IFN, nous avons comparé les quatre buffers circulaires de rayon 250, 500, 1000 et 1414 m, en exécutant l'ACC sur les indices de surfaces d'habitat ;

- sachant qu'il existe des corrélations entre échelles pour certains habitats (*cf.* partie 3.2) et des corrélations plus fortes entre certaines échelles et l'habitat local (comme on l'a vu dans une étude précédente, *cf.* Avon et Bergès, 2005), nous avons cherché à analyser plus finement les relations entre échelles. Ainsi, pour les données issues de la photo-interprétation, nous avons comparé les résultats sur les surfaces pour les buffers carrés de 25/36, 100 et 400 ha en exécutant trois ACC partielles tenant compte des variables locales (conservées dans la décomposition précédente, *cf.* partie 2.5.2.1-b) dans le but d'ôter la part commune au paysage et au local (ACC 1, Figure 21) et, de plus, d'ôter la part commune entre échelles. S'il peut toujours exister une part commune entre deux variables quelles qu'elles soient, il existe ici une part commune additionnelle évidente du fait :

- (1) de l'emboîtement des échelles, c'est-à-dire que les surfaces quantifiées pour l'échelle 100 ha englobent les surfaces quantifiées pour l'échelle 25/36 ha,

(2) de la répartition non aléatoire des structures paysagères sur notre échantillon, à savoir que peu de milieux avec façons culturales à 400 ha signifie aussi peu de ces milieux à une échelle plus fine, la réciproque n'étant pas forcément vraie (voir exemple en Figure 20).

Pour s'affranchir proprement des liens entre échelles, nous avons mesuré l'effet unique apporté par l'échelle supérieure, *i.e.* l'effet de l'anneau 100 ha et de l'anneau 400 ha (ACC 2, Figure 21) puis la contribution absolue de chaque échelle, *i.e.* l'effet de chacune tenu compte des autres (ACC 3, Figure 21).

		<i>Variables prises en contrainte</i>	<i>Variables prises en condition</i>
ACC 1	effet global d'une échelle	25/36 ou 100 ou 400 ha	var. locales
ACC 2	apport supplémentaire d'une échelle supérieure	100 ha 400 ha	var. locales + 25/36 ha 100 ha
ACC 3	apport d'une échelle par rapport aux autres	une échelle	var. locales + 2 autres échelles

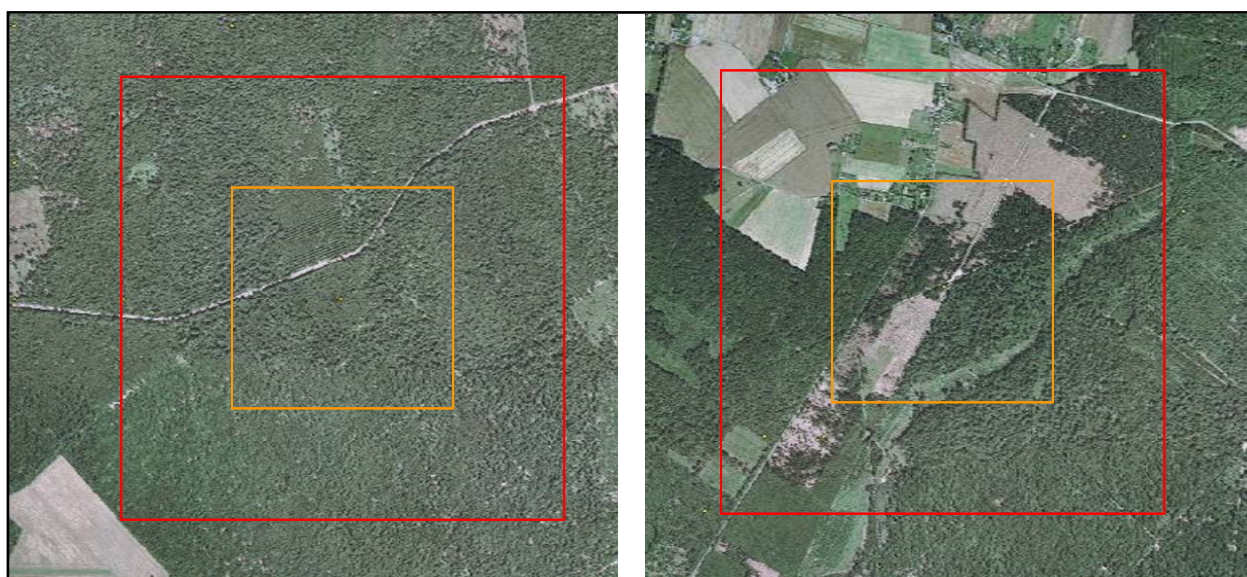
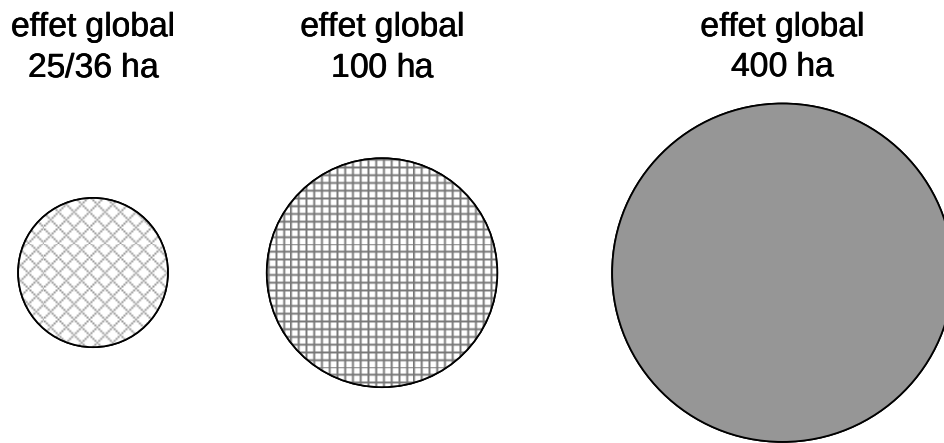
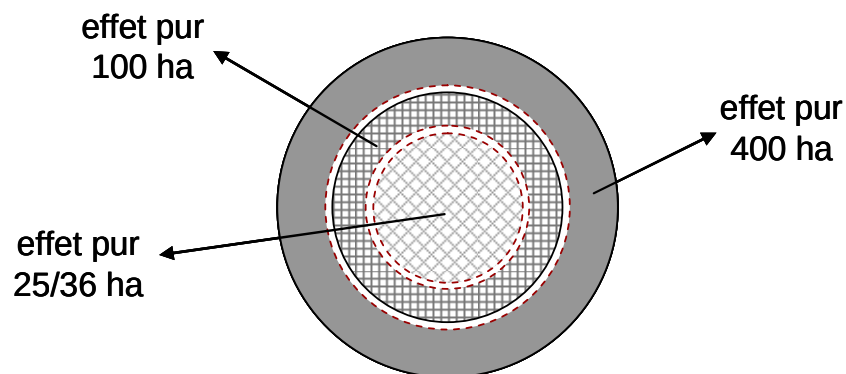


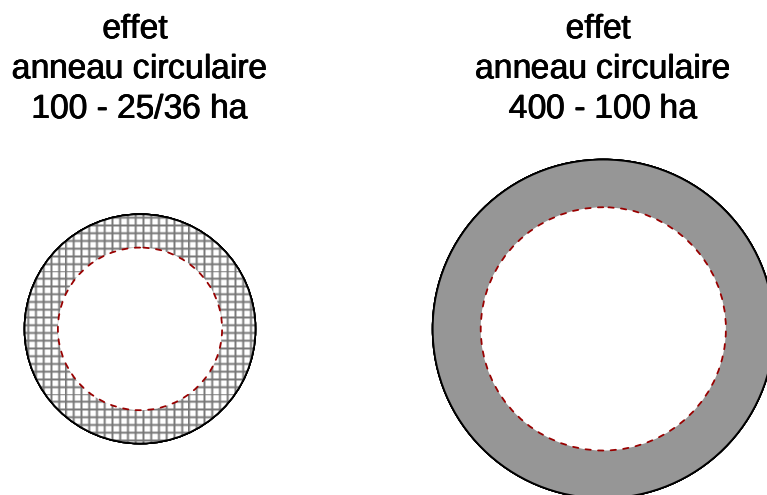
Figure 20 : Illustration des corrélations paysagères entre 100 ha (orange) et 400 ha (rouge) sur un extrait de la BD-Ortho dans l'Eure (27). A gauche, une matrice forestière à 400 ha implique une matrice forestière à 100 ha. A droite, l'importance de la quantité d'habitat "avec façons culturales" à 400 ha n'implique pas forcément son importance aussi à 100 ha, mais dans cet exemple, l'importance de l'habitat "coupe" à 100 ha se retrouve aussi à 400 ha. Cet exemple illustre la complexité des relations entre échelles paysagères.



Quelle est l'inertie expliquée par l'échelle du paysage ? (ACC 1)



Quelle est la contribution unique de chaque échelle ? (ACC 3)



Qu'apporte réellement d'agrandir l'échelle de mesure ? (ACC 2)

Figure 21 : Diagramme schématisant les trois façons d'appréhender l'effet de l'échelle de mesure du paysage par ACC, tels que réalisées sur les indices issus de la photo-interprétation (surfaces des 9 habitats à l'échelle de 25/36, 100 et 400 ha, cf. Tableau 7). Les schémas représentent la part propre du paysage, c'est-à-dire une fois pris en compte les effets locaux. Les trois approches permettent de répondre aux questions suivantes : ACC n°1 : quelle est l'effet d'une échelle paysagère ? ACC n°2 : est-il pertinent d'agrandir l'échelle de mesure du paysage ? ACC n°3 : si l'on s'affranchit des liens existant entre structures paysagères à différentes échelles, autrement dit si chaque échelle du paysage était indépendante, quelle est son effet sur la flore ?

2.5.3.2. Comparaison entre la composition et la structure du paysage

Maintenant que nous avons déjà regardé l'effet de la qualité et quantité des habitats, notre objectif est ici de déterminer si les effets du paysage s'exercent plus à travers sa composition ou sa structure.

Avec les indices issus de la photo-interprétation réalisée par l'IFN et la rasterisation de ces données (que nous avons effectuée en fin de projet), nous disposons d'un grand nombre d'indices qualifiant et quantifiant le paysage à l'échelle de 400 ha de nature différente (Tableau 7 et Tableau 8) :

- des indices de composition, c'est-à-dire permettant de savoir quels habitats composent le paysage (nature, étendue),
- des indices de structure, c'est-à-dire permettant de savoir comment ces habitats sont agencés dans le paysage,
- des indices mixtes, mélangeant structure et composition.

Les indices conservés sont relatifs en intra-forestier à la coupe, au peuplement jeune, au peuplement adulte, et avec l'habitat avec façons culturales pour l'extra-forestier (Tableau 12).

Tableau 12. Indices de structure et de composition du paysage issus de la photo-interprétation à l'échelle de 400 ha.

Indices de composition (liste de référence)	Indices de structure (Figure 22)	Indices mixtes
- proportion d'habitat (n = 4, ex. "p.ppt.jeune.400")	- longueur d'interfaces par type (n = 7, ex. "l.adulte.coupe")	- surface pondérée par la distance en exponentielle (n = 4, "surf.pond.exp.coupe")
- nb. de types d'interfaces (parmi les 7 types possibles)	- longueur totale d'interfaces (somme des 7 types)	
	- distance à l'habitat le plus proche (n = 3, ex. "dist.ppt.jeune")	
	- distance moyenne à l'habitat (n = 4, ex. "dist.moy.ppt.jeune")	
	- nb. de taches par habitat (n = 4)	
	- nb. total de taches (somme des 4 types)	

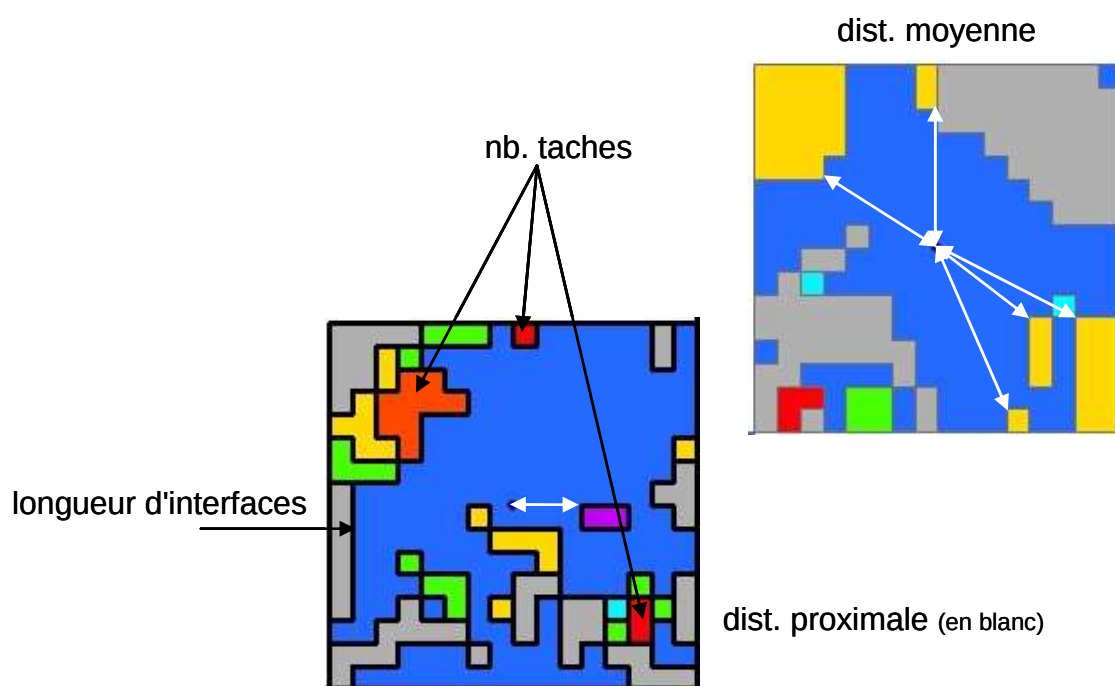


Figure 22 : Paysage rasterisé pour l'extraction des indices de structure. L'information issue de la photo-interprétation IFN (buffers carrés de 400 ha) a été rasterisée pour effectuer le calcul d'indices paysagers plus fins. La figure représente les différents indices de structure pouvant être mesurés pour définir l'agencement spatial des taches d'habitat.

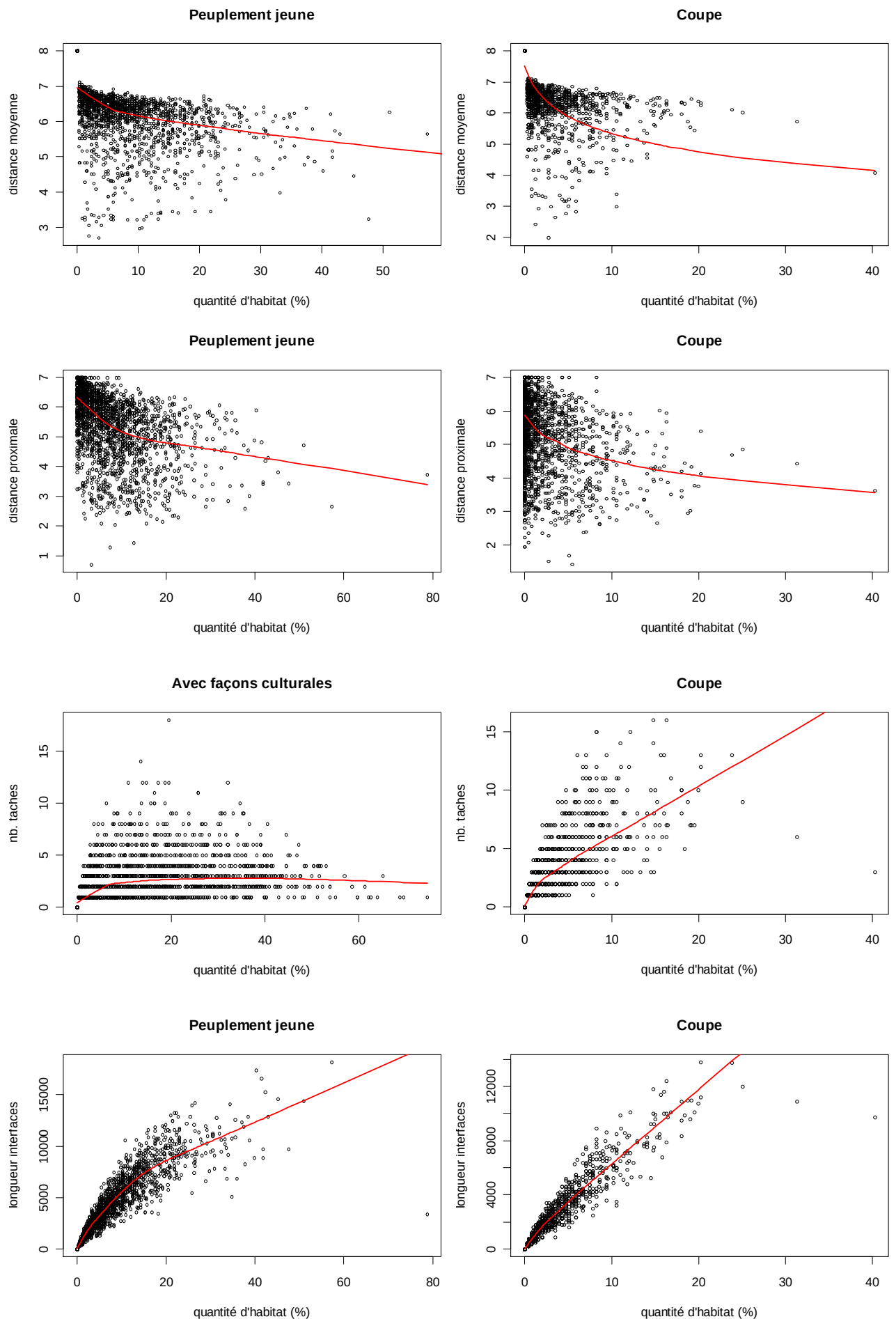
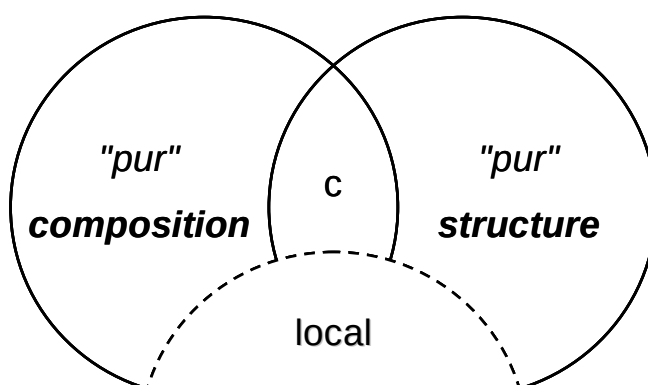


Figure 23 : Exemples des liens existant entre indices de structure et indices de composition à l'échelle de 400 ha, à l'image des liens théoriques exposés par Fahrig (2003), cf. Figure 6. Pour faciliter la lisibilité du graphe, les distances nulles n'ont pas été représentées (nombreux points sans tache d'habitat avoisinante)

Pour s'affranchir des liens intrinsèques existant entre structure et composition paysagère (*cf.* Introduction et Figure 23), et de la même façon que pour la question des échelles, des ACC partielles ont été réalisées, toujours en tenant compte des variables locales (celles conservées dans la décomposition précédente, *cf.* partie 2.5.2.1-b) afin de mesurer leur effet réel une fois ôté les effets locaux.



Nous avons réalisé autant d'ACC partielles que nécessaire entre composition et structure de manière à établir clairement la hiérarchie entre la composition et (entre) les différents indices de structure existants (Tableau 12), pour cela :

- le même lot de variables de composition est comparé à chacun des lots de variables de structure,
- puis, la comparaison entre lots est ajustée si nécessaire en ôtant des variables pour en avoir le même nombre de chaque côté dans l'analyse⁶.

⁶ Le problème du nombre de variables dans l'ACC est discuté à plusieurs reprises dans le mémoire lorsque cela est nécessaire. En effet, si l'ACC gère bien les corrélations entre variables, l'addition de variables augmente la part d'inertie expliquée tant que celles-ci ont une part d'explication propre, qui s'ajoute donc à l'inertie expliquée pré-existante (c'est un problème classique dans les régressions multiples). Dans cette partie, comme pour les échelles, il s'agit de déterminer au sein de variables de même nature (paysagère) la part propre de chaque lot sachant que leur part commune risque d'être forte, et que l'effet global du paysage est moindre (au vu des résultats sur les analyses précédentes) : il donc ici plus qu'ailleurs essentiel d'équilibrer le nombre de variables dans les comparaisons.

2.5.4. Agencement des ouvertures dans le paysage : quels effets ? Sur quelle flore, sur quels traits ?

Après avoir analysé les effets des différentes composantes paysagères (types d'habitats, types d'indices, échelles de mesure) sur la composition floristique des relevés, nous cherchons ici à déterminer quels traits d'histoire de vie ou traits écologiques sont partagés par les espèces qui répondent dans le même sens aux facteurs paysagers.

Les analyses réalisées au niveau de la richesse par groupes écologiques ont été très peu satisfaisantes car nous avons rencontré deux difficultés majeures : (1) difficulté à construire des modèles homogènes entre les différents traits et avec des diagnostics valides (normalité, hétéroscédasticité) ; (2) difficulté à interpréter des résultats dus à l'incohérence entre échelles, entre les effets des variables paysagères, ou entre les catégories d'un trait donné.

Mais d'autres solutions existent au niveau de la communauté pour analyser l'effet des variables paysagères sur la distribution des traits des espèces :

(1) nous pouvons analyser le lien entre les traits *a priori* et la communauté d'espèces définie par le gradient, mais comme nous n'avons pas beaucoup d'espèces dans l'ACC (150 espèces après sélection), plusieurs catégories sont sous-représentées et ne peuvent pas être testées (limite du test du Khi²).

(2) nous pouvons aussi utiliser l'analyse à trois tableaux RLQ dont la facilité d'usage a été améliorée récemment (Dray et Legendre, 2008) : l'analyse RLQ permet de relier les variables environnementales à la distribution des traits des espèces en exécutant de manière symétrique deux analyses de co-inertie sur le tableau des espèces (l'une entre le tableau des relevés floristiques et le tableau des variables environnementales, l'autre entre le tableau des relevés et le tableau des traits des espèces). Pour autant, il n'y a pas de méthode permettant d'enlever l'effet de certaines variables *i.e.* les facteurs locaux (dixit les programmeurs de l'analyse RLQ sur ade4), or il nous semble absolument nécessaire d'enlever l'effet des variables locales dont le poids est important afin de mesurer proprement les effets du paysage.

(3) Finalement, une solution simple consiste à projeter les traits des espèces sur la carte factorielle des espèces issue de l'ACC partielle sur les facteurs paysagers une fois ôté l'effet des facteurs locaux, ce qui correspond à la démarche suivie jusqu'ici. C'est la solution que nous avons adoptée pour répondre à cette question, et pour cela nous avons utilisé les fonctions disponibles sous ade4.

Au vu des résultats de la partie précédente, il est apparu que la structure des habitats dans le paysage avait encore un effet fort sur la flore une fois tenu compte de leur quantité, et que cet impact est le fait des ouvertures paysagères. Dans cette partie, nous avons donc repris l'ACC de la partie précédente en ne conservant que les variables structurant la communauté floristique ($n = 7$), et en s'attachant à distinguer s'il existe des effets différents selon que l'ouverture est extra-forestière (*i.e.* habitat avec façons culturales) ou intra-forestière (*i.e.* habitat coupe ou peuplement jeune). Les espèces et leurs traits sont présentés sur les cartes factorielles de cette ACC.

2.6. Questions soulevées par les analyses

Dans la démarche choisie, nous devons rencontrer des difficultés sur la correction de la variabilité stationnelle et de l'auto-corrélation spatiale.

Les caractéristiques stationnelles ont été intégrées de deux manières complémentaires : (a) en utilisant des indices abiotiques (sol, topographie) (b) en utilisant des indices floristiques basés sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg ou Ecoplant (Gégout *et al.*, 2003, Gégout *et al.*, 2002), comme proposé par Brunet *et al.* (2000) ou Svenning et Skov (2002). Le recours à une vim (valeur indicatrice moyenne) ne nous posait pas de problème au départ, même si le calcul est basé sur la composition floristique du relevé, qui est aussi le compartiment étudié. On pourrait dire que l'approche est tautologique, mais ce n'est pas tout à fait vrai car pour calculer la vim, on utilise une information extérieure (liste de valeurs indicatrices par espèce).

Néanmoins, suite à différentes analyses au niveau de la RS, il semblerait que la correction préalable par les vim des variations de RS conduise à rendre des effets paysagers non significatifs. Cela ne peut pas s'interpréter par la corrélation entre les vim – et donc les facteurs stationnels locaux – et les facteurs du paysage car celle-ci reste très faible ($r < 0,14$). Bien que certains biais puissent exister dans l'échantillonnage, en lien avec la dépendance entre les caractéristiques du paysage environnant et les types de stations, la prise en compte des coordonnées spatiales des relevés dans les analyses nous permettra de mesurer l'importance de ce phénomène et de le corriger si nécessaire. L'explication résiderait plutôt dans le fait qu'une partie des effets paysagers sont intégrés dans la correction par les vim, point qui sera discuté plus loin.

La manière de prendre en compte la structure spatiale dans les modèles statistiques est une question actuellement assez débattue en écologie. Au début du projet, nous avons réfléchi à deux types de modèles : un modèle hiérarchique (basé sur un effet département, région naturelle⁷...) et un modèle marginal où l'on prend en compte la position des points selon leurs coordonnées avec là aussi deux possibilités : (a) prise en compte des coordonnées en effets fixes ou (b) prise en compte de la position des points

⁷ Il y a très peu de points par massif forestier (7,3 en moyenne), en conséquence cela n'aurait pas de sens de définir un agrégat à ce niveau là.

dans la structure des résidus. Néanmoins, lors du 2^{ème} comité de thèse, nous avons conclu que la modélisation spatiale ne semblait nécessaire que pour des cas où les relevés sont relativement proches (de l'ordre de quelques dizaines de m). Dans notre étude, les relevés sont distants de plusieurs centaines de mètres (mailles de 500 à 625 m, avec quelques mailles renforcées par doublement des points).

Toutefois, pour s'assurer du niveau réel d'auto-corrélation spatiale sur nos données, nous avons choisi de mesurer ce phénomène par la prise en compte directe des coordonnées géographiques des relevés dans la décomposition de la variance. Outre les raisons exposées en partie 2.5.2.1-c, il y a deux autres avantages à prendre en compte les coordonnées géographiques :

- contrairement à l'effet "région" introduit dans les analyses au niveau RS, les coordonnées sont indépendantes des considérations géologiques, topographiques ou paysagères qui servent à définir une région naturelle ;
- il est possible qu'il y ait une part de redondance dans les paysages échantillonnés (pseudo-réplicat du paysage) à cause de la maille renforcée de certains points IFN : la proximité de certains points peut conduire à ré-échantillonner plusieurs fois le même paysage d'autant plus que le buffer est grand (ex. échelle de 400 ha). Certains auteurs s'affranchissent du problème dès le départ en réalisant leur échantillonnage de manière à avoir des paysages ne partageant aucune frontière (Radford et Bennett, 2007). Prendre en compte les coordonnées (x,y) des relevés corrige pour ce phénomène (qui reste toutefois assez rare sur notre échantillon) : la similitude entre relevés issue de l'effet de la pseudo-replication du paysage est prise en compte dans la correction pour l'auto-corrélation spatiale des relevés.

En ce qui concerne la qualité des relevés floristiques, nous avons pu constater la large sous-représentation des non forestières dans l'échantillonnage et des problèmes d'identification des espèces. Bien que la question de l'identification de l'espèce concerne principalement les espèces peu présentes et donc n'entre pas en jeu dans les analyses où l'on tient compte de la fréquence (analyse au niveau espèce ou par ACC), cela reste un problème dans les jeux de données de grande taille où la qualité du relevé peut être assez disparate. D'autant plus que la vocation des relevés floristiques de l'IFN n'est ni l'exhaustivité ni l'évaluation de la biodiversité : il y a un problème réel d'effort d'échantillonnage notamment pour la flore non forestière. Si l'on ne peut remettre en question l'intérêt réel de travailler sur un large échantillon, dans notre cas près de 2000

points d'étude, manquer les espèces peu fréquentes et peu connues du forestier (espèces rares, non forestières ou exotiques) fait que l'on rate sans doute une partie des effets du paysage sur la flore, qui plus est sur un compartiment de la flore probablement très sensible aux effets du paysage. Les signaux d'alarme sur les effets de la fragmentation ou plus largement des changements globaux du paysage en lien avec l'homme (changement d'utilisation des sols, anthropisation croissante, pollution...) ont mis en exergue la diffusion des exotiques ou des invasives (Brothers et Spingarn, 1992 ; Tyser et Worley, 1992 ; McIntyre et Lavorel, 2004 ; Parendes et Jones, 2000 ; With, 2002 ; Honu et Gibson, 2006 ;), et la mise en danger possible des espèces spécialistes, rares ou patrimoniales (Belinchon *et al.*, 2006 ; Knapp *et al.*, 2009).

3. RESULTATS

3.1. Corrélations entre indices locaux

Voir Annexe 5, Tableau 27 et Tableau 28.

3.2. Corrélations entre indices paysagers

3.2.1. Corrélations entre variables issues de la carte forestière

Comme pour la présentation des données, nous avons restreint l'analyse des corrélations entre indices aux deux buffers de 500 et 1414 m. Cinq ACP ont été réalisées pour les classifications suivantes : (1) forêt/forêt ouverte/lande/autre, (2) composition en essences, (4) structure forestière, (3) types nationaux (pour cette dernière, nous avons séparé l'ACP sur 1414 et 500 m) et (5) propriété foncière.

1- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre" (24 variables) indique que 48% de l'inertie sont résumés par les deux premiers axes. Sur le premier axe (Figure 24), s'opposent la surface de forêt aux deux échelles contre la quasi-totalité des autres variables, dont les plus corrélées sont : le périmètre de forêt sur 1414 m, le périmètre de forêt ouverte aux deux échelles, la surface de forêt ouverte aux deux échelles et le nombre de taches de forêt ouverte à 1414 m. Le second axe oppose la forêt ouverte aux habitats "autres" (surface, périmètre, nombre de taches). Il est intéressant de noter que pour les habitats très minoritaires à l'échelle du paysage, les indices de surface, périmètre et nombre de taches sont généralement tous corrélés positivement. Ce n'est pas le cas des habitats très dominants (habitat "forêt") pour lequel le périmètre des taches d'habitat et le nombre de taches sont corrélés négativement avec la surface. Ce résultat est logique dans la mesure où le nombre de taches et le périmètre augmentent avec la fragmentation forestière.

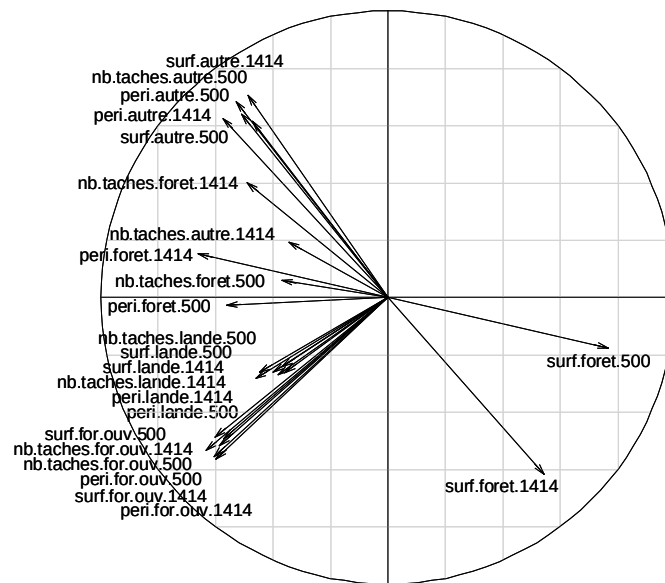


Figure 24. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 variables paysagères issues de la classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre".

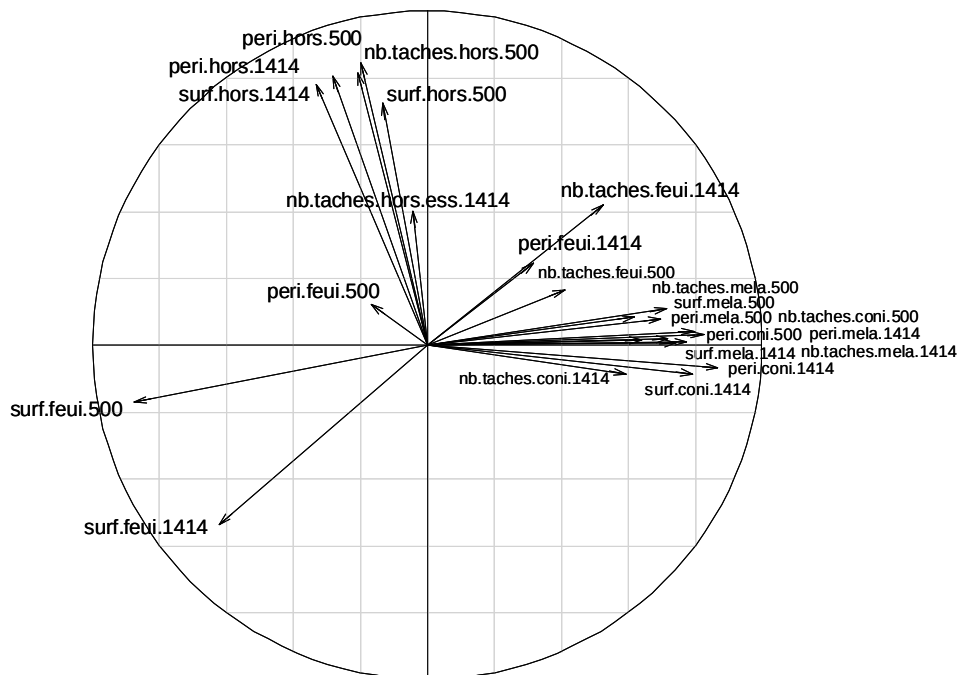


Figure 25. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 variables paysagères issues de la classification "composition en essences".

2- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "composition en essences" (24 variables) indique que 52% de l'inertie sont résumés par les deux premiers axes (Figure 25). Sur le premier axe, s'opposent d'un côté les surfaces de feuillus aux deux échelles et de l'autre à peu près tous les indices liés aux conifères et les mélanges (périmètre, surface, nombre de taches) aux deux échelles et le nombre de taches de feuillus à 1414 m. La corrélation négative entre surface et nombre de taches de feuillus traduit ici aussi le fait que les feuillus sont majoritaires dans nos paysages échantillonnés et qu'un nombre de taches élevée de feuillus est associé à une surface totale faible. L'axe 2 de l'ACP est associé aux habitats classés "hors" forêt, ce qui ne présente pas d'intérêt particulier ici.

3- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "structure forestière" (24 variables) indique que 61% de l'inertie sont résumés par les trois premiers axes. Sur le premier axe, s'opposent les surfaces en futaie aux deux échelles à droite contre les indices de surface et périmètre de mélange de futaie et taillis ainsi que les 3 indices des taillis (Figure 26). Sur l'axe 2, s'opposent les indices liés au "hors structure" contre le périmètre de taches en futaie. Sur l'axe 3 s'opposent les indices de surface et périmètre de mélange de futaie et taillis contre les indices liés aux taillis.

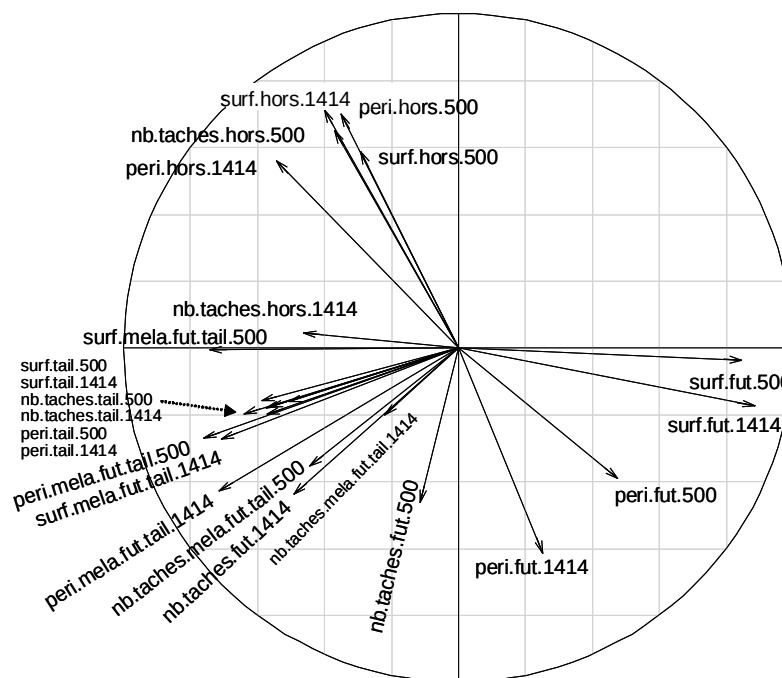


Figure 26. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 variables paysagères issues de la classification "structure forestière".

4- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "types nationaux" (33 variables, rayon 1414 m) indique que 50% de l'inertie sont résumés par les quatre premiers axes factoriels. Sur le premier axe (Figure 27), s'opposent d'un côté les trois indices liés au taillis, aux landes et aux habitats "autres" et le périmètre de mélange futaie de feuillus et taillis et de l'autre la surface et le périmètre de futaie de feuillus. Sur l'axe 2, s'opposent la surface et le périmètre des habitats "autres" d'un côté et les trois indices de futaie de conifères, de futaie mixte et de mélange de futaie de conifères et taillis. L'axe 3 individualise les zones "hors" et l'axe 4 oppose d'un côté les trois indices de forêt ouverte et de l'autre la surface et le périmètre de mélange de futaie de feuillus et taillis. L'ACP sur les mêmes indices dans un rayon de 500 m fournit des résultats proches : le premier axe est similaire avec en plus la futaie mixte du côté de la futaie de feuillus. L'axe 2 est un peu différent avec d'un côté les trois indices de futaie de conifères et de mélange de futaie de conifères et taillis, la futaie mixte étant un peu moins corrélée, et de l'autre surface et périmètre de futaie de feuillus. L'axe 3 met ensemble d'un côté les trois indices de landes et de forêt ouverte avec et l'axe 4 correspond à l'axe 3 de l'ACP à 1414 m (zones "hors").

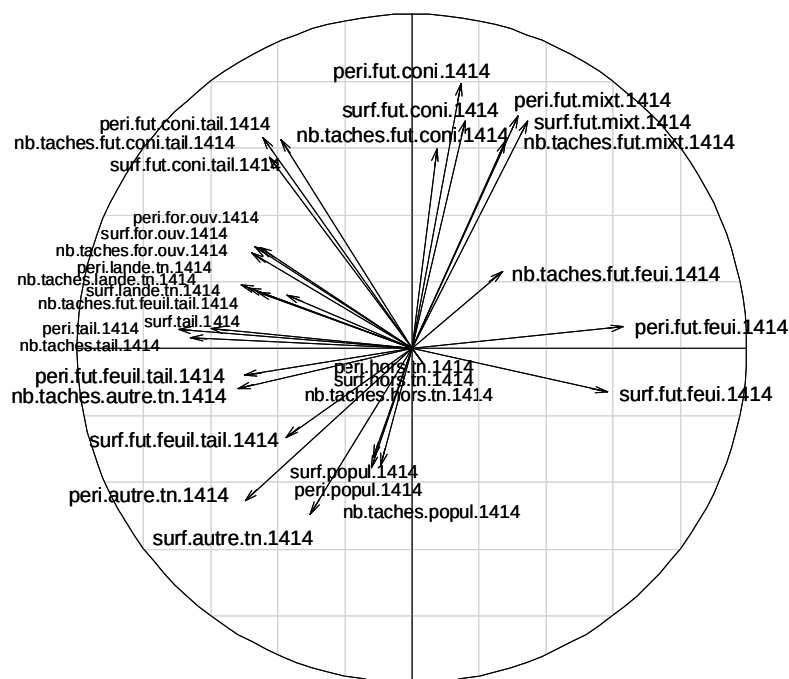


Figure 27. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 33 indices paysagers issus de la classification "types nationaux".

5- L'ACP sur les indices paysagers issus de la classification "propriété foncière" (24 variables, R=1414 et 250 m) indique que 73% de l'inertie sont résumés par les trois premiers axes factoriels. On note d'un côté de l'axe 1 une corrélation positive entre les 3 indices de forêt domaniale aux deux échelles, et de l'autre les indices de surface et périmètre de forêt privée. Sur l'axe 2, l'ensemble des indices liés aux forêts communales sont très corrélés entre eux et donc peu corrélés aux indices précédents. Les distributions des variables "surf.doma" et "surf.priv" sont fortement bimodales à 250 m et un peu moins à 1414 m, ce qui indique une agrégation spatiale des types de propriété (Figure 29). L'analyse du lien entre distance à la lisière et caractéristiques des types de peuplement, faite dans une autre partie du projet Corylus, a souligné que les forêts privées sont plus fréquentes à proximité de la lisière et que les forêts domaniales sont à l'inverse plus fréquentes en cœur de massif (Pellissier *et al.*, soumis), ce que l'on retrouve aussi sur nos données.

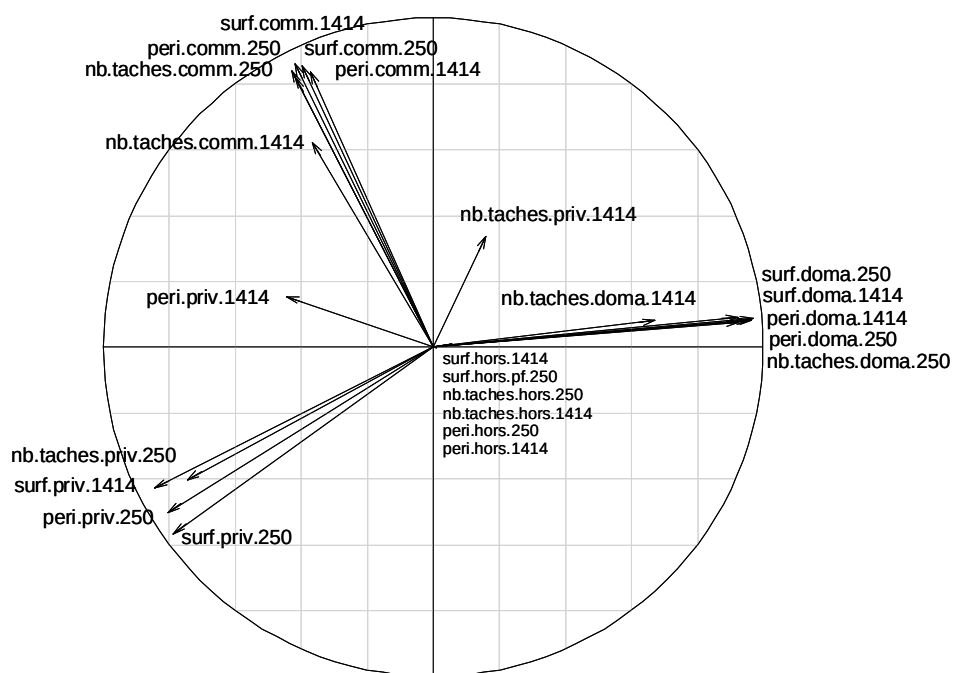


Figure 28. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 24 indices paysagers issus de la classification "propriété foncière".

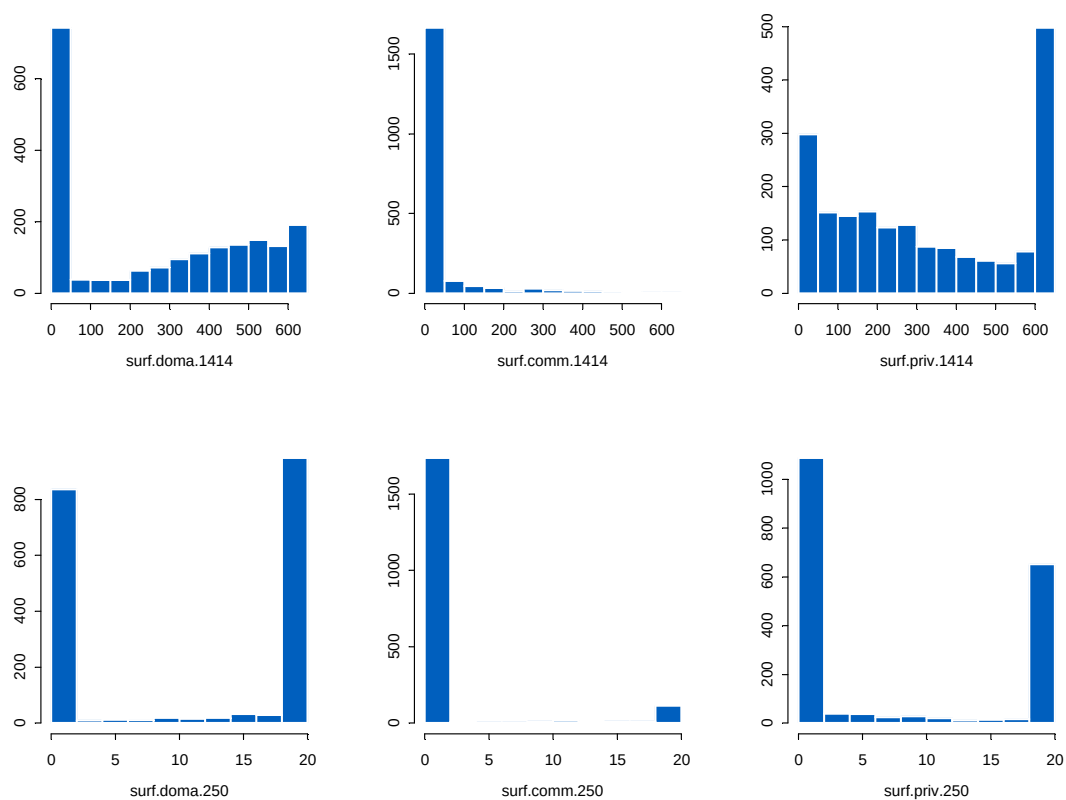


Figure 29. Histogramme des surfaces de forêt sur l'échantillon des 1932 points pour les 3 types de propriété foncière ("doma"= domanial, "comm"= autre forêt soumise au régime forestier, "priv"= privé) et deux tailles du buffer (R=1414 m ou R=250 m).

3.2.2. Corrélations entre indices issus de la photo-interprétation

Toutes les valeurs de distance ont subi une transformation logarithmique $y'=\log(y+1)$ pour obtenir une meilleure distribution. L'analyse est faite sur les surfaces et non les proportions, mais cela ne change rien aux résultats.

Les deux premiers axes de l'ACP centrée normée sur les 35 variables paysagères se détachent des axes suivants et expliquent 30% de l'inertie totale. Sur le premier cercle des corrélations (Figure 30), les 3 distances proximales "dist.lis.corr", "dist.non.foret" et "dist.avec.cult" sont corrélées positivement et négativement avec la proportion de milieux avec façons culturales sur 100 et 400 ha. Ces deux groupes de variables s'opposent sur la première bissectrice des deux premiers axes de l'ACP. Les proportions de peuplements jeunes sont corrélées positivement et s'opposent sur la seconde bissectrice aux variables "dist.ppt.jeune", "p.ppt.adult.25.36" et "p.ppt.adult.100". La proportion de peuplements jeunes aux trois échelles est corrélée négativement avec celle des peuplements adultes à 25/36 et 100 ha, mais pas ou peu à 400 ha. De plus, la proportion de peuplements adultes dans le paysage à 400 ha a une position intermédiaire entre les deux groupes de variables car la variable est corrélée positivement aux trois indices de distance (distances à la lisière, proximale habitat avec façons culturales ou au plus proche habitat non forestier), négativement aux proportions de milieux avec façons culturales à 100 et 400 ha, mais est aussi corrélée positivement à la proportion de peuplements adultes à 100 ha. En revanche, elle n'est pas corrélée à la proportion de peuplements jeunes. Les autres variables ne sont pas bien corrélées aux deux premiers axes.

Néanmoins, en regardant plus en détail, on ne détecte aucune corrélation forte ($R>0,4$) entre "dist.eau" ou "p.aqua" et les autres variables paysagères. La seule corrélation importante est entre "p.aqua.100" et "p.aqua.400". Les distances aux différents types de routes ne sont pas corrélées entre elles ni aux autres indices paysagers. La faible proportion (déjà notée) des habitats sans façon culturale, des zones non végétalisées et des clairières rend ces indices peu ou non corrélés à tous les autres indices paysagers.

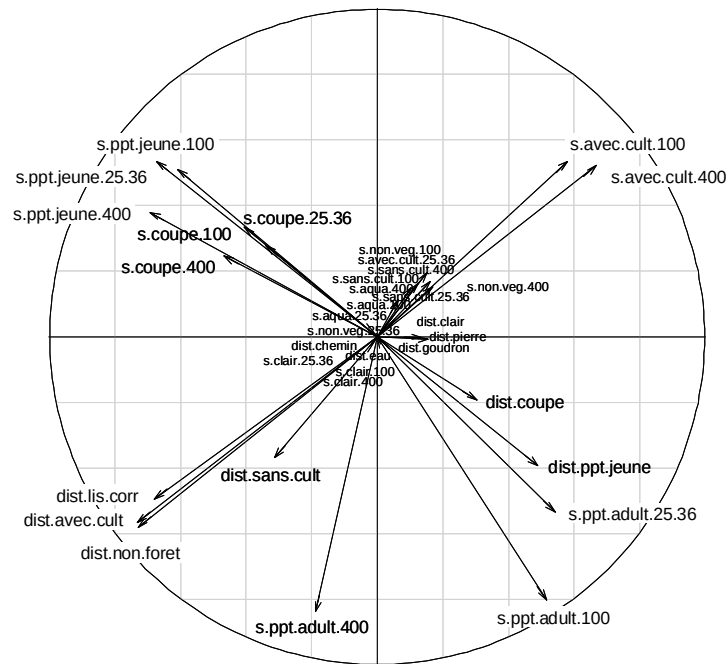


Figure 30. Premier cercle des corrélations de l'ACP centrée normée des 35 variables paysagères issues de la photo-interprétation.

De manière générale, les corrélations entre indices à différentes échelles (25/36, 100 et 400 ha) sont toujours supérieures à 0,4 et le plus souvent les plus élevées entre les échelles 100 et 400 ha. Les corrélations entre 25/36 et 100 ha sont un peu moins souvent supérieures à 0,4. Les corrélations sont toujours moins élevées et souvent beaucoup moins élevées entre 25/36 et 400 ha. Les coupes, les peuplements jeunes et les peuplements adultes font partie des indices les plus corrélés entre 25/36 et 100 ha et entre 100 et 400 ha. Les proportions d'habitats sont aussi en général très corrélées négativement aux distances proximales pour les milieux avec faunes culturelles ("dist.avec.cult", "dist.lis.corr", "dist.non.foret"), les peuplements jeunes et les coupes.

3.2.3. Corrélations rasterisation

Voir le Tableau 29 en Annexe 5.

3.3. Réponse de la richesse spécifique des groupes écologiques ou biologiques

Les résultats ne sont pas disponibles pour toutes les RS avec la méthode proposée car nous n'avons pas réussi à ajuster de manière satisfaisante les données au modèle linéaire choisi. Des essais de transformation de variable (transformation de type $y'=\log(y+1)$ ou $y'=y^a$ avec $a<1$) ne permettent pas d'obtenir des résidus corrects (c'est-à-dire homoscédastiques, de distribution normale et sans tendance).

Les résultats sur les groupes écologiques pour lesquels les diagnostics étaient satisfaisants sont présentés dans le Tableau 13.

La richesse des forestières (7,2 espèces par relevé en moyenne) n'est pas influencée par le paysage environnant et est défavorisée par l'éloignement des routes. Les espèces péri-forestières (5,2 espèces par relevé) sont plus nombreuses en cœur de massif et sont défavorisées par les milieux cultivés, ce qui est inattendu, mais sont favorisées par les ouvertures intra-forestières (coupes, clairières) et même par les peuplements adultes. Les espèces non forestières, moins nombreuses et beaucoup moins fréquentes sur l'échantillon (richesse moyenne de 0,8 espèce par relevé) n'ont pas pu être analysées pour des raisons statistiques.

Analysée en termes de traits de vie comme l'urbanité, la flore répond de manière assez cohérente, même si les modèles n'expliquent qu'une très faible part de la variance : la réponse de la richesse des espèces les moins associées aux zones urbanisées (3,0 espèces en moyenne par relevé, "RS urban1") correspond à un comportement d'espèces préférant les zones peu impactées par l'activité de l'homme : elle augmente avec l'éloignement de la lisière externe du massif, diminue avec la surface de milieux cultivés, non cultivés et non végétalisés dans le paysage sur 400 ha, augmente avec la proximité aux coupes et/ou la quantité de milieux ouverts intra-forestiers (coupes et clairières) dans le paysage et enfin augmente avec la surface de peuplements adultes. A l'inverse, la richesse des espèces neutres ou préférant les zones urbanisées (1,9 espèces par relevé, "RS urban3") augmente avec la proximité des coupes et des peuplements jeunes en forêt, mais ne répond pas à la quantité ou la proximité de milieux extra-forestiers. Les analyses n'étant pas satisfaisantes et peu claires pour les autres traits de vie (mode de dispersion, taille et poids des graines, vecteur de pollinisation, durée de vie des espèces et stratégie adaptative), nous avons préféré poursuivre le travail par des ACC (*cf.* parties suivantes).

Tableau 13. Récapitulatif des effets significatifs pour la richesse spécifique des forestières et des péri-forestières selon Julve, des espèces les plus forestières selon Bioflor, des espèces préférant les milieux les moins urbanisés et les plus urbanisés selon Bioflor. Le tableau indique le sens de l'effet.

	RS.F	RS.PF	RS.1F	RS.urban1	RS.urban3
dist.eau		(-)	(-)	(-)	
dist.chemin					
dist.pierre					
dist.goudron	(-)		(-)		
dist.lis.corr		(+)		(+)	
dist.avec.cult		(+)		(+)	
dist.sans.cult					
dist.non.foret		(+)		(+)	
dist.clair					
dist.coupe		(-)	(-)	(-)	(-)
dist.ppt.jeune					(-)
s.aqua.100					
s.aqua.400					
s.avec.cult.100		(-)		(-)	
s.avec.cult.400		(-)		(-)	
s.non.veg.100				(-)	
s.non.veg.400		(-)		(-)	
s.sans.cult.100					
s.sans.cult.400					
s.clair.100			(+)		
s.clair.400			(+)		
s.coupe.100				(+)	
s.coupe.400		(+)		(+)	
s.ppt.jeune.100					
s.ppt.jeune.400		(+)			
s.ppt.adult.100					
s.ppt.adult.400		(+)		(+)	

3.4. Réponse au niveau espèce

3.4.1. Réponse des espèces aux indices paysagers issus de la photo-interprétation

Parmi les 105 espèces analysées, dont l'occurrence est comprise entre 40 et 908, la majorité est sensible à la quantité et la proximité d'habitat extra-forestier avec façons culturales ou d'habitat coupe avec $p < 0,01$ (Tableau 14). Nettement moins d'espèces réagissent à la quantité (ou proximité) de peuplement jeune ou adulte à 400 ha ; très peu d'espèces sont sensibles à la proximité de la route et dans la plupart des cas sont favorisées par sa présence (sauf pour trois espèces pour la route goudronnée). Logiquement, presque toutes les espèces favorisées par l'éloignement de la lisière du massif ($n = 18$ au plus) sont aussi défavorisées par la quantité d'habitat extra-forestier avec façons culturales, bien que six espèces de plus soit défavorisées par l'étendue de cet habitat ($n = 24$). La plupart de ces espèces sont de plus favorisées par un ou même plusieurs habitats de la matrice forestière, qu'ils soient ouverts ou fermés. Par exemple, *Brachypodium sylvaticum* et *Melica uniflora* sont défavorisées par "s.avec.cult.400" et favorisées tout à la fois par "s.coupe.400", "s.ppt.jeune.400" et "s.ppt.adulte.400".

D'autres au contraire, bien que défavorisées par la matrice extra-forestière, ne montrent aucune réponse à un habitat intra-forestier, tel que par exemple *Calluna vulgaris* ou *Holcus mollis*. Ces exemples illustrent le fait que par le jeu des corrélations partielles entre indices intra-forestiers ou entre indices extra- et intra-forestiers, il peut être difficile d'attribuer l'effet sur la présence d'une espèce à un habitat ou une caractéristique du paysage particulière, et qu'il est prudent d'analyser la réponse par des modèles additifs (effet d'une variable en présence d'une autre). L'autre explication possible est qu'il existe une hiérarchie dans les effets, et que l'appartenance de l'habitat paysager à la matrice forestière ou non forestière soit prédominante sur la caractéristique particulière de l'habitat intra-forestier (on ne peut le vérifier pour l'habitat extra-forestier dominé dans nos paysages par une matrice cultivée).

Lorsqu'on regarde quelle variable explique le mieux la présence des espèces (

Tableau 15, 2ième partie), il y a plus beaucoup plus de cas où la quantité d'habitats extra-forestiers explique mieux la présence de l'espèce que la quantité d'habitat intra-forestier coupe ou peuplement jeune ou peuplement adulte. Ainsi, il y a 25 espèces pour lesquelles "s.avec.cult.400" explique mieux la présence de l'espèce que "s.coupe.400" contre 16 espèces dans le cas contraire. Sur le même schéma, "s.avec.cult.400" est une variable bien plus explicative que "s.ppt.jeune.400" pour 29 espèces contre 8 espèces, et pour 29 contre 2 espèces en comparant avec le variable "s.ppt.adulte.400", soit un rapport de 1 à 3,6 et de 1 à 14,5 respectivement. On retrouve la même hiérarchie dans l'explication de la présence de l'espèce par les distances proximales correspondantes (modèle "dist.avec.cult" meilleur que modèle "dist.coupe" ou "dist.ppt.jeune", résultats non présentés). La quantité de coupe dans le paysage reste toutefois assez importante pour expliquer la présence des espèces, puisque c'est le meilleur modèle pour 16 espèces, soit les deux tiers des cas mieux expliqués par "s.avec.cult.400".

En ce qui concerne l'échelle paysagère, c'est dans la majorité des cas l'échelle de 400 ha qui explique mieux que l'échelle de 100 ha (

Tableau 15, 1ère partie). Bien que pour quelques espèces, l'échelle de 100 ha puisse être plus explicative que l'échelle de 400 ha, si l'on considère le pourcentage surfacique des quatre principaux habitats, c'est l'échelle supérieure de 400 ha qui explique le mieux la présence des espèces, avec de 33 à 10 espèces pour l'habitat avec façons culturales, les coupes, les peuplement jeunes et les peuplements adultes.

NB : Avec le

Tableau 15, on arrive à la conclusion précédente : les habitats paysagers les plus explicatifs de la présence des espèces (nombre d'espèces pour lesquels il y a un effet significatif) sont dans l'ordre, l'habitat avec façons culturales, l'habitat coupe, puis le peuplement jeune et le peuplement adulte.

Tableau 14 : Sens de l'effet des facteurs paysagers (p <0,01) pour la quantité d'habitat sur le buffer de 400 ha et la distance proximale, avec le nombre et l'identité des espèces associées.

Variables		Effet positif		Effet négatif
dist.lis	14	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Poa nemoralis</i>	8	<i>Castanea sativa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Sambucus nigra</i> , <i>Vinca minor</i>
dist.avec.cult	18	<i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Circaea lutetiana</i> , <i>Euphorbia amygdaloides</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Frangula dodonei subsp. dodonei</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Rubus idaeus</i>	4	<i>Castanea sativa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Vinca minor</i>
s.avec.cult.400	9	<i>Castanea sativa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Lamium galeobdolon</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vinca minor</i>	24	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Carex pilulifera</i> , <i>Circaea lutetiana</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Erica cinerea</i> , <i>Euphorbia amygdaloides</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Ligustrum vulgare</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Rubus idaeus</i>
dist.coupe	3	<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Castanea sativa</i> , <i>Corylus avellana</i>	13	<i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Carex pendula</i> , <i>Carex pilulifera</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Digitalis purpurea</i> , <i>Erica cinerea</i> , <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>
s.coupe.400	16	<i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Carex pilulifera</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Euphorbia amygdaloides</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Hypericum pulchrum</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Picea sitchensis</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Thuidium tamariscinum</i>	6	<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Castanea sativa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Tilia cordata</i>
dist.ppt.jeune	1	<i>Leucobryum glaucum</i>	4	<i>Acer campestre</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Salix caprea</i>
s.ppt.jeune.400	7	<i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Carex pendula</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Molinia caerulea</i>	6	<i>Castanea sativa</i> , <i>Dryopteris dilatata</i> , <i>Lamium galeobdolon</i> , <i>Leucobryum glaucum</i> , <i>Ulmus minor</i> , <i>Vinca minor</i>
s.ppt.adulte.400	6	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Melica uniflora</i>	5	<i>Castanea sativa</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vinca minor</i>
dist.goudron	3	<i>Carex pilulifera</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Melampyrum pratense</i>	6	<i>Abies alba</i> , <i>Circaea lutetiana</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Picea sitchensis</i>
dist.pierre	-	-	3	<i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Holcus lanatus</i>
dist.chemin	-	-	1	<i>Castanea sativa</i>

Tableau 15 : Nombre d'espèces pour lesquelles une échelle paysagère, 400 ou 100 ha, ou un type de paysage, extra- ou intra-forestier, est plus explicatif de la présence de l'espèce (variables issues de la PI). Pour la dominance d'une échelle sur l'autre, l'écart d'AICc entre les deux modèles est au minimum de 2 points, soit une probabilité $<0,05$. Idem pour la dominance de l'extra-forestier (s.avec.cult.400) sur le paysage intra-forestier (s.coupe.400, s.ppt.jeune.400, s.ppt.adulte.400). Par ailleurs, la variable "dominante" doit avoir un écart d'AICc au minimum de 5 points avec le modèle local. Exemple de lecture du tableau : 18 espèces ont leur réponse mieux expliquée par la surface de coupe à 400 qu'à 100 ha, contre 2 espèces pour lesquelles c'est l'échelle de 100 ha qui est la plus explicative.

Explication par l'échelle de 400 ha <i>versus</i> 100 ha		
	400 ha > 100 ha	400 ha < 100 ha
s.avec.cult	33	1
s.coupe	18	2
s.ppt.jeune	10	-
s.ppt.adulte	10	3

Explication par le paysage extra- <i>versus</i> intra-forestier		
	s.avec.cult.400 >	s.avec.cult.400 <
s.coupe.400	25	16
s.ppt.jeune.400	29	8
s.ppt.adulte.400	29	2

3.4.2. Réponse des espèces aux indices paysagers liés à la composition en essences

Au total, l'analyse sans correction par le pH identifie 60 espèces préférant les feuillus à l'échelle locale ou paysagère sans correction par vim.pH, contre seulement 22 après correction par la vim.pH (Tableau 16). En revanche, 14 espèces préfèrent les conifères toutes échelles confondues par analyse directe mais ce chiffre monte à 18 après correction par vim.pH.

Un nombre élevé d'espèces (n=50) voient leur comportement changer de manière importante, c'est-à-dire de *preferendum* pour la composition en essences :

- 4 espèces passent de "feuillus" à "conifères" : 1 espèce de "feui.psgé" à "coni.local", 2 espèces de "feui.psgé" à "coni.psgé", 1 espèce de "feui.global" à "coni.psgé",
- 37 espèces deviennent indifférentes à la composition en essences après correction par le pH,
- inversement, 5 espèces passent d'indifférente à "feui.local", "feui.psgé", "coni.local" ou "coni.psgé",
- 4 espèces montrent d'autres changements de profils avec ou sans correction pH, que nous ne détaillons pas ici.

Néanmoins, à côté de ces résultats fluctuants, 48 espèces ont un profil de réponse invariant que l'on corrige ou non par vim.pH, dont 26 ont un profil autre qu'indifférent. Enfin, 7 espèces changent de profil en passant d'un modèle additif (modèle 6 à 9) à un modèle simple (modèle 3 à 5), ce qui constitue un changement mineur de comportement : 4 espèces passent ainsi de "feui.global" à "feui.psgé", 1 espèce passe de "coni.global" à "coni.local" et 2 espèces passent de "coni.global" à "coni.psgé".

On peut donc tirer de ce classement que plus de la moitié des espèces (n=55) ont un comportement stable ou assez stable par rapport à la méthode d'analyse (dont 22 sont indifférentes à la composition en essences), contre 50 espèces qui ont un comportement instable.

Tableau 16. Synthèse des 9 profils de réponse des 105 espèces à la composition en essences aux niveaux local et/ou paysager et avec ou sans correction par vim.pH. La réponse des espèces a été analysée en présence-absence par des modèles de régression logistique. La détermination des neuf profils de réponse identifiés est expliquée p. 91.

Analyse avec correction

	<i>Analyse avec correction</i>									Total
	Indifférent	Feuillus local	Feuillus paysage	Feuillus local et paysage	Conifères local	Conifères paysage	Conifères local et paysage	Interaction local et paysage	Réponse incohérente	
<i>Analyse sans correction</i>	Indifférent	22	1	1	1	2				27
	Feuillus local	4	3							7
	Feuillus paysage	27		12	1	2			2	44
	Feuillus local et paysage	3		4	1	1				9
	Conifères local				3					3
	Conifères paysage	3				3			1	7
	Conifères local et paysage				1	2	1			4
	Interaction local et paysage							1		1
	Réponse incohérente				1				2	3
	Total	59	4	17	1	10	1	1	5	105

Indifférent : espèce indifférente (local ou paysage) ;

Feuillus local : espèce préférant les feuillus au niveau local ;

Feuillus paysage : espèce préférant les feuillus au niveau paysage ;

Feuillus local et paysage : espèce préférant les feuillus au niveau local et au niveau paysage ;

Conifères local : espèce préférant les conifères au niveau local ;

Conifères paysage : espèce préférant les conifères au niveau paysage ;

Conifères local et paysage : espèce préférant les conifères au niveau local et au niveau paysage ;

Interaction local et paysage : espèce présentant une interaction entre les préférences locale et paysagère (profil à interaction) ;

Réponse incohérente : espèce présentant une préférence de même sens pour les feuillus et les conifères au niveau paysage ou espèce ayant des préférences locale et paysagère opposées.

Nous mettons de côté les espèces indifférentes ou incohérentes (soit 24 espèces) et nous détaillons ci-dessous les réponses selon le modèle avec correction par la vim.pH des 31 espèces dont le profil ne change pas (24 espèces) ou celles qui gardent un *preferendum* pour la composition en essences au niveau du paysage avec correction par le pH mais qui avaient déjà une préférence locale et paysagère sans cette correction (7 espèces, cf. Tableau 17). Nous avons conservé les profils de réponse des 8 arbres, mais leur réponse à l'échelle locale ou paysagère n'a à notre sens guère de signification écologique car elle n'est que le reflet des choix de gestion à l'échelle du paysage.

Les 20 espèces préférant les feuillus⁸ se répartissent en 3 espèces avec une préférence locale, 16 avec une préférence paysagère et 1 espèce avec une double préférence locale et paysagère. Pour les 10 espèces préférant les conifères⁹, 4 ont une préférence locale, 5 une préférence au niveau paysage et 1 seule a une préférence double. Une espèce a un comportement complexe puisqu'elle montre une interaction entre local et paysage. Parmi les espèces préférant les feuillus à l'échelle paysagère, 12 sur 17 (70%) sont des espèces de forêts anciennes contre 1 seule pour celles préférant les conifères (17%). La différence de proportion entre les deux groupes est significative ($p = 0,02$) si on intègre la catégorie des espèces indifférentes. De plus, ce groupe des espèces préférant les feuillus à l'échelle paysagère ne contient aucune chaméphyte (contre 3 pour l'autre groupe). Des analyses de variance testant les différences entre ces deux groupes indiquent que le groupe d'espèces préférant les feuillus au niveau paysage a des valeurs pour le pH, le S/T, le C/N beaucoup plus élevées que pour l'autre groupe, qui présente à l'inverse des valeurs plus élevées pour la lumière (L).

⁸ A l'exception des 2 espèces passant d'indifférente à "feui.local" ou "feui.psge".

⁹ A l'exception des 3 espèces passant d'indifférente à "coni.local" ou "coni.psge", des 4 espèces passant de "feui" à "coni" et d'une espèce passant d'incohérente à "coni.local".

Tableau 17. Liste des espèces par le profil de réponse à la composition en essences au niveau local et/ou paysager après correction par vim.pH. Sont indiquées les espèces ayant un profil stable avec et sans correction par vim.pH (signalées par un astérisque) et les espèces qui conservent un *preferendum* pour la composition en essences au niveau local ou paysager avec correction par vim.pH et qui avaient une préférence locale et paysagère sans cette correction.

Type de profil	Nb	Nom des espèces
Feuillus local	3	Hedera helix*, Ilex aquifolium*, Ruscus aculeatus*
Feuillus paysage	16	Atrichum undulatum*, Brachypodium sylvaticum*, Calamagrostis epigejos*, Carex pendula*, Circaea lutetiana, Dryopteris filix mas*, Euphorbia amygdaloides*, Fraxinus excelsior, Galium odoratum*, Geranium robertianum*, Holcus mollis*, Hyacinthoides non-scripta, Lamium galeobdolon*, Melica uniflora, Mercurialis perennis*, Tilia cordata*
Feuillus local et paysage	1	Fagus sylvatica*
Conifères local	4	Picea sitchensis*, Pinus nigra subsp. laricio*, Pleurozium schreberi, Pseudotsuga menziesii*
Conifères paysage	5	Erica cinerea, Molinia caerulea*, Pinus sylvestris, Scleropodium purum*, Vinca minor*
Conifères local et paysage	1	Calluna vulgaris*
Interaction local et paysage	1	Picea abies*

3.5. Réponse de la composition floristique au paysage

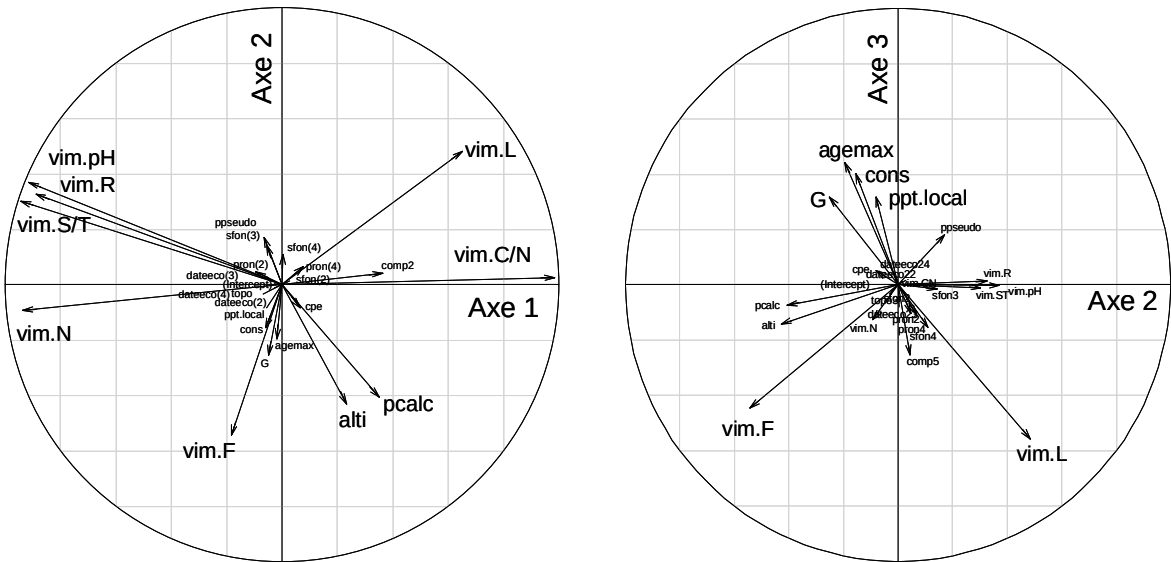
Après des analyses préliminaires (AFC) sur le tableau floristique (non présentées ici), nous avons réduit le tableau floristique à 1930 relevés et 150 espèces en gardant les espèces dont le nombre d'occurrence dans le tableau de floristique était supérieur à 20 (soit fréquence >10%). La liste des espèces concernées figure en Annexe 3. Les quatre premiers axes factoriels expliquent respectivement 5,4, 2,9, 2,2 et 2,0% de l'inertie totale de la matrice, indiquant que la partie structurée du tableau est assez concentrée sur les deux premiers axes. Les quatre axes expliquent au total 12,5% de l'inertie de la matrice floristique.

3.5.1. ACC sur les facteurs locaux

L'ACC appliquée aux 20 variables ou facteurs locaux explique 15,7% de l'inertie totale du tableau floristique, dont 9,3% sur les 3 premiers axes. Les coefficients de détermination entre les axes et les variables instrumentales s'élèvent à 97,5, 89 et 81,3%, ce qui est très bon. Le premier axe de l'ACC est un axe trophique qui oppose "vim.N", "vim.pH", "vim.S/T", "vim.R" d'un côté et de l'autre "vim.C/N" et "vim.L", secondairement "pcalc" et "comp2"(Tableau 18 et Figure 31). Pour "comp2", la flèche indique la position des conifères qui se trouve donc du côté du pôle acide de l'axe : ceci indique que les résineux sont en moyenne sur des stations plus acides, ce qui n'est pas surprenant. L'axe 2 est un axe hydrique qui oppose "vim.F", "alti", "pcalc" à "vim.L" et secondairement "vim.pH". La présence de variables liées au niveau trophique sur l'axe 2 s'explique par la corrélation qui existe en forêt entre la réserve en eau du sol et le niveau trophique, les réserves étant en moyenne les plus faibles sur les sols les plus carbonatés et les plus acides, d'où la corrélation avec "pcalc" (*cf. Bergès et al., 2005*). L'axe 3 est un axe lié au degré d'ouverture de la canopée qui oppose d'un côté "vim.L" et "vim.F" et de l'autre "agemax", "cons" et secondairement "ppt.local" et "G".

Tableau 18. Corrélations entre les 20 variables locales (représentant 26 modalités) et les axes de l'ACC du tableau floristique en présence-absence (1930 relevés et 150 espèces).

Variables	RS1	RS2	RS3	Variables	RS1	RS2	RS3
(Intercept)	0,00	0,00	0,00	pcalc	0,35	-0,41	-0,07
vim.L	0,65	0,48	-0,56	topo	-0,07	-0,03	-0,03
vim.F	-0,18	-0,54	-0,44	G	-0,05	-0,25	0,32
vim.R	-0,89	0,33	0,01	cons	-0,06	-0,16	0,40
vim.N	-0,94	-0,09	-0,13	cpe	0,07	-0,08	0,05
vim.pH	-0,92	0,37	0,00	ppt.local	-0,05	-0,08	0,32
vim.C/N	0,98	0,03	0,02	sfon(2)	0,03	0,01	-0,02
vim.S/T	-0,94	0,30	-0,01	sfon(3)	-0,06	0,14	-0,01
dateeco(2)	0,00	0,00	0,02	sfon(4)	0,00	0,11	-0,15
dateeco(3)	-0,03	0,00	-0,08	agemax	-0,02	-0,19	0,44
dateeco(4)	-0,03	-0,01	0,02	comp2	0,36	0,04	-0,25
alti	0,23	-0,43	-0,14	pron(2)	-0,10	0,05	-0,10
pppseudo	-0,07	0,17	0,18	pron(4)	0,08	0,07	-0,11



Les cartes factorielles (1, 2) et (2, 3) des espèces restituent les trois principaux gradients mis en évidence par l'ACC : sur l'axe 1 (Figure 32), on note une opposition entre des espèces acidiphiles et hyper-acidiphiles à droite et des espèces calcicoles et neutrocalcicoles à gauche ; sur le plan factoriel (2,3) (Figure 33) opposition entre les espèces xérophiles en haut à droite et les espèces hygrophiles en bas à gauche (1^{ère} bissectrice), et opposition entre les espèces héliophiles en bas à droite et les espèces les plus sciaphiles en haut à gauche (2^{ème} bissectrice). On retrouve très fortement les axes de l'AFC mais avec une meilleure organisation des espèces par rapport aux 2 gradients liés à l'eau et la lumière. Etant donné le niveau de corrélation observé entre les prédicteurs et les deux premiers axes (>89%), la part d'explication laissée à d'autres facteurs sur ces deux premiers axes est très réduite.

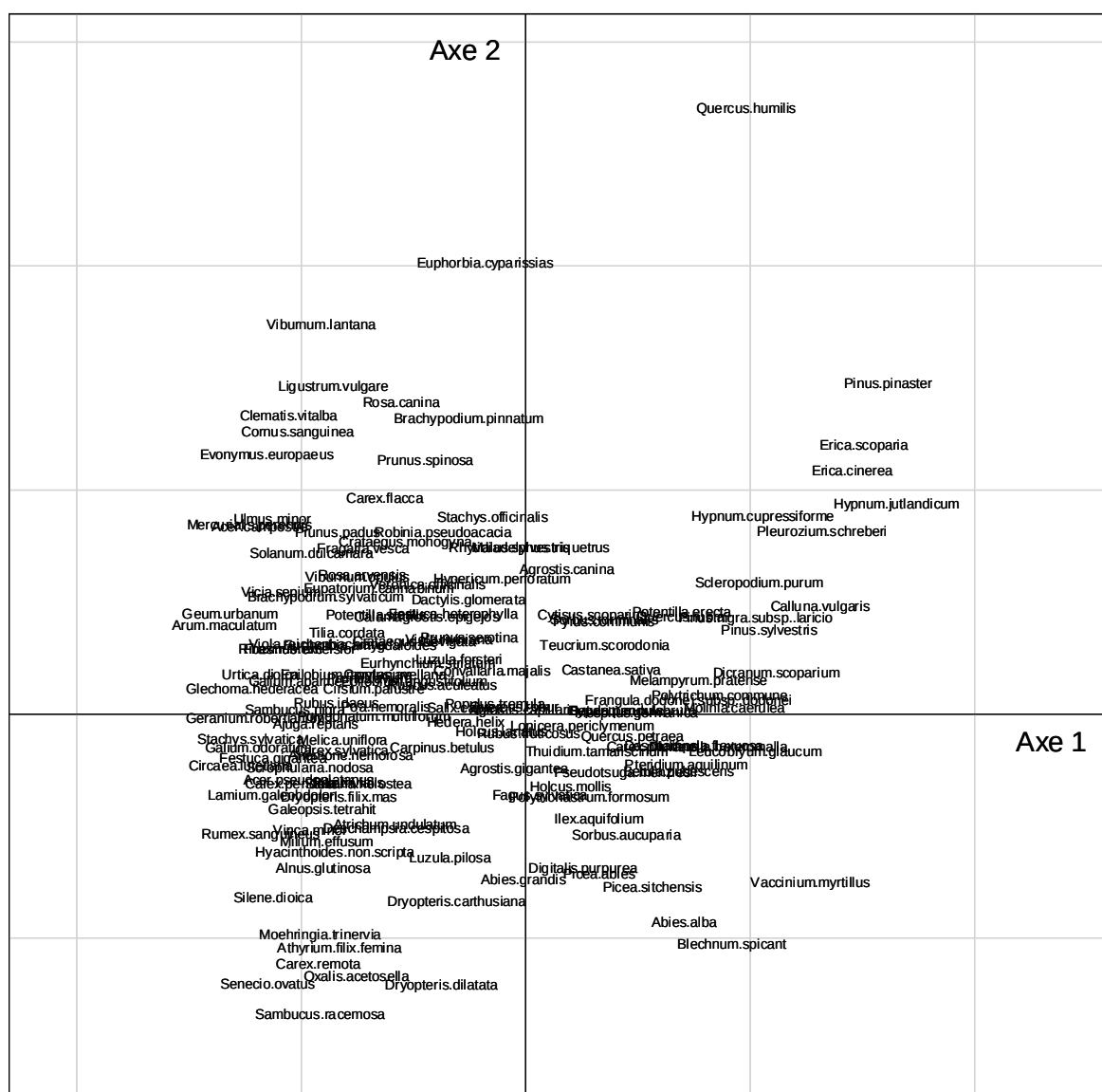


Figure 32 : Carte factorielle (1, 2) des espèces de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 20 variables ou facteurs locaux (26 modalités).

3.5.2. ACC sur les indices paysagers issus de la photo-interprétation

L'ACC du tableau floristique en fonction des 35 variables paysagères indique que les variables expliquent 4,2% de l'inertie totale du tableau floristique, avec des coefficients de détermination respectifs de 0,23, 0,27, 0,23 sur les trois premiers axes, ce qui est moyen. L'examen des corrélations entre les variables explicatives et les axes de l'ACC montre sur le plan factoriel (1, 2) un gradient tiré par "dist.eau" le long de la seconde bissectrice et orthogonalement (le long de la première bissectrice) une opposition entre "dist.coupe", "dist.ppt.jeune", "p.ppt.adult.25.36" et "100" en bas à gauche et "p.ppt.jeune" et "p.coupe" aux trois échelles en haut à droite (Figure 34). Sur le plan (2, 3), on retrouve l'opposition entre "p.ppt.adult" et "p.ppt.jeune" sur 25-36 et 100 ha et orthogonalement, une opposition entre "p.avec.cult.400" d'un côté et "dist.avec.cult", "dist.lis.corr" et "p.coupe.400" de l'autre.

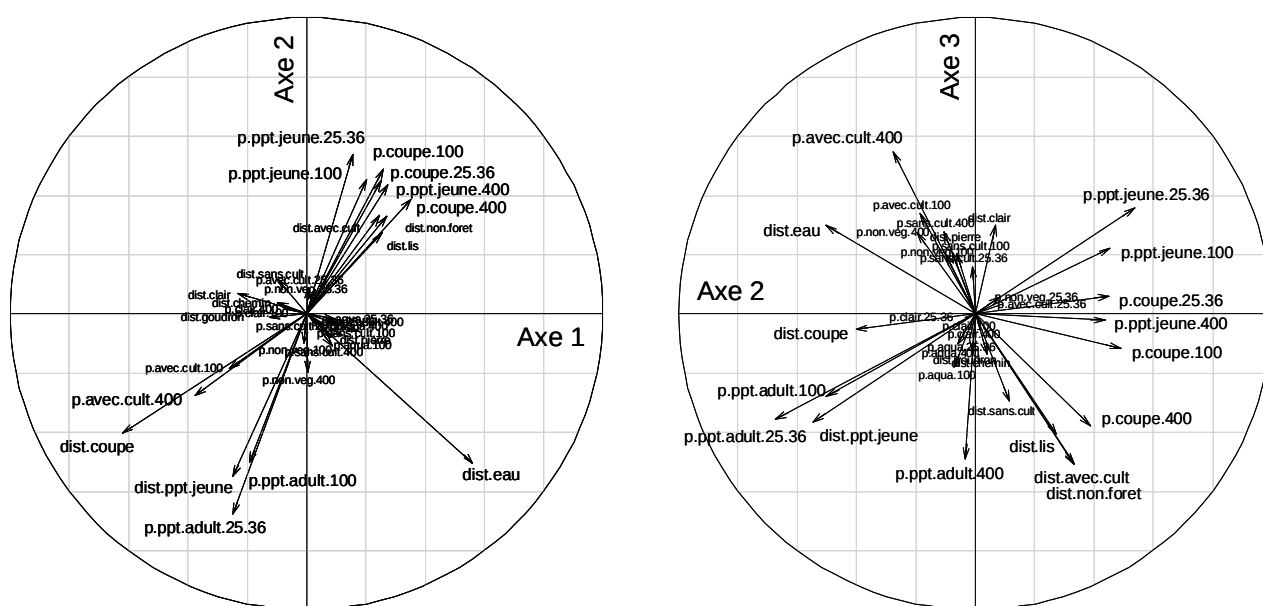


Figure 34. Cercles des corrélations (1, 2) et (2, 3) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 35 variables paysagères issues de la photo-interprétation.

Les résultats indiquent donc une structuration des communautés floristiques en trois gradients assez indépendants. Le premier est lié à la distance proximale du ruisseau, ce qui est assez inattendu, toutefois ce résultat est à relativiser de manière importante : la représentation du type de figuré "cours d'eau" sur le scan des cartes IGN

au 1/25000^{ième} n'est pas des plus fiables et le gradient de la variable "dist.eau" est assez mal représenté (*cf.* Tableau 7). Le second oppose les communautés floristiques des paysages composés de peuplements fermés adultes à celles des paysages composés de peuplements jeunes et de coupes. Le troisième oppose les communautés floristiques de paysages avec milieux cultivés ou proches de la lisière *versus* des paysages sans milieux cultivés ou éloignés des lisières.

Le second point concerne le rayon d'action des différents types d'habitats composant le paysage : il apparaît que les variables distances ont un bon pouvoir explicatif, et que pour les indices de proportion d'habitats, les peuplements adultes et les peuplements jeunes semblent avoir un effet plus fort à 25/36 ha mais que les coupes et les milieux avec façons culturales ont un effet plus marqué à 400 ha.

3.5.3. ACC sur les indices paysagers issus de la classification "composition en essences"

L'ACC appliquée à ces indices paysagers sur le buffer R=1414 m montre que les variables paysagères expliquent 3,7% de l'inertie totale du tableau floristique. Les coefficients de détermination par axe sont de 0,42 et 0,23, soit un gros écart entre le premier et le second axe. Le cercle des corrélations (1, 2) indique une opposition marquée entre les indices de surface de feuillus à droite et tous les indices liés aux conifères et aux peuplements mélangés à gauche, auxquels s'associent le nombre de taches de feuillus (Figure 35). Le second axe est expliqué par les indices de milieux "hors essence", ce qui n'a pas d'intérêt ici. L'ACC sur les mêmes indices paysagers à 500 m donne des résultats très proches.

L'ACC indique donc une structuration des communautés floristiques suivant un gradient de paysages composés soit de feuillus soit de conifères. Les paysages composés de peuplements mélangés sont placés comme dans l'ACP du côté des conifères, ce qui peut indiquer deux choses : un biais stationnel pour ces paysages-là, ou bien une similarité de composition floristique pour les paysages composés de mélanges plus forte avec les paysages composés de résineux purs qu'avec les paysages composés de feuillus purs.

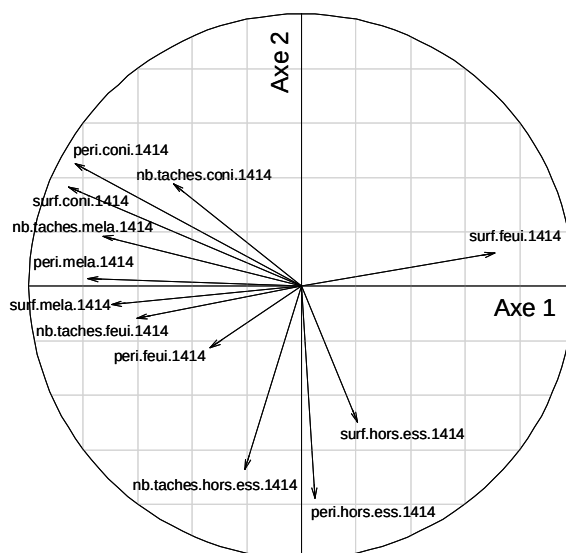


Figure 35. Cercle des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 12 variables paysagères issues de classification "composition en essences" dans le buffer R=1414 m.

3.5.4. ACC sur les indices paysagers issus de la classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre"

L'ACC sur ces 12 variables paysagères dans un buffer de rayon 1414 m montre que le paysage explique 1,9% de l'inertie totale du tableau floristique. Les coefficients de détermination sont de 0,18 et 0,22 pour les deux premiers axes de l'ACC, ce qui est assez faible. Sur le premier axe, on trouve les indices liés à la forêt ouverte, le périmètre de forêt et le nombre de taches d'habitats "autres", tandis que sur l'axe 2 s'opposent la surface de forêt contre la surface et le périmètre d'habitats "autres" (Figure 37).

Pour le buffer 500 m, le pourcentage d'explication baisse et n'est plus que de 1,2%, mais les trois types de paysages s'organisent plus clairement en trois pôles (Figure 37) : à gauche suivant l'axe 1, les paysages composés de forêt opposés aux autres types de paysages, à droite suivant l'axe 2 les paysages avec de la forêt ouverte en haut et des paysages composés d'habitats "autres" en bas.

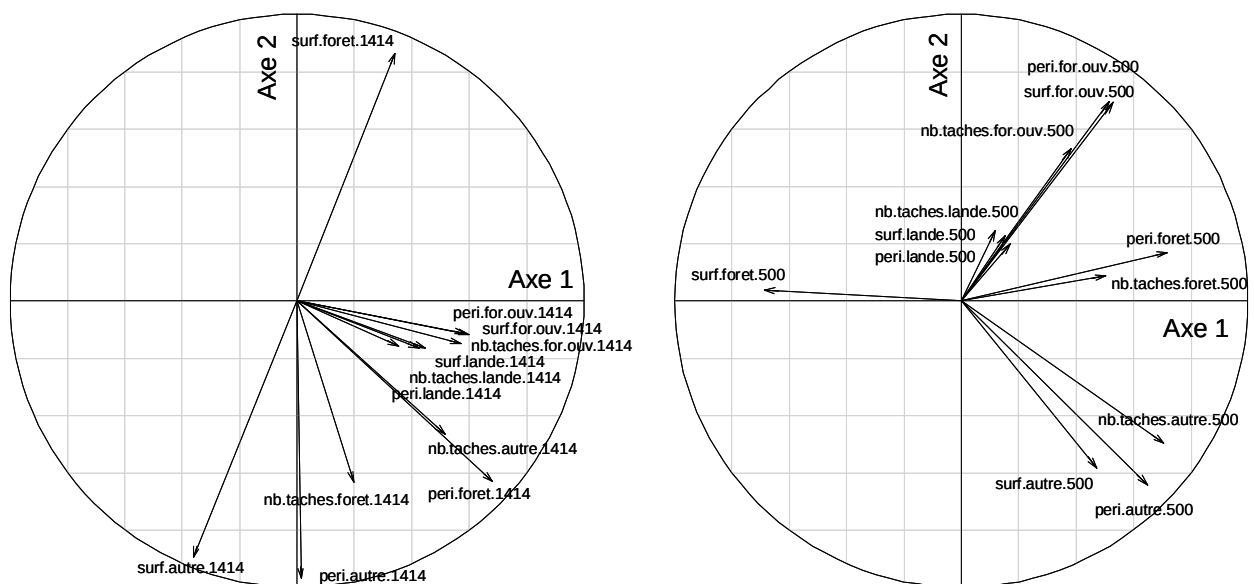


Figure 37. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 12 variables paysagères issues de classification "forêt/forêt ouverte/lande/autre" dans le buffer R=1414 m (à gauche) et dans le buffer R=500 m (à droite).

3.5.5. ACC sur les indices paysagers issus de la classification "structure forestière"

L'ACC appliquée aux 9 indices paysagers de surface, périmètre et nombre de taches associés aux taches de futaies, mélange futaie et taillis, et taillis sur le buffer R=1414 m indique que le paysage explique 2,7% de l'inertie totale. Les coefficients de détermination entre les prédicteurs et les deux premiers axes sont de 0,28 et 0,27 ce qui est plutôt faible. L'axe 1 est expliqué par les indices liés aux mélanges de futaie et taillis et aux taillis (Figure 38) tandis que l'axe 2 oppose les surfaces de futaies et les surfaces de mélanges de futaie et taillis.

On retrouve bien la structure de l'ACP. L'ACC sur les mêmes indices dans le buffer de 500 m donne des résultats tout à fait similaires.

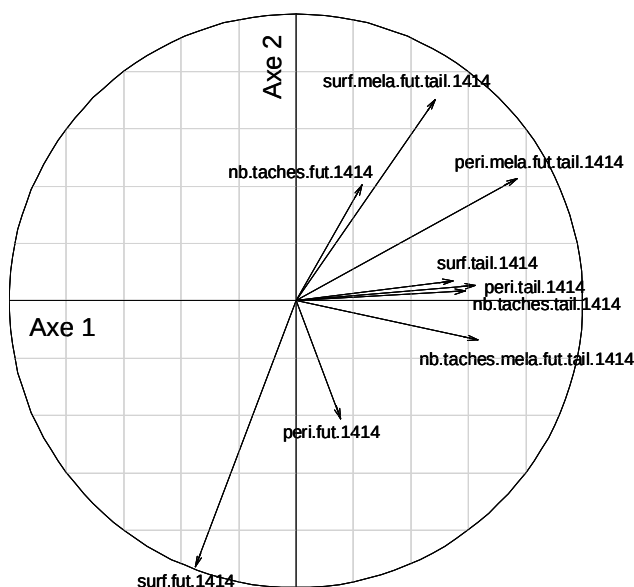


Figure 38. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 9 variables paysagères issues de classification "structure forestière" dans le buffer R=1414 m (à gauche).

3.5.6. ACC sur les indices paysagers issus de la classification "types nationaux"

Cette ACC est en quelque sorte une synthèse des ACC précédentes puisqu'on retrouve les types d'habitats non forestiers (landes, forêt ouverte, autres), la composition en essences (avec les peupleraies mises à part) et les 3 grands types de structure (futaie, mélange futaie-taillis, taillis). L'ACC a été appliquée aux 24 indices de surface et de nombre de taches à R=1414 m afin de limiter le nombre de prédicteurs. La part d'inertie expliquée s'élève à 6,0% et les coefficients de détermination sont de 0,48 et de 0,40 sur les deux premiers axes. C'est le meilleur taux d'explication obtenu par les classifications tirées de la carte forestière. Le plan (1, 2) voit une tripolarisation des indices paysagers selon les types de peuplement les plus fréquents au niveau du paysage (Figure 39) : en haut à gauche, les paysages de futaie de feuillus ; en haut à droite, les paysages de futaie de conifères (et de futaie mixte), et enfin en bas au centre, les paysages de mélange de futaie de feuillus et taillis.

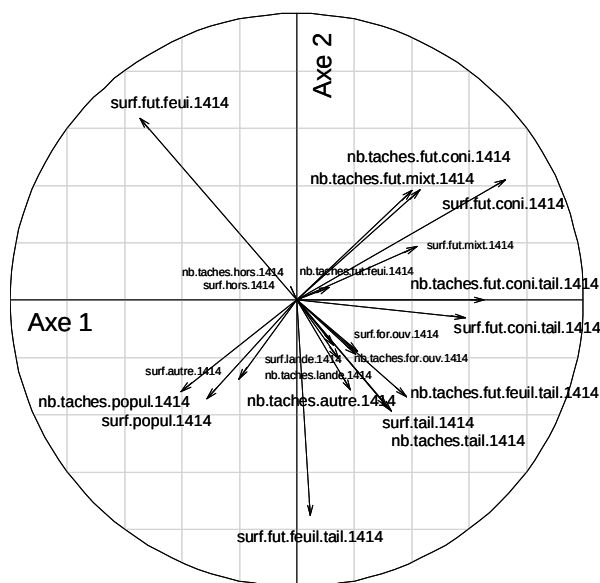


Figure 39. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 24 variables paysagères issues de classification "types nationaux" dans le buffer R=1414 m (surface et nombre de taches).

Vus sous un angle "type de structure", les taillis seuls ou en mélange avec la futaie sont placés vers le bas et à droite du plan factoriel (1, 2) et les futaies (y compris les peupleraies) sont placées dans les trois autres quarts du plan factoriel. En termes de composition, les paysages composés de résineux purs ou en mélange sont cantonnés

dans le quart supérieur droit, tandis que les paysages composés de feuillus sont répartis dans les trois autres quarts du plan factoriel (1, 2).

L'ACC appliquée aux mêmes indices à 500 m donne des résultats très similaires, avec toutefois une corrélation plus faible des peupleraies sur le premier plan factoriel et un taux d'inertie expliquée plus faible (4,7%).

3.5.7. ACC sur les indices paysagers issus de la classification "propriété foncière"

L'ACC appliquée aux 9 indices paysagers de surface, périmètre et nombre de taches associés aux forêts domaniales, communales et privées sur le buffer R=1414 m indique que le paysage explique 1,57% de l'inertie totale. Les coefficients de détermination entre les prédicteurs et les deux premiers axes sont de 0,29 et 0,12 ce qui est moyen. Dans le plan factoriel (1, 2), on retrouve selon la première bissectrice l'opposition entre les surfaces de forêts privées et les indices liés aux forêts domaniales ; et le long de la seconde bissectrice, les indices liés aux forêts communales seuls (Figure 40).

L'ACC sur les mêmes indices calculés sur 250 m produit les mêmes résultats.

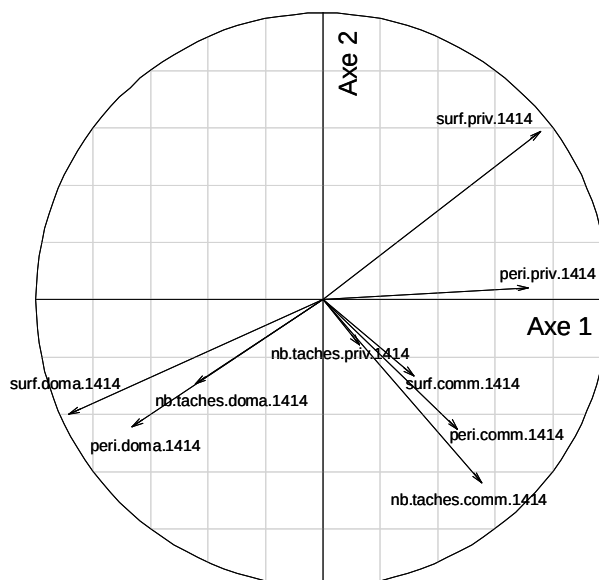


Figure 40. Cercles des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 9 variables paysagères issues de classification "propriété foncière" dans le buffer R=1414 m (surface, nombre de taches et périmètre).

3.6. Décomposition de la variance entre les différentes typologies locales et paysagères

Au niveau local, pour réduire le nombre de prédictors, des ACC partielles sur les 7 vim d'un côté et les 13 variables locales de l'autre sont réalisées, ces deux lots de variables étant de nature bien distinctes (l'un dépendant de la flore présente sur le relevé, l'autre étant indépendant de cet aspect).

La décomposition de la variance est dominée par la part propre liée aux vim (9,1%), la part propre liée aux facteurs locaux (3,4%) étant à peine plus importante que la part commune (3,2%). En conséquence, nous avons sélectionné trois listes en fonction des corrélations observées, la troisième liste excluant les vim :

- liste A (4 variables) : vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax ;
- liste B (8 variables) : vim.L, vim.F, vim.pH, alti, ppseudo, pcalc, G, comp2*agemax ;
- liste C (5 variables) : alti, ppseudo, pcalc, G, comp2*agemax.

Les analyses menées sur les différentes sélections d'indices paysagers seuls ou combinés montrent que la part relative de l'inertie expliquée propre au paysage atteint 10% avec les indices issus de la photo-interprétation, 7% avec la composition en essences, 9,5% avec la structure forestière, 13% avec les types nationaux et enfin 8% avec le type foncier (Tableau 19).

Cette part relative monte à 19% en combinant les indices issus de la photo-interprétation et ceux basés sur les types nationaux de l'IFN¹¹ (Tableau 19). Comme le pourcentage de variance expliquée pour une série de variables dépend en partie du nombre de variables utilisées, ce dernier résultat peut être un peu surestimé car il est basé sur un nombre quatre fois supérieur de prédictors pour le paysage que pour le local. Nous avons donc refait l'analyse en introduisant huit (lot B) au lieu de quatre variables (lot A) et le ratio entre local et paysage est de 61/16 alors qu'il était de 58/19 (Tableau 19). Les facteurs paysagers expliquent donc entre 3,1 et 3,8 fois moins de pourcentage d'inertie du tableau floristique que les facteurs locaux, mais on peut aussi

¹¹ Nous n'avons pas introduit les facteurs liés au type foncier dans cette analyse pour ne pas déséquilibrer davantage le ratio entre nombre de prédictors locaux et paysagers.

remarquer que la part relative d'inertie commune est importante puisqu'elle représente 23% de l'inertie expliquée.

A l'inverse, si on élimine les vim de la sélection des variables et que l'on ne garde que les autres facteurs locaux (lot C), la décomposition de la variance change de manière importante : les facteurs locaux n'expliquent plus que 42% tandis que les facteurs paysagers augmentent leur part relative à 38% soit plus du double de leur part dans l'analyse à huit variables (Tableau 19). Ces changements de parts respectives local/paysage sont presque entièrement liés à la baisse de l'inertie totale expliquée, puisque la somme des eigenvalues passe de 1,16 à 0,78, soit une baisse de 33%. Mais il faut noter que la part commune baisse de 3 points dans l'analyse en absence des vim (lot C), contribuant aussi à augmenter la part propre liée aux facteurs paysagers (Tableau 19).

Ces résultats confirment assez bien trois points :

- (1) les vim sont de très bons prédicteurs synthétiques des variations de composition floristique liées à l'environnement ;
- (2) les autres facteurs locaux dont nous disposons dans la BD écologique de l'IFN ne permettent pas de résumer aussi bien et de manière aussi synthétique la variabilité environnementale, ce qui fait qu'il est difficile de se passer des vim, malgré le fait que leur utilisation relève d'une procédure un peu circulaire ;
- (3) l'inconvénient décelé à plusieurs reprises par les différentes analyses est que ces indices basés sur la flore ne sont pas uniquement le reflet des conditions strictement locales mais capturent, de par leur méthode de construction, une partie des variations expliquées par le paysage environnant, à en juger par la différence entre la part de variation expliquée par le paysage avec et sans les vim (Tableau 19).

Tableau 19 (Ci-contre) : Part d'inertie expliquée par les prédicteurs et décomposition de la variance en parts propres et parts communes sur différentes associations de variables locales et paysagères. Le tableau donne la liste des variables retenues dans l'ACC (cf. Tableau 2, Tableau 3, Tableau 7 et Tableau 6 pour la description des prédicteurs), puis la somme des valeurs propres de l'ACC et le pourcentage d'inertie expliquée ($= \sum VP_{ACC} / \sum VP_{AFC}$). La dernière colonne est le résultat de la décomposition de la variance en parts propres et part commune : effet "pur" du local, effet "pur" du paysage et effet partagé ramenés à l'inertie totale expliquée. Soit par exemple la fraction de la part propre des facteurs locaux (A) : $(0,95-0,18)/0,95$

Type de variables utilisées	Nom des variables sélectionnées	Nb var.	ΣVP ACC	Part inertie exp.	Part propre relative
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax	4	0,86	10,50%	81%
Indices "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100	9	0,18	2,21%	10%
Ens. des variables	-	13	0,95	11,70%	part comm. 9%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax	4	0,86	10,50%	78%
Indices paysagers "composition en essences"	surf.feui.1414, surf.feui.500, surf.coni.1414, surf.coni.500	4	0,20	2,45%	7%
Ens. des variables	-	8	0,92	11,25%	part comm. 15%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax	4	0,86	10,50%	85%
Indices paysagers "structure forestière"	surf.fut.1414, surf.fut.500, surf.mela.fut.tail.1414, surf.mela.fut.tail.500, surf.tail.1414, surf.tail.500	6	0,14	1,75%	9,5%
Ens. des variables	-	10	0,95	11,60%	part comm. 5,5%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax	4	0,86	10,50%	68%
Indices paysagers "types nationaux"	surf.fut.feui.1414, surf.fut.feui.500, surf.fut.coni.1414, surf.fut.coni.500, surf.fut.feui.tail.1414, surf.fut.feui.tail.500, surf.fut.coni.tail.1414, surf.fut.coni.tail.500	8	0,32	3,88%	13%
Ens. des variables	-	12	0,99	12,08%	part comm. 19%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax	4	0,86	10,50%	90%
Indices paysagers "propriété foncière"	surf.doma.1414, surf.doma.250, surf.comm.1414, surf.comm.250, surf.priv.1414, surf.priv.250	6	0,09	1,13%	8%
Ens. des variables	-	10	0,94	11,41%	part comm. 2%
Facteurs locaux (A)	vim.L, vim.F, vim.pH, comp2*agemax	4	0,86	10,50%	58%
Indices paysagers "types nationaux" et "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, surf.fut.feui.1414, surf.fut.feui.500, surf.fut.coni.1414, surf.fut.coni.500, surf.fut.feui.tail.1414, surf.fut.feui.tail.500, surf.fut.coni.tail.1414, surf.fut.coni.tail.500	17	0,45	5,52%	19%
Ens. des variables	-	21	1,06	13,00%	part comm. 23%
Facteurs locaux (B)	vim.L, vim.F, vim.pH, alti, ppseudo, pcalc, G, comp2*agemax	8	0,97	11,85%	61%
Indices paysagers "types nationaux" et "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, surf.fut.feui.1414, surf.fut.feui.500, surf.fut.coni.1414, surf.fut.coni.500, surf.fut.feui.tail.1414, surf.fut.feui.tail.500, surf.fut.coni.tail.1414, surf.fut.coni.tail.500	17	0,45	5,52%	16%
Ens. des variables	-	25	1,16	14,17%	part comm. 23%
Facteurs locaux (C)	alti, ppseudo, pcalc, G, comp2*agemax	5	0,48	5,86%	42%
Indices paysagers "types nationaux" et "photo-interprétation"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, surf.fut.feui.1414, surf.fut.feui.500, surf.fut.coni.1414, surf.fut.coni.500, surf.fut.feui.tail.1414, surf.fut.feui.tail.500, surf.fut.coni.tail.1414, surf.fut.coni.tail.500	17	0,45	5,52%	38%
Ens. des variables	-	22	0,78	9,50%	part comm. 20%

3.7. Effets des facteurs locaux, spatiaux et paysagers

3.7.1. Variables climatiques et locales conservées

Parmi les 16 variables locales analysées, huit sont issues de la liste B la plus explicative de l'ACC locale précédente, huit sont les "nouvelles" variables introduites concernant le climat et la réserve utile du sol. L'inertie expliquée varie fortement entre la meilleure variable explicative, "vim.pH" avec 0,39, et la moins bonne qui est "ppseudo" avec 0,044. Les neuf premières variables (en gras) ont été conservées ce qui est déjà beaucoup, de manière à garder une information sur le sol avec "ru.max" et "p.calc", le peuplement avec "comp2*agemax", sur le climat avec la température, les précipitations, et l'évapotranspiration potentielle ("T.max.an", "bh.tot.an" et "etp.tot.an"), et sur les vim (dont nous avons déjà noté l'importance dans les analyses précédentes). La variable "pluie.an" a été éliminée de la liste pour sa redondance avec "bh.tot.an" ($r = 0,97$). Les variables non conservées sont moins explicatives et/ou assez fortement corrélées entre elles. Les neuf variables expliquent au total 12,4% de l'inertie totale contre 13,3% pour l'ensemble des 16 variables. La part des vim reste majeure (*cf.* partie 3.6) puisqu'elles fournissent 42% de l'inertie expliquée par les 9 variables. L'axe 2 est l'axe synthétisant les nouvelles variables climatiques introduites et la réserve utile (Figure 41). On confirme par ces variables que c'est un axe hydrique mais aussi lié à la température, donc lié au bilan hydrique.

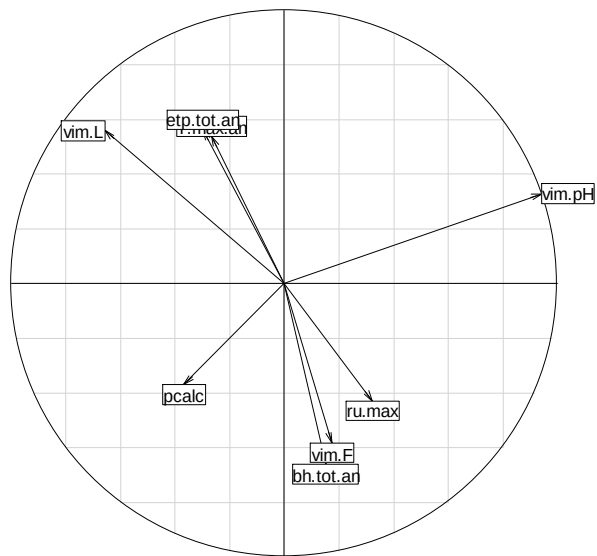


Figure 41: Cercle des corrélations (1, 2) des variables explicatives de l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 9 variables paysagères locales incluant le climat (le facteur comp2*agemax n'a pas été représenté pour faciliter la lecture).

Tableau 20. Part d'inertie expliquée par chacune des 16 variables locales : les 8 variables de la liste B (retenue à l'étape 3.6) et les 8 nouvelles variables récupérées en fin de projet et concernant notamment le climat (cf. Tableau 2, Tableau 3, Tableau 4 pour la description des prédicteurs). Le tableau donne la somme des valeurs propres de l'ACC, le % d'inertie expliquée ($= \Sigma VP \text{ ACC} / \Sigma VP \text{ AFC}$) et le classement résultant.

Variables	$\Sigma VP \text{ ACC}$	Part inertie exp.	Rang sélection
vim.pH	0,391	4,77	1
vim.L	0,271	3,31	2
comp2*agemax	0,251	3,06	3
vim.F	0,133	1,62	4
bh.tot.an	0,131	1,59	5
etp.tot.an	0,127	1,55	6
pluie.an	0,112	1,36	7
T.max.an	0,111	1,35	8
ru.max	0,106	1,30	9
pcalc	0,104	1,26	10
alti	0,095	1,16	11
ray.an	0,093	1,13	12
T.min.an	0,066	0,80	13
nb.gel.an	0,058	0,71	14
G	0,047	0,58	15
ppseudo	0,044	0,53	16

3.7.2. Prise en compte de la composante spatiale

Comme on le voit dans le tableau (*cf.* Tableau 21), la coordonnée y (et ses combinaisons) est nettement plus explicative que la coordonnée x , ce qui montre une structuration plus forte des communautés en latitude qu'en longitude. Les quatre premières variables expliquent au total 5,2% de l'inertie totale contre 7,3% pour l'ensemble des neuf termes du polynôme spatial ; si l'on garde seulement les trois premières l'inertie expliquée tombe à 4,1%. Nous avons choisi de conserver les quatre premières variables, ce qui permet de garder une information sur x , et d'avoir le meilleur compromis entre le nombre de termes du polynôme et le taux d'inertie expliquée (avec une variable supplémentaire, l'inertie expliquée passe seulement à 5,9%). Chaque terme du polynôme conservé $y + y^2 + y^3 + x$ reste significatif en présence des autres.

La représentation des divergences de composition floristique des relevés telle que modélisée par ce polynôme sur l'axe 1 (dont le coefficient de détermination est de 0,63) permet d'identifier trois zones de très forte dissemblance (Figure 42). Le pôle ardennais se distingue très fortement sur une faible étendue, contrairement au pôle ouest qui se distingue de la composition moyenne (zone centrale) sur une large bande. A ce premier gradient de structuration spatiale sud-ouest/nord-est s'ajoute un deuxième gradient orthogonal et moins net (Figure 43), qui sépare le pôle orléanais des régions bordant la Manche.

Tableau 21. Part propre d'inertie expliquée par chacun des 9 termes du polynôme de degré 3 de Legendre basés sur les coordonnées (x,y) des points IFN. Le tableau donne les résultats des ACC partielles, c'est-à-dire la part d'inertie expliquée par chacun une fois tenu compte de l'inertie expliquée par les 8 autres. La part propre relative présentée est donc l'effet "pur" de chaque terme ; la dernière colonne donne le classement résultant.

Termes	Σ VP ACC partielle	Part propre relative	Rang
y	0,042	7,03%	1
y^2	0,039	6,44%	2
y^3	0,034	5,72%	3
x	0,031	5,23%	4
xy	0,027	4,48%	5
xy^2	0,023	3,78%	6
x^2	0,020	3,31%	7
x^3	0,019	3,18%	8
x^2y	0,018	2,99%	9

Figure 42 : Représentation des coordonnées factorielles des relevés sur l'axe 1 de l'ACC contrainte par le polynôme spatial $y + y^2 + y^3 + x$ sur la région d'étude (la position du relevé est sa coordonnée géographique x, y , cf. carte jointe). La carte donne les différences de composition floristique entre relevés modélisées par le polynôme. La taille des carrés est proportionnelle aux écarts de composition ; leur couleur montre les divergences (positive ou négative) à la composition "moyenne" présente dans la bande noire

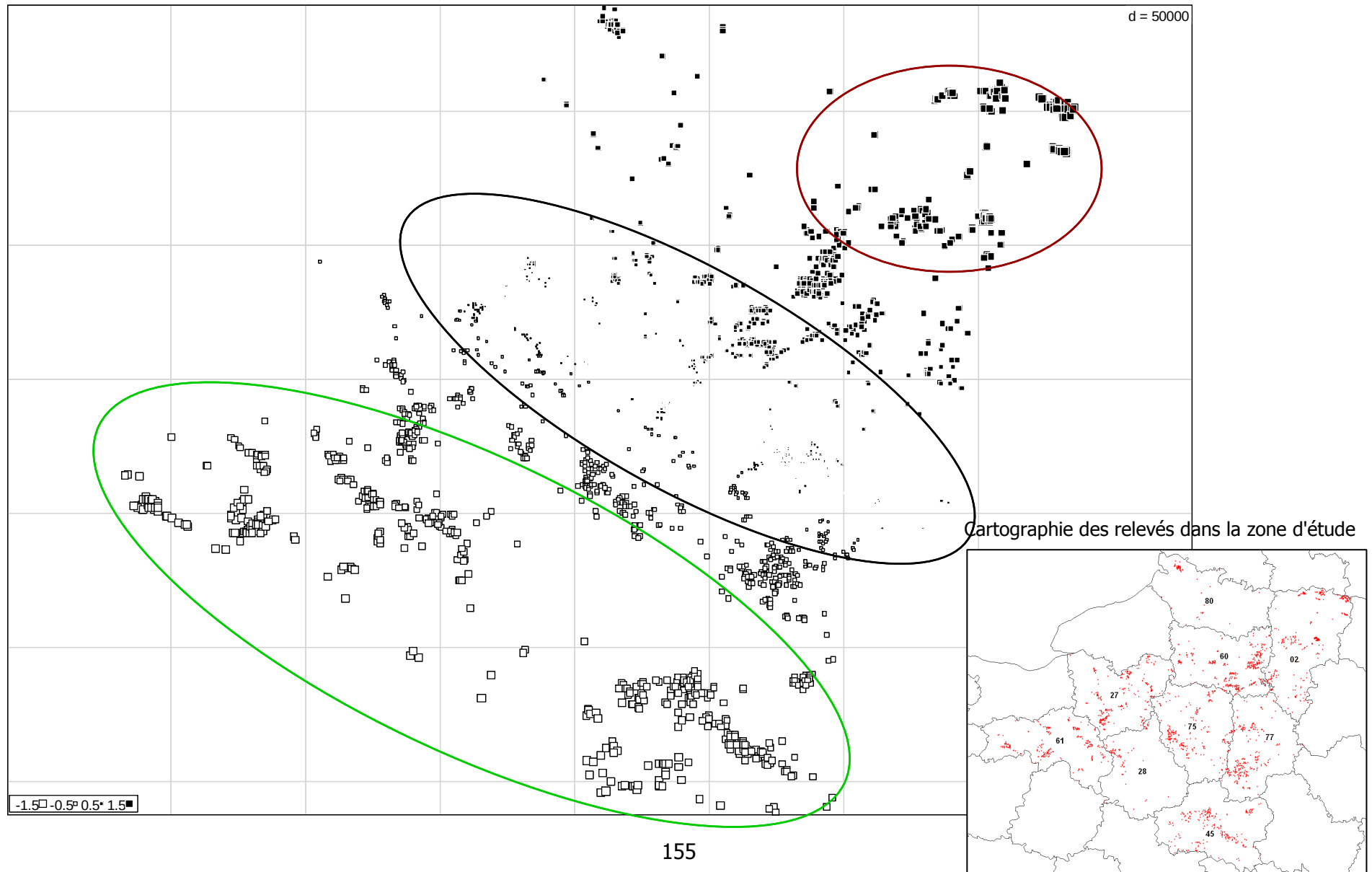
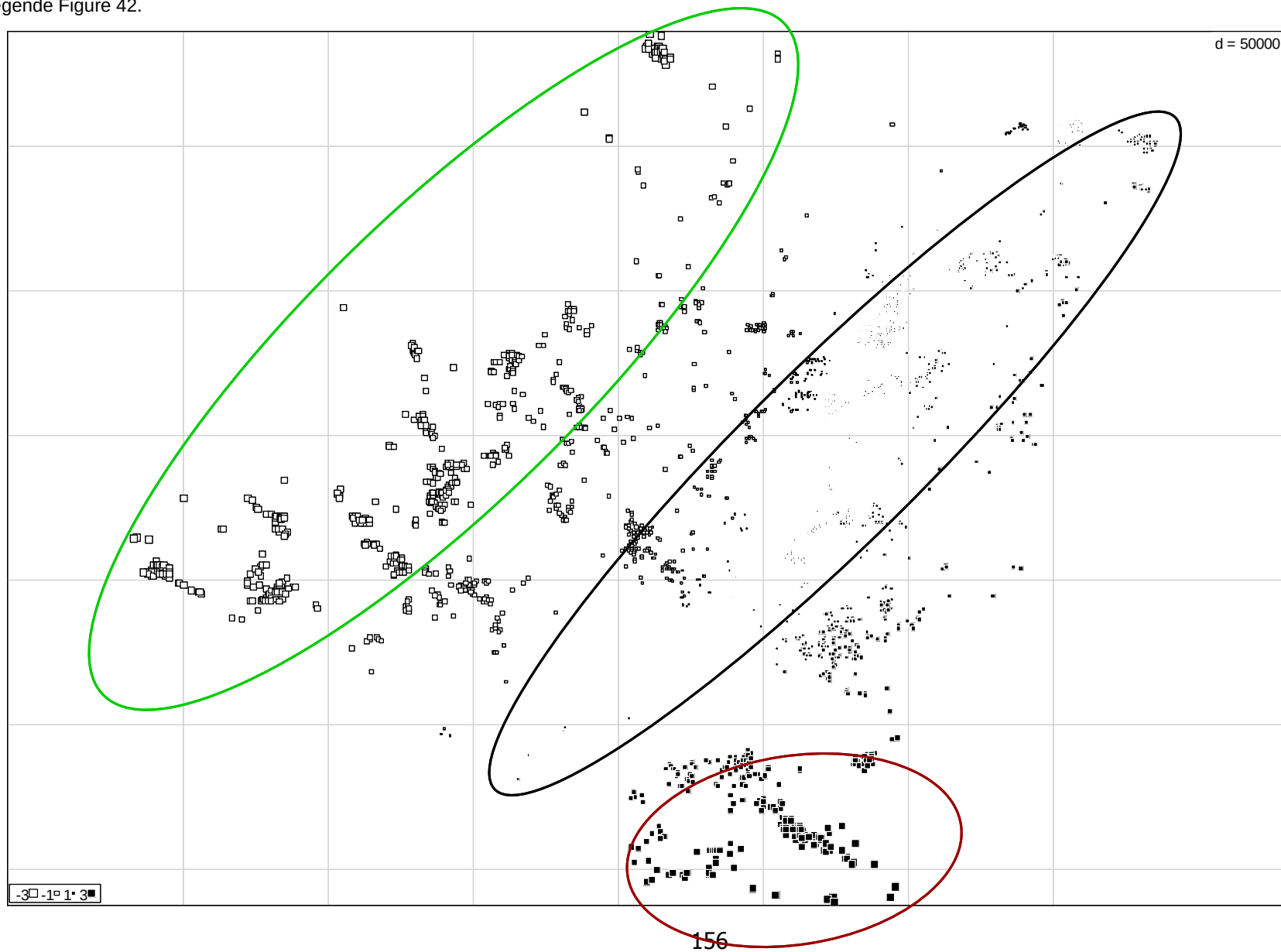


Figure 43 : Représentation des coordonnées factorielles des relevés sur l'axe 2 de l'ACC contrainte par le polynôme spatial $y + y^2 + y^3 + x$ sur la carte de la région d'étude. Voir légende Figure 42.



3.7.3. Décomposition de la variance : "local" vs "spatial" vs "paysage"

Malgré la prédominance des facteurs locaux, et l'introduction de nouvelles variables qualifiant l'environnement local, l'effet des autres facteurs reste important. Les analyses menées montrent que les facteurs paysagers et spatiaux expliquent à peu près dans les mêmes proportions la composition floristique, avec une faible supériorité du paysage 5,52%, contre 5,23% pour le spatial. Ce qui est tout à fait intéressant, c'est qu'une fois enlevé ce qui est un effet purement spatial de l'effet paysager, la part relative du paysage (12,3%) reste supérieure à celle du spatial (10,6%). Cette part propre du paysage est nettement supérieure à toutes les autres parts partagées ; contrairement à la part propre du spatial dont l'effet est à moitié partagé avec les facteurs locaux (10,7%). Si les parts communes sont à peu près du même ordre de grandeur (10,7% puis 9,4%), le paysage apporte une information qui est finalement très complémentaire de la disposition des relevés en latitude et longitude, puisque spatial et paysage ne partagent que 1,4% de l'inertie expliquée.

Tout ceci amène à conclure que :

- (1) contrairement à ce que l'on aurait pu craindre, l'effet paysager reste important une fois tenu compte de l'auto-corrélation spatiale des relevés, et domine même l'effet du spatial pur,
- (2) les effets du paysage et du spatial sont presque totalement disjoints,
- (3) il reste une auto-corrélation spatiale des relevés, que l'on ne peut pas expliquer par les différentes variables locales introduites.

Tableau 22 : Récapitulatif des variables impliquées dans la décomposition et de la part d'inertie expliquée par chacune des composantes locale, spatiale et paysagère (cf. Tableau 2, Tableau 3, Tableau 4, Tableau 7 et Tableau 6 pour la description des prédicteurs). Le tableau donne la somme des valeurs propres de l'ACC et la part d'inertie expliquée (= $\Sigma VP \text{ ACC} / \Sigma VP \text{ AFC}$).

	Type de variables utilisées	Nom des variables sélectionnées	Nb var.	$\Sigma VP \text{ ACC}$	Part inertie exp.
Local complet	Facteurs locaux (liste B) et climatiques (+RU)	vim.L, vim.F, vim.pH, pcalc, comp2*agemax, T.max.an, bh.tot.an, etp.tot.an, ru.max	9	1,01	12,37%
Spatial complet	Termes polynôme de Legendre	$y + y^2 + y^3 + x$	4	0,43	5,23%
Paysage complet	Indices "photo-interprétation" et "types nationaux"	dist.eau, dist.ppt.jeune, dist.coupe, dist.avec.cult, p.coupe.400, p.avec.cult.400, p.ppt.jeune.25.36, p.ppt.adult.25.36, p.ppt.adult.100, s.fut.feui.1414, s.fut.feui.500, s.fut.coni.1414, s.fut.coni.500, s.fut.feui.tail.1414, s.fut.feui.tail.500, s.fut.coni.tail.1414, s.fut.coni.tail.500	17	0,45	5,52%
Total (t)	Ens. des variables	-	30	1,34	16,31%

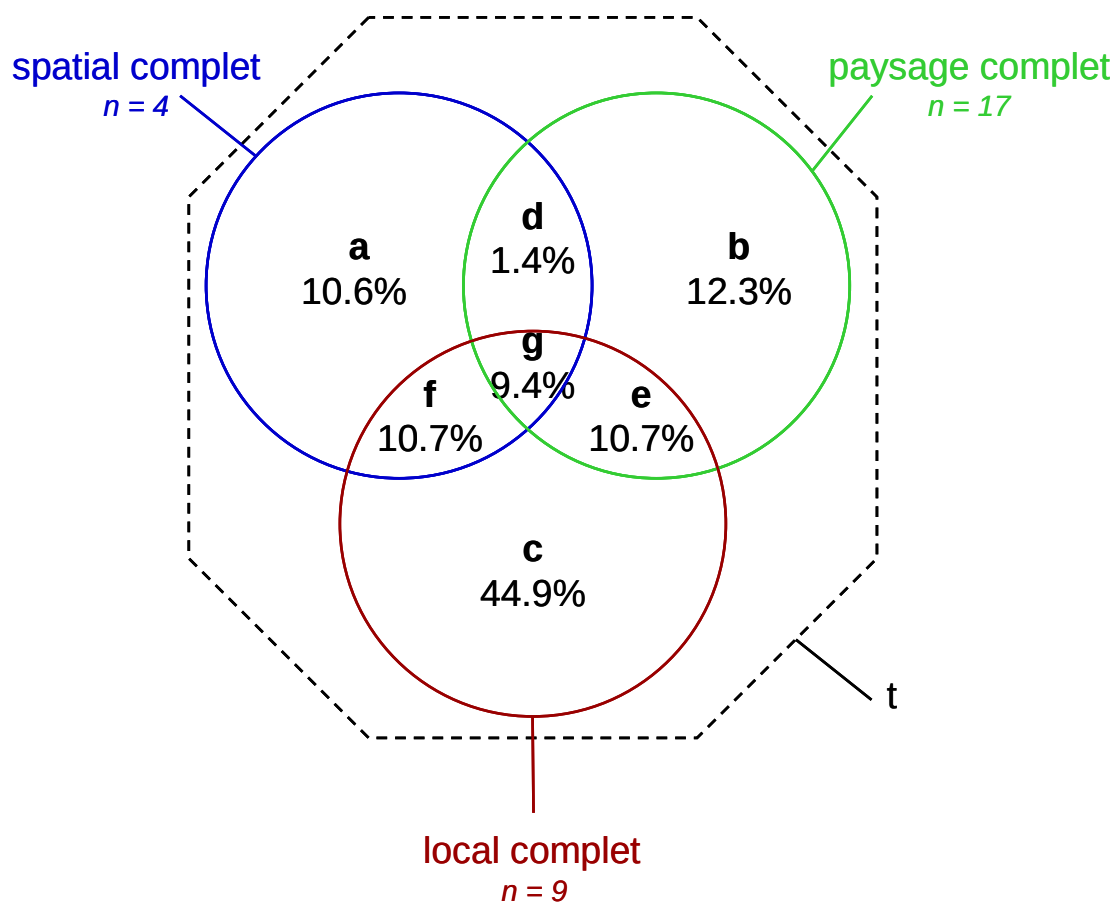


Figure 44 : Décomposition de la variance du tableau floristique en présence-absence selon les contraintes locale, spatiale et paysagère. Les parts a, b et c sont les effets "purs" du spatial, du paysage et du local ramenés à l'inertie totale expliquée (t) ; les parts d, e, f sont les effets partagés deux à deux et la part g entre les trois, ramenés à l'inertie totale.

3.8. Rayon d'action du paysage

Comme le montrent les Tableau 23 et Tableau 24, quel que soit le lot d'indices paysagers analysés, la part d'inertie expliquée par les différents buffers croît du plus petit vers le plus grand buffer (de S=25/36 à 400 ha ou de R=250 m à R=1414 m). Cela signifie que le paysage a d'autant plus d'influence sur la composition floristique locale qu'il est appréhendé sur un plus grand buffer.

Sur les données de photo-interprétation, l'ACC partielle du paysage, *i.e.* l'inertie expliquée par les trois échelles ensemble sans l'effet partagé avec les facteurs locaux, indique que la part propre totale est de 12,19%. Une part importante de cette variance est apportée par l'augmentation de l'échelle de mesure : passer de 25/36 à 100 ha augmente l'inertie expliquée de 3,72%, soit le tiers de la part paysagère totale, et passer de 100 à 400 ha augmente l'inertie de 4,56%, soit les 2/5 de la part paysagère totale (Tableau 24). Il existe des corrélations inter-scalaires différentes selon l'échelle considérée d'où l'importance au final de considérer la part expliquée par une échelle donnée indépendamment des autres : les échelles 25/36 ha et 400 ha sont très peu liées (0,12% de variation commune), alors que l'échelle 100 ha est fortement liée à 25/36 ha (1,09% en commun) mais aussi à 400 ha (1,25%).

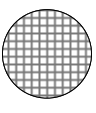
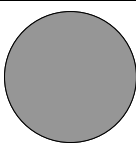
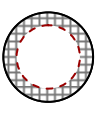
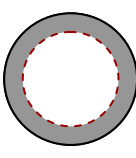
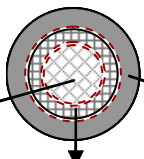
Tableau 23 : Part d'inertie expliquée par les indices paysagers (surfaces) dans l'ACC du tableau floristique en fonction de l'échelle de mesure du paysage pour les buffers circulaires de la carte forestière de l'IFN (R = 250, 500, 1000 et 1414 m). Pour une typologie donnée, les ACC sont faites sur les mêmes habitats aux différentes échelles : % inertie expliquée (= $\Sigma VP \text{ ACC} / \Sigma VP \text{ AFC}$) avec entre parenthèses le nombre de variables concernées par la typologie (voir Tableau 6).

	250 m	500 m	1000 m	1414 m
Composition en essences	2,59% (3)	2,68% (3)	-	3,32% (3)
Structure forestière	1,37% (3)	1,63% (3)	2,28% (3)	2,69% (3)
Propriété foncière	1,09% (3)	-	1,48% (3)	1,57% (3)
Forêt/forêt ouverte/lande/autre	0,71% (4)	1,16% (4)	1,56% (4)	1,87% (4)
Types nationaux	2,98% (11)	3,60% (11)	4,18% (11)	4,53% (11)

Au final, chaque échelle contribue de manière indépendante à la structuration des communautés floristiques avec 2,83, 2,47 et 4,44% d'inertie expliquée pour 25/36, 100 et 400 ha respectivement ; ceci rejoint nos résultats précédents où l'on a mis en évidence que le rayon d'action le plus fort peut varier selon le type d'habitat. Toutefois, seule la part propre à 400 ha est significative ($p < 0,001$) et dans une moindre mesure la part propre à 25/36 ha ($p = 0,038$) ; l'inertie propre expliquée par 100 ha est faible et du même ordre que l'inertie qu'elle partage avec les autres échelles (2,34%). Le buffer paysager le plus large est donc celui qui a le plus d'effet sur les communautés, sa contribution une fois considéré le paysage aux échelles inférieures reste nettement la plus forte¹².

¹² Corriger pour l'auto-corrélation spatiale ne change pas ces résultats. La redondance du paysage entre relevés augmente avec la taille du buffer d'analyse, mais la correction par les coordonnées des relevés, bien que plus forte avec la taille de buffer, ne change pas l'ordre d'importance des échelles, et qu'à peine leur taux d'explication propre (2,4% et 4,1% pour 100 et 400 ha respectivement).

Tableau 24 : Part d'inertie expliquée par les indices paysagers (surfaces) une fois tenu compte des variables locales (n = 9, liste retenue : cf. Tableau 22) dans l'ACC partielle du tableau floristique en fonction de l'échelle de mesure du paysage pour les buffers carrés de photo-interprétation (8 habitats identifiés sur 25/36, 100 et 400 ha, voir Tableau 7). Pour faciliter la comparaison entre les trois approches, le pourcentage donné est la part propre d'inertie expliquée par l'échelle par rapport à l'inertie totale expliquée, soit : % inertie expliquée par une échelle = $\Sigma VP \text{ ACC conditionnée} / \Sigma VP \text{ ACC local} + 3 \text{ échelles}$ (= 1,153).

		25/36 ha	100 ha	400 ha
				
Effet global d'une échelle				
	$\Sigma VP \text{ ACC}$	0,047	0,055	0,074
	Part inertie exp.	4,04%	4,81%	6,38%
				
Apport supplémentaire d'une échelle supérieure				
	$\Sigma VP \text{ ACC}$	-	0,043	0,053
	Part inertie exp.	-	3,72%	4,56%
				
Apport d'une échelle par rapport aux autres				
	$\Sigma VP \text{ ACC}$	0,033	0,029	0,051
	Part inertie exp.	2,83%	2,47%	4,44%

3.9. Effet de la composition versus la structure du paysage

3.9.1. Décomposition de la variance

La composition et la structure paysagères pour les habitats coupes, peuplements jeunes, peuplements adultes et les espaces hors forêt avec cultures ne sont pas indépendantes puisque leur part commune représente de 40 à 84% de leur part propre (Tableau 25) ; mais composition et structure paysagères apportent des informations complémentaires et importantes puisque dans tous les cas il existe une part propre, qui plus est toujours supérieure à nettement supérieure à la part commune.

Comme on le voit dans le Tableau 25, compléter l'approche composition du paysage par sa structure est intéressant pour tous les indices de structure sauf la distance moyenne puisque celle-ci est le seul indice moins bon que la composition (2,80 *vs* 3,27% respectivement) : dans tous les autres cas, à nombre de variables égal entre structure et composition, la structure explique mieux les assemblages des communautés floristiques. La distance moyenne explique moins d'inertie que la distance proximale (comparaison cas A) : cela signifie que, en termes d'indice de distance à la tâche, la moyenne des distances à toutes les tâches de l'habitat est un prédicteur moins bon que la distance le plus proche habitat voisin. Lorsque l'on rééquilibre le nombre de variables, en ôtant "p.ppt.adulte.400" de la liste pour la composition (parallèle à l'absence de mesure pour la distance proximale au peuplement adulte), on s'aperçoit que la distance au plus proche voisin est au moins aussi bon prédicteur que la composition (cas B), mais que le nombre de tâches est un indice de structure qui explique un peu plus d'inertie en comparaison¹³, malgré la part commune plus importante (2,26%).

La longueur d'interfaces par type est un indice qui apporte beaucoup plus d'information que la composition avec 4,69% *versus* 2,82% respectivement, ceci notamment à cause du nombre de variables ; toutefois lorsqu'on rééquilibre l'analyse, la

¹³ Les résultats de l'ACC partielle permettant la comparaison stricte avec la distance proximale n'est pas présentée ici. Toutefois, les résultats sont identiques à la comparaison présentée ici (1^{ère} ligne du tableau) dans le sens où l'inertie expliquée par le nombre de tâches se démarque un peu plus de celle expliquée par la composition que ne le fait la distance proximale.

longueur totale d'interfaces (structure) explique beaucoup plus que le nombre de type d'interfaces (composition) avec respectivement 0,86% *versus* 0,52 %, soit un écart équivalent à l'inertie partagée (Cas C). Mais en exécutant d'autres ACC partielles (non présentées ici), on s'aperçoit que la longueur totale d'interfaces est un indice un peu moins performant pour expliquer les communautés floristiques que le nombre total de tâches.

Tableau 25 : Décomposition de la variance du tableau floristique en présence-absence selon la composition *versus* la structure du paysage à l'échelle de 400 ha sur les indices paysagers issus de la photo-interprétation (relatifs aux habitats avec façons culturales, coupe, peuplement adulte et jeune). Les ACC partielles sont exécutées pour chaque type d'indices de structure (incluant à chaque fois "l.interfaces") *versus* les indices de composition (liste de référence : % surfacique des 4 habitats et "nb.interfaces"), cf. Tableau 12 : nb. variables paysagères impliquées ; effet "pur" de la composition, de la structure, et effet total du paysage conditionnés aux effets locaux (n = 9, liste retenue, cf. Tableau 22).

Type de variables utilisées	Nom des variables sélectionnées	Nb var.	Σ V ACC partielle	Σ V ACC partielle / Σ V ACC tot.
Composition	liste de référence	5	0,035	2,90
Structure : nb. taches par habitat	l.interfaces, nb.avec.cult, nb.coupe, nb.ppt.adulte, nb.ppt.jeune	5	0,037	3,10
Ensemble	-	10	0,099	<i>part comm.</i> 2,26
Composition	liste de référence	5	0,039	3,27
Structure : dist. moyenne	l.interfaces, dist.moy.avec.cult, dist.moy.coupe, dist.moy.ppt.adulte, dist.moy.ppt.jeune	5	0,033	2,80
Ensemble	-	10	0,095	<i>part comm.</i> 1,90
<i>(Cas A)</i>				
Composition	liste de référence	5	0,039	3,26
Structure : dist. moyenne	l.interfaces, dist.moy.avec.cult, dist.moy.coupe, dist.moy.ppt.jeune	4	0,027	2,26
Ensemble	-	9	0,089	<i>part comm.</i> 1,90
<i>(Cas A)</i>				
Composition	liste de référence	5	0,039	3,28
Structure : dist. proximale	l.interfaces, dist.avec.cult, dist.coupe, dist.ppt.jeune	4	0,030	2,50
Ensemble	-	9	0,092	<i>part comm.</i> 1,88
<i>(Cas B)</i>				
Composition	liste de référence sans p.ppt.adulte.400	4	0,030	2,53
Structure : dist. proximale	l.interfaces.spe, dist.avec.cult, dist.coupe, dist.ppt.jeune	4	0,031	2,59
Ensemble	-	8	0,083	<i>part comm.</i> 1,79
Composition	liste de référence	5	0,034	2,82
Structure : longueur par interface	l.interfaces, l.adulte.avec.cult, l.adulte.coupe, l.adulte.jeune, l.jeune.avec.cult, l.jeune.coupe, l.coupe.avec.cult	7	0,056	4,69
Ensemble	-	12	0,118	<i>part comm.</i> 2,35
<i>(Cas C)</i>				
Composition	nb.interfaces	1	0,006	0,52
Structure	l.interfaces	1	0,010	0,86
Ensemble	-	2	0,021	<i>part comm.</i> 0,35

Finalement, les analyses sur les différents indices de composition et de structure nous amènent à conclure que :

- certes structure et composition du paysage sont liées, mais seulement en partie,
- si les informations sur la structure et la composition du paysage sont différentes, la structure est plutôt meilleur prédicteur de l'assemblage des communautés floristique,
- les indices de structure, à comparaison équilibrée, explique un pourcentage d'inertie similaire. De plus, le nombre de variables influence l'inertie expliquée et donc peut changer l'ordre d'importance des indices de structure. Il faut retenir que la longueur d'interfaces par type reste le meilleur prédicteur, dans la mesure où la typologie est plus fine que pour les autres indices (description de l'association de deux habitats au lieu de la description d'un seul habitat).
- le schéma synthétisant l'importance des effets de la composition *versus* la structure paysagère pourrait être présenté comme suit :

$$\begin{array}{ccccc}
 \text{distance} & & & & \\
 \text{moyenne} & < & \boxed{\text{composition}} & \approx & \text{distance} & < & \boxed{\begin{array}{cc} \text{longueur} & \text{nombre} \\ \text{interfaces} & \text{taches} \end{array}} \\
 & & & & \text{proximale} & &
 \end{array}$$

Remarque : le même schéma est obtenu en considérant l'inertie expliquée par les indices pris seuls (ACC de chaque indice conditionnée uniquement par les facteurs locaux).

Contrairement à ce que l'on pourrait attendre, l'indice synthétique mesurant à la fois la structure et la composition "surf.pond.exp" (cf. Tableau 12) est moins bon pour expliquer l'assemblage des communautés. Cependant, une fois tenu compte de la composition, il apporte au contraire une information complémentaire d'importance puisque l'inertie expliquée (3,04%) est équivalente à celle expliquée par le nombre de tâches (3,10%). Ceci est dû au fait que bien que cet indice mixte tienne compte de la surface des tâches d'habitat, il est moins lié à la quantité totale d'habitat que ne le sont les indices de structure purs analysés (1,06% seulement de variance partagée pour l'explication de l'assemblage des espèces).

3.9.2. Effet du type d'habitat : poids ou agencement spatial dans le paysage environnant ?

Comme nous l'avons vu précédemment les effets paysagers peuvent être plus ou moins forts selon le type d'indice, l'échelle et l'habitat considéré. Si la structure du paysage avoisinant a globalement plus d'effet que la composition, des différences sont observées selon le type d'habitat concerné. Ainsi pour les peuplements adultes, leur quantité totale a un effet majeur (*cf.* partie 3.5.2 et Annexe 6), mais la manière dont se structure leur étendue dans l'espace n'est pas un déterminant important pour l'assemblage des communautés : les variables de structure "nb.ppt.adulte", "surf.pond.exp.adulte" et les longueurs d'interfaces liées à cet habitat "l.adulte.avec.cult", "l.adulte.coupe", "l.adulte.jeune" ne sont pas ou peu corrélées aux axes explicatifs de l'ACC (Axes 1 et 2, et 3 pour les interfaces), puisque leur corrélation est inférieure à 0,12 ; elle se situe toutefois à 0,32 pour les longueurs d'interfaces par type, mais cela est sans doute lié au type d'habitat adjacent "avec façons culturales" qui est bien représenté dans les indices de structure (Figure 45 et Annexe 6).

En effet, pour les habitats ouverts extra-forestiers (habitat avec façons culturales) ou intra-forestiers (coupes et peuplements jeunes), si leur poids dans le paysage a été noté comme déterminant (*cf.* partie 3.5.2 et Annexe 6), la manière dont leur étendue est agencée dans l'espace est essentielle quant à son impact sur l'assemblage des espèces. A quantité d'habitat fixe, le nombre de tache, la longueur d'interface par type et la surface de la tache pondérée par la distance sont fortement corrélés aux axes structurants de l'ACC (Figure 45 et Annexe 6) : (1) pour le nombre d'entités dans le paysage, l'Axe 1 est déterminé par "nb.coupe" et "nb.jeune" alors que l'Axe 2 est plutôt lié à l'agencement spatial des habitats extra-forestiers ("nb.avec.cult") ; (2) on retrouve en premier l'effet de "l.jeune.coupe" dans l'ACC sur les interfaces puis les interfaces "l.jeune.avec.cult" et "l.coupe.avec.cult" ; (3) pour l'indice mixte, seules les variables liées à l'habitat coupe et avec façons culturales sont structurantes.

Ces résultats, associés aux analyses précédentes, nous amènent à conclure que :

- (1) l'agencement spatial des ouvertures dans le paysage est déterminant pour la flore alors que celui de la matrice forestière (peuplement adulte) compte peu,
- (2) l'agencement spatial des coupes et des habitats avec façons culturales compte un peu plus que celui des habitats jeunes, notamment pour la surface pondérée par la distance.

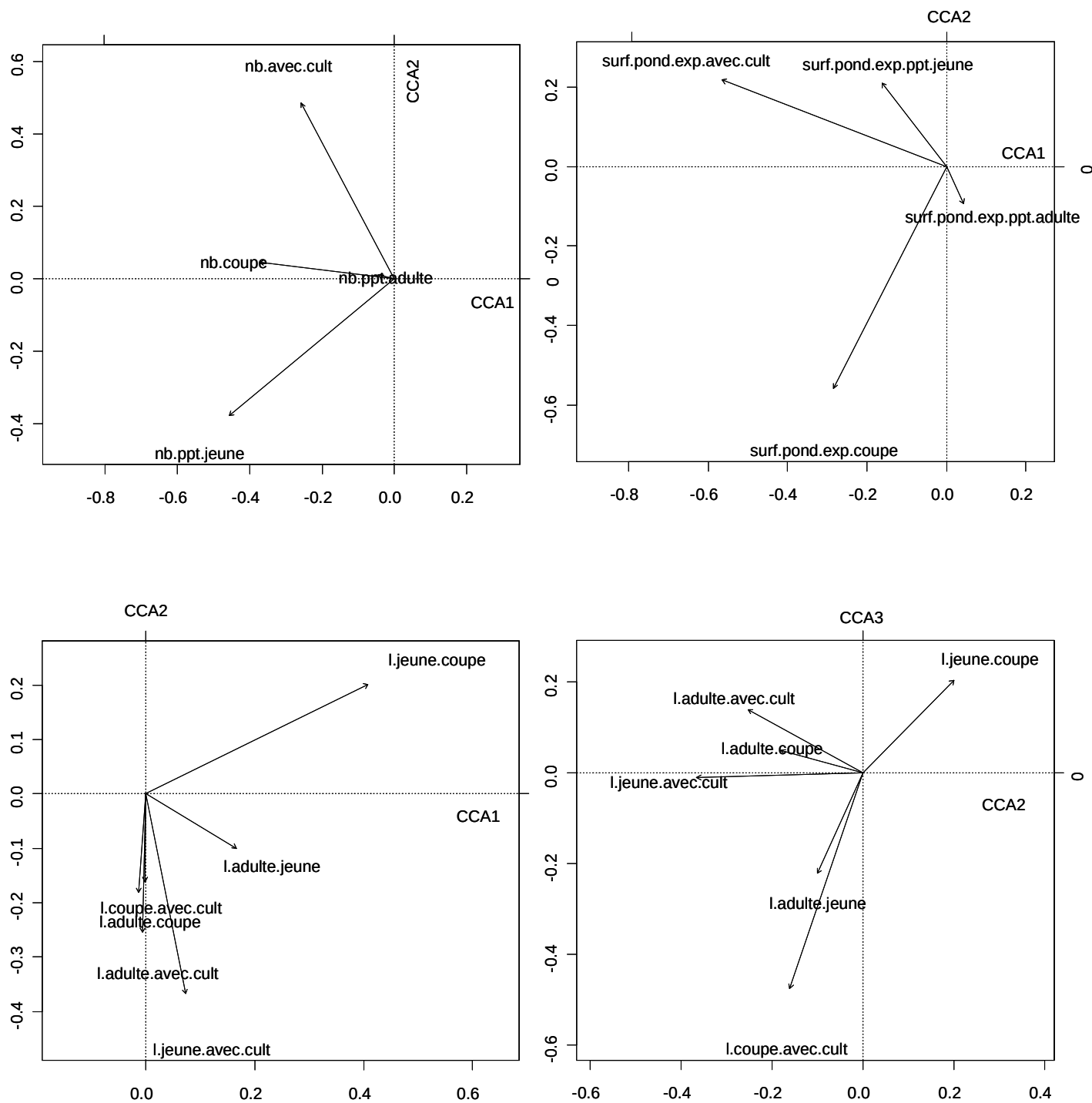


Figure 45 : Plan factoriel (1,2) de l'ACC partielle représentant les variables de structure du paysage une fois tenu compte de la composition du paysage (quantité d'habitat). Les indices les plus explicatifs sont représentés à savoir : le nombre de tache par habitat, la longueur d'interface par type et l'indice mixte (cf. partie précédente) ; le % surfacique total d'habitat et les variables locales sont prises en condition dans l'ACC partielle (graphe issu de vegan). Cf. Annexe 6.

3.10. Agencement des ouvertures dans le paysage : quels effets pour quelle flore, pour quels traits ?

3.10.1. Structuration des communautés floristiques

L'exécution de l'ACC synthétisant l'effet de la structure du paysage compte tenu de sa composition *i.e.* en ne conservant que les variables ($n = 7$) ayant un sens pour la flore, permet de distinguer trois pôles pour lesquels les espèces continuent de réagir au paysage, une fois enlevé l'effet de la quantité d'habitat (*cf.* Figure 46, et aussi en Annexe 6 les Figure 49, Figure 50 et Figure 51)¹⁴.

- Un pôle paysage extra-forestier (Axe 2) où la communauté se compose d'espèces favorisées par le nombre de tâches et la longueur d'interface de l'habitat avec faons culturales avec le peuplement jeune puis avec le peuplement adulte : *Abies alba*, *Blechnum spicant*, *Cornus sanguinea*, *Eupatorium cannabinum*, *Pseudotsuga menziesi*, *Pyrus communis*, *Robinia pseudoacacia*, *Vaccinium myrtillus*, *Viburnum opulus*, *Pleurozium schreberi* et *Abies grandis* sont aussi bien représentés sur l'axe 2 que sur l'axe1 qui est polarisé par le nombre d'ouvertures extra-forestières.

- Un deuxième pôle défini par une sensibilité au nombre de coupes et de peuplements jeunes (Axe 1), avec notamment les espèces suivantes : *Arum maculatum*, *Carex pendula*, *Circaea lutetiana*, *Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *Mercurialis perennis*, *Poa nemoralis*, *Ribes rubrum*, *Solanum dulcamara*, voire *Galium odoratum* et *Geranium robertianum* par ailleurs assez bien représentés sur l'axe 2 (et donc "partagés" avec la communauté suivante).

¹⁴ Alors que nous avons analysé au niveau espèce le profil de réponse à la quantité et la distance proximale à l'habitat, il faut remarquer ici que la plupart des espèces fortement sensibles à la structure n'ont pas été concernées par cette analyse individuelle du fait de leur trop faible occurrence ($n < 40$). On ne pourra donc effectuer de comparaison avec les profils de réponse préalables de la partie 3.4.1. De plus, l'ACC donne la position relative de l'espèce par rapport aux autres espèces de la communauté, ce qui peut rendre des résultats assez différents de l'analyse de la réponse particulière d'une espèce (partie 3.4.1).

- Un troisième pôle d'interaction entre ouvertures intra-forestières défini par la longueur d'interfaces entre la coupe et le peuplement jeune, aussi bien représenté sur l'axe 1 ($r = 0,38$) que sur l'axe 2 ($r = 0,45$) : on relèvera notamment *Prunus serotina*, *Vicia sepium* voire *Galeopsis tetrahit* et *Luzula forsteri* (cf. Figure 50).

- A l'écart des autres espèces, on remarque que *Picea sitchensis* est très fortement favorisé par la longueur d'interface entre la coupe et l'habitat extra-forestier avec façons culturales, qui se démarque par sa forte corrélation avec l'axe 3 ($r = 0,63$; voir Figure 48 et Tableau 31 en Annexe 6).

De manière concordante, la majorité de ces espèces sont aussi favorisées par la quantité d'ouvertures (en respect du type) dans le paysage (carte factorielle non présentée, mais cf. Figure 52 en Annexe 6, où cela est toutefois moins visible du fait de "l'aplatissement" de la représentation, dû au nombre d'indices sur les ouvertures introduits).

De plus, on remarque que la grande majorité des espèces ne sont pas sensibles à l'agencement des ouvertures une fois pris en compte l'effet de la quantité d'habitat, et que très peu sont défavorisées, telles que *Euphorbia cyparissias*, *Eurhynchium striatum*, *Quercus humilis*, *Scrophularia nodosa* et *Senecio ovatus*, espèces qui sont nettement favorisées par la quantité de peuplements adultes dans le paysage (cf. Figure 52 en Annexe 6).

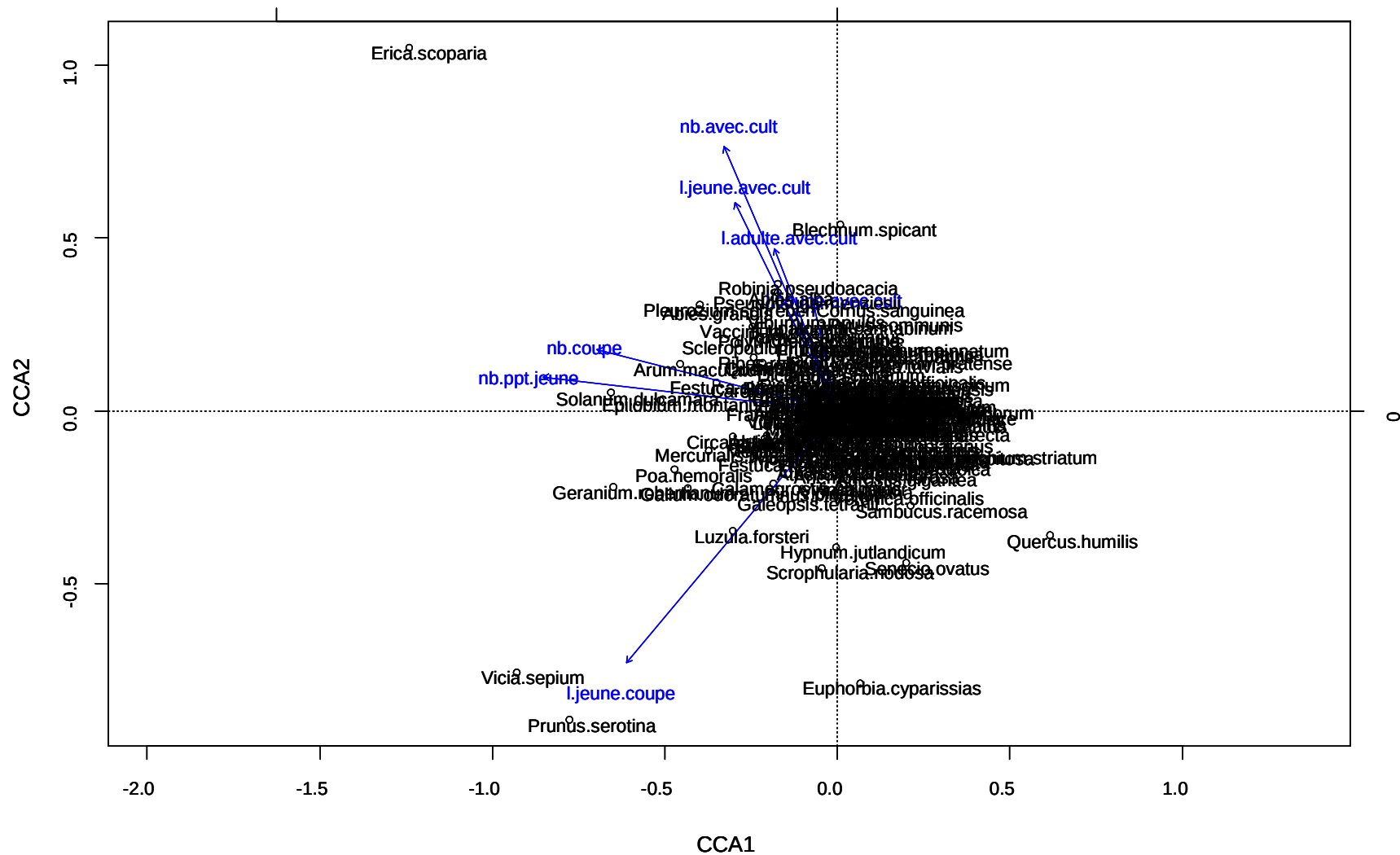


Figure 46 : Carte factorielle des espèces (1, 2) dans l'ACC partielle du tableau floristique en présence-absence en fonction de l'indice de structure "nb. de taches" et "long. d'interface par type" versus la composition du paysage à l'échelle du buffer de 400 ha. L'indice de composition (% surfacique par habitat) et les 9 facteurs locaux (cf. 3.7.1) sont pris comme condition dans l'ACC partielle ; l'analyse synthétise les conclusions des ACC précédentes : 7 indices de structures ont été conservés pour leurs corrélations aux axes significatifs de l'ACC (cf. partie 3.9.2 et Annexe 6).

3.10.2. Quels traits floristiques discriminés ?

Dans notre cas, regarder la répartition du trait sur l'ensemble des espèces analysées dans l'ACC n'apporte aucune information : aucun des 18 traits étudiés n'est discriminé que ce soit pour un gradient de composition, ou de structure (*vs* composition) des habitats. En revanche, lorsqu'on ne sélectionne que les espèces qui réagissent le plus aux facteurs introduits, *i.e.* les espèces sortant nettement du "nuage" global de la communauté, cela est plus pertinent puisqu'un certain nombre de traits ou tout au moins des catégories au sein d'un trait se distinguent.

La Figure 47 représente les traits écologiques des espèces favorisées par l'agencement des ouvertures une fois tenu compte de leur étendue dans le paysage (et des variables locales) ; la table de contingence associée est donnée dans l'Annexe 7. Les espèces favorisées par le nombre de coupes/peuplements jeunes et la longueur d'interfaces coupe-peuplement jeune ont une valeur indicatrice du rapport S/T plus élevé (*cf.* Tableau 32 en Annexe 7, et discrimination forte de la classe [0-20%] sur le pôle paysage extra-forestier Figure 47), tendance confirmée par la valeur indicatrice du pH (et des autres *vi* d'Ellenberg). Les *vi* dont la *vim* a été introduite dans l'ACC comme paramètres locaux de contrôle ne montrent aucune structure particulière sur les graphes de l'ACC (résultats non présentés).

Les espèces favorisées par le nombre et les interfaces avec les habitats avec façons culturales présentent à l'inverse des valeurs plus faibles pour ces indicateurs du milieu, alors que c'est l'inverse pour la valeur de lumière L (moyenne 5,3 pour le pôle paysage "extra" contre 4,4 pour le pôle paysage "intra"). De plus, ces espèces sont presque exclusivement à stratégie compétitrice C de Grime (et seulement 2 espèces à stratégie CS), alors que les espèces favorisées par le paysage intra-forestier n'ont pas de stratégie dominante : toutes les stratégies sont présentes avec C, S, CS, CR et CSR.

De la même façon, en ce qui concerne le type biologique de Raunkier, une catégorie de trait est largement sur-représentée pour les espèces favorisées par les caractéristiques des habitats avec façons culturales, alors que les espèces favorisées par les caractéristiques des habitats coupes et peuplements jeunes ont une forme biologique très hétérogène. On retrouve ainsi beaucoup de phanérophytes lorsque le paysage extra-forestier prédomine ; en accord, les graminoides sont seulement présentes lorsque le paysage comporte beaucoup de taches et lisières intra-forestières (gram = 1 sur la Figure 47).

Les espèces à semences longues et lourdes sont largement favorisées par un paysage extra-forestier puisque 5 sur les 6 espèces présentant ce trait sont du côté du pôle "extra-forestier" de l'ACC (poids.long.bf). Le pôle extra-forestier se distingue aussi par des espèces anémochores alors que le pôle intra-forestier se distingue par des espèces épizoochores.

Les différentes classifications relatives à la préférence d'habitat – gradient lié à la coupe, à l'hémérobie, à l'urbanité, au *preferendum* forêt à non forêt – ne s'ordonnent pas de manière logique et/ou ne sont pas discriminés (ellipsoïdes très recouvrants). Si la table de contingence (Tableau 32 en Annexe 7) montre un peu plus d'espèces de forêt ancienne favorisées par le paysage intra-forestier (7 espèces répertoriées au moins une fois selon Hermy *et al.*, 1999, contre 3 espèces favorisées par le paysage extra-forestier), la tendance n'est pas très visible sur l'ACC de la structuration du paysage (Figure 47).

De la même façon le vecteur de pollinisation des plantes en forêt ne discrimine pas la réponse des espèces à la structuration du paysage environnant.

Les mêmes traits sont ou ne sont pas discriminés lorsque l'on regarde la réponse des communautés à la quantité d'habitat : comme nous l'avons dit plus haut, les espèces sensibles à l'agencement des ouvertures sont affectées de la même façon par la quantité d'habitat, et ainsi présentent les mêmes traits de réponse à ces facteurs environnementaux.

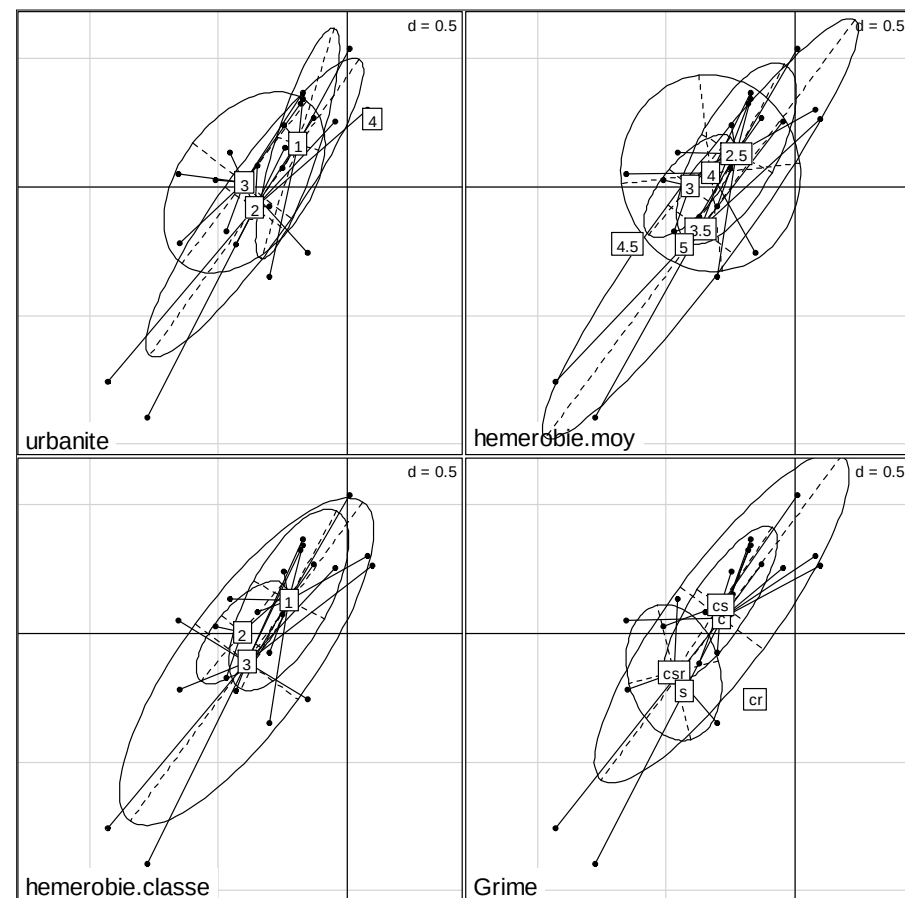
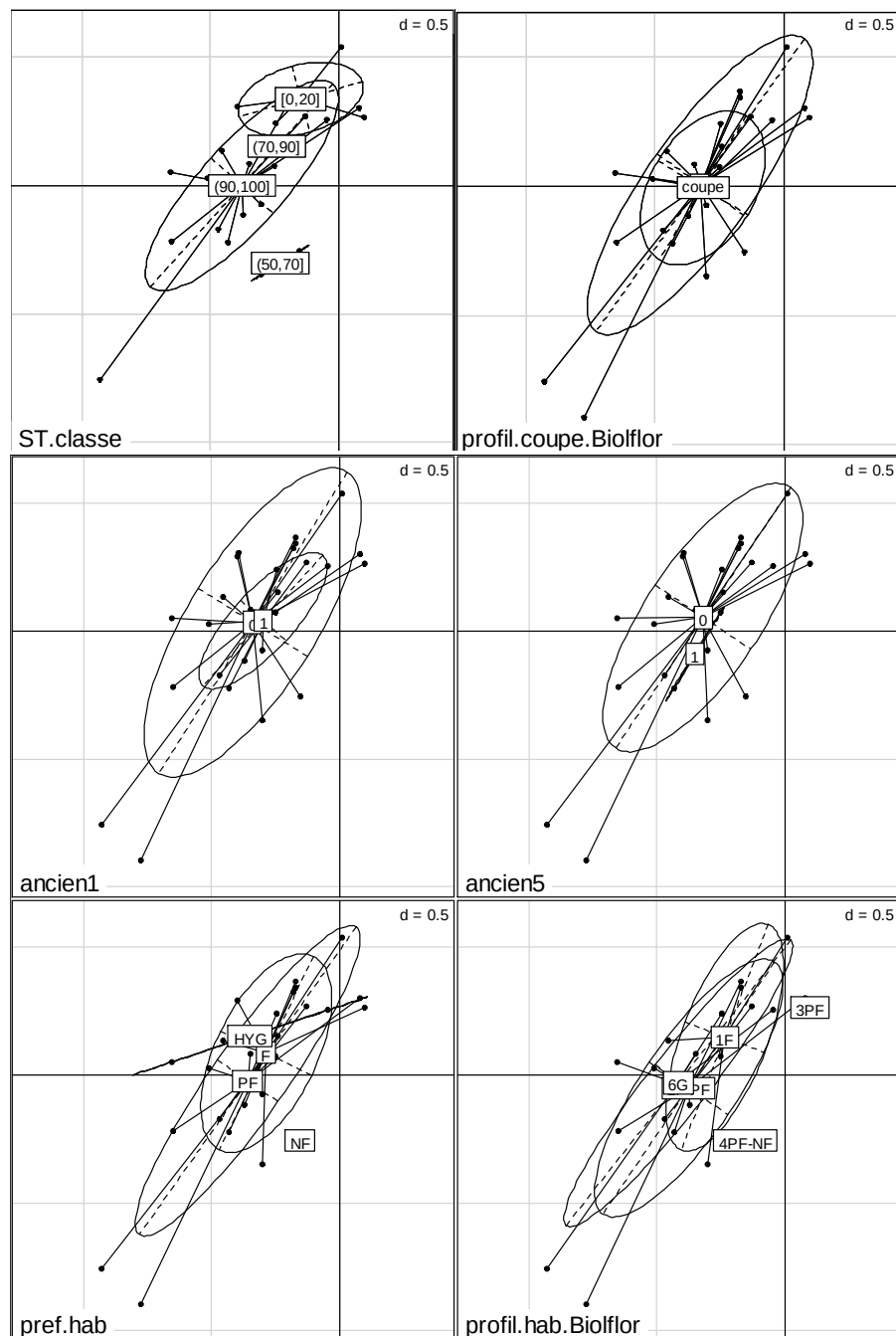
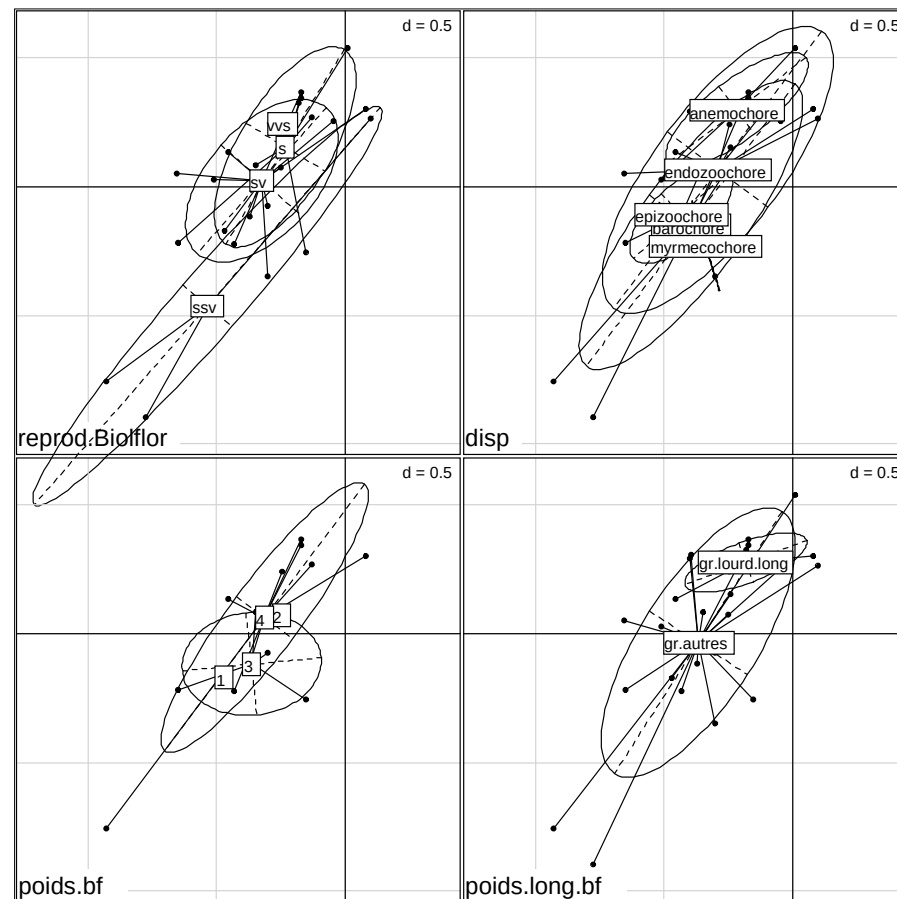
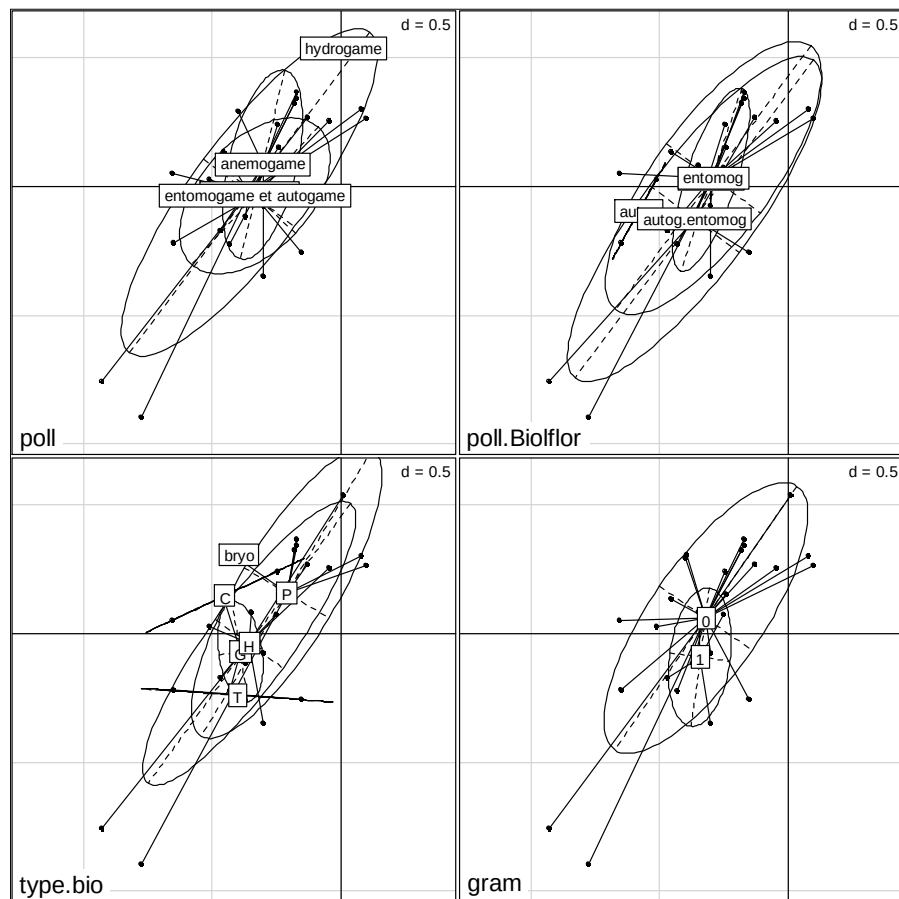


Figure 47 : Carte représentant les traits de vie des espèces favorisées par l'agencement des ouvertures sur le plan factoriel (1,2) de l'ACC de la structure des ouvertures (versus la composition du paysage environnant). Les traits d'histoire de vie et écologiques définis *a priori* sont des classifications issus des bases Ecoplant, Bioflor et Julve (voir parties 1.2.3 et 1.4.2). Les 9 variables locales sont gardées dans la condition de l'ACC.



4. SYNTHÈSE DES RESULTATS ET DISCUSSION

4.1. Les principaux gradients de paysages qui influencent la flore forestière

Grâce aux ACC et aux analyses au niveau espèce, nous avons identifié plusieurs gradients de composition floristique associés aux gradients de composition du paysage environnant les relevés IFN.

4.1.1. Paysage selon la forêt *versus* la non forêt

La prédominance de la nature forestière ou non du paysage environnant sur la nature de la mosaïque intra-forestière ressort notamment dans les analyses sur les espèces où le modèle "avec façons culturales" est bien plus souvent meilleur que les autres modèles (coupe, ppt. jeune, ppt. adulte). Ceci démontre une hiérarchie dans les facteurs paysagers déterminants pour la flore, où c'est l'ambiance forestière du paysage qui prévaut devant le stade successional forestier. Une typologie simple forêt/non forêt apporte donc déjà un grand nombre d'informations.

Toutefois, il est difficile de trancher entre une vision où la flore réagit positivement à la quantité de forêt disponible dans le paysage quelle que soit la nature de la matrice non forestière environnante et une vision dans laquelle la matrice avec façons culturales et l'habitat forestier interagissent. En effet, dans notre échantillon la quantité d'habitats avec façons culturales n'est que l'opposé de la somme des habitats intra-forestiers (coupes, peuplements jeunes et adultes). Pour trancher entre ces deux visions, il faudrait rendre plus indépendants les deux paramètres, ce qui supposerait d'échantillonner moins de zones rurales et davantage de forêts à proximité de zones urbaines.

Par ailleurs, le couvert forestier ayant beaucoup évolué au cours du temps, une typologie forestière diachronique est à considérer (Kolb et Diekmann, 2004). Les forêts françaises ont vu leur étendue fluctuer à travers les siècles, mais la tendance générale a

été une perte d'habitat depuis l'ère romaine (où les 2/3 du territoire aurait été forestier, Reed, 1954 ; Thirgood, 1989) notamment suite à des déforestations massives entre 1000 et 1300 ans, puis au 18^{ième} siècle (Mather *et al.*, 1999), sans toutefois pouvoir avec certitude et précision évaluer l'évolution du couvert forestier à une échelle plus locale (régions forestières, suivi individuel des massifs...). Or, si au niveau national la forêt française est en augmentation depuis le début du 19^{ième} siècle, la surface forestière passant de neuf millions d'hectares à plus de 15 millions dans les années 1990, il existe aussi des disparités régionales (Mather *et al.*, 1999 ; Lee et Slak, 2007). Ainsi dans certaines régions comme le Thiérache, le bilan reste encore à une perte d'habitat forestier depuis 1820 (Van Calster *et al.*, 2008), et l'on peut avancer que la superficie couverte actuellement par la forêt en France (28% en 2002, Source Agreste – Teruti) reste moindre que par les siècles passés (Mather *et al.*, 1999).

Plus précisément, une pré-étude des fonds de cartes d'Etat-Major de la première moitié du 18^{ième} siècle sur la zone d'étude montre que 10% de nos relevés étaient hors forêt à l'époque, bien que nos points soient à 300 m de la lisière actuelle. Une étude en Lorraine (Dupouey *et al.*, 2010) montre que dans 90% des cas la lisière du massif s'est déplacée vers l'extérieur du massif par accrétion de celui-ci (et seulement 10% de lisière récente créée par apparition d'une nouvelle tache forestière).

Sur notre zone d'étude, les points hors forêt au début 19^{ième} siècle (n = 162) étaient situés en moyenne à 168 m d'une lisière de forêt ancienne alors qu'aujourd'hui ils sont à près de 480 m de la lisière du massif, ce qui montre que la lisière forestière s'est fortement déplacée en moins de deux siècles (en moyenne de 670 mètres), si on considère que le phénomène d'accrétion prévaut comme en Lorraine. Pour les points déjà en forêt au début du 19^{ième} siècle (n = 1768), dans 45% des cas la lisière du massif a régressé, en moyenne de 186 mètres, alors que 55% des points ont vu la lisière du massif progresser de 220 mètres en moyenne. Les contours des taches forestières ont beaucoup bougé depuis 180 ans, et il n'est donc pas aisé de discerner de manière indépendante le rôle des différents facteurs à l'origine de la mise en place de gradients de communautés floristiques.

Nous n'avons pas fait ici d'analyses approfondies sur l'effet de la distance à la lisière puisque cette question a fait l'objet d'un post-doctorat dans le cadre du projet Corylus où des modèles plus élaborés et des recherches plus fouillées ont été réalisés (Pelissier *et al.*, soumis). Dans cette étude menée sur les relevés IFN de 42 départements

de la moitié nord de la France, un effet lisière à longue portée (>1000 m) a été détecté sur 38 espèces. Néanmoins, dans ce travail les effets paysagers ont été appréhendés seulement par la taille du massif et la distance à la lisière.

L'approche développée dans cette thèse est plus globale et a mis en exergue le rôle de l'habitat non forestier, en l'occurrence la matrice agricole par le biais de la quantité d'habitat et de sa structuration dans l'espace, en contrôlant pour le reste des habitats du paysage. Ceci est nécessaire pour cerner quels sont les éléments du paysage qui sont déterminants pour la flore, et par quels biais ils agissent. Les résultats seront discutés dans les paragraphes suivants.

4.1.2. Paysage selon les peuplements ouverts/jeunes *versus* les peuplements fermés/âgés

Un autre gradient de paysage oppose des paysages forestiers contenant des stades ouverts et/ou jeunes à des zones contenant des peuplements plus âgés et en général plus fermés. Ce résultat sur le rôle des ouvertures intra-forestières à l'échelle du paysage sur la flore forestière n'avait pas été observé jusqu'ici. En effet, beaucoup de travaux indiquent qu'un grand nombre d'espèces sont favorisées par l'ouverture du peuplement mais que peu d'espèces sont défavorisées (Brunet *et al.*, 1996, Ruben *et al.*, 1999 ; Deconchat et Balent, 2001, Bock et Van Rees, 2002 ; Gondard *et al.*, 2003 ; Gosselin et Bergès, 2004 ; Degen *et al.*, 2005), même si d'autres travaux délivrent des résultats assez préoccupants (Meier *et al.*, 1995 ; Godefroid *et al.*, 2005c ; Hannerz et Hanell, 1997). D'autre part, la composition et la richesse des communautés évoluent au cours du cycle sylvicole en lien avec l'augmentation du volume sur pied (Chevalier, 2003, Howard et Lee, 2003 ; Van Calster *et al.*, 2008a). On peut ainsi identifier des espèces de début, de milieu et de fin de cycle (Zobel, 1989, Godefroid *et al.*, 2005a).

En plus de ces effets locaux qui restent prépondérants sur la présence des espèces, nous avons mis en évidence des effets du paysage au travers des surfaces de coupes et de peuplements jeunes d'un côté ou de peuplements adultes de l'autre. Nous avons identifié (*cf.* partie 3.4.1) un nombre plus important d'espèces favorisées par la présence de coupes et de peuplements jeunes à l'échelle du paysage (26 espèces) que d'espèces favorisées par les peuplements adultes (6 espèces) ; cette tendance est similaire à celle observée pour les effets locaux, où la richesse spécifique diminue avec l'âge du peuplement et le couvert de la canopée (Chevalier, 2003 ; Godefroid *et al.*, 2005a). Les effets paysagers soulignent ainsi que la flore forestière bénéficie des ouvertures aussi bien à l'échelle locale que paysagère. Ces tendances sont partiellement retrouvées sur la richesse spécifique des groupes écologiques, qui suggèrent que le bénéfice des ouvertures intra-forestières va plus à la flore non typiquement forestière qu'à la flore forestière. En effet, les forestières ne répondent de manière significative à aucune composante paysagère intra-forestière, tandis que les péri-forestières sont favorisées par les coupes et les peuplements jeunes.

Les analyses pourraient être améliorées en testant des modèles de réponse de forme polynomiale (avec optimum) ; ce type de réponse indiquerait un seuil de quantité

de coupes ou de milieux jeunes en forêt au-delà duquel certaines espèces typiquement forestières pourraient être pénalisées. Toutefois, les problèmes rencontrés dans la modélisation "classique" militent plutôt pour recourir aussi aux travaux de simulation, où l'on ferait varier la distribution des variables paysagères et regarderait l'effet sur la dynamique de population d'une ou quelques espèces modèles bien choisies. Cette approche qui devra être l'objectif clé de recherches futures sera discutée plus loin dans le texte.

4.1.3. Paysage selon les feuillus *versus* les résineux

Le troisième gradient oppose assez nettement les communautés favorisées par des paysages de feuillus et celles plus associées à des paysages de résineux. Les travaux sur le rôle de la composition en essences du peuplement sur la diversité floristique ont souligné des différences de réponse des espèces au niveau local, du moins entre feuillus et résineux (Beatty, 1984, Gosselin, 2004 ; Barbier *et al.*, 2008). Ainsi, la plupart des travaux qui comparent des peuplements feuillus et résineux indiquent une diversité globalement plus élevée sous feuillus (Hill, 1979, Peterken, 2001) mais surtout des différences de composition floristique entre feuillus et conifères (Whitney et Foster, 1988, Kirby, 1988, Lëgaré *et al.*, 2001, Svenning et Skov, 2002) et un effet de l'identité de l'essence dominante sur la flore du sous-bois (Godefroid *et al.*, 2005a ; Molder *et al.*, 2008 ; Barbier *et al.*, 2009).

Nos résultats indiquent que la composition en essences peut avoir, en plus, un effet significatif à l'échelle du paysage. Les analyses à l'échelle de l'espèce ont permis d'identifier 17 espèces qui préfèrent les paysages composés de feuillus et 5 espèces qui aiment davantage les paysages composés de résineux¹⁵. Ce comportement tient compte des effets locaux, notamment du pH du sol. Les espèces préférant les zones de feuillus sont des espèces neutrophiles à neutrocalcicoles tandis que celles préférant les zones de résineux sont des acidiphiles. Il est intéressant d'indiquer aussi que le nombre d'espèces préférant les feuillus à l'échelle du paysage est plus élevé que le nombre d'espèces préférant les feuillus au niveau local (n = 4).

L'effet paysager de la composition en essences sur la diversité floristique a été très peu étudié. Hansson (2000) a étudié en parallèle la flore et les oiseaux dans des îlots anciens de chêne-noisetier isolés au sein d'une matrice de conifères. Bien que le paysage dans cette étude soit l'inverse du nôtre (*i.e.* dominé par les conifères avec seules quelques petites taches feuillues), le type d'essence du paysage environnant influence la

¹⁵ En fait dans l'analyse au niveau espèce, 6 espèces au total préfèrent les résineux au niveau du paysage. Toutefois dans l'ACC, où le modèle analysé tient compte des deux habitats paysagers "s.feuil.1414" et "s.coni.1414", *Vinca minor* a basculé du côté des espèces préférant les feuillus. Nous avons choisi de ne retenir ici que les espèces à comportement constant dans les deux analyses.

composition floristique locale. Indépendamment de la taille de la tache feuillue, la composition floristique locale diffère selon que l'on se trouve au centre de la tache, à 50 m ou à 500 m à l'intérieur des résineux. L'auteur explique ce gradient floristique en fonction de la distance à la tache feuillue par la pénétration des espèces de feuillus dans les peuplements résineux, enrichissant la flore de ces derniers.

Selon l'auteur, les prélèvements et l'entretien pratiqué dans les conifères créent des fenêtres d'opportunité pour l'établissement des espèces de feuillus telles que le chêne, le noisetier ou le millet diffus qui profitent de l'absence de compétiteurs réels sous conifères, associées sans doute à des sols plus riches pour les conifères plantés à côté des feuillus (hypothèse historique). Dans le cas des oiseaux, le mouvement est inverse, puisque ce sont les oiseaux des conifères qui envahissent les îlots feuillus d'autant plus que ceux-ci sont petits, par opportunisme et utilisation des ressources. Barbaro *et al.* (2005) ont eux aussi montré cet effet positif de la présence d'îlots feuillus au sein d'une matrice résineuse sur les oiseaux.

En plus de la quantité ou de la distance à l'habitat, la nature de l'interface peut aussi influencer la distribution floristique (Johansson et Ehrlén, 2003) : alors que la quantité de lisière favorise la présence de lichens épiphytes de feuillus, l'effet devient négatif lorsque la lisière borde la forêt de conifères.

Parmi les 17 espèces préférant les feuillus dans le paysage avoisinant, 11 sont des espèces de forêt ancienne selon Hermy *et al.*, (1999) ; à l'inverse, aucune des 5 espèces retenues comme préférant les résineux dans le paysage n'est référencée comme espèce de forêt ancienne. Cette différence ne semble pas pouvoir s'expliquer par un lien entre composition en essences et ancienneté de la forêt ou type foncier car :

- au niveau local, la proportion feuillus/résineux change peu entre forêt récente et ancienne puisque 79% des points en forêt ancienne sont feuillus contre 21% résineux, et 72% des points en forêt récente sont feuillus contre 28% résineux ; de plus, si 64% des points feuillus sont en forêt publique (domaniale et communale), on retrouve la même répartition pour les points résineux puisque 62% d'entre eux sont aussi en forêt publique.
- au niveau paysage, les corrélations entre surface de forêt feuillue d'un côté et distance à la lisière ancienne, ou quantité de forêt domaniale ou quantité actuelle de forêt de l'autre sont modérées (respectivement 0,14 ou 0,17 et 0,42).

Bien que le classement des espèces de forêt ancienne soit parfois remis en cause ou qu'il reste difficile d'identifier des traits précis et de discerner les mécanismes

expliquant leur répartition du fait de nombreuses interactions possibles – avec par exemple la structure du paysage (Dzwonko et Loster, 1989 ; Grashof-Bokdam, 1997) ou l'usage et les caractéristiques du sol (Honnay *et al.*, 1999a ; Plue *et al.*, 2009) – le fait que les espèces favorisées par la quantité de feuillus dans le paysage soient des espèces de forêt ancienne dans cette étude mérite de plus amples recherches.

En effet, à notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à analyser cette liste d'espèces selon un *preferendum* d'essence ; or, on peut se poser la question de savoir si les espèces dites de forêt ancienne préfèrent davantage la forêt feuillue que la forêt résineuse. Cette question reste en suspens, car aucune liste d'espèces selon leur *preferendum* feuillu ou résineux n'existe à ce jour, malgré des investigations conduites au sein de l'équipe (thèse de S. Barbier, 2007).

La composition en essences de la strate arborée pourrait influencer la distribution des espèces de forêt ancienne par le biais de la litière, comme le suggèrent van Oijen *et al.* (2005) qui montrent que le pH mais aussi la qualité de la litière et de l'humus sont déterminants. Il est donc possible que la correction par *vim* pH dans nos modèles de régression au niveau espèce ne soit pas suffisante pour tenir compte des interactions locales entre le type d'essence et le type de sol, et que cela trompe sur les effets paysagers de la composition en essences. De plus, contrairement aux analyses réalisées par la suite, nous n'avons pas corrigé pour les autres facteurs locaux (climat, station, peuplement).

L'effet sur la flore du type d'essence au niveau du paysage devrait faire l'objet de davantage de recherches car il n'y a quasiment aucun résultat disponible. Bien que novateurs, nos résultats doivent être approfondis avant d'être retenus.

4.1.4. Paysage selon les futaies *versus* les mélanges futaie-taillis

Le quatrième gradient est lié à la structure des peuplements : il oppose les paysages composés de futaie et ceux composés de mélange de futaie et taillis. Il est possible qu'au travers de cet effet structure se cachent des effets de la composition en essences, du type foncier, de l'âge ou de l'ouverture des peuplements. En regardant les liens entre ces différents types de peuplements au niveau local (répartition des points) ou à l'échelle du paysage (corrélation entre les surfaces à $R = 1414$ m), il est intéressant de noter que :

- 71% de la futaie est feuillue (29% résineuse) alors que 96% de la futaie-taillis est feuillue. Ainsi, il est fort probable que le gradient observé futaie *versus* futaie-taillis soit plutôt un gradient feuillu-résineux *versus* feuillu, c'est-à-dire un sous-gradient de l'effet essence observé dans la partie précédente. Ceci est confirmé par la très forte corrélation ($r = 0,98$) entre la surface de futaie-taillis et la surface de futaie-taillis feuillu, alors que le lien entre surface de futaie-taillis et surface de feuillus est moins net ($r = 0,30$), du fait d'une distribution différente des deux types (en moyenne, les feuillus couvrent 75% de la forêt environnante alors que la futaie-taillis n'en couvre que 41%) et surtout parce que les feuillus sont aussi présents en futaie.

- 52% de la futaie-taillis est publique (domaniale et autre) contre 48% privée, alors que la futaie est elle deux fois plus souvent une forêt publique qu'une forêt privée (68% *versus* 32% des cas). De même, la corrélation s'élève à $r = 0,64$ entre la surface de futaie et surface de forêt publique. Le gradient perçu peut être ainsi le reflet de la gestion à travers le type de propriété.

- 55% des futaies ont plus de 60 ans, alors que c'est le cas pour seulement 14% des futaies-taillis.

L'ensemble de ces éléments indique que derrière le gradient de structure se cachent des effets de différentes natures ; ce gradient n'est probablement pas pertinent pour comprendre l'influence que le paysage exerce sur la flore.

4.2. Poids des facteurs paysagers par rapport aux facteurs locaux dans les variations de composition floristique

Le poids relatif des facteurs paysagers dans la réponse des communautés floristiques forestières reste très inférieur au poids des facteurs locaux. Ceci souligne comme d'autres études que la qualité de l'habitat local prévaut largement sur la configuration spatiale des habitats pour la flore sur notre échantillon (Dupré et Ehrlén, 2002 ; Kolb et Diekmann, 2004). Ainsi, les décompositions de variance indiquent que la part des facteurs locaux varie de 58 à 61%, celle des facteurs paysagers de 16 à 19%, tandis que la part commune reste stable à 23%. Les parts propres sont similaires à celles de Kolb et Diekmann (2004), bien que la part commune puisse être différente, en raison notamment de la nature des variables locales.

En tenant compte en plus des effets du climat et de l'auto-corrélation spatiale des relevés, la part propre des effets locaux tombe à 44,9%, celle des effets paysagers est alors de 12,3%, soit 3,6 fois inférieure. Ces valeurs se rapprochent ainsi des valeurs trouvées pour la flore en prairie fauchée (Marini *et al.*, 2008) ou pour les écureuils en forêt (Ritchie *et al.*, 2009). La décomposition de la variance montre que près de la moitié des effets paysagers sont partagés avec les effets locaux (10,7% de l'inertie expliquée) : ceci justifie d'autant plus le fait de mesurer les effets du paysage une fois tenu compte des facteurs locaux puisqu'une part importante de ces effets est captée par les caractéristiques de l'environnement à l'échelle locale.

Comme nous l'expliquons en note (voir note 20, p. 189) et dans la partie suivante sur l'auto-corrélation spatiale, il est difficile de comparer les parts de variance entre études car la décomposition de la variance dépend notamment du nombre et de l'identité des paramètres introduits, et de l'échelle de mesure de la biodiversité et du paysage (Turner, 1989).

Comme on le voit avec l'étude de Torras *et al.* (2008) sur la richesse spécifique des arbres en Catalogne, la part paysagère peut être surestimée par rapport à celle des facteurs locaux lorsque ceux-ci ne sont pas ou mal pris en compte. Ainsi, les auteurs indiquent une part paysagère pure de 15% contre environ 2% pour la part locale ou spatiale. Mais aucune caractéristique pédologique n'est prise en compte (pH ou réserve utile maximale), pas plus qu'un renseignement sur le degré d'ouverture ou le stade successional, facteurs locaux importants pour expliquer les patrons de distribution des arbres, comme nous l'avons vu sur notre étude (voir aussi Coudun *et al.*, 2006). De plus, dans l'étude de Torras *et al.* (2008), la grande majorité des effets paysagers sont partagés avec le local (32%, soit plus du double de la part paysage pur), avec le spatial (29,3%) ou avec les deux (27,9%). Ceci relativise fortement la part des effets paysagers purs trouvés, puisqu'en réalité les effets du paysage sont en grande majorité spatialement structurés ou s'expliquent par l'effet de l'environnement local.

De même, les pourcentages de variation expliquée par le local et le paysage trouvés par Hérault et Honnay (2005) sur la flore en forêt alluviale diffèrent de manière plus ou moins importante des nôtres. Le local explique entre 54 et 74% selon les traits de vie des espèces (contre 45% sur l'ensemble de la flore dans notre cas), alors que le paysage explique un taux d'inertie soit assez proche du nôtre (13 à 16%) soit plus du double avec 27% d'inertie expliquée (alors qu'il est de 12,3% dans notre étude). Le paysage explique un taux élevé même si l'analyse ne tient compte que de deux paramètres : la connectivité à la forêt et la connectivité à la forêt alluviale. Toutefois, ces indices peuvent assez bien résumer la structure des habitats puisqu'ils sont fonction de la distance et de la surface de chaque tache présente (voir notre indice "mixte" ou Hanski, 1994).

Plusieurs raisons peuvent expliquer les différences avec notre étude : (1) la décomposition de la variance dans Hérault et Honnay (2005) tient compte d'une troisième composante qui est historique alors que la nôtre est spatiale ; (2) les facteurs locaux considérés sont à la fois moins nombreux ($n = 5$) et différents de ceux que nous avons choisis, puisqu'ils ne tiennent compte ni du climat ni du peuplement local. Or, l'un comme l'autre peuvent être en partie liés aux caractéristiques du peuplement à l'échelle du paysage. Dans notre cas, le fait d'avoir ôté des gradients abiotiques créés par la configuration du paysage alentour mais mesurés par des variables censées refléter les conditions "locales" peut expliquer que nous identifions une part paysagère pure plus faible.

Cela peut être d'autant plus vrai que parmi les variables locales utilisées dans nos analyses, les plus explicatives et sans doute les plus "ambigües" sont les valeurs indicatrices moyennes, en l'occurrence relatives au pH¹⁶, à la lumière et à l'humidité. Il est aujourd'hui largement admis que le pH, la lumière et l'humidité du sol sont les premiers déterminants de la flore en forêt tempérée (et l'on ne citera pour la forme que quelques articles tels que Motzkin *et al.*, 1999 ; Verheyen et Hermy, 2001 ; Borchsenius *et al.*, 2004 ; Graae *et al.*, 2004 ; Kolb et Diekmann, 2004 ; Windeballe *et al.*, 2004 ; Thomsen *et al.*, 2005), et de très nombreux auteurs utilisent les valeurs indicatrices pour appréhender ces gradients (Hawkes *et al.*, 1997 ; Diekmann, 2003 ; Gégout *et al.*, 2003 ; Godefroid et Koedam, 2003a ; Hedl, 2004 ; Avon *et al.*, 2010). Certains travaux montrent même que la flore synthétise parfois mieux les conditions de nutrition minérale du sol que les mesures physico-chimiques elles-mêmes (Bergès *et al.*, 2006). Pour autant, leur prise en compte dans nos analyses peuvent poser problème en terme de modélisation statistique (*cf.* partie 2.6), et parce que les vim intègrent vraisemblablement une partie des effets paysagers.

En effet, si la flore reflète les conditions du milieu local, elle peut être aussi le reflet des effets du paysage. Par exemple, à type de station et de peuplement constants, un relevé à proximité de la lisière du massif reçoit une flore plus héliophile (ou plus basophile/eutrophe) qu'un relevé situé au cœur du massif, du fait de la proximité/quantité d'habitats ouverts avec faüons culturales (interface non forestière influençant aussi directement les gradients abiotiques intra-forestiers, voir Chen *et al.*, 1995 ; Davies-Colley *et al.*, 2000 ; Gehlhausen *et al.*, 2000 , notre étude). Cela se traduit par une vim L (ou une vim pH) plus élevée pour le relevé en bordure de massif qu'à l'intérieur.

On comprend donc qu'intégrer les valeurs indicatrices moyennes comme facteurs corrigeant les différences d'habitat local n'est sans doute pas une très bonne chose quand on étudie les effets du paysage environnant. Néanmoins, puisqu'il est fondamental de tenir compte des conditions locales pour étudier la flore, et qu'on ne dispose d'aucune mesure directe et fiable au sein des données IFN, nous avons dû nous résoudre à l'usage unique des vim pour quantifier le niveau de lumière, de pH et d'humidité du sol.

¹⁶ La valeur indicatrice pour le pH (vi pH) est issue de la base Ecoplant (Gégout *et al.*, 2005) et repose sur des analyses quantitatives (modélisation de la réponse de l'espèce selon les gradients abiotiques), au contraire des vi d'Ellenberg qui sont "à dire d'expert" et de nature qualitative.

Bien que largement utilisées dans les études européennes sur la flore, les valeurs indicatrices d'Ellenberg ont un pouvoir prédictif des caractéristiques locales variable selon le contexte forestier étudié. Dzwonko (2001), comparant les vim d'Ellenberg et les mesures de terrain, montre que les vim relatives au pH, la nutrition azotée et à la lumière sont des indicateurs moins bons en forêt récente qu'en forêt ancienne. La flore présente en forêt récente refléterait moins bien l'environnement local actuel du fait d'une composition en espèces "faussée" suite au manque de colonisation des espèces forestières à faible capacité de dispersion et d'un changement des rapports de compétition entre espèces (voir aussi Ozinga *et al.*, 2005). Dans ce cas, il y a un décalage entre les propriétés de l'habitat local et la flore exprimée, conclusion qui va dans le sens de Flinn et Marks (2007). Ces auteurs montrent que si la plupart des propriétés environnementales caractérisant les forêts anciennes peuvent se retrouver dans les forêts récentes au bout de 100 ans, des différences fondamentales de composition floristique persistent (voir aussi Graae *et al.*, 2003 ; Sciama *et al.*, 2009).

Les vim d'Ellenberg pourraient mieux refléter les conditions stationnelles en contexte non forestier si l'on considère leur pouvoir prédictif dans les habitats ouverts (Ertsen *et al.*, 1998 ; Schaffers et Sykora 2000 ; Wagner *et al.*, 2007).

La valeur prédictive des vim pourrait, selon le contexte et les communautés concernées, refléter à la fois les conditions locales (Diekmann, 2003) mais aussi la dynamique spatiale et temporelle des habitats en particulier à travers les processus de dispersion des espèces.

4.3. Quid de l'auto-corrélation spatiale dans les analyses paysagères ?

La modélisation de la composition floristique des relevés par les combinaisons de leurs coordonnées géographiques montre qu'il existe une part non négligeable d'auto-corrélation dans les données (10,6% de la variance expliquée) à l'origine de deux gradients orthogonaux : l'un séparant le pôle ardennais des régions s'étendant à l'ouest de l'Orne au Loiret, l'autre séparant le Loiret de la bordure nord-ouest de la zone d'étude.

Lorsqu'une part d'auto-corrélation résiduelle élevée est observée sur un jeu de données, cela est souvent attribué au fait que certaines variables environnementales spatialement structurées ne sont pas prises en compte (Borcard *et al.*, 1992), comme par exemple des variables climatiques d'importance (Svenning et Skov 2005) ou stationnelles (O'Neill et King, 1998, Dormann *et al.*, 2007). Ce n'est pas le cas dans notre étude¹⁷, bien que le nombre de variables locales ait été fortement réduit. En effet, nous avons conservé celles qui expliquent le plus fortement les variations de composition floristique et synthétisent donc bien les effets du climat, du type de sol et du type de peuplement : évapo-transpiration potentielle, bilan hydrique, température maximale moyenne, réserve utile maximale du sol, profondeur de l'horizon carbonaté, valeurs indicatrices moyennes du pH, de l'humidité du sol et de la lumière, croisement essence et âge du peuplement.

¹⁷ L'auto-corrélation spatiale résiduelle ne s'explique pas non plus par la date du relevé floristique ou l'identité de l'opérateur dans notre étude (voir Dormann, 2007).

En cela, la part résiduelle de structuration spatiale des communautés ne peut donc être qu'assez faible (que l'on introduise ou non les variables paysagères¹⁸). A l'échelle de notre zone d'étude où la distance moyenne entre relevés est d'environ de 2,5 km¹⁹, elle pourrait s'expliquer par des événements de dispersion à large échelle ou encore des facteurs anthropiques historiques (Svenning et Skov, 2005, Svenning *et al.* 2009) mais difficilement par des interactions biotiques (compétition, exclusion...) ou par des phénomènes ayant lieu à une échelle beaucoup plus fine, de l'ordre de la dizaine de mètres (Borcard *et al.*, 2004 ; Dormann, 2007).

Bien qu'il soit difficile de comparer les études²⁰, cette part spatiale résiduelle faible se retrouve dans les mêmes proportions dans les travaux de Lobo *et al.* (2001) sur l'ensemble de la péninsule ibérique (6 à 8%), Carr *et al.* (2009) en prairie (9%, sans paysage dans l'analyse), Wulder *et al.* (2009) sur l'âge des peuplements forestiers (9 à 8%). Elle est toutefois plus élevée que dans les études comparables sur les oiseaux : entre 2,5 et 3,4% pour Heikkinen *et al.* (2004), 4 à 5% pour Barbaro *et al.* (2007), mais le grain spatial des études était plus fin.

¹⁸ La part commune attribuable aux seules variables paysagères et spatiales est très faible (1,4%, cf. Figure 44), donc le fait d'enlever les variables paysagères de l'analyse ne changerait rien à l'inertie relative au spatial contrairement au fait d'ôter les variables locales. Cette part commune est si faible que l'on peut très raisonnablement avancer que l'introduction d'autres variables paysagères (nombre de tâches, taille moyenne de la tâche) ne changera pas le fait que paysage et spatial ont des effets disjoints sur la composition floristique (ceci est d'autant plus vrai que ces variables paysagères supplémentaires sont corrélées à celles introduites dans la décomposition).

¹⁹ En réalité l'information sur la zone d'étude est assez disparate : au minimum, les relevés sont séparés de 500 m au sein d'un massif forestier (maillage IFN, renforcé à des distances plus faibles pour quelques relevés) alors que les massifs contenant les relevés peuvent être séparés de plusieurs dizaines de km.

²⁰ Les études similaires à la nôtre sont rares et diffèrent sur des aspects inhérents à la variation du pourcentage d'inertie expliquée (méthode de décomposition de la variance, prise en compte du spatial, organisme et habitat concernés, types de variables introduites, etc.). Les exemples cités présentent assez de similitudes avec notre approche pour que la comparaison ait un intérêt ; à notre connaissance, il n'existe pas à ce jour d'autres études sur la partition de la variance de la flore en forêt selon des contraintes incluant le spatial.

NB : Nous avons par précaution mesuré l'importance de l'auto-corrélation spatiale des données pour nous assurer que l'effet paysager mesuré était bien un effet ... strictement paysager. Lors du comité de thèse de 2009, nous avons discuté de l'utilité de cette correction. Il s'avère que dans notre étude, spatial et paysage ne partagent que très peu d'effet (1,4% de variation commune²¹), et qu'en conséquence très peu d'impacts du paysage sont spatialement corrélés. Tenant compte de ce résultat sur notre échantillon, il n'était pas nécessaire d'ajouter une correction spatiale dans la suite de nos analyses (parties 3.8 à 3.10).

A la suite de quoi, tout effet du paysage sera abordé uniquement par le biais de sa contribution pure.

²¹ Dans le cas présent, nous considérons la part partagée entre spatial et paysage uniquement. La part "triple", c'est-à-dire la part partagée entre les trois composantes spatiale, locale et paysagère, qui s'élève à 9,4%, n'entre pas en ligne de compte ici car elle est tout autant due au local qu'au spatial-paysage, amalgame par ailleurs difficilement interprétable.

4.4. L'influence du paysage s'exerce sur un large rayon

4.4.1. ...spatial...

Que ce soit au niveau de la réponse individuelle des espèces ou de l'ensemble de la communauté floristique, l'influence du paysage augmente avec le rayon d'étude, l'échelle la plus grande étant toujours la plus explicative. Il existe cependant une part de variation propre à chaque échelle, notamment parce que l'échelle ayant le plus d'effet peut varier en fonction de l'espèce/communauté considérée (Grashof-Bokdam, 1997) et surtout selon l'habitat du paysage considéré.

Toutefois, des corrélations entre échelles paysagères peuvent exister à la fois parce que les échelles choisies sont trop "proches" entre elles, c'est-à-dire que les variations du paysage s'effectuent sur une étendue plus large que celle captée par deux échelles successives, mais surtout parce que les habitats paysagers ne sont pas aléatoirement répartis : il s'ensuit que la diminution de l'étendue de l'un est lié (en partie) à l'augmentation de l'autre. Par exemple, une faible quantité de peuplement adulte à 100 ha implique une forte quantité de non forêt à 400 ha ; de la même façon, une forte quantité de peuplement adulte à 400 ha implique une quantité importante de cet habitat à 100 ha. Il est donc important de s'affranchir des corrélations inter-échelles en mesurant la part de variation expliquée par une échelle indépendamment des autres.

Il en résulte que seule la part de variation expliquée par l'échelle de 400 ha est significative à $p < 0,001$, l'échelle de 25/36 ha l'étant "marginale" à $p = 0,038$. L'échelle de 400 ha est l'échelle la plus informative, expliquant plus de 50% de variation propre en plus, et affectant un bien plus grand nombre d'espèces quel que soit le type d'habitat considéré (18 espèces ont leur présence mieux expliquée par la quantité de coupe à 400 ha contre 3 seulement dont la présence est mieux expliquée à 100 ha).

Il y a donc un intérêt fort à agrandir encore l'échelle d'étude du paysage de manière à voir si la quantité d'habitat au-delà d'un buffer de 400 ha (buffer carré, $1000\text{ m} < R < 1414\text{ m}$) exerce encore un effet, voire même un effet plus fort sur la flore locale. Ceci semble être le cas, car l'échelle de 628 ha (buffer rond, $R = 1414\text{ m}$) sur les

données cartographiques IFN est toujours plus informative que toutes les échelles inférieures.

Beaucoup d'auteurs se basent sur des études ayant montré un rayon de dispersion restreint des plantes forestières (van Ruremonde et Kalkhoven 1991 ; Primack et Miao, 1992 ; Dzwonko et Loster, 1992 ; Dzwonko, 1993 ; Matlack, 1994 ; Grashof-Bokdam et Geertsema, 1998), et donc limitent leur investigation du paysage sur un rayon de quelques centaines de mètres (Hernandez-Stefanoni, 2005). D'autres concluent à un rayon d'influence restreint (Grashof-Bokdam, 1997) en lien avec un faible taux de colonisation (Butaye *et al.*, 2001). En contradiction avec ces approches, nous montrons qu'il est important et nécessaire d'investiguer le paysage bien au-delà de 1000 m, de manière à capter l'essentiel des effets s'exerçant sur la flore.

Mais comment expliquer que le paysage puisse avoir la plus forte influence au-delà de 100 ha et même au-delà de 400 ha ?

La première explication est liée à notre approche, qui a consisté à comparer le même gradient de recouvrement de l'habitat à différentes échelles sur les données de photo-interprétation. On peut émettre deux hypothèses : (1) l'effet de l'échelle supérieure est dû à une meilleure représentation du gradient d'habitat (c'est-à-dire une plus grande hétérogénéité du paysage) à 400 ha qu'à 100 ha ; (2) sachant que le pourcentage surfacique à 400 ha représente des surfaces plus grandes qu'à 100 ha, la quantité de propagules envoyées par les habitats à 400 ha est donc plus importante et susceptible d'influencer davantage la composition de la flore locale.

Au regard du point (1), il est vrai que le gradient de coupe mais surtout celui d'habitat avec façons culturales est mieux représenté dans le paysage au-delà de 100 ha, c'est-à-dire sur les 300 ha additionnels. De plus, il y a moins de paysages sans coupes ou sans habitat avec façons culturales à 400 ha (860 et 347 points respectivement avec quantité d'hab. <1%) qu'à 100 ha (1258 et 1196 points respectivement avec quantité d'hab. <1%).

Nous avons montré dans les ACC que ces deux habitats ouverts étaient importants pour la flore, en particulier *via* leur structuration dans l'espace. En outre, pour les peuplements jeunes le cas est inversé : bien qu'il y ait plus de paysages composés de peuplements jeunes à 400 qu'à 100 ha (respectivement 224 et 637 points avec quantité d'hab. <1%), le gradient d'habitat est pourtant mieux représenté sur le paysage à 100 ha.

En ce qui concerne le point (2), les développements issus de la théorie des îles (MacArthur et Wilson, 1967) ou du concept de méta-populations (Levins, 1969) et un certain nombre de papiers utilisant notamment l'indice de connectivité de Hanski (1994), stipulent que la flore locale est d'autant plus influençable par la flore des voisins que ceux-ci seront de taille importante (Forman, 1995)²².

Il n'est donc pas aisé de conclure quant à un effet de l'échelle supérieure du paysage plutôt dû au point (1) qu'au point (2). Dans tous les cas, il est clair que la distance n'est pas le facteur le plus limitant puisque le paysage situé au moins au-delà de 100 ha, soit au moins au-delà d'un rayon de 700 m²³, est structurant pour la flore locale.

La seconde explication possible est liée à la dispersion à longue distance qui est un facteur important pour expliquer la distribution de la flore. Dans certains cas, c'est même le seul phénomène pouvant expliquer la dispersion des espèces rapidement à large échelle (Pearson et Dawson, 2005). Cain *et al.* (2000) montrent ainsi que par rapport au refuge glaciaire connu de l'espèce *Asarum canadense* signalée comme ayant une faible dispersion, à l'instar de la plupart des espèces forestières (reproduction clonale majoritaire, pas de structure évidente de dispersion à longue distance, myrmécochorie), l'occupation géographique actuelle de l'espèce est telle qu'il faut l'expliquer par des phénomènes de dispersion à large échelle : ceci est suggéré par la modélisation qui montre que les événements de dispersion au-delà d'un km peuvent finalement être assez fréquents (environ une graine sur 1000).

Ces conclusions rejoignent celles de Honnay *et al.* (2002c) qui expliquent qu'indépendamment de la connectivité du paysage, seule la dispersion à longue distance peut permettre aux plantes de migrer rapidement à large échelle. En ce sens, il est donc important de mieux connaître les mécanismes de dispersion à longue distance existant pour certains modes de dispersion *e.g.* l'épi-zoochorie (Pakeman, 2001 ; Heinken et Raudnitschka, 2002), l'anthropochorie (Pearson et Dawson, 2005 ; Williamson *et al.*, 2005) ou l'anémochorie (Vittoz et Engler, 2007). Mais il est encore plus crucial de mettre en place des études expérimentales sur le long terme, permettant de mesurer non plus seulement les valeurs médianes mais les valeurs extrêmes de distance de dispersion (Levin *et al.*, 2003 ; Van der Veken *et al.*, 2007) et de palier aux limites de l'étude à court

²² Ne pas confondre effet de voisinage ("vicinism effect" ou "neighbouring effect") et effet de masse ("mass effect"), voir l'argumentaire de Zonneveld (1995).

²³ 707 m pour être exact. Le buffer de 100 ha est inscrit dans un disque de rayon $R = (1000\sqrt{2})/2$.

terme de la dispersion (Matlack, 1994 ; Brunet et von Oheimb, 1998 ; Bossuyt *et al.*, 1999 ; Dzwonko, 2001).

La dispersion à longue distance est possible pour au moins une partie des espèces forestières, ce qui remet en cause le fonctionnement en méta-populations à une échelle réduite (Bohrer *et al.*, 2005). Ainsi, il est possible que la présence d'une source à une distance de plus d'un kilomètre impacte la flore locale, comme on le voit sur nos données.

4.4.2. ...spatial, reflet du temporel...

Pour expliquer la distribution des espèces dans le paysage, il existe d'autres causes liées aux usages passés du sol. Honnay *et al.* (1999a) montrent ainsi que la colonisation des espèces dites de forêts anciennes est fortement dépendante de la qualité de l'habitat local même en présence de sources à proximité, à cause d'un passé agricole du sol (Verheyen *et al.*, 2003b). Cette influence peut s'exercer sur une grande étendue spatiale puisque l'on sait par exemple que certains sédiments transportables par l'eau peuvent influencer la qualité du sol situé à plus de 4 km en zones humides (Houlahan et Findlay, 2004).

En réalité, échelle spatiale et échelle temporelle sont liées (Fahrig, 2003 ; Jacquemyn *et al.*, 2003). Une étude originale de Lindborg et Eriksson (2004) montre ainsi que la diversité floristique des prairies rémanentes en Suède s'expliquent d'autant mieux par le paysage à large échelle que l'on considère la connectivité passée des habitats : la flore actuelle de ces prairies anciennes n'est pas expliquée par la configuration actuelle du paysage mais par celle du paysage il y a 50 ou 100 ans. Plus l'échelle spatiale est agrandie, plus on capte les effets du paysage ancien : ainsi l'échelle de 1 km alentour explique mieux la flore actuelle en considérant la connectivité paysagère d'il y a 50 ans, alors que l'échelle paysagère de 2 km alentour explique mieux la flore actuelle en considérant la connectivité paysagère d'il y a 100 ans.

Ces effets "retard" du paysage sur la flore peuvent s'expliquer par la durée de vie des espèces : l'espèce reste présente alors que le paysage environnant est devenu défavorable, les patrons du paysage passé expliquant cet héritage (Grashof-Bokdam 1997, Graae et Sunde 2000, Vellend, 2003 ; Graae *et al.*, 2004 ; Brown et Boutin, 2009). Cet effet retard ne se voit pas pour d'autres taxons à durée de vie courte tels que les papillons (Krauss *et al.* 2010). En forêt, la dette d'extinction a été identifiée comme un élément déterminant pour expliquer la composition floristique locale au moins 100 ans après une perte d'habitat (Simberloff et Gotelli, 1984 ; Honnay *et al.*, 2002b ; Verheyen *et al.*, 2003a ; Vellend *et al.*, 2006) et les effets du paysage passé pourraient même s'exercer sur plusieurs siècles (Vellend, 2003 ; Flinn et Vellend, 2005).

En effet, il est reconnu que la colonisation des forêts récentes (absentes au début du 19^{ième} siècle) à partir des sources avoisinantes (les forêts anciennes, déjà présentes au début du 19^{ième} siècle) par les espèces dont la colonisation est très lente ("slow species") n'est pas achevée : c'est ce que suggèrent les différences floristiques

persistantes entre forêts anciennes et récentes, indépendamment des conditions d'habitat (Matlack, 1994 ; Brunet *et al.*, 2000 ; Bellemare *et al.*, 2002 ; Graae *et al.*, 2003 ; Graae *et al.*, 2004 ; Svenning *et al.*, 2009 ; Sciama *et al.*, 2009). Certains auteurs avancent même que certaines herbacées typiques ont besoin de 350 à 800 ans pour coloniser de nouvelles forêts isolées des anciennes (Peterken, 1977 ; Rackham, 1980 ; Falinski, 1986). En conséquence, le front de colonisation actuel est le reflet de la dispersion à partir d'une source "ancienne" qui peut potentiellement avoir disparue depuis plusieurs siècles (*cf.* Brunet, 1993).

La nature forestière ou non forestière du paysage environnant c'est-à-dire la présence de sources forestières apparaît donc d'autant plus importante à considérer dans le temps. Au début de ce projet, nous ne disposions pas des cartes d'Etat-Major permettant cette étude, mais leur acquisition en cours de projet a permis une mesure préliminaire rapide de l'état forestier de nos points et de leur distance à la lisière forestière la plus proche au début du 19^{ième} siècle. Le travail nécessaire pour récupérer la composition et la configuration du paysage passé est long et fastidieux, vue l'étendue de la zone d'étude. Nous pouvons espérer que l'apport des logiciels de segmentation automatique type Ecognition permettra de grandes avancées, et ce malgré les incertitudes ou imprécisions persistantes résultant de la qualité disparate du fond papier d'origine (couleurs hétérogènes, vieillissement du papier) et des méthodes de travail de l'époque (tracés épais, symboles imprécis).

4.5. Composition ou structure paysagère ?

Les analyses réalisées sur l'assemblage des communautés montrent que le paysage agit sur la flore tant par le biais de la composition en habitats que par leur structuration dans l'espace. Bien que structure et composition du paysage soient intrinsèquement liées, *i.e.* que la nature, la quantité et l'agencement des habitats sont interdépendants, la relation est complexe et propre à l'habitat ou à l'indice mesuré. Il ressort que structure et composition ont des impacts différents sur la biodiversité puisque la part d'inertie expliquée indépendamment l'une de l'autre est clairement plus importante que leur part commune avec un effet un peu plus fort de la structure sur la composition, ce qui est quelque peu contraire à la conclusion générale de Fahrig (2003) qui suggère que la composition est le déterminant majeur de la biodiversité. Torras *et al.* (2008) trouvent que les effets de la forme des taches sont forts sur la richesse spécifique des arbres, les formes complexes ayant tendance à favoriser la diversité notamment pour les espèces de lisière. Toutefois contrairement à nos résultats, ils trouvent un effet beaucoup plus fort de la composition paysagère (couvert de la canopée, quantité de forêt et diversité des habitats dans le paysage) avec 22,6% de variation du nombre d'espèces d'arbres expliquée *versus* 3,8% pour la structure (indice de configuration de la tache ou de fragmentation *i.e.* longueur de lisière, nb. de taches forêt, taille moyenne de la tache forêt). Cependant, dans cette partition des effets de la structure *versus* la composition paysagère, les auteurs ne font pas de correction pour le spatial ou l'environnement local.

Or dans l'étude de Torras *et al.* (2008), comme nous l'avons vu dans les parties précédentes, les parts communes du paysage avec le spatial et/ou le local sont toutes très élevées, relativisant largement les effets paysagers mesurés sans correction pour les deux autres composantes. D'autant plus que, comme on le voit sur notre jeu de données, les niveaux de corrélation entre les variables locales conservées pour l'analyse varient avec le type d'indice paysager choisi : par exemple, la corrélation entre "vim.pH" et "nb.avec.cult" est de 0,05 alors qu'elle s'élève à 0,15 avec "p.avec.cult.400". Pour bien mesurer les effets paysagers, y compris de manière intrinsèque, *i.e.* composition *versus* structure du paysage, il est donc primordial de corriger pour les autres composantes lorsqu'une part majoritaire des effets est commune.

Si la nature de l'habitat explique la présence d'une espèce, la quantité de cet habitat dans le paysage sa population globale et par là aussi la quantité de propagules

envoyées dans la matrice, la configuration spatiale de l'habitat dans le paysage influence les dynamiques populationnelles. La configuration spatiale agit en limitant ou au contraire en favorisant la capacité de charge, la dispersion et les interactions biotiques et abiotiques qui se produisent à proximité des interfaces entre habitats (Forman, 1995 ; Burel et Baudry, 1999 ; Hanski, 1999a).

Dans notre étude plus que la distance moyenne *i.e.* la distance à chaque tache rapportée au nombre de tache, c'est la distance à la plus proche tache et surtout le nombre de tâches et la longueur par type d'interfaces qui sont les déterminants paysagers les plus forts. Ceci a déjà été noté dans d'autres études (Bascompte et Rodriguez, 2001 ; Butaye *et al.*, 2001), mais notre étude avalise d'autant plus ces conclusions que cela est vrai en tenant compte de la composition du paysage. Cela signifie que pour un paysage contenant les mêmes éléments – diversité en habitats (nb. de types d'interfaces) et quantité d'habitats (surface totale par habitat) – le nombre de taches, la longueur de lisière entre éléments paysagers (longueur d'interface par type) sont déterminants, et plus encore majeurs, pour expliquer la présence des espèces.

Le nombre de taches reflète le niveau de fragmentation *sensu stricto* (voir Fahrig, 2003) de l'habitat ou du paysage : plus le nombre de taches est élevé, plus la fragmentation est élevée. Dans le paysage avoisinant un point, cela signifie aussi que plus le nombre de taches est élevé, plus l'habitat est dispatché autour du point : si les taches sont suffisamment grandes pour héberger une population viable et que la distance les séparant d'un point donné n'est pas "infranchissable", cela fait autant de sources potentiels de propagules pouvant alimenter le point local. Comme nous en avons fait l'hypothèse (*cf.* hypothèse H.4.3 en Annexe 1), l'influence des habitats de la mosaïque paysagère avoisinante, au-delà de leur poids dans le paysage, dépend à la fois de la surface de la tache d'habitat et de la distance à laquelle ils se trouvent. Plus l'habitat est près/grand plus son influence à travers les flux biotiques et les gradients abiotiques s'exerce. C'est ce que nous indique l'indice mixte prenant en compte à la fois la surface de la tache et sa distance au point : à paysage donné, la répartition des taches dans celui-ci et leur taille sont déterminantes pour l'assemblage des communautés.

Au-delà de l'effet du poids des habitats dans le paysage, c'est-à-dire de leur étendue totale, c'est la configuration spatiale des habitats qui sont ouverts et non pas celle de la matrice forestière fermée qui déterminent les assemblages de la flore en forêt.

Ceci peut sans doute s'expliquer par le fait que les peuplements adultes sont très abondants, recouvrant en moyenne 75% du paysage environnant et en conséquence avec peu de possibilités de variation de leur configuration spatiale (*cf.* Tableau 7 et Tableau 8). Leur gamme de variation est donc très faible et la majorité des relevés floristiques sont de plus en peuplements adultes : ils forment ainsi un habitat particulièrement stable à la fois dans l'espace et dans le temps (à l'échelle de la vie du peuplement), contribuant en quelque sorte à l'inertie du fonctionnement du paysage écologique.

Au contraire, les coupes et les peuplements jeunes forment l'élément dynamique du paysage dans le temps et dans l'espace : à la coupe, relativement brève, succède le peuplement jeune dont la fenêtre temporelle reste aussi assez courte²⁴. La quantité totale ou la superficie individuelle des coupes au sein des massifs forestiers, bien que contrôlée dans les forêts gérées par les plans d'aménagement et par le respect de l'équilibre des classes d'âge des peuplements, peut varier fortement d'un massif ou d'une partie de massif à l'autre. En particulier, ces variations dépendent de la mise en oeuvre des coupes, de l'évolution du peuplement, des essences et leur usage, ou de la gestion qui est faite dans les parcelles privées. Tout cela contribue à l'hétérogénéité de la quantité et de la disposition des coupes à l'échelle du paysage forestier environnant, et par la suite à celle des peuplements jeunes²⁵.

Cette hétérogénéité se voit à travers les statistiques sommaires des indices sur ces deux habitats (*cf.* Tableau 7 et Tableau 8) : les coupes et les peuplements jeunes couvrent peu de surface en moyenne, mais cela est extrêmement variable d'un paysage à l'autre ($2,1 \pm 3,6\%$ et $7,9 \pm 7,9\%$ quantité moyenne à 400 ha respectivement), comme pour leur configuration spatiale.

Similairement, la quantité et la configuration des habitats extra-forestiers avec façons culturales sont très variables dans le paysage ($13,6 \pm 13,5\%$ quantité moyenne à

²⁴ Les peuplements jeunes durent de 5 à 30 ans dans notre typologie.

²⁵ Coupes et peuplements jeunes restent toutefois assez modérément liés : les corrélations restent inférieures à 0,4. Ceci s'explique par la différence de pas de temps entre les deux peuplements (peuplements jeunes²⁴, coupes : 0 à 5 ans) et par le fait de réaliser les coupes de manière à respecter l'équilibre des classes d'âge au sein du massif. Au final à un moment donné il y a bien plus de peuplements jeunes (résultats de toutes les coupes précédentes) que de coupes dans le massif sans que l'emplacement de celles-ci ne soit réalisé en fonction de l'emplacement de ceux-là.

400 ha)²⁶. Nous rejoignons ainsi les conclusions de Flather et Bevers (2002) qui grâce à des simulations montrent que la structure des habitats compte d'autant plus que la quantité d'habitat est faible pour la population d'une espèce : en deçà d'un seuil de 30 à 50% d'habitat dans le paysage, sa configuration peut alors expliquer jusqu'à 33-39% de la variation dans la taille de la population de l'espèce (contre 27% à 49% pour la quantité d'habitat).

De plus, il faut noter que les habitats extra-forestiers avec façons culturales sont très dynamiques dans le temps – changement d'usage du sol au cours de l'histoire (longue échelle temporelle) ou changement de types de cultures (courte échelle temporelle) – mais surtout forment l'entité paysagère contrastante avec notre paysage forestier. Ces habitats ouverts hors forêt offrent des caractéristiques très différentes des autres habitats ouverts – coupes et peuplements jeunes – qui eux restent dans "l'ambiance forestière" ; leurs effets sur la flore en forêt peuvent donc être spécifiques (par exemple en terme d'espèces propagées ou hébergées à la lisière) ou plus forts que ceux des habitats ouverts cernés par la matrice forestière (par exemple en terme de gradients climatiques/abiotiques créés).

Les coupes (et dans une moindre mesure les peuplements jeunes) et les espaces avec façons culturales sont les sources de graines permettant de réalimenter la diversité forestière, et par la création de lisières contrastantes, sont à l'origine de flux environnementaux majeurs. L'ensemble des dynamiques ou des gradients créés par ces habitats expliquent qu'au-delà de leur représentativité dans le paysage, la manière dont ils sont structurés dans l'espace détermine les assemblages floristiques : leur proximité ou au contraire leur éloignement, le nombre de tâches ou leur surface individuelle sont autant de moyens d'influencer la composition des communautés. Pour cette raison on retrouve les coupes et les habitats avec façons culturales en premiers dans les ACC pour les indices de structure relatifs à la surface pondérée par la distance, au nombre de tâches mais aussi à la longueur d'interfaces.

La longueur totale d'interfaces, bien qu'un peu moins informative que le nombre total de tâches dans le paysage, renseigne toutefois bien plus que le nombre de types

²⁶ Et ce malgré que les relevés soient situés à 300 m de la lisière forestière au minimum, et que cela enlève certains cas de figures.

d'interfaces que nous avons pris comme indice de diversité des habitats dans le paysage. En réalité, il y a peu de variabilité du type d'habitats dans le paysage (moyenne à 3,6 et médiane à 3), sans doute du fait de notre typologie, de l'omniprésence des peuplements adultes dans nos paysages et d'avoir choisi de se placer à 300 m de la lisière. La longueur totale d'interfaces donne une idée de la quantité de lisières disponibles dans le paysage.

Dans la plupart des études cet indice est souvent noté comme un bon indicateur de biodiversité faisant état à la fois du niveau de fragmentation du paysage, et des artéfacts en découlant tels que la quantité d'écotones présents et la diminution potentielle de la surface de cœur. Mais plus performante, la longueur d'interfaces par type donne en plus un renseignement sur la nature de l'interface : celle-ci peut être plus ou moins contrastante, en terme de hauteur/densité de canopée ou d'anthropisation des milieux, ce qui détermine l'importance et la nature des flux entre les habitats. La décomposition de la longueur d'interface par type permet d'appréhender à la fois la diversité des lisières existantes et de leurs impacts, et leur champ d'action dans le paysage à travers la longueur où peuvent s'exercer leurs effets.

Comme nous l'avons dit plus haut, ce sont surtout les ouvertures et leur agencement qui comptent pour la flore : on retrouve en premier dans l'ACC les lisières intra-forestières c'est-à-dire les interfaces coupe/peuplement jeune, puis les interfaces peuplement jeune/habitat avec façons culturales et coupe/habitat avec façons culturales (dans l'ordre de leur quantité dans le paysage), alors que les interfaces contrastantes c'est-à-dire entre peuplement adulte et ouvertures intra- ou extra-forestières sont secondaires. Cela semble suggérer au final que les ouvertures et leur structuration dans le paysage avoisinant ont d'autant plus d'effet sur l'assemblage des communautés floristiques locales qu'elles sont interconnectées entre elles.

4.6. Quels traits de vie pour quels paysages ?

Les effets des ouvertures dans le paysage environnant sont généralement positifs sur la flore, et bien que la plupart des espèces soient indifférentes à la disponibilité de ces milieux dans le paysage, très peu d'espèces sont défavorisées. Rappelons néanmoins que ce qui prévaut pour les espèces dans nos paysages est l'habitat forestier disponible plus que le stade successional de celui-ci. Nos communautés floristiques sont essentiellement composées d'espèces des habitats boisés, ouverts (lisières forestières, coupes) ou davantage fermés (peuplements adultes), regroupant un ensemble de traits variés qui ne sont pas discriminés lorsqu'on aborde la communauté dans son ensemble. Cela est somme toute est logique dans la mesure où : (1) les effets du paysage ne sont pas forts sur notre échantillon ; (2) il y a plus d'espèces généralistes du paysage que d'espèces nettement influencées par un habitat particulier ; (3) ce sont les ouvertures qui discriminent les communautés selon un gradient de quantité et de configuration dans le paysage, en favorisant une partie seulement des espèces parmi le pool existant.

Ainsi, les traits d'histoire de vie et écologiques discriminants se révèlent en abordant la communauté des espèces répondant aux caractéristiques paysagères structurantes pour la flore. Malgré le nombre limité d'espèces concernées, les résultats pour les traits sont robustes dans le sens où la réponse est concordante entre la quantité et la configuration spatiale des ouvertures.

Néanmoins, comme dans la plupart des études en milieu intra-forestier, il est difficile de dégager des traits de manière nette, et il s'agit plutôt de "tendances", de catégories de traits "un peu plus représentées" ; alors que dans les études englobant des milieux plus contrastées, la différence de réponse entre traits semble plus nette (ex. entre les haies et les milieux ouverts, *cf.* Campagne *et al.*, 2006). Ainsi, alors que Kolb et Diekmann (2004, 2005) font l'apologie de l'approche par trait dans la réponse des espèces à la fragmentation forestière, très peu de traits se discriminent de manière significative selon la connectivité des taches forestières²⁷. Toutefois, les traits relatifs à la

²⁷ La différence de réponse à l'isolement de la tache entre les forestières "obligate forest species" et les généralistes n'est significative qu'à $p = 0,05$; celle à la taille de la tache ne l'est qu'à $p = 0,08$, *cf.* Kolb et Diekmann (2004), p. 205.

production de graines (nombre, poids) et à la spécificité à l'habitat forestier (fermé *versus* coupe/autre ouverture) discriminent globalement les espèces.

Contrairement à leurs résultats, les espèces favorisées par la quantité, le nombre et la longueur d'interfaces avec les habitats non forestiers cultivés dans notre étude ont des semences lourdes et longues, et sont de plus anémochores. En outre, ce résultat est quelque peu contraire à une étude de Dzwonko et Loster (1992) qui montrent que les anémochores lourdes sont dévalorisées par l'isolement des taches forestières. Mais si l'on considère seulement le vecteur de dispersion, notre résultat va dans le sens d'une étude postérieure qui stipule que les anémochores font partie des meilleurs disperseurs avec les endo-zoochores (Dzwonko, 1993).

Si pour les endo-zoochores forestières dispersées par les oiseaux, l'espace agricole peut être une barrière (Van Dorp et Kalkhoven, 1988), dans notre étude, ces espèces ne sont pas défavorisées par la matrice cultivée puisque les endo-zoochores sont présentes quels que soient la composition et l'agencement du paysage (répartition équivalente de ce trait dans les communautés favorisées par l'ouverture extra-forestière ou par les ouvertures intra-forestières). Ceci peut s'expliquer par le fait que nos paysages sont globalement assez peu fragmentés (du fait d'avoir choisi des points à 300 m de la lisière), et donc que les habitats avec faons culturales ne sont pas les éléments paysagers déterminants sur les mouvements des oiseaux présents et des endozoochores associées. D'autres résultats indiquent que les oiseaux sont mobiles entre les taches forestières (Price, 2004 ; Cramer, 2007) du moment qu'il existe des perches dans les habitats ouverts où les oiseaux peuvent se poser (Shields et Walker, 2003). De plus, les endo-zoochores sont aussi ingérés par les grands mammifères herbivores qui peuvent alors les transporter sur de grandes distances (Pakeman, 2001). Nous rejoignons ainsi en partie les résultats de van Ruremonde et Kalkhoven (1991) qui montrent que le lien entre isolement des habitats et dispersion des ornithochores est finalement faible.

Nos résultats montrent que les ouvertures extra-forestières ou les lisières des massifs fournissent des espèces à graines lourdes et longues. Ceci est contraire à l'idée attendue que les espèces à semences lourdes et/ou de grandes tailles sont typiques des habitats forestiers ombragés (Hodkinson *et al.*, 1998 ; Mabry, 2004 ; Melo *et al.*, 2006). et sont de pauvres disperseurs (Dzwonko et Loster 1992 ; Ehrlén et Eriksson, 2000 ; Kolb et Diekmann, 2004).

En réalité, ce trait est associé aux phanérophytes puisque, hormis une chaméphyte, toutes les autres espèces sont des arbres (voir le Tableau 32 en Annexe 7). Or dans notre étude, la présence des phanérophytes est elle aussi favorisée par la proximité d'espaces ouverts avec façons culturales, ou plus vraisemblablement de l'interface entre l'habitat forêt et non forêt : ce résultat est cohérent avec celui de Pelissier *et al.* (soumis), où nous montrons que les communautés à proximité de la lisière du massif sont davantage composées de phanérophytes. Par opposition, les formes graminoides sont présentes uniquement dans les paysages à taches et lisières intra-forestières (coupe-peuplement jeune), dénotant un évitement de la proximité ou des paysages dominés par les ouvertures extra-forestières.

Dans les communautés favorisées par les paysages riches en ouvertures extra-forestières avec façons culturales, la stratégie compétitrice (type C de Grime) est largement dominante, contrairement aux communautés préférant les paysages riches en habitats ouverts intra-forestiers où les stratégies sont plus diversifiées et incluent plus de tolérance au stress (type CSR, CS, S). En effet, bien que les coupes soient des habitats ouverts, leur appartenance à l'ambiance forestière et leur brièveté temporelle impliquent que les espèces présentes regroupent des stratégies plus typiques de l'habitat forestier, c'est-à-dire capable de supporter la fermeture du milieu par les arbres et la baisse associée de lumière, de nutriments et d'eau disponibles. Au contraire, à proximité des lisières où ces gradients abiotiques sont inversés, la richesse du milieu favorise les espèces les plus à même de profiter des ressources, *i.e.* les espèces compétitrices et héliophiles (comme le montre les valeurs plus élevées de la vim relative à la lumière). Cette répartition des stratégies CSR se retrouvent dans d'autres études en lien avec l'usage du sol et/ou l'intensité des pratiques (Godefroid et Koedam, 2003b ; Willi *et al.*, 2005 ; Van Calster *et al.*, 2008).

Nous avons dit plus haut que les anémochores étaient davantage présentes dans les paysages riches en ouvertures extra-forestières, au contraire des espèces épi-zoochores qui sont désavantagées par ce type de paysages et qui préfèrent les paysages riches en ouvertures intra-forestières. Bien que certaines publications montrent que les animaux disperseurs par adhésion des semences (à leur fourrure) relient les habitats isolés en traversant des matrices défavorables (Graae, 2002) sur des distances atteignant parfois plusieurs dizaine de kilomètres (Couvreur *et al.*, 2004), nos résultats tendent à montrer au contraire que ces animaux éviteraient la proximité de la matrice non forestière

cultivée, préférant des déplacements au sein des différents habitats sis dans le massif forestier.

Le rôle positif des coupes et des peuplements jeunes à l'échelle du paysage suggère que les disperseurs de graines, certainement les grands mammifères tels que le chevreuil et le cerf dont la région d'étude est largement pourvue, disséminent les espèces présentes dans les coupes vers les parcelles plus fermées, permettant ainsi leur enrichissement. Ceci fait de l'épi-zoochorie un phénomène important pour la dissémination des plantes forestières, en contradiction avec d'autres conclusions (Heinken *et al.*, 2002). De plus, le patron que nous observons ne confirme pas que les épi-zoochores des habitats ouverts forestiers soient dispersées des zones ouvertes vers la forêt par les grands mammifères (Heinken et Raudnitschka, 2002 ; Heinken *et al.*, 2006), puisqu'au contraire il y a évitement des espaces avec façons culturales et des interfaces qu'ils forment avec les coupes (ou avec les peuplements jeunes).

L'influence des espaces non forestiers avec façons culturales sur la distribution des anémochores, et des coupes et jeunes peuplements intra-forestiers sur celle des épi-zoochores, montrent que la dynamique des communautés végétales de la forêt passe notamment par la dispersion des semences. En revanche, bien que la myrmécochorie soit souvent considérée comme le mode de dispersion des forestières typiques (Hermy, 1994 ; Brunet et von Oheimb, 1998 ; Bossuyt *et al.*, 1999 ; Whigham, 2004), nous ne pouvons conclure quant à l'effet du paysage sur les patrons de distribution des espèces myrmécochores du fait de leur sous-représentation sur notre échantillon.

Nous ne dégageons pas de patron significatif des espèces concernant le *preferendum* d'habitat défini selon le caractère forestier (forestier, péri-forestier ou non forestier), l'affinité pour la forêt ancienne, pour les habitats anthropisés (hémérobie) ou urbanisés (urbanité) : les traits ne se distinguent pas réellement ou de manière cohérente des analyses de biodiversité (voir aussi Godefroid et Koedam, 2003b ; en contradiction avec Guirado *et al.*, 2006 pour le gradient d'anthropisation). Ainsi, bien que la distribution de la RS des péri-forestières ou des espèces urbanophobes soit influencée par la distance à la lisière, la variance expliquée est faible. Le jeu des corrélations entre variables paysagères peut conduire à mal estimer l'effet réel du paysage : lorsque l'on tient compte de l'ensemble du paysage (comme c'est le cas dans les ACC), le *preferendum* d'habitat n'est pas discriminé.

Ceci peut expliquer que nous n'aboutissons pas aux mêmes patrons de distribution des traits que dans d'autres études (Godefroid et Koedam, 2003b ; Pelissier *et*

al., soumis) où seules la distance à la lisière et/ou la taille du massif sont prises comme variables sans contrôler pour le reste du paysage environnant. Or nous avons vu tout au long de ce travail combien il est important de contrôler pour l'ensemble du paysage pour bien attribuer l'effet d'un habitat particulier sur la flore.

Les résultats obtenus montrent que les espèces favorisées par les ouvertures intra-forestières ont une valeur indicatrice pour le S/T plus élevée que les espèces favorisées par des paysages avec des ouvertures extra-forestières, ce qui est contre-intuitif et en désaccord avec la relation directe existant entre la vim S/T et la distance (ou la quantité d'habitat extra-forestier) sur notre jeu de données. Dans l'étude sur les routes (Avon *et al.*, 2010), la relation entre la vim S/T et la distance à la lisière indiquait une valeur de S/T plus élevée en bord de route. Dans cette partie du travail, nous avons inclus la vim pH comme variable de contrôle de l'habitat local, la corrélation entre la vim pH et la vim S/T s'élevant à $r = 0,98$. Il est possible que la variabilité expliquée par la vim S/T est déjà prise en compte par l'introduction de la vim pH dans le modèle : en conséquence, le patron apparent de la vim S/T sur le graphe de l'ACC peut n'être que la représentation qu'un artéfact. Toutefois, il faudra vérifier si ce patron peut se retrouver dans d'autres jeux de données, car sur notre échantillon de 2000 points, les vi des plantes favorisées par les ouvertures extra-forestières (ou par les intra-forestières) sont en cohérence avec le patron noté pour le S/T (*cf.* Tableau 32 en Annexe 7).

Comme le discute Grashof-Bokdam (1997), toutes les espèces partageant un trait donné ne répondent pas de manière identique à une caractéristique paysagère donnée et la réponse d'un trait écologique peut ne pas montrer de patron clair ou significatif : l'approche basée sur des traits définis *a priori* montre ainsi ses limites. En conséquence, les processus sous-jacents aux stratégies de réponse des espèces ne sont pas si faciles à mettre en évidence.

De plus, en ce qui concerne le mode de dispersion des semences, une synthèse de Vittoz et Engler (2007) révèle la difficulté de bien attribuer un mode de dispersion particulier à une espèce : ainsi dans certaines études, 40% des espèces ont un ou deux modes de dispersion différents (Muller-Schneider, 1986). En outre, l'attribution d'un mode particulier de dispersion se fait généralement à partir d'attributs spécifiques identifiés sur la diaspore, alors que leur dispersion a parfois lieu par d'autres intermédiaires : ainsi, les diaspores transportées par l'eau ne montrent pas toujours d'adaptation à ce vecteur (Higgins *et al.*, 2003), les oiseaux ingèrent des anémochores (Wilkinson, 1997), alors que

certaines espèces possédant un pappus peuvent aussi se fixer sur la fourrure des animaux (Fischer *et al.*, 1996). De la même façon, l'anthropochorie est devenu un mode de dispersion de plus en plus important pour les plantes et l'une des principales causes de propagation des non forestières à large échelle (Benvenuti, 2007), en particulier à travers l'agestochorie qui introduit les espèces depuis les zones cultivées ou urbanisées vers les zones semi-naturelles (McCanny et Cavers, 1988). Ces exemples illustrent bien la difficulté d'expliquer les patrons de distribution des espèces par leur mode de dispersion.

De manière plus globale, les traits définis *a priori* peuvent être assez difficiles à relier avec la réponse des plantes : (1) ils sont souvent attribués à partir de caractéristiques biologiques qui ne sont pas toujours le reflet strict du comportement ou du patron de réponse de l'espèce (*cf.* mode de dispersion ci-dessus), (2) ils sont définis "à dire d'expert"; il en résulte que les classifications ne sont pas vraiment évaluées ou font état de l'ensemble des possibilités sans quantifier leur importance respective (approches phytosociologiques par exemple), ce qui en rend la synthèse compliquée (ex. *preferendum* d'habitat de Julve ou Biolflor), (3) ils sont issus d'études restreintes géographiquement ou dans des contextes biogéographiques différents : leur utilisation peut être sujette à caution dans d'autres régions.

Il apparaît donc utile de définir des groupes *a posteriori* selon la réponse observée des espèces aux déterminants environnementaux, en l'occurrence ici la préférence des espèces à la quantité et la configuration des ouvertures extra-forestières ou la préférence à la quantité et la structuration des ouvertures intra-forestières. Toutefois, les groupes définis *a posteriori* selon le profil de réponse des espèces aux variables paysagères déterminantes doivent être validés sur d'autres jeux de données avant d'être considérés comme établis.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES GENERALES

1. FLORE ET PAYSAGE : AVANCEES ET APPLICATIONS DU TRAVAIL CONDUIT

Dans cette étude, nous avons mis en évidence que les effets du paysage sur la flore en forêt se jouaient en deux temps : tout d'abord la quantité d'habitat forestier dans le paysage est un élément important pour la flore ; ensuite les ouvertures, par le biais de leur quantité et leur structuration dans l'espace, sont à l'origine de la différenciation des communautés en favorisant certaines espèces. De plus, il semblerait que la composition en essences au niveau du paysage ait aussi un effet sur la flore.

La prise en compte des facteurs locaux dans nos analyses, au-delà de la confirmation de leur effet prépondérant sur la présence des espèces, a permis d'appréhender les effets purs du paysage. Ces effets sont sans doute plus importants que ceux que nos résultats montrent car la variance partagée entre le local et le paysage est en partie issue de l'introduction dans l'analyse de variables locales reflétant en réalité des gradients abiotiques mis en place par le paysage. De plus, les effets paysages révélés sont indépendants de la structure spatiale pure existant dans l'échantillon.

Le paysage a plus d'effet à large échelle qu'à petite échelle. Cet effet peut s'expliquer à la fois par des événements de dispersion à longue distance, mais aussi par les changements du paysage ayant eu lieu par le passé, dont les effets s'exercent avec retard. Ainsi, l'échelle spatiale et l'échelle temporelle sont liées.

De plus, nous avons montré qu'au-delà de la composition du paysage, la structure des habitats ouverts dans le paysage par le biais du nombre de taches et de la longueur des interfaces est déterminante. Les ouvertures ont d'autant plus d'effet qu'elles sont inter-connectées entre elles.

Les traits des espèces résument mal les patrons de distribution des espèces. Toutefois les tendances révélées montrent que les habitats avec façons culturales dans le paysage favorisent les anémochores, les espèces compétitrices et les phanérophytes ; au contraire, les ouvertures intra-forestières favorisent les épi-zoochores, les graminoides, et des stratégies plus diversifiées incluant plus de tolérance au stress. L'approche par traits montre d'importantes limites. L'usage de groupes d'espèces basés sur la réponse directe aux gradients environnementaux doit être privilégié : les groupes de réponse identifiés ici (*i.e.* préférence à l'ouverture extra-forestière *versus* l'ouverture intra-forestière) devraient être utilisés avantageusement dans les projets ultérieurs.

Les résultats de cette thèse obtenus sur près de 2000 points et assis sur une large zone géographique, permettent de combler de manière relativement robuste certaines des lacunes sur la connaissance des effets de la mosaïque paysagère sur la flore en forêt. Toutefois, en termes d'application pour le suivi et la gestion des massifs forestiers, l'incidence de ce travail est plus limitée.

La typologie actuelle de l'IFN pourrait utilement évoluer vers une typologie plus fonctionnelle sur le plan écologique. Nous invitons l'IFN à mettre davantage l'accent sur les ouvertures dans leur cartographie des peuplements forestiers et à prendre en compte dans les "Indicateurs de Gestion Durable" la taille, le nombre de taches et la longueur d'interfaces relatives aux coupes ou aux peuplements jeunes²⁸ : ceci permettrait un suivi dans le temps de leur évolution à l'échelle nationale. Les résultats portant sur l'effet de la composition en essences du paysage (feuillus et résineux) pourraient être affinés par type d'essences. En effet, il manque à l'heure actuelle une typologie nationale plus fine des essences majoritaires quels que soient les types de structure. Les cartes plus fines des types de peuplement réalisées en forêt soumise par l'ONF pourraient aussi être utilement valorisées dans ce but.

En ce qui concerne le choix du gestionnaire pour l'aménagement forestier, en plus de la quantité totale de coupe il faudrait tenir compte du nombre de taches et de leur disposition vis-à-vis de la lisière forestière puisque nous avons montré que les ouvertures intra-forestières ont encore plus d'effet lorsqu'elles sont adjacentes aux ouvertures extra-forestières. En conséquence, ce type d'agencement pourrait favoriser la propagation d'espèces en provenance de la matrice agricole ou urbaine, ce qui n'est pas forcément souhaitable (ex. *Robinia pseudo-acacia*). Pour autant, nos analyses ne révèlent pas d'effet négatif notoire sur la flore, mais les relevés IFN sous-estiment la présence de la flore non forestière ou rare.

De plus, l'effet de l'agencement de la matrice non forestière, à travers la longueur de ses interfaces mais aussi du nombre de taches à l'échelle de 400 ha, montre que l'aménagement forestier doit se concevoir au-delà de la simple considération de l'agencement des parcelles à l'intérieur du massif, si l'on veut tenir compte de ses effets sur la biodiversité. En ce qui concerne le type d'essences, pour l'heure il semble important de répartir les peuplements résineux au sein d'une matrice feuillue, de manière à ne pas éliminer les espèces de forêt ancienne d'une partie des massifs.

²⁸ Dans l'édition de 2006, "Les indicateurs de gestion durable", ces indices ne sont pas présents.

Pour établir des recommandations précises vis-à-vis de la gestion, par exemple comment répartir les coupes au sein du massif, il sera sans doute utile de passer à la simulation. En prenant quelques espèces modèles (forestière sensible, exotique, invasive) comme cas d'études, simuler des variations de la distribution des coupes (taille, distance entre tache) dans un paysage donné permettrait de mettre en évidence les seuils au-delà ou en deçà desquels l'espèce est menacée ou propagée. Dans la préservation de la biodiversité, comme toutes les espèces ne peuvent pas être préservées dans chaque situation, il appartient aux gestionnaires et naturalistes de faire des choix au niveau local, pour lesquels des simulations d'aménagement du paysage peuvent aider.

2. FLORE ET INCIDENCE DE LA ROUTE : PERSPECTIVES D'ETUDE

L'effet de la distance à la route sur la flore est relativement limité que ce soit sur l'analyse des données IFN ou sur l'étude fine de l'effet de la route forestière conduite en forêt de Montargis.

Ces résultats méritent d'être confirmés dans un autre contexte stationnel et pour d'autres types de routes. En particulier, nous pouvons faire l'hypothèse que les effets de la route sur la flore seront différents et n'auront pas la même portée dans les peuplements adjacents selon que la route est stabilisée ou non avec des matériaux calcaires, et ce d'autant plus que les peuplements adjacents sont sur des stations très acides, c'est-à-dire que le contraste de richesse minérale est fort entre la route et le peuplement forestier. De plus, lors de l'étude sur le terrain en forêt de Montargis, nous avons pu constater le rôle de conduit des cloisonnements d'exploitation pour les espèces non forestières. Notre hypothèse est que la pénétration des espèces de milieux ouverts et des espèces non forestières en forêt est favorisée par la création et l'entretien de cloisonnements d'exploitation dans les parcelles forestières, ouvertures présentes jusqu'à un âge avancé du peuplement. Si l'exploitation des parcelles s'intensifie, cela passera notamment par un entretien plus régulier des cloisonnements : leur effet sur la flore forestière mérite donc des investigations car ils pourraient jouer un rôle clé sur la diversité en forêt dans les années à venir.

En partant des acquis de cette thèse en forêt de Montargis, ces hypothèses vont être testées dans un projet financé par le MEEDDM en forêt domaniale d'Orléans. La stabilisation de la route forestière par des matériaux calcaires semble devenir une pratique systématique, quoiqu'assez récente en forêt d'Orléans. L'hypothèse testée dans ce projet est que les changements de composition floristique induits par la route (sur la route et dans le peuplement adjacent) sont plus forts lorsque la route est stabilisée avec du matériau calcaire. Le projet vise aussi à comprendre le rôle joué par le mode de gestion actuel en futaie régulière en échantillonnant des zones sur et à côté des cloisonnements d'exploitation au sein de très jeunes parcelles.

Les premiers résultats semblent indiquer une plus forte différenciation des communautés végétales entre la banquette de la route et le reste du transect dans le cas des routes calcaires. En outre, l'effet route semble porter plus loin sur le cloisonnement qu'en dehors du cloisonnement : ces résultats sont concordants avec les hypothèses de départ. Ce projet combiné avec celui réalisé dans le cadre de cette thèse permettra de mieux préciser le rôle des routes intra-forestières dans la dissémination des espèces forestières (rôle positif) ou dans d'augmentation du risque de colonisation par les espèces exotiques, invasives et non forestières (rôle négatif).

A partir de la quantification ponctuelle de la portée latérale de l'effet route, il serait intéressant de cartographier assez finement sous SIG l'emprise spatiale de ces effets, en tenant compte si besoin de la nature de la route et du type de peuplement adjacent, dans la lignée des évaluations de Forman (2000) et de Forman *et al.* (2003), ou bien encore dans l'esprit d'études visant à optimiser la création de nouvelles dessertes pour l'exploitation du bois tenant compte des impacts environnementaux (Gumus *et al.*, 2008). A l'échelle des USA, Ritters et Wickham (2003) estiment ainsi que 83% du territoire est situé à plus d'1 km d'une route, mais que seulement 3% du territoire est à plus de 3 km. Le faible pourcentage de peuplements forestiers situés à plus de 500 m selon l'IFN (22% en 1998) indique le niveau actuel de fragmentation des milieux forestiers. Même si la portée d'effet que nous mettons en évidence (quelques mètres) est bien moindre que celle indiquée par la méta-analyse de Benítez-López *et al.* (2010), la surface totale d'influence du réseau de routes pourrait bien couvrir une part non négligeable de la superficie forestière, étant donnée la densité de routes forestières dans la plupart des massifs de plaine (la moyenne nationale sur l'ensemble de la forêt est évaluée à 1,8 km de route pour 100 ha de forêt selon l'IFN). Une évaluation surfacique est prévue dans le cadre de ce projet.

3. DETERMINISME DE LA FLORE, DES INCONNUES, ET DES ACTIONS SUR LE PAYSAGE

Pour les plantes en forêt, le fonctionnement en méta-populations et les liens existant entre les patrons des espèces et les processus de fragmentation ou de modification du paysage sont sans doute assez différents de ceux d'espèces animales mobiles et dépendant de la disponibilité de différents types habitats au cours de leur cycle de vie, ou celles dont le turn-over de la population est rapide. En effet, la dynamique spatiale lente de l'habitat forêt, *i.e.* de la tache forestière dans le paysage, conjointement à la durée de vie des plantes et à leurs capacités d'adaptions propres²⁹, font qu'à la fois le fonctionnement de ce taxon en méta-populations/méta-communauté et sa dépendance vis-à-vis des caractéristiques du paysage s'exercent sans doute sur un pas de temps plus vaste. En conséquence, la relation entre le patron de distribution des plantes et les attributs de la mosaïque paysagère est difficile à mettre en lumière sans un suivi diachronique des espèces et des paysages.

Le temps de latence dans les effets de l'environnement à large échelle existe sans doute pour la plupart des plantes : il y a donc fort à parier que les distributions actuelles des plantes forestières sont le reflet d'occupations du sol et de dynamiques paysagères passées. Il en résulte que le contexte paysager présent peut être défavorable sans que pour autant la flore locale en soit le reflet réel. Ceci peut en partie expliquer la faible part des effets paysagers "actuels" dans nos études, et donc l'importance accrue des facteurs locaux, *i.e.* de la qualité de l'habitat local.

Pourtant les facteurs locaux actuels sont en grande partie le résultat des conditions passées, particulièrement en ce qui concerne les caractéristiques édaphiques ; ceci implique que la différence perçue dans les variables locales selon la distance du relevé à l'interface non forestière actuelle, reflète aussi l'agencement spatial passé, et ceci d'autant plus que le paysage forestier a beaucoup bougé au cours des siècles passés. Finalement, que nos facteurs locaux soient à la fois le reflet de l'occupation du sol et de

²⁹ Telles que la mise en place de l'auto-fécondation ou de la reproduction clonale au lieu de la reproduction croisée, lorsque les conditions environnementales sont devenues défavorables.

gradients paysagers actuels mais aussi passés, la qualité de l'habitat local pour les plantes prévaut sur la composition ou la configuration paysagère : tant que les conditions de l'habitat local restent acceptables pour la plante, la survie de l'individu et de la population locale n'est pas menacée ; et ce d'autant plus que la plante dispose de stratégies d'adaptations propres, telles que la reproduction clonale ou la dormance des semences, lui permettant de traverser les périodes où l'habitat est moins favorable (voir Lindborg, 2007).

Mais cela sans doute sur un temps plus ou moins court. L'échelle temporelle d'action du paysage est comme une épée de Damoclès suspendue sur le devenir de la population ou de l'espèce. Comme le temps de latence au-delà duquel les effets d'événements passés s'exercent sur la flore et sa diversité, amoindrit les liens entre les caractéristiques des habitats et la présence des plantes à un moment donné, on ne sait pas si certaines espèces n'ont pas déjà disparu ou si celles qui restent vont souffrir d'une dette d'extinction. Dans le contexte actuel de changements globaux importants, les espèces présentes aujourd'hui peuvent ainsi déjà être sur le chemin de l'extinction si les phénomènes de fragmentation et d'anthropisation galopante des habitats sont tels qu'ils remettent en cause les flux migratoires entre populations, la dispersion à longue distance, ou encore s'ils changent les conditions de l'habitat local ou les relations interspécifiques (pollinisation, prédation, compétition, parasitisme...) au point de mettre en danger la niche de l'espèce.

D'un autre côté, il est difficile de savoir si chaque changement constaté a des conséquences futures, et quelles peuvent être la nature et l'ampleur de ces conséquences ; et par là même, si l'on pourra en amoindrir ou en inverser les effets (Turner, 2005). Il apparaît donc d'autant plus nécessaire de se concentrer et de se consacrer à ce que l'on peut encore changer à partir de ce que l'on connaît déjà aujourd'hui. Ainsi s'il semble "impossible" de changer les propriétés d'un sol (et ce d'autant plus sur de vastes territoires), le paysage est certainement une part plus "malléable" de l'environnement. Le dimensionnement de l'échelle "paysage" certes peut rebuter, de même que la multiplicité des acteurs et leur niveau d'intervention : propriétaires, gestionnaires, décideurs, communes, état, infrastructures privées (autoroute, réseau d'électricité)... De plus, un grand nombre d'aspects sont à prendre en compte dans l'aménagement du territoire dans un but de préservation des espèces et des habitats : du ressenti individuel à celui de la société (esthétique, utile voire utilitariste, vision de campagnards *versus* citadins ou encore d'agriculteurs *versus* naturalistes), au

pratique et au scientifique (comment, quel budget, quelles espèces, quels habitats, est-ce que ça marche vraiment ?).

Bien que beaucoup d'inconnues restent encore, cela n'empêche pas la mise en place d'actions concrètes pour aménager le paysage sous l'influence des directives issues du Grenelle de l'environnement en France, telle qu'on le voit avec la mise en place de la Trame Verte et Bleue. La volonté de mettre en place ou de préserver un réseau reliant les habitats protégés entre eux est ainsi davantage basée sur des raisons politiques que scientifiques (Burel *et al.*, soumis). Si certains suggèrent que cela pourrait contrecarrer les effets de la fragmentation ou de la perte d'habitats (Bennett, 1999 ; Peterken, 2000 ; Haslem et Bennett, 2008) dont la restauration coûte par ailleurs cher, toutes les continuités spatiales existantes ne sont pas pour autant à même de rétablir les flux d'espèces entre les différentes taches d'habitats ou de remplacer l'habitat lui-même (Lindenmayer et Fischer, 2007 ; Davies et Pullin, 2007 ; Bergès *et al.*, 2010 ; Gilbert-Norton *et al.*, 2010).

Pour les plantes forestières, la présence de haies dans le paysage pourrait faciliter la migration entre massifs en jouant le rôle d'habitat relais dans la matrice : une part importante d'espèces forestières peut coloniser et survivre dans les haies (Corbit *et al.*, 1999 ; Deckers *et al.*, 2005 ; Roy et de Blois, 2006 ; Sitzia, 2007 ; Wehling et Diekmann, 2009). Toutefois la fonction de corridor pour les plantes forestières attribuée aux haies reste débattue (Bailey, 2007), des investigations plus poussées sont nécessaires pour montrer que la haie est un couloir de dispersion permettant les flux de gènes entre les populations des différentes taches forestières, et constitue un habitat boisé d'importance pour les espèces forestières.

Dans le cadre de la préservation de la biodiversité, scientifiques et gestionnaires des espaces gérés et naturels devraient travailler de manière plus étroite ensemble pour réduire ou inverser les effets néfastes des changements de la qualité et de la configuration de la mosaïque paysagère. Cela permettrait de ne pas laisser les gestionnaires seuls dans les décisions d'aménagement local, d'offrir aux scientifiques l'opportunité d'étudier l'effet du rétablissement ou de l'amélioration du réseau de continuités écologiques sur le fonctionnement des habitats boisés, et à la fois pour les gestionnaires et les scientifiques d'évaluer l'apport des actions réalisées au niveau du paysage dans le cadre des politiques environnementales.

BIBLIOGRAPHIE

- Angold P.G., 1997. The impact of a road upon adjacent heathland vegetation: Effects on plant species composition. *Journal of Applied Ecology*, 34, 2, p. 409-417.
- Archaux F., Gosselin F., Bergès L., Chevalier R., 2006. Effects of sampling time, quadrat richness and observer on exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17, p. 299-306.
- Aubin I., Gachet S., Messier C., Bouchard A., 2007. How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. *Ecoscience*, 14, 2, p. 259-271.
- Avon C., Bergès L., Dumas Y., Dupouey J.L., 2010. Does the effect of forest roads extend a few meters or more into adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands. *Forest Ecology and Management*, 259, 8, p. 1546-1555.
- Bailey S., 2007. Increasing connectivity in fragmented landscapes: An investigation of evidence for biodiversity gain in woodlands. *Forest Ecology and Management*, 238, 1-3, p. 7-23.
- Ballon P., Hamard J.-P., Klein F., 2005. Importance des dégâts de cervidés en forêt. Principaux acquis et recommandations suite à la mise en place d'un observatoire national. *Revue Forestière Française*, 57, p. 399-412.
- Barbaro L., Pontcharraud L., Vetillard F., Guyon D., Jactel H., 2005. Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience*, 12, 1, p. 110-121.
- Barbaro L., Rossi J.-P., Vetillard F., Nezan J., Jactel H., 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography*, 34, 4, p. 652-664.
- Barbaro L., van Halder I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 32, 2, p. 321-333 DOI 10.1111/j.160.
- Barbier S., 2007. Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées. Thèse de Doctorat, Ecologie, Université d'Orléans, Orléans.
- Barbier S., Chevalier R., Loussot P., Bergès L., Gosselin F., 2009. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, 258, Supplement 1, p. S176-S186.

- Barbier S., Gosselin F., Balandier P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254, 1, p. 1-15.
- Bascompte J., Rodriguez M.A., 2001. Habitat patchiness and plant species richness. *Ecology Letters*, 4, 5, p. 417-420.
- Bascompte J., Sole R.V., 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, 65, 4, p. 465-473.
- Beatty S.W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65, 5, p. 1406-1419.
- Becker M., 1982. Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à fétuque (*Festuca silvatica* Vill.) dans les Vosges alsaciennes. *Annals of Forest Sciences*, 39, 1, p. 1-31.
- Belinchon, R., Martinez, I., Escudero, A., Aragon, G., Valladares, F., 2007. Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science*, 18, p. 81-90.
- Bellemare J., Motzkin G., Foster D.R., 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, 29, 10-11, p. 1401-1420.
- Bender D.J., Fahrig L., 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology*, 86, 4, p. 1023-1033.
- Benítez-López A., Alkemade R., Verweij P.A., 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation*, 143, 6, p. 1307-1316.
- Bennett A.F., 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN, UK
- Bennett A.F., Radford J.Q., Haslem A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133, 2, p. 250-264 DOI 10.1016/j.bio.
- Benvenuti S., 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management*, 7, p. 141-157.
- Bergès L., 2004. Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité. In Gosselin M., Laroussinie, O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 149-215.

- Bergès L., Chevalier R., Dumas Y., Franc A., Gilbert J.M., 2005. Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Sciences*, 62, 5, p. 391-402.
- Bergès L., Gégout J.C., Franc A., 2006. Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science*, 63, 1, p. 31-42.
- Bergès L., Roche P., Avon C., 2010. Corridors écologiques et conservation de la biodiversité : intérêts et limites pour la mise en place de la trame verte et bleue. *Sciences, Eaux & Territoires - La revue du Cemagref*.
- Bernhardt-Römermann M., Römermann C., Nuske R., Parth A., Klotz S., Schmidt W., Stadler J., 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*, 117, 10, p. 1533-1541.
- Biolflor, 2009. <http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp>
- Bock M., Van Rees K., 2002. Forest harvesting impacts on soil properties and vegetation communities in the Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 4, p. 713-724.
- Bohrer G., Nathan R., Volis S., 2005. Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology*, 93, 5, p. 1029-1040.
- Borcard D., Legendre P., 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 1-2, p. 51-68.
- Borcard D., Legendre P., Drapeau P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 3, p. 1045-1055.
- Borcard D., 2006. Multivariate analysis. Chapter 4.
http://ubio.bioinfo.cnio.es/Cursos/CEU_MDA07_practicals/Further%20reading/Multivariate%20analysis%20Borcard%202006/Chap_4b.pdf
- Borchsenius F., Kjær Nielsen P., Lawesson J.E., 2004. Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. *Plant Ecology*, 175, 1, p. 121-135.
- Bossuyt B., Hermy M., Deckers J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, 87, 4, p. 628-638.

- Bouget C., 2004. *Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager*. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- Bouget C., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part II : effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management*, 216, 1-3, p. 15-27.
- Boutin C., Jobin B., 1998. Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecological Applications*, 8, 2, p. 544-557.
- Brennan S.P., Schnell G.D., 2005. Relationship between bird abundances and landscape characteristics: the influence of scale. *Environmental Monitoring and Assessment*, 105, 1-3, p. 209-228.
- Brothers T.S. et Spingarn A., 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, 6, 1, p. 91-100.
- Brown C.D., Boutin C., 2009. Linking past land use, recent disturbance, and dispersal mechanism to forest composition. *Biological Conservation*, 142, 8, p. 1647-1656 DOI 10.1016/j.bi.
- Brunet J., 1993. Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in south Sweden. *Forest Ecology and Management*, 61, 3-4, p. 263-275.
- Brunet J., 2007. Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 44, p. 563-572.
- Brunet J., Falkengren-Grerup U. et Tyler G., 1996. Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management*, 88, 3, p. 259-272.
- Brunet J. et von Oheimb G., 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology*, 86, 3, p. 429-438.
- Brunet J., vonOheimb G. et Diekmann M., 2000. Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 11, 4, p. 515-524.
- Burel F., 1996. Hedgerows and their role in agricultural landscapes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 15, 2, p. 169-190.
- Burel F. et Baudry J., 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes, applications*. Editions Tec et Doc, Paris, 359 p.

- Butaye J., Jacquemyn H., Hermy M., 2001. Differential colonization causing non-random forest plant community structure in a fragmented agricultural landscape. *Ecography*, 24, 4, p. 369-380.
- Cadenasso M.L., Pickett S., 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology*, 15, P. 91-97.
- Cain M.L., Milligan B.G., Strand A.E., 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87, 9, p. 1217-1227.
- Campagne P., Roche P., Tatoni T., 2006. Factors explaining shrub species distribution in hedgerows of a mountain landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 116, 3-4, p. 244-250.
- Carr S.C., Robertson K.M., Platt W.J., Peet R.K., 2009. A model of geographical, environmental and regional variation in vegetation composition of pyrogenic grasslands of Florida. *Journal of Biogeography*, 36, 8, p. 1600-1612.
- Charbonneau N.C. et Fahrig L., 2004. Influence of canopy cover and amount of open habitat in the surrounding landscape on proportion of alien plant species in forest sites. *Ecoscience*, 11, 3, p. 278-281.
- Chen J., Franklin J.F., Spies T.A., 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5, 1, p. 74-86.
- Chevalier R., 2003. *Sylviculture du Chêne et biodiversité végétale spécifique. Étude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45)*. Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 111 p.
- Coffin A.W., 2007. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport geography*, 15, p. 396-406.
- Corbit M., Marks P.L. et Gardescu S., 1999. Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology*, 87, 2, p. 220-232.
- Coudun C., Gegout J.C., Piedallu C., Rameau J.C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33, 10, p. 1750-1763.
- Couvreux M., Christiaen B., Verheyen K., Hermy M., 2004. Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science*, 7, 2, p. 229-236.
- Cramer J.M., Mesquita R., Williamson G.B., 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation*, 137, 3, p. 415-423 DOI 10.1016/j.bio.

- Davies-Colley R.J., Payne G.W., van Elswijk M., 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, 24, 2, p. 111-121.
- Davies Z.G., Pullin A.S., 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landscape Ecology*, 22, 3, p. 333-351.
- De Blois S., Domon G., Bouchard A., 2002. Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, 25, p. 244-256.
- de Melo F., Dirzo R., Tabarelli M., 2006. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biol. Conserv.*, 132, 1, p. 50-60 DOI 10.1016/j.bioc.
- de Redon de Colombier L., 2008. Intérêts écologiques des bords de route en milieu agricole intensif. MNHN Ecole doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme - ED 227, Paris.
- Deckers B., De Becker P., Honnay O., Hermy M., Muys B., 2005. Sunken roads as habitats for forest plant species in a dynamic agricultural landscape: effects of age and isolation. *Journal of Biogeography*, 32, 1, p. 99-109.
- Deckers B., Verheyen K., Hermy M., Muys B., 2004. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Basic Appl. Ecol.*, 5, 6, p. 551-566.
- Decocq G., Aubert M., Dupont F., Alard D., Saguez R., Wattez-Franger A., De Foucault B., Delelis-Dusollier A., Bardat J., 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*, 41, 6, p. 1065-1079.
- Deconchat M. et Balent G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Sciences*, 58, 3, p. 315-328.
- Degen T., Devillez F., Jacquemart A., 2005. Gaps promote plant diversity in beech forests (Luzulo-Fagetum), North Vosges, France. *Annals of Forest Sciences*, 62, p. 429-440.
- Devictor V., Julliard R., Clavel A., Jiguet F., Lee J., Couvet D., 2007. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 2, p. 252-261.
- Diekmann M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology*, 4, 493-506.
- Dormann C.F., 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 2, p. 129-138.
- Dormann C.F., Schweiger O., Augenstein I., Bailey D., Billeter R., de Blust G., DeFilippi R., Frenzel M., Hendrickx F., Herzog F., Klotz S., Liira J., Maelfait J.P., Schmidt T.,

- Speelmans M., van Wingerden W., Zobel M., 2007. Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 6, p. 774-787.
- Dostal P., 2005. Is the population turnover of patchy-distributed annuals determined by dormancy dynamics or dispersal processes? *Ecography*, 28, 6, p. 745-756.
- Dray S., Dufour A.B., 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, p. 1-20.
- Dray S., Legendre P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89, 12, p. 3400-3412.
- Dupouey J., Bergès L., Boureau J., Cluzeau C., Duprez M., Nedeltcheva T., Barnérias C., Le Helloco, B., Lambert P., Mathis C., Avon C., Pellissier V., Martin H., Bas Y., Jiguet F., Chauchard S., Granier E., Bienaimé E., 2010. Projet Corylus : influences de la composition et de la structure des masses forestières sur la biodiversité.
- Dupouey J., Chauchard S., Granier E., 2010. Cartes anciennes et ancienneté des forêts, des outils pour la gestion. Montpellier.
- Dupré C. et Ehrlén J., 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, 90, 5, p. 796-805.
- Dzwonko Z., 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science*, 4, 5, p. 693-698.
- Dzwonko Z., 2001a. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology*, 38, 5, p. 942-951.
- Dzwonko Z., 2001b. Effect of proximity to ancient deciduous woodland on restoration of the field layer vegetation in a pine plantation. *Ecography*, 24, 2, p. 198-204.
- Dzwonko Z., Loster S., 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western-Carpathian foothills. *Oikos*, 56, p. 77-86.
- Dzwonko Z., Loster S., 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography*, 19, 2, p. 195-204.
- Ebrecht L., Schmidt W., 2008. Impact of soil seed bank and diaspore transportation by forest machines on the development of vegetation along skid trails. *Forstarchiv*, 79, 3, p. 91-105.
- Ehrlén J., Eriksson O., 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81, 6, p. 1667-1674.

- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulißen D., 1992. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Verlag Goltze, Göttingen, , 248 p.
- Ertsen A., Alkemade J., Wasse M., 1998. Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands. *Plant Ecology*, 135, p. 113-124.
- Ewers R.M., Didham R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 1, p. 117-142.
- Fahrig L., 1992. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theoretical Population Biology*, 41, 3, p. 300-314.
- Fahrig L., 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management*, 61, 3, p. 603-610.
- Fahrig L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, p. 487-515.
- Fahrig L., Rytwinski T., 2009. Effects of roads on animal abundance: An empirical review and synthesis. *Ecology and Society*, 14, 1.
- Falinski J.B., 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Findlay C.S., Bourdages J., 2000. Response time of wetland biodiversity to road construction on adjacent lands. *Conservation Biology*, 14, 86-94.
- Fischer S.F., Poschlod P., Beinlich B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 33, 5, p. 1206-1222 SC Ecology.
- Flather C.H., Bevers M., 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: The relative importance of habitat amount and arrangement. *American Naturalist*, 159, 1, p. 40-56.
- Fletcher R.J., Ries L., Battin J., Chalfoun A.D., 2007. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, 85, p. 1017-1030.
- Flinn K.M., Marks P.L., 2007. Agricultural legacies in forest environments: Tree communities, soil properties, and light availability. *Ecological Applications*, 17, 2, p. 452-463.
- Flinn K.M., Vellend M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and Environment*, 3, 5, p. 243-250.

- Flory S.L., Clay K., 2006. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecology*, 184, 131-141.
- Forman R.T.T., 1995. Land mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forman R.T.T., 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation Biology*, 14, 31-35.
- Forman R.T.T., Alexander L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, p. 207-231.
- Forman R.T.T., Deblinger R.D., 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway. *Conservation Biology*, 14, 36-46.
- Forman R.T.T., Godron M., 1986. Landscape ecology. Wiley, New York.
- Forman R.T.T., Sperling D., Bissonette J.A., Clevenger A.P., Cutshall C.D., Dale V.H., Fahrig L., France R., Goldman C.R., Heanue K., Jones J.A., Swanson F.J., Turrentine T., Winter T.C., 2003. Road Ecology: Science and Solutions. Island Press, Washington.
- Franklin J.F., Forman R.T.T., 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology*, 1, p. 5-18.
- Fraver S., 1994. Vegetation responses along edge-to interior gradients in the mixed hardwood forests of the Roanoke River Basin, North Carolina. *Conservation Biology*, 8, 3, p. 822-832.
- Frelich L.E., Sugita S., Reich P.B., Davis M.B., Friedman S.K., 1998. Neighbourhood effects in forests: implications for within-stand patch structure. *Journal of Ecology*, 86, 1, p. 149-161.
- Gardner R.H., Milne B.T., Turner M.G., O'Neill R.V., 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1, p. 19-28.
- Gégout J.C., Coudun C., Brisse H. et Bergès L., 2002. *Comportement écologique des espèces forestières vis-à-vis du climat et du sol en France. Application à l'évaluation des charges critiques d'acidité et d'azote*. INRA, ENGREF, Nancy, 51 p.
- Gégout J.-C., Hervé J.-C., Houllier F. et Pierrat J.-C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 1, p. 55-62.
- Gégout J.C., Houllier F., 1996. Canonical correspondence analysis for forest site classification. A case study. *Annales des sciences forestières*, 53, 5, p. 981-990.

- Gégout J.C., Coudun C., Bailly G., Jabiol B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16, 257-260.
- Gehlhausen S.M., Schwartz M.W., Augspurger C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, 147, 1, p. 21-35.
- Geiger R., 1957. The climate near the ground. Harvard University Press, Cambridge.
- Gelbard J.L., Belnap J., 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology*, 17, 2, p. 420-432.
- Germaine S.S., Vessey S.H. et Capen D.E., 1997. Effects of small forest openings on the breeding bird community in a Vermont hardwood forest. *Condor*, 99, 3, p. 708-718.
- Gignac L.D., Dale M., 2007. Effects of size, shape, and edge on vegetation in remnants of the upland boreal mixed-wood forest in agro-environments of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany-Rev. Can. Bot.*, 85, 3, p. 273-284.
- Gilbert-Norton L., Wilson R., Stevens J.R., Beard K.H., 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology*, 24, 3, p. 660-668.
- Godefroid S., Koedam N., 2003a. How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Global Ecology & Biogeography*, 12, 287-298.
- Godefroid S., Koedam N., 2003b. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning*, 65, 4, p. 169-185.
- Godefroid S., Massant W. et Koedam N., 2005a. Variation in the herb species response and the humus quality across a 200-year chronosequence of beech and oak plantations in Belgium. *Ecography*, 28, 2, p. 223-235.
- Godefroid S., Phartyal S., Weyembergh G. et Koedam N., 2005b. Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management*, 210, 1-3, p. 91-105.
- Godefroid S., Rucquoj S., Koedam N., 2005c. To what extent do forest herbs recover after clearcutting in beech forest? *Forest Ecology and Management*, 210, 1-3, p. 39-53.
- Gondard H., Deconchat M., 2003. Effects of soil surface disturbances after logging on plant functional types. *Annals of Forest Science*, 60, 725-732.

- Gondard H., Romane F., 2005. Long-term evolution of understorey plant species composition after logging in chestnut coppice stands (Cevennes Mountains, southern France). *Annals of Forest Science*, 62, 4, p. 333-342.
- Gondard H., Romane F., Aronson J., Shater Z., 2003. Impact of soil surface disturbances on functional group diversity after clear-cutting in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests in southern France. *Forest Ecology and Management*, 180, 1-3, p. 165-174.
- Gosselin F. et Bergès L., 2004. *Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : interaction avec le type d'exploitation et la taille des trouées. Rapport final de la Convention ECOFOR n° 2001.41*. Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 121 p.
- Gosselin F. et Chevalier R., 2004. *Evaluation de la biodiversité forestière en Brie: influence du type de peuplement. Rapport final de la convention 1998-11*. Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 105 + Annexes p.
- Gosselin F., 2004. Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, p. 127-148.
- Gosselin M., 2004. Influence des facteurs spatiaux sur la biodiversité : taille des parcelles, répartition spatiale des classes d'âges, quantités de lisières. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref, Antony, p. 101-126.
- Graae B.J., 2002. The role of epizoochorous seed dispersal of forest plant species in a fragmented landscape. *Seed Science Research*, 12, 2, p. 113-120.
- Graae B.J., Sunde P.B., 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography*, 23, 6, p. 720-731.
- Graae B.J., Sunde P.B., Fritzbooger B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *Forest Ecology and Management*, 177, 1-3, p. 179-190.
- Graae B.J., Okland R., Petersen P.M., Jensen K., Fritzbooger B., 2004. Influence of historical, geographical and environmental variables on understorey composition and richness in Danish forests. *Journal of Vegetation Science*, 15, 4, p. 465-474.
- Grashof Bokdam C., 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, 8, 1, p. 21-28.
- Grashof-Bokdam C.J., Geertsema W., 1998. The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. *Journal of Biogeography*, 25, 5, p. 837-846.

- Grau H.R., 2004. Landscape context and local-scale environment influence regeneration of pioneer tree species in treefall gaps. *Biotropica*, 36, 1, p. 52-59.
- Guirado M., Pino J., Roda F., 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 1, p. 50-62.
- Guirado M., Pino J., Roda F., 2007. Comparing the role of site disturbance and landscape properties on understory species richness in fragmented periurban Mediterranean forests. *Landscape Ecology*, 22, 1, p. 117-129.
- Gumus S., Acar H.H., Toksoy D., 2008. Functional forest road network planning by consideration of environmental impact assessment for wood harvesting. *Environnemental Monitoring and Assessment*, 142, 1-3, p. 109-116 DOI 10.1007/s1066.
- Gustafson E.J., Parker G.R., 1992. Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology*, 7, 2, p. 101-110.
- Hannerz M. et Hanell B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management*, 90, 1, p. 29-49.
- Hansen M.J., Clevenger A.P., 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation*, 125, 2, p. 249-259.
- Hanski I., 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 4, p. 131-135.
- Hanski I., 1999a. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87, 2, p. 209-219.
- Hanski I., 1999b. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, 272 p.
- Hansson L., 2000. Interactions by vascular plants and birds between isolated ancient oak-hazel woods and a matrix of conifer plantations. *Biological Conservation*, 95, 2, p. 191-196.
- Harper K.A., Mascarua-Lopez L., Macdonald S.E., Drapeau P., 2007. Interaction of edge influence from multiple edges: examples from narrow corridors. *Plant Ecology* 192, p. 71-84.
- Haslem A., Bennett A.F., 2008. Birds in agricultural mosaics: The influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. *Ecological Applications*, 18, 1, p. 185-196.

- Hawkes J.C., Pyatt D.G., White I.M.S., 1997. Using Ellenberg indicator values to assess soil quality in British forests from ground vegetation: a pilot study. *Journal of Applied Ecology*, 34, 2, p. 375-387.
- Hedl R., 2004. Vegetation of beech forests in the Rychlebske Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology*, 170, 2, p. 243-265.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Virkkala R., Rainio K., 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology*, 41, 5, p. 824-835.
- Heinken T., Hanspach H., Raudnitschka D., Schaumann F., 2002. Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia*, 32, 4, p. 627-643.
- Heinken T., Raudnitschka D., 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121, 4, p. 179-194.
- Heinken T., Schmidt M., von Oheimb G., Kriebitzsch W.U., Ellenberg H., 2006. Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic and Applied Ecology*, 7, 1, p. 31-44.
- 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. *Journal of Biogeography*, 32, 12, p. 2069-2081.
- Hermý M., 1994. Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In: Boyle T.J., Boyle C.E. (Eds.), *Biodiversity, temperate ecosystems and global change*. University of Gent, Springer Verlag, Berlin, p. 123-144.
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 1, p. 9-22.
- Hermý M., Verheyen K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22, 3, p. 361-371.
- Hersperger A.M., Forman R., 2003. Adjacency arrangement effects on plant diversity and composition in woodland patches. *Oikos*, 101, 2, p. 279-290.
- Higgins S.I., Nathan R., Cain M.L., 2003. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84, 8, p. 1945-1956.

- Hill M.O., 1979. The development of a flora in even-aged plantations. In Ford E.D., Malcolm D.C. et Atterson J. (Eds), *The ecology of even-aged forest plantations*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, p. 175-192.
- Hobson K.A., Kirk D.A. et Smith A.R., 2000. A multivariate analysis of breeding bird species of western and central Canadian boreal forests: stand and spatial effects. *Ecoscience*, 7, 3, p. 267-280.
- Hodgson J.G., Grime J.P., Hunt R. et Thompson K., 1995. *The electronic comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London, 19 p.
- Hodkinson D.J., Askew A.P., Thompson K., Hodgson J.G., Bakker J.P., Bekker R.M., 1998. Ecological correlates of seed size in the British flora. *Funct. Ecol.*, 12, 5, p. 762-766.
- Honnay O., Hermy M. et Coppin P., 1999a. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 157-170.
- 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. *Biological Conservation*, 87, 1, p. 73-84.
- Honnay O., Verheyen K., Hermy M., 2002a. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161, p. 109-122.
- Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H., et Hermy M., 2002b. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, p. 213-242.
- Honnay O., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H., Bossuyt B., Hermy M., 2002c. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5, p. 525-530.
- Honu Y., Gibson D.J., 2006. Microhabitat factors and the distribution of exotic species across forest edges in temperate deciduous forest of southern Illinois, USA. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 133, p. 255-266.
- Houlahan J.E., Findlay C.S., 2004. Estimating the 'critical' distance at which adjacent land-use degrades wetland water and sediment quality. *Landscape Ecology*, 19, 6, p. 677-690.
- Howard L.F. et Lee T.D., 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. *Forest Ecology and Management*, 185, 1-2, p. 5-20.
- Hulber K., Dirnbock T., Kleinbauer I., Willner W., Dullinger S., Karrer G., Mirtl M., 2008. Long-term impacts of nitrogen and sulphur deposition on forest floor vegetation in the Northern limestone Alps, Austria. *Applied Vegetation Science*, 11, 3, p. 395-404.

- Hurlbert S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, p. 187-211.
- Huston M.A., 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 7, p. 147-157.
- IUSS-Working-Group-WRB, World reference base for soil resources 2006.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermy M., 2003. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography*, 26, 6, p. 768-776.
- Johansson P., Ehrlén J., 2003. Influence of habitat quantity, quality and isolation on the distribution and abundance of two epiphytic lichens. *Journal of Ecology*, 91, 2, p. 213-221.
- Jokimäki J. et Huhta E., 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach. *Ornis Fennica*, 73, 3, p. 97-113.
- Jokimäki J., Huhta E., Itämielä J., Rahko P., 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 28, p. 1068-1072.
- Jules E.S., Shahani P., 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science*, 14, 3, p. 459-464.
- Julve P., 2009. Baseflor. <http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Kirby K.J., 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry*, 61, 4, p. 317-338.
- Kirby K.J., 1990. Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block. *Forestry*, 63, p. 241-249.
- Klimek S., Kemmermann A., Hofmann M., Isselstein J., 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: The relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation*, 134, 4, p. 559-570 DOI 10.1016/j.bio.
- Knapp S., Kuhn I., Bakker J.P., Kleyer M., Klotz S., Ozinga W.A., Poschlod P., Thompson K., Thuiller W., Romermann C., 2009. How species traits and affinity to urban land use control large-scale species frequency. *Diversity and Distributions*, 15, 3, p. 533-546.

- Kolb A., Diekmann M., 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science*, 15, 2, p. 199-208.
- Kolb A., Diekmann M., 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology*, 19, 3, p. 929-938.
- Komuro T., Koike F., 2005. Colonization by woody plants in fragmented habitats of a suburban landscape. *Ecological Applications*, 15, 2, p. 662-673.
- Krauss J., Bommarco R., Guardiola M., Heikkinen R.K., Helm A., Kuussaari M., Lindborg R., Ockinger E., Partel M., Pino J., Poyry J., Raatikainen K.M., Sang A., Stefanescu C., Teder T., Zobel M., Steffan-Dewenter I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13, 5, p. 597-605 DOI 10.1111/j.146.
- Kruess A., Tscharntke T., 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264, p. 1581-1584.
- Kuhn I., Durka W., Klotz S., 2004. BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity Distribution*, 10, 5-6, p. 363-365.
- Kupfer J.A., Malanson G.P., Franklin S.B., 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 1, p. 8-20.
- 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 in Ecology and Evolution*, 12, 12, p. 474-478.
- Lebourgeois F., Piedallu C., 2005. Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française*, 57, 4, p. 331-356.
- Lee A., Slak M., 2007. Les paysages français changent entre 1992 et 2002 : artificialisation et fermeture des paysages aux dépens du mitage ou de la déprise des zones agricoles. *AGRESTE - Les Cahiers*, 3, p. 19-40.
- Légaré S., Bergeron Y., Leduc A. et Paré D., 2001. Comparison of understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 79, 9, p. 1019-1027.
- Legendre P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, p. 1659-1673.

- Legendre P., 1990. Quantitative methods and biogeographic analysis. In: Garbary D.&R.S. (Eds.), *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. Springer-Verlag, Berlin, p. 9-34.
- Legendre P., Borcard D., 2003. Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème? In: anonymous (Eds.), *Analyse statistique de données spatiales*. Drosbeke, J.-J.; Lejeune, M.; Saporta, G., Paris.
- Levey D.J., Tewksbury J.J., Bolker B.M., 2008. Modelling long-distance seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Ecology*, 96, 4, p. 599-608 DOI 10.1111/j.136.
- Levin S.A., Muller-Landau H.C., Nathan R., Chave J., 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annuals Reviews in Ecology Evolution and Systematic*, 34, p. 575-604.
- Levins R.A., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, p. 237-240.
- Levins R., 1970. Extinction. In: anonymous (Eds.), *Some Mathematical Problems in Biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island., p. 77-107.
- Li Q.L., Chen J.Q., Song B., LaCroix J.J., Bresee, M.K., Radmacher, J.A., 2007. Areas influenced by multiple edges and their implications in fragmented landscapes. *Forest Ecology and Management*, 242, p. 99-107.
- Lindborg R., Eriksson O., 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, 85, 7, p. 1840-1845.
- Lindborg R., 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology*, 95, p. 555-564.
- Lindenmayer D., Franklin J., 2002. *Conserving Forest Biodiversity*. Island Press, Washington D.C. USA.
- Lindenmayer D.B., Fischer J., 2007. Tackling the habitat fragmentation pantheon. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 3, p. 127-132.
- Liu J.G., Ashton P.S., 1999. Simulating effects of landscape context and timber harvest on tree species diversity. *Ecological Applications*, 9, 1, p. 186-201.
- Lobo J.M., Castro I., Moreno J.C., 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of Linnean Society*, 73, 2, p. 233-253.
- Luczaj L., Sadowska B., 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 32, 343-353.

- Mabry C.M., 2004. The number and size of seeds in common versus restricted woodland herbaceous species in central Iowa, USA. *Oikos*, 107, 3, p. 497-504.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New York.
- Marini L., Scotton M., Klimek S., Pecile A., 2008. Patterns of plant species richness in Alpine hay meadows: Local vs. landscape controls. *Basic and Applied Ecology*, 9, 4, p. 365-372 DOI 10.1016/j.baa.
- Mather A.S., Fairbairn J., Needle C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies*, 15, 1, p. 65-90.
- Matlack G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66, 185-194.
- Matlack G.R., 1994a. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, 75, 5, p. 1491-1502.
- Matlack G.R., 1994b. Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 82, p. 113-123.
- McCanny S.J., Cavers P.B., 1988. Spread of proso millet (*Panicum-miliaceum* L) in ontario, canada. 2. Dispersal by combines. *Weed Research*, 28, 2, p. 67-72 SC Agronomy; Plan.
- McDonald R.I., Urban D.L., 2006. Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont. *Biological Invasions* 8, 1049-1060.
- McGarigal K., Cushman S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12, 2, p. 335-345.
- McGarigal K., Romme W.H., Crist M. et Roworth E., 2001. Cumulative effects of roads and logging on landscape structure in the San Juan Mountains, Colorado (USA). *Landscape Ecology*, 16, 4, p. 327-349.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 4, p. 178-185.
- McIntyre S., Lavorel S., 1994. Predicting richness of native, rare, and exotic plants in response to habitat and disturbance variables across a variegated landscape. *Conservation Biology*, 8, 2, p. 521-531.
- McKinney M., 2008. Do humans homogenize or differentiate biotas? It depends. *Journal of Biogeography*, 35, 11, p. 1960-1961.

- McKinney M.L., Lockwood J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 11, p. 450-453.
- Meier A.J., Bratton S.P., Duffy D.C., 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications*, 5, 4, p. 935-946.
- Moilanen A., Nieminen M., 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 83, 4, p. 1131-1145.
- Mölder A., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W., 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256, 3, p. 272-281.
- Mortelliti A., Fagiani S., Battisti C., Capizzi D., Boitani L., 2010. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds. *Diversity and Distribution*, p. 1-11.
- Motzkin G., Wilson P., Foster D.R., Allen A., 1999. Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: The importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science*, 10, 6, p. 903-920.
- Mrotzek R., Pfirrmann H., Barge, U., 2000. Effect of road construction material and light on the vegetation along the roadsides and adjoining forest using the example of roads in the forest district Bramwald in Niedersachsen. *Forstarchiv* 71, p. 234-244.
- Mullen K., Fahy O., Gormally M., 2003. Ground flora and associated arthropod communities of forest road edges in Connemara, Ireland. *Biodiversity and Conservation*, 12, p. 87-101.
- Muller-Schneider P., 1986. Diasporology of the spermatophytes of the Grisons, Switzerland. 85, p. 263
- Murphy H.T., Lovett-Doust J., 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos*, 105, 1, p. 3-14.
- Nathan R., Horn H.S., Chave J., Levin S.A., BE Levey D.J., Silva W.R., Galetti M., 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes.
- Ness J.H., Morin D.F., 2008. Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation* 141, 838-847.
- Økland R.H., 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *Journal of Vegetation Science*, 10, 1, p. 131-136.

- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens H., Wagner H., 2009. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.15-3. .
- O'Neill R.V., King A.W., 1998. Homage to St. Michael; or, Why are there so many books on scale? In: Peterson D.L., Parker V.T. (Eds.), *Ecological scale-theory and applications*. Columbia University Press, New York, p. 3-15.
- Opdam P., Van Apeldoorn R., Schotman, A., Kalkhoven, J., 1993. Population responses to landscape fragmentation. In: Vos C.C., Opdam P. (Eds.), *Landscape ecology of a stressed environment*. Chapman & Hall, London, p. 146-171.
- Ozinga W.A., Schaminee J.H., Bekker R.M., Bonn S., Poschlod P., Tackenberg O., Bakker J., van Groenendael J.M., 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, 108, 3, p. 555-561.
- Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Ódor P., Avon C., Bernhardt-Römermann B., Bijlsma R.J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka, R., Lundin L., Luque L., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastià M.T., Schmidt W., Standovár T., *et al.* 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24, 1, p. 101-112.
- Pakeman R.J., 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography*, 28, 6, p. 795-800.
- Parendes L.A. et Jones J.A., 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology*, 14, 1, p. 64-75.
- Pauchard A., Alaback P.B., 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology*, 18, 238-248.
- Pauchard A. Alaback P.B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management*, 223, 327-335.
- Pausas J.G., Austin M.P., 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12, 2, p. 153-166.
- Pearson R.G., Dawson T.P., 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation*, 123, 3, p. 389-401.

- Pearson S.M., Smith A.B., Turner M.G., 1998. Forest patch size, land use, and mesic forest herbs in the French Broad River basin, North Carolina. *Castanea*, 63, 3, p. 382-395.
- Pellissier V., Bergès L., Nedeltcheva T., Schmitt M., Avon C., Cluzeau C., Dupouey J., (soumis). Edge effect occur over very long distance on forest core and edge plant species.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S., Borcard D., 2006. Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 10, p. 2614-2625.
- Peterken G.F., 1977. Habitat conservation priorities in British and European woodlands. *Biological Conservation*, 11, p. 223-236.
- Peterken G.F., Francis J.L., 1999. Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biological Conservation*, 91, 1, p. 55-72.
- Peterken G., 2000. Reversing the habitat fragmentation of British woodlands. WWF, Godalming, Surrey, UK.
- Peterken G.F., 2001. Ecological effects of introduced tree species in Britain. *Forest Ecology and Management*, 141, p. 31-42.
- Petit S., Griffiths L., Smart S.S., Smith G.M., Stuart R.C., Wright S.M., 2004. Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology*, 19, 5, p. 463-471.
- Piedallu C., Gégout J.-C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Sciences*, 64, p. 899-909.
- Plue J., Meuris S., Verheyen K., Hermy M., 2009. The importance of artefacts of ancient land use on plant communities in Meerdaal forest, Belgium. *Belgian Journal of Botany*, 142, 1, p. 3-18.
- Ponge J.F., Chevalier R., Loussot P., 2002. Humus index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1996-2001.
- Price O.F., 2004. Indirect evidence that frugivorous birds track fluctuating fruit resources among rainforest patches in the Northern Territory, Australia. *Austral Ecology*, 29, 2, p. 137-144.
- Primack R.B. et Miao S.L., 1992. Dispersal can limit local plant-distribution. *Conservation Biology*, 6, 4, p. 513-519.

- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raatikainen K.M., Heikkinen R.K., Luoto M., 2009. Relative importance of habitat area, connectivity, management and local factors for vascular plants: spring ephemerals in boreal semi-natural grasslands. *Biodiversity Conservation*, 18, 4, p. 1067-1085 DOI 10.1007/s105.
- Raatikainen K.M., Heikkinen R.K., Pykala J., 2007. Impacts of local and regional factors on vegetation of boreal semi-natural grasslands. *Plant Ecology*, 189, 2, p. 155-173 DOI 10.1007/s1125.
- Rackham O., 1980. Ancient woodland, its history, vegetation and uses in England. Edward Arnold, London.
- Radford J.Q., Bennett A.F., 2007. The relative importance of landscape properties for woodland birds in agricultural environments. *Journal of Applied Ecology*, 44, p. 737-747.
- Reader R.J., Bricker B.D., 1994. Barriers to establishment of invading, non-forest plants in deciduous forest nature reserves. *Environmental Conservation*, 21, 62-66.
- Reed J., 1954. Forests of France. Faber and Faber, London.
- Reed R.A., Johnson-Barnard J., Baker W.L., 1996. Contribution of roads to forest fragmentation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*, 10, 4, p. 1098-1106.
- Rescia A.J., Schmitz M.F., Martin-de-Agao P., Pablo C.L.d., Atauri J.A. et Pineda F.D., 1994. Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in northern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 5, p. 505-516.
- Ries L., Fletcher R.J., Battin J. et Sisk T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, p. 491-522.
- Ries L., Sisk T.D., 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85, 11, p. 2917-2926.
- Ritchie L.E., Betts M.G., Forbes G., Vernes K., 2009. Effects of landscape composition and configuration on northern flying squirrels in a forest mosaic. *Forest Ecology and Management*, 257, 9, p. 1920-1929.
- Roberts M.R., 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany*, 82, 9, p. 1273-1283.
- Roy V., de Blois S., 2006. Using functional traits to assess the role of hedgerow corridors as environmental filters for forest herbs. *Biological Conservation*, 130, 4, p. 592-603.

- Ruben J.A., Bolger D.T., Peart D.R. et Ayres M.P., 1999. Understory herb assemblages 25 and 60 years after clearcutting of a northern hardwood forest, USA. *Biological Conservation*, 90, 3, p. 203-215.
- Schaffers A.P., Sykora K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science*, 11, 2, p. 225-244.
- Schmidt W., 1989. Plant dispersal by motor cars. *Vegetatio*, 80, 2, p. 147-152.
- Sciama D., Augusto L., Dupouey J., Gonzalez M., Domínguez C., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and management*, 258, 5, p. 600-608.
- Shepard D.B., Kuhns A.R., Dreslik M.J., Phillips C.A., 2008. Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal conservation*, 11, 288, 296.
- Shiels A.B., Walker L.R., 2003. Bird perches increase forest seeds on Puerto Rican landslides. *Restoration Ecology*, 11, 4, p. 457-465.
- Simberloff D., Gotelli N., 1984. Effects of insularization on plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biological Conservation*, 29, 1, p. 27-46.
- Sitzia T., 2007. Hedgerows as corridors for woodland plants: a test on the Po Plain, northern Italy. *Plant Ecology*, 188, 2, p. 235-252.
- Snall T., Hagstrom A., Rudolphi J., Rydin H., 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography*, 27, 6, p. 757-766.
- Spellerberg I.F., 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7, 5, p. 317-333.
- Stehlik I., Caspersen J., L. W., Holderegger R., 2007. Floral free fall in the Swiss lowlands: environmental determinants of local plant extinction in a peri-urban landscape. *Journal of Ecology*, 95, p. 734-744.
- Svenning J.C. et Skov F., 2002. Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalo, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology*, 160, 2, p. 169-185.
- Svenning J.C., Skov F., 2005. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography*, 32, p. 1019-1033.
- Svenning J.-C., Normand S., Skov F., 2008. Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31, 3, p. 316-326.

- Svenning J.C., Baktoft K.H., Balslev H., 2009. Land-use history affects understory plant species distributions in a large temperate-forest complex, Denmark. *Plant Ecology*, 201, 1, p. 221-234.
- Takahashi K., Kamitani T., 2004. Effect of dispersal capacity on forest plant migration at a landscape scale. *Journal of Ecology*, 92, 5, p. 778-785.
- Tela-Botanica, 2008. Base de Données Nomenclaturale de la Flore de France (BDNFF, 4.02). <http://www.tela-botanica.org/>
- Ter Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 5, p. 1167-1179.
- Thimonier A., Dupouey J.L., Timbal J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55, 1-4, p. 149-167.
- Thirgood J.V., 1989. Man's impact on forests in Europe. *Journal of World Forest Resource Management*, 4, p. 127-167.
- Thomsen R.P., Svenning J.C., Balslev H., 2005. Overstorey control of understory species composition in a near-natural temperate broadleaved forest in Denmark. *Plant Ecology*, 181, 1, p. 113-126.
- Tinker D.B., Resor C., Beauvais G.P., Kipfmüller K.F., Fernandes C.I., Baker W.L., 1998. Watershed analysis of forest fragmentation by clearcuts and roads in a Wyoming forest. *Landscape Ecology*, 13, 149-165.
- Torras O., Gil-Tena A., Saura S., 2008. How does forest landscape structure explain tree species richness in a Mediterranean context? *Biodiversity and Conservation*, 17, 5, p. 1227-1240.
- Trombulak S.C., Frissell C.A., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14, 1, p. 18-30.
- Turner M.G., 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, p. 171-197.
- Turner M., 2005. Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, p. 319-344.
- Tyser R.W. et Worley C.A., 1992. Alien flora in grasslands adjacent to road and trail corridors in Glacier National Park, Montana (USA). *Conservation Biology*, 6, 2, p. 253-262.
- Ullmann I., Bannister P., Wilson J.B., 1998. Lateral differentiation and the role of exotic species in roadside vegetation in southern New Zealand. *Flora*, 193, 2, p. 149-164.
- UNEP-DEWA-GRID-Europe, 2007. GEO Data Portal. <http://geodata.grid.unep.ch/>

- Van Calster H., Vandenberghe R., Ruysen M., Verheyen K., Hermy M., Decocq G., 2008. Unexpectedly high 20th century floristic losses in a rural landscape in northern France. *Journal of Ecology*, 96, p. 927-936.
- Van Calster H., Chevalier R., Van Wyngene B., Archaux F., Verheyen K., Hermy, M., 2008b. Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science*, 11, 251-260.
- Van der Veken S., Rogister J., Verheyen K., Hermy M., Nathan R., 2007. Over the (range) edge: a 45-year transplant experiment with the perennial forest herb *Hyacinthoides non-scripta*. *Journal of Ecology*, 95, p. 343-351.
- Van Dorp, D.a.K., J.T.R., 1988. Landscape structure as a determinant of interpatch seed dispersal in bird dispersed plants. VIIIth Intern. Symposium on problems of Landscape Ecological Research. Vol. 2, 109-113.
- Van Oijen D., Feijen M., Hommel P., Den Ouden J., De Wall R., 2005. Effects of tree species composition on within-forest distribution of understory species. *Applied Vegetation Science*, 8, p. 155-166.
- Van Rossum, F., Echchgadda, G., Szabadi, I., Triest, L., 2002. Commonness and long-term survival in fragmented habitats: *Primula elatior* as a study case. *Conservation Biology*, 16, 1286-1295.
- van Ruremonde R., Kalkhoven J., 1991. Effects of woodlot isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of Vegetation Science*, 2, 3, p. 377-384.
- Vandermeer J., Lin B.B., 2008. The importance of matrix quality in fragmented landscapes: Understanding ecosystem collapse through a combination of deterministic and stochastic forces. *Ecological Complexity*, 5, 3, p. 222-227.
- Vellend M., 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology*, 84, 5, p. 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, p. 542-548.
- Vellend M., Verheyen K., Flinn K.M., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G., Graae B.J., Bellemare J., Honnay O., Brunet J., Wulf M., Gerhardt F., Hermy M., 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, 95, 3, p. 565-573.

- Verboom J., Metz J.A., Meelis E., 1993. Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. In: Vos C.C., Opdam P. (Eds.), *Landscape ecology of a stressed environment*. Chapman & Hall, London, p. 172-191.
- Verheyen K., Hermy M., 2001. The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *Journal of Ecology*, 89, 5, p. 829-840.
- Verheyen K., Guntenspergen G.R., Biesbrouck B., Hermy M., 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology*, 91, 5, p. 731-742.
- Verheyen, K., Bossuyt, B., Honnay, O., Hermy, M., 2003. Herbaceous plant community structure of ancient and recent forests in two contrasting forest types. *Basic and Applied Ecology* 4, 537-546.
- Vittoz P., Engler R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117, 2, p. 109-124.
- Vos C.C., Verboom J., Opdam P., Ter Braak C., 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist*, 157, 1, p. 24-41.
- Ward N.I., Reeves R.D., Brooks R.R., 1975. Lead in soil and vegetation along a New Zealand state highway with low traffic volume. *Environmental Pollution*, 9, p. 243-251.
- Watkins R.Z., Chen J., Pickens J., Brososke K.D., 2003. Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology*, 17, 2, p. 411-419.
- Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S., 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conserv. Biol.*, 15, 6, p. 1506-1514.
- Wehling S., Diekmann M., 2009. Importance of hedgerows as habitat corridors for forest plants in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 142, 11, p. 2522-2530.
- Whigham D.F., 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 35, p. 583-621.
- Whitney G.G. et Foster D.R., 1988. Overstory composition and age as determinants of the understory flora of woods of central New England. *Journal of Ecology*, 76, p. 867-876.
- Wiles L., Brodahl M., 2004. Exploratory data analysis to identify factors influencing spatial distributions of weed seed banks. *Weed Science*, 52, 6, p. 936-947.

- Wilkinson D.M., 1997. Plant colonization: Are wind dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *Journal of Biogeography*, 24, 1, p. 61-65.
- Willi J.C., Mountford J.O., Sparks T.H., 2005. The modification of ancient woodland ground flora at arable edges. *Biodiversity and Conservation*, 14, 13, p. 3215-3233 DOI 10.1007/s105.
- Williamson M., Pysek P., Jarosik V., Prach K., 2005. On the rates and patterns of spread of alien plants in the Czech Republic, Britain, and Ireland. *Ecoscience*, 12, 3, p. 424-433.
- Windeballe B.S., Svenning J.C., Balslev H., 2004. The influence of past land-use on understory plant distributions in a near-natural deciduous forest in Denmark. *Nordic Journal of Botany*, 23, 1, p. 69-81.
- Wiser S.K., Buxton R.P., 2008. Context matters: Matrix vegetation influences native and exotic species composition on habitat islands. *Ecology*, 89, 2, p. 380-391.
- Wulder M.A., White J.C., Andrew M.E., Seitz N.E., Coops N.C., 2009. Forest fragmentation, structure, and age characteristics as a legacy of forest management. *Forest Ecology and Management*, 258, 9, 1938-1949.
- Wuyts K., Verheyen K., De Schrijver A., Cornelis W.M., Gabriels D., 2008. The impact of forest edge structure on longitudinal patterns of deposition, wind speed, and turbulence. *Atmospheric Environment*, 42, 37, p. 8651-8660.
- Zobel M., 1989. Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia: changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici*, 26, 2, p. 171-182.
- Zonneveld I., 1995. Vicinism and mass effect. *Journal of Vegetation Science*, 5, p. 441-444.

ANNEXES

Annexe 1

Hypothèses de travail sur l'influence de différents facteurs paysagers sur la richesse et/ou l'abondance de certains groupes écologiques de la flore

Les hypothèses ci-dessous sont les hypothèses préalables au projet. Elles ont été rédigées sur la base de travail réalisé par Avon (2005), et d'une réflexion en amont du projet Corylus. Dans le travail ici présent, nous n'avons pas cherché à répondre explicitement à chacune des hypothèses faites *a priori*, notamment du fait de l'abandon au cours du projet de l'approche de la richesse par groupe écologique, et de la difficulté, et des limites à aborder la réponse des traits de vie *a priori*. Toutefois elles figurent dans ce mémoire car elles ont formé la base de réflexion de ce travail, ont structuré nos approches et illustrent le propos.

▪ 1- Hypothèse relative à la quantité de milieux ouverts

H.1.1 : "la quantité de milieux ouverts permanents ou temporaires au niveau du paysage (agro-écosystèmes, espaces agricoles et végétalisés, coupes et clairières forestières) a un effet très positif sur la richesse et/ou l'abondance des espèces non forestières, des annuelles et bisannuelles, des anémochores, des espèces à stratégie R, un effet positif sur la richesse/ abondance des espèces péri-forestières et des espèces héliophiles, un effet positif ou nul sur les espèces forestières généralistes, et un effet négatif sur les espèces d'intérieur forestier, les espèces sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores) et les espèces à stratégie S".

▪ 2- Hypothèses relatives à la nature de milieux ouverts

H.2.1 : "les milieux ouverts au niveau du paysage ont un effet variable sur la richesse/abondance des espèces forestières généralistes, des sciaphiles, des myrmécochores et des espèces à stratégie S suivant leur nature : on prédit un effet nul ou négatif de la quantité de milieux ouverts extra-forestiers et un effet nul ou positif de la quantité de milieux ouverts intra-forestiers (coupes, clairières)".

H.2.2 : "la quantité des peuplements jeunes (<30 ans) au niveau du paysage a aussi un effet sur ces groupes qui s'ajoute à l'effet de la quantité de milieux ouverts ; à quantité totale d'habitat égale, la réponse des différents groupes écologiques à la quantité de jeunes peuplements est moins forte mais dans le même sens que la réponse du groupe à la quantité de milieux ouverts".

H.2.3 : "la quantité de peuplements adultes fermés au niveau du paysage a un effet positif sur la richesse/abondance des espèces d'intérieur forestier, des espèces sciaphiles, des espèces à faible capacité de dispersion et des espèces à stratégie S ³⁰".

- *3- Hypothèse relative à la composition en essences des peuplements forestiers*

H.3.1 : "la quantité de peuplements feuillus³¹ (respectivement résineux) au niveau du paysage a un effet positif sur la richesse et/ou l'abondance des espèces caractéristiques de feuillus (respectivement résineux)."

- *4- Hypothèses liées à la fragmentation et à la connectivité des taches d'un type donné*

H.4.1 : "à quantité donnée d'habitat d'un type particulier dans le paysage (forêt, milieu ouvert, milieu fermé, peuplements feuillus, peuplements résineux), la fragmentation des taches a un effet sur la composition floristique et sur les groupes écologiques, mais cet effet varie selon le groupe et peut être positif ou négatif : cette hypothèse peut être appliquée aux hypothèses H.1.1 à 3.1".

H.4.2 : "à quantité donnée de masses forestières dans le paysage, la connectivité entre masses forestières dans le paysage (évaluée par un indice basé sur le nombre de liaisons assurées par des haies) a un effet positif sur la richesse et/ou l'abondance des espèces forestières généralistes, des espèces d'intérieur forestier et des espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores)".

³⁰ Cette hypothèse n'est pas tout à fait l'opposée de H.1.1 dans la mesure où il peut y avoir dans le paysage des zones urbaines ou aquatiques.

³¹ La définition du peuplement feuillu sera précisée en fonction des critères utilisés par l'IFN. Il s'agira probablement de peuplement pur ou de peuplement à dominante feuillue (par exemple 70%).

H.4.3 : En lien avec l'hypothèse H.4.1, à quantité d'habitat donné dans le paysage, l'influence de l'habitat sur la flore locale est d'autant plus forte que les taches qui le composent sont grandes et/ou proches.

- *5- Hypothèse liée à l'hétérogénéité des habitats*

H.5.1 : "une forte hétérogénéité des habitats intra et extra-forestiers au niveau du paysage a un effet positif sur la richesse et/ou l'abondance de la plupart des groupes, à l'exception de espèces d'intérieur forestier, des sciaphiles et des espèces à faible capacité de dispersion et des espèces à stratégie S".

- *6- Hypothèses relatives à la distance à la lisière externe du massif forestier*

H.6.1 : "la diversité et la composition floristique varient en fonction de la distance à la lisière externe du massif forestier : la richesse et/ou l'abondance des espèces non forestières, des annuelles et bisannuelles, des anémochores, des espèces à stratégie R diminue progressivement avec la distance à la lisière ; la richesse/abondance des espèces péri-forestières et des espèces héliophiles diminue mais moins rapidement, celle des forestières généralistes ne change pas, et la richesse/abondance des espèces d'intérieur forestier, les espèces sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores) et les espèces à stratégie S augmente".

H.6.2 : "la profondeur de l'effet de lisière externe sur la biodiversité est beaucoup plus importante que celle mise en évidence par d'autres études et qui ne dépasse pas 150 m (Honnay *et al.*, 2002). On fait l'hypothèse que cet effet de lisière profond n'est pas seulement dû à des facteurs environnementaux tels que le microclimat, les dépôts azotés ou la station forestière."

- *7- Hypothèses relatives à la densité et à la nature des linéaires intra-forestiers*

H.7.1 : "la densité de linéaires intra-forestiers au niveau du paysage a un effet très positif sur la richesse/abondance des espèces non forestières, des anémochores, des annuelles et bisannuelles et des espèces à stratégie R, positif pour les espèces péri-forestières et les espèces héliophiles, nul ou positif sur les forestières généralistes, et négatif voire très

négatif pour les espèces d'intérieur forestier, les sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion et les espèces à stratégie S".

H.7.2 : "à quantité donnée de linéaires dans le paysage, le niveau de fréquentation de la route a un effet différent sur les groupes d'espèces et la composition floristique : les routes ouvertes à la circulation auront un impact plus marqué que les chemins et routes de desserte forestière".

- *8- Hypothèse relative à la distance au linéaire intra-forestier*

H.8.1 : "la diversité et la composition floristique varient en fonction de la distance au linéaire intra-forestier : la richesse et/ou l'abondance des espèces non forestières, des annuelles et bisannuelles, des anémochores, des espèces à stratégie R diminue très vite avec la distance au linéaire intra-forestier, la richesse/abondance des espèces péri-forestières et des espèces héliophiles diminue mais moins rapidement, celle des forestières généralistes ne change pas, et la richesse/abondance des espèces d'intérieur forestier, les espèces sciaphiles, les espèces à faible capacité de dispersion (autochores, barochores et myrmécochores) et les espèces à stratégie S augmente rapidement".

- *9- Hypothèse relative à l'interaction entre densité de linéaire et position par rapport à la lisière du massif*

H.9.1 : "à quantité donnée de linéaires dans le paysage, l'effet sur la richesse des groupes écologiques et la composition floristique dépend du contexte paysager : l'effet est d'autant plus fort que l'on est près de la lisière externe du massif".

- *10- Hypothèses relatives au rayon d'action du paysage*

H.10.1 : "le rayon d'action d'une caractéristique du paysage varie selon l'espèce ou le groupe écologique / biologique analysé".

H.10.2. : "le rayon d'action du paysage pour une espèce ou un groupe écologique/biologique analysé varie selon la caractéristique du paysage testée".

H.11.1 :

Ces hypothèses sont traitées en prenant comme donnée de base le relevé élémentaire. Par ailleurs, certaines hypothèses (notamment H.1, H.3, H.4, H.5, H.7, H.11) pourraient être vérifiées à l'échelle locale (richesse α) ou à celle du paysage (richesse γ).

Annexe 2

Protocole de travail pour la photo-interprétation

Cemagref Nogent/Vernisson :

- Catherine Avon, catherine.avon@cemagref.fr, tél : 02 38 95 65 45
- Laurent Bergès, laurent.berges@cemagref.fr, tél : 02 38 95 03 42

1- Préambule

Il est nécessaire pour le Cemagref d'avoir la date des fonds de cartes IFN disponibles pour les départements choisis pour l'étude intra-forestière le plus tôt possible, ceci dans le but de vérifier que l'écart entre la date de la BD-Ortho et du fonds IFN soit minimal. Ces dates seront aussi nécessaires pour l'ensemble de la zone d'étude extra-forestière.

De plus, nous avons besoin pour la zone intra-forestière uniquement, de la date des Scan25 qui seront utilisés pour calculer les indicateurs basés sur la distance à la route, qui devront correspondre au mieux à la date du relevé floristique.

2- Critère de sélection des départements

Les départements pour lesquels la BD-Ortho précède la levée de terrain ou est de la même année (13 départements). Au final, la sélection porte sur les 9 départements situés dans la même zone (nord et centre-nord) ; on ne conserve pas le département 76-Seine Maritime (BD-Ortho pré-tempête 1999 et relevés post-tempête) et le 62-Pas-de-Calais (seuls relevés datant de la saison suivant la tempête de 1999).

02-AISNE	61-ORNE
27-EURE	75-PARIS (75, 78, 91, 92, 93, 94, 95)
28-EURE-ET-LOIR	77-SEINE-ET-MARNE
45-LOIRET	80-SOMME
60-OISE	

3- Critère de sélection des points d'étude du paysage environnant ()

Le nombre maximal de points étudiés sera déterminé en fonction du temps de photo-interprétation.

Pour chaque relevé IFN, il faudra fournir : (1) la distance à la lisière du massif élémentaire (en mètres) et à la lisière du grand ensemble, (2) la taille de massif élémentaire et celle du grand ensemble.

Sur la zone d'étude choisie (9 départements) on dispose de 6499 relevés. L'échantillon final choisi après examen des données par le Cemagref et élimination des relevés trop proches de la lisière (**distance supérieure ou égale à 300m**) contient **1955 points** répartis de la manière suivante :

02	303 relevés	61	227 relevés
27	264 relevés	75	248 relevés
28	76 relevés	77	234 relevés
45	225 relevés	80	62 relevés
60	316 relevés		

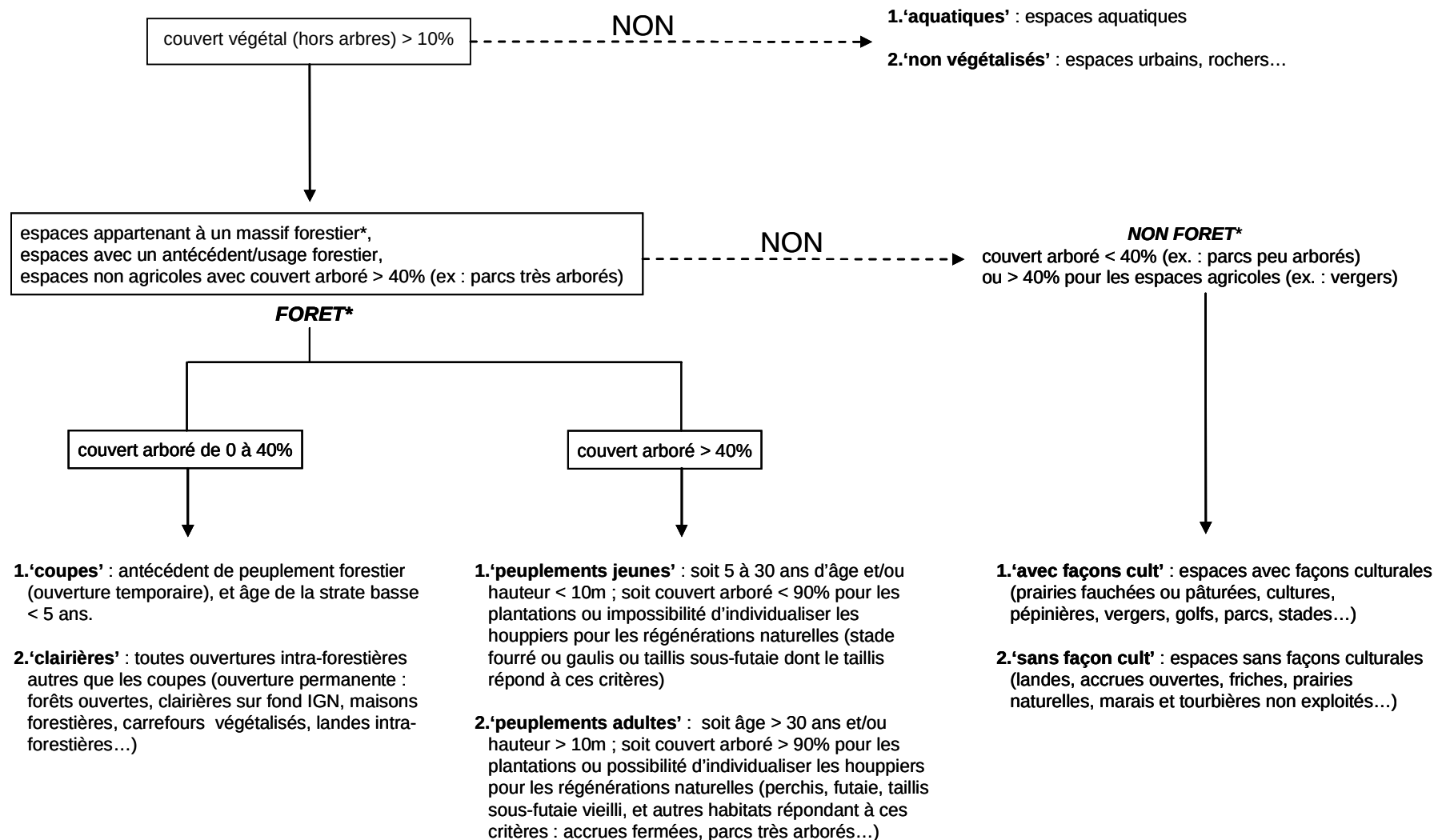
4- Habitats cartographiés (surfaciques)

Type d'habitats

Il sera nécessaire d'utiliser sous le SIG en plus de la BD-Ortho, les fonds IFN notamment pour aider à déterminer si l'habitat appartient au massif ou s'il est hors massif, mais aussi les Scan25 pour les indicateurs paysagers sur les routes.

Les seuils et catégories seront affinés après test de photo-interprétation (notamment pour le seuil d'identification des coupes : couvert arboré < 40%).

Diagramme d'identification des habitats



NB :- * on s'aidera du « fond vert » de l'IFN si c'est nécessaire, en notant bien qu'il y a un décalage avec la prise de vue de la photo. Attention, nos définitions FORET et NON FORET n'ont pas le sens classique de la typologie IFN : nous tolérons par exemple en NON FORET un couvert arboré jusqu'à 40% (et plus pour les espaces agricoles) pour les habitats ne répondant pas aux critères FORET, sachant toutefois que dans la plupart des cas ces habitats auront un couvert arboré avoisinant les 10%.

- le couvert arboré désigne le couvert des houppiers d'arbres adultes et des jeunes arbres hors régénération : on ne compte pas ce qui a moins de 5 ans d'âge.
- les peupleraies ou les plantations appartenant à un massif sont classées en forêt, comme coupe, peuplement jeune ou peuplement adulte selon le cas.
- en cas d'hésitation quels que soient les supports d'aide à la décision utilisés (cartes IFN ou cartes IGN) c'est la photo qui doit primer pour déterminer le type d'habitat.

- les trouées de chablis sont classées en 'coupes' si le couvert arboré restant < 40 % ; sinon en 'peuplements adultes' ou 'peuplements jeunes' selon le cas

Echelle d'analyse

L'analyse du couvert des habitats surfaciques se fait sur une zone carrée, et ce à deux échelles. La maille des points IFN n'est pas constante d'un département à l'autre. Pour pouvoir photo-interpréter sans avoir à repasser plusieurs fois sur la même zone lorsque les buffers d'analyse se superposent, le maillage de la photo-interprétation est adapté à la maille de l'IFN présente sur le département.

Pour les départements 02, 27, 60, 61, 75, 77, 80 où la maille des points de l'IFN est de 500 m sur 625 m, la photo-interprétation se fait sur un maillage de 125 m sur 125 m :

Grand buffer carré

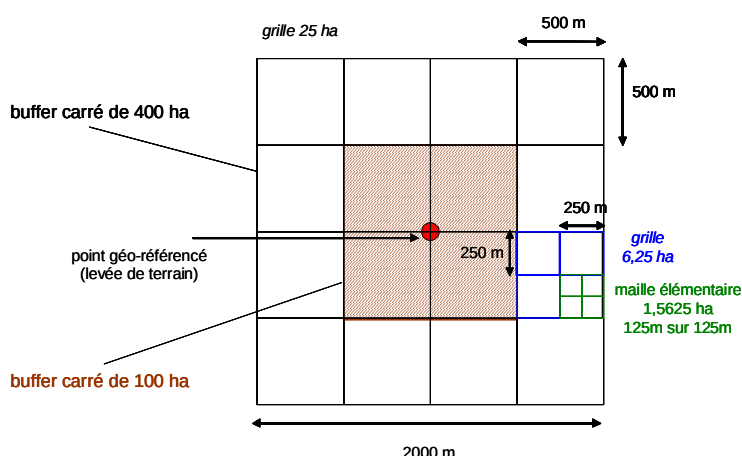
- 2000 m de côté soit 400 ha de superficie
- soit 256 petits carrés de la maille élémentaire de 1,5625 ha sur laquelle est interprété le paysage.

Petit buffer carré

- sélection des 64 petits carrés élémentaires centraux de 1.5625 ha chacun, soit 100 ha de superficie au total (1000 m sur 1000 m)

Ce petit buffer est donc une sous-partie du précédent.

L'interprétation n'a lieu qu'une seule fois, sur les petits carrés de 1,56 ha, que l'on doit pouvoir sélectionner par paquets, voire aussi sélectionner directement par le niveau supérieur de 6,25 ha ou même de 25 ha lorsque l'habitat domine sur l'ensemble des 4 ou 16 petits carrés de 1,56 ha respectivement.



NB : les grilles de niveaux supérieurs, 16 carrés de 25 ha et 64 carrés de 6,25 ha ne seront pas conservées pour la photo-interprétation puisque le travail se fait sur la maille élémentaire.

Pour les départements 28 et 45 où la maille des points de l'IFN est de 600 m sur 600 m, la photo-interprétation se fait sur un maillage de 100 m sur 100 m :

Grand buffer carré

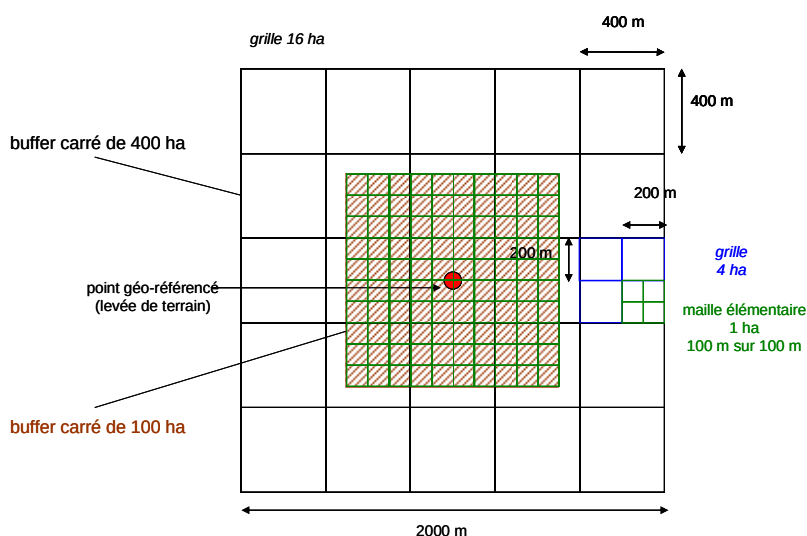
- 2000 m de côté soit 400 ha de superficie
- soit 400 petits carrés de la maille élémentaire de 1 ha sur laquelle est interprété le paysage.

Petit buffer carré

- sélection des 100 petits carrés centraux de 1 ha chacun soit 100 ha de superficie au total (1000 m sur 1000 m).

Ce petit buffer est donc une sous-partie du précédent.

L'interprétation n'a lieu qu'une seule fois, sur les petits carrés de 1 ha, que l'on doit pouvoir sélectionner par paquets ou éventuellement par les niveaux supérieurs.



NB : les grilles de niveaux supérieurs, 25 carrés de 16 ha et 100 carrés de 4 ha ne seront pas conservées pour la photo-interprétation puisque le travail se fait sur la maille élémentaire.

Paramètres mesurés autour de chaque point

On estimera le couvert par type d'habitat. Il est nécessaire pour le Cemagref d'avoir les classes les plus fines possibles pour les pourcentages de couvert faible afin de discriminer

au mieux les habitats les moins représentés dans le paysage et qui sont ceux qui nous intéressent le plus (habitats ouverts sources de graines).

La photo-interprétation se fait sur la maille initiale de 1,56 ha ou 1 ha selon le département concerné.

On identifiera en premier l'ensemble des habitats "coupes", "clairières", "peuplements jeunes", "avec façons cult.", "sans façon cult.", "non végétalisés", "aquatiques".

La règle est que le carré initial de 1,56 ha (ou 1 ha) est attribué à l'habitat majoritaire au sein de ce carré (ex. s'il y a deux habitats présents au sein du carré initial, celui qui en couvre plus de la moitié remporte le carré).

Il faudra toutefois que le photo-interprète ajuste l'attribution des carrés si cela est nécessaire. En effet, un habitat relativement disséminé peut être toujours minoritaire sur le carré initial et donc ne jamais le remporter, alors que disposé de manière plus agglomérée, cet habitat aurait remporté un ou plusieurs carrés de la maille initiale. Si le photo-interprète estime que c'est effectivement le cas, alors il devra corriger et attribuer des carrés initiaux à cet habitat afin que celui-ci ait son couvert représenté au mieux.

De cette manière, tous les carrés laissés vacants doivent représenter 'les peuplements adultes' formant la 'matrice' du paysage et seront attribués de manière automatique à cet habitat.

On mesurera la distance du relevé à la lisière du plus proche habitat ouvert (source de graines) pour chacun des habitats ouverts suivant : "coupes", "clairières", "peuplements jeunes", "sans façons cult." et "avec façons cult.", indépendamment du type d'habitat auquel appartient le point. Cette mesure sera faite dans la limite du disque dans lequel s'inscrit le buffer carré de 400 ha, soit un disque de 1414 m de rayon.

5- Relevé des éléments linéaires

On mesurera la distance du relevé IFN proximale linéaire (du relevé au milieu du linéaire) pour chacun des types de linéaires ci-dessous :

- 1- "route goudron" : route goudronnée ou voie ferrée la plus proche ;
- 2- "route empierrée" : route empierrée la plus proche sur Scan25 ;
- 3- "chemin" : autre chemin que la catégorie 1 et 2 ;
- 4- "ruisseau" : ruisseau ou rivière la plus proche (trait bleu plein sur le Scan25).

Les légendes étant variables selon la date du Scan25, notamment pour les linéaires de faible importance, nous ne pouvons pas les énumérer dans les détails. On adoptera donc le principe suivant :

- pour les routes goudronnées, on se basera sur la photo où elles sont généralement bien visibles (on s'aidera éventuellement du Scan25) ;
- la catégorie "route empierrée" sera distinguée sur la seule base du Scan25 (trop d'incertitude avec la photo) en utilisant uniquement le symbole double formé par un trait continu et un trait en pointillé (généralement dénommé comme 'autre route étroite irrégulièrement entretenue') ;
- la catégorie 'chemin' regroupe les linéaires qui ne sont ni de la catégorie 1 ni de la 2. Cette catégorie sera donc mixte car on ne peut être totalement sûr du type de revêtement (empierré ou en terre) même s'il devrait le plus souvent être en terre. On utilisera donc le Scan 25 avec les légendes des catégories inférieures (chemin d'exploitation, ligne de coupe, sentier...) sauf si la photo montre une discontinuité plus proche nouvellement créée.

La distance minimale sera mesurée sans limite de distance pour les routes et les voies ferrées dans la mesure où elles ne seront généralement pas au-delà de 2,5 km (en moyenne entre 600 m et 800 m) ; seule la distance au ruisseau le plus proche sera mesurée dans la limite du disque de 1414 m de rayon.

Remarques :

- Les indices paysagers du volet intra-forestier ne sont pas stabilisés.
- Ce protocole sera ajusté en fonction du test et des premiers résultats de la photo-interprétation.

Annexe 3

Nomenclature des espèces

Tableau 26 : Taxonomie des espèces selon la nomenclature Tela Botanica (2008). Il est fait seulement mention des espèces analysées au niveau individuel et par ACC (occurrence >20).

Nom utilisé	Nom complet	Nom utilisé	Nom complet
Abies.alba	<i>Abies alba</i> Mill.	Cytisus.scoparius	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link
Abies.grandis	<i>Abies grandis</i> (Douglas ex D.Don) Lindl.	Dactylis.glomerata	<i>Dactylis glomerata</i> L.
Acer.campestre	<i>Acer campestre</i> L.	Deschampsia.cespitosa	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.
Acer.pseudoplatanus	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Deschampsia.flexuosa	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.
Agrostis.canina	<i>Agrostis canina</i> L.	Dicranella.heteromalla	<i>Dicranella heteromalla</i>
Agrostis.capillaris	<i>Agrostis capillaris</i> L.	Dicranum.scoparium	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.
Agrostis.gigantea	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Digitalis.purpurea	<i>Digitalis purpurea</i> L.
Ajuga.reptans	<i>Ajuga reptans</i> L.	Dryopteris.carthusiana	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P.Fuchs
Alnus.glutinosa	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Dryopteris.dilatata	<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A.Gray
Anemone.nemorosa	<i>Anemone nemorosa</i> L.	Dryopteris.felix.mas	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott
Arum.maculatum	<i>Arum maculatum</i> L.	Epilobium.angustifolium	<i>Epilobium angustifolium</i> L.
Athyrium.felix.femina	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Epilobium.montanum	<i>Epilobium montanum</i> L.
Atrichum.undulatum	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	Erica.cinerea	<i>Erica cinerea</i> L.
Betula.pendula	<i>Betula pendula</i> Roth	Erica.scoparia	<i>Erica scoparia</i> L.
Betula.pubescens	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Eupatorium.cannabinum	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.
Blechnum.spicant	<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	Euphorbia.amygdaloides	<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.
Brachypodium.pinnatum	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	Euphorbia.cyparissias	<i>Euphorbia cyparissias</i> L.
Brachypodium.sylvaticum	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	Eurhynchium.striatum	<i>Eurhynchium striatum</i> (Schreb. ex Hedw.) Schimp.
Calamagrostis.epigejos	<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	Evonymus.europaeus	<i>Euonymus europaeus</i> L.
Calluna.vulgaris	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Fagus.sylvatica	<i>Fagus sylvatica</i> L.
Carex.flacca	<i>Carex flacca</i> Schreb.	Festuca.gigantea	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.
Carex.pendula	<i>Carex pendula</i> Huds.	Festuca.heterophylla	<i>Festuca heterophylla</i> Lam.
Carex.pilulifera	<i>Carex pilulifera</i> L.	Fragaria.vesca	<i>Fragaria vesca</i> L.
Carex.remota	<i>Carex remota</i> L.	Frangula.dodonei.	<i>Frangula dodonei</i> Julve
Carex.sylvatica	<i>Carex sylvatica</i> Huds.	subsp.dodonei	
Carpinus.betulus	<i>Carpinus betulus</i> L.	Fraxinus.excelsior	<i>Fraxinus excelsior</i> L.
Castanea.sativa	<i>Castanea sativa</i> Mill.	Galeopsis.tetrahit	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.
Circaea.lutetiana	<i>Circaea lutetiana</i> L.	Galium.aparine	<i>Galium aparine</i> L.
Cirsium.palustre	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	Galium.odoratum	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.
Clematis.vitalba	<i>Clematis vitalba</i> L.	Geranium.robertianum	<i>Geranium robertianum</i> L.
Convallaria.majalis	<i>Convallaria majalis</i> L.	Geum.urbanum	<i>Geum urbanum</i> L.
Cornus.sanguinea	<i>Cornus sanguinea</i> L.	Glechoma.hederacea	<i>Glechoma hederacea</i> L.
Corylus.avellana	<i>Corylus avellana</i> L.	Hedera.helix	<i>Hedera helix</i> L.
Crataegus.laevigata	<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	Holcus.lanatus	<i>Holcus lanatus</i> L.
Crataegus.monogyna	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	Holcus.mollis	<i>Holcus mollis</i> L.
		Hyacinthoides.non.scripta	<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm.

<u>Nom utilisé</u>	<u>Nom complet</u>
Hypericum.perforatum	<i>Hypericum perforatum</i> L.
Hypericum.pulchrum	<i>Hypericum pulchrum</i> L.
Hypnum.cupressiforme	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.
Hypnum.jutlandicum	<i>Hypnum jutlandicum</i> Holmen et E.Warncke
Ilex.aquifolium	<i>Ilex aquifolium</i> L.
Lamium.galeobdolon	<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.
Leucobryum.glaucum	<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.
Ligustrum.vulgare	<i>Ligustrum vulgare</i> L.
Lonicera.periclymenum	<i>Lonicera periclymenum</i> L.
Luzula.forsteri	<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.
Luzula.pilosa	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.
Malus.sylvestris	<i>Malus sylvestris</i> Mill.
Melampyrum.pratense	<i>Melampyrum pratense</i> L.
Melica.uniflora	<i>Melica uniflora</i> Retz.
Mercurialis.perennis	<i>Mercurialis perennis</i> L.
Mespilus.germanica	<i>Mespilus germanica</i> L.
Milium.effusum	<i>Milium effusum</i> L.
Moehringia.trinervia	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.
Molinia.caerulea	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench
Oxalis.acetosella	<i>Oxalis acetosella</i> L.
Picea.abies	<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.
Picea.sitchensis	<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière
Pinus.nigra.subsp..laricio	<i>Pinus nigra</i> Arnold subsp. <i>laricio</i> Maire
Pinus.pinaster	<i>Pinus pinaster</i> Aiton
Pinus.sylvestris	<i>Pinus sylvestris</i> L.
Pleurozium.schreberi	<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.
Poa.nemoralis	<i>Poa nemoralis</i> L.
Poa.trivialis	<i>Poa trivialis</i> L.
Polygonatum.multiflorum	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.
Polytrichastrum.formosum	<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.
Polytrichum.commune	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.
Populus.tremula	<i>Populus tremula</i> L.
Potentilla.erecta	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räusch.
Potentilla.sterilis	<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke
Prunus.avium	<i>Prunus avium</i> (L.) L.
Prunus.padus	<i>Prunus padus</i> L.
Prunus.serotina	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.
Prunus.spinosa	<i>Prunus spinosa</i> L.
Pseudotsuga.menziesii	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco
Pteridium.aquilinum	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn

<u>Nom utilisé</u>	<u>Nom complet</u>
Pyrus.communis	<i>Pyrus communis</i> L.
Quercus.humilis	<i>Quercus pubescens</i> Willd.
Quercus.petraea	<i>Quercus petraea</i> Liebl.
Quercus.robur	<i>Quercus robur</i> L.
Quercus.rubra	<i>Quercus rubra</i> L.
Rhytidiadelphus.triquetrus	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.
Ribes.rubrum	<i>Ribes rubrum</i> L.
Robinia.pseudoacacia	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.
Rosa.arvensis	<i>Rosa arvensis</i> Huds.
Rosa.canina	<i>Rosa canina</i> L.
Rubus.fruticosus	<i>Rubus fruticosus</i> L.
Rubus.idaeus	<i>Rubus idaeus</i> L.
Rumex.sanguineus	<i>Rumex sanguineus</i> L.
Ruscus.aculeatus	<i>Ruscus aculeatus</i> L.
Salix.caprea	<i>Salix caprea</i> L.
Sambucus.nigra	<i>Sambucus nigra</i> L.
Sambucus.racemosa	<i>Sambucus racemosa</i> L.
Scleropodium.purum	<i>Scleropodium purum</i> (Hedw.) Limpr.
Scrophularia.nodosa	<i>Scrophularia nodosa</i> L.
Senecio.ovatus	<i>Senecio ovatus</i> (G.Gaertn., B.Mey. & Scherb.) Willd.
Silene.dioica	<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.
Solanum.dulcamara	<i>Solanum dulcamara</i> L.
Sorbus.aucuparia	<i>Sorbus aucuparia</i> L.
Sorbus.torminalis	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz
Stachys.officinalis	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.
Stachys.sylvatica	<i>Stachys sylvatica</i> L.
Stellaria.holostea	<i>Stellaria holostea</i> L.
Teucrium.scorodonia	<i>Teucrium scorodonia</i> L.
Thuidium.tamariscinum	<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.
Tilia.cordata	<i>Tilia cordata</i> Mill.
Ulmus.minor	<i>Ulmus minor</i> Mill.
Urtica.dioica	<i>Urtica dioica</i> L.
Vaccinium.myrtillus	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.
Veronica.officinalis	<i>Veronica officinalis</i> L.
Viburnum.lantana	<i>Viburnum lantana</i> L.
Viburnum.opulus	<i>Viburnum opulus</i> L.
Vicia.sepium	<i>Vicia sepium</i> L.
Vinca.minor	<i>Vinca minor</i> L.
Viola.reichenbachiana	<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Boreau
Viola.riviniana	<i>Viola riviniana</i> Rchb.

Annexe 4

Construction des traits de vie des espèces

Habitat préférentiel

Label	Description
Forestière (F)	Habitats commençant par : "bois", "sous-bois", "lianes"
Péri-forestière (PF)	Habitats commençant par : "friches vivaces", "ourlets", "lisières", "fourrés", "annuelles pionnières des clairières et lisières"
Non forestière (NF)	Habitats commençant par : "friches annuelles", "pelouse", "prairies", "tonsures", "prés", "annuelles commensales des cultures"
Hygrophile (HYG)	Habitats de type : "mégaphorbiaies", "caricaies", "tourbières", "roselières", "sources", "tremblants tourbeux", "herbiers vivaces ou aquatiques", "cressonnières"
Non déterminé	Habitats de type : "parois européennes, acidophiles, planitiaires, boréales" et bryophytes

Mode de reproduction

Label	Description
s	par graine (seed) ou par spore
ssv	principalement par graine, rarement par voie végétative (vegetatively)
sv	par graine et par voie végétative
vvs	principalement par voie végétative, rarement par graine
v	par voie végétative

Urbanité

Label	Nom	Description
1	"urbanophobe"	espèce exclusivement rencontrée dans des zones non urbanisées
2	"moyennement urbanophobe"	espèce rencontrée de manière préférentielle dans des zones non urbanisées
3	"urbano-neutre"	pas de préférence particulière
4	"moyennement urbanophile"	espèce rencontrée de manière préférentielle dans des zones urbanisées
5	"urbanophile"	espèce exclusivement rencontrée dans des zones urbanisées

Hémérobie

Label	Nom	Description
a – 1	"ahémérobique"	Espèce de rochers, de tourbières ou de toundras en Europe ; en Europe Centrale, uniquement dans les zones de haute montagne. Aucun impact humain.
o – 2	"oligohémérobique"	Espèces de forêts peu exploitées, dunes, tourbières et marécages en extension, landes et prairies sèches semi-naturelles. Niveau d'impact humain : par exemple, coupes d'éclaircie, pâturage, émissions atmosphériques (e.g. dioxyde de soufre) et hydrologiques (e.g. inondations de plaines alluviales avec des eaux eutrophes).
m – 3	"mésohémérobique"	Espèces de forêts avec strates arbustive et herbacée bien développées, landes, prairies sèches oligotrophes, pâturages et prairies extensives. Niveau d'impact humain : par exemple, coupes rases voire travail du sol, prélèvements de matière pour litière d'animaux ou paillis (mulch), fertilisation peu fréquente.
b – 4	b-euhémérobique	Espèces de pâturages, de prairies, de forêts et de gazons d'ornements riches utilisés de manière intensive. Niveau d'impact humain : par exemple, fertilisation, application de chaux, utilisation de pesticides, drainage léger.
c – 5	a-euhémérobique	Espèces de terres arables avec communautés typiques de mauvaises herbes, prairies semées, gazons d'ornement pauvres, forêts exploitées intensivement avec tapis herbacé peu développé, champs avec épandage de boues d'épuration. Niveau d'impact humain : par exemple, nivellement, labours réguliers, application régulières d'engrais, irrigation avec boues d'épuration.
p – 6	"polyhémérobique"	Espèces de cultures spécialisées (fruits, vignes, rotations de cultures avec communautés de mauvaises herbes intensivement sélectionnées), décharges, déblais, débris (seulement pendant les premiers stades de la succession, car ensuite transition vers un niveau a-euhémérobique), zones partiellement imperméabilisées (par exemple routes pavées, voies ferrées) ; communautés très rudimentaires, habitats constamment modifiés. Niveau d'impact humain : labour profond, drainage intense et permanent (ou irrigation intensive), fertilisation ou application de pesticides intensives, destruction totale de la communauté et couverture de l'habitat avec un matériau exogène.
t – 7	"méta-hémérobique"	Communautés complètement détruites. Niveau d'impact humain : écosystèmes empoisonnés, zones totalement imperméabilisées.

Annexe 5

Tables de corrélation entre variables prédictives

Tableau 27 : Corrélations entre valeurs indicatrices moyennes d'Ellenberg et de Gégout utilisables pour le projet. Les corrélations données sont basées sur les 1932 points de relevés pour chacun desquels est calculée la vim à partir des espèces composant le relevé (cf. Ellenberg *et al.*, 1992 et Ecoplant – Gégout *et al.*, 2002 –)

	vim.L	vim.F	vim.R	vim.N	vim.pH	vim.CN	vim.ST
vim.L	1						
vim.F	-0,1	1					
vim.R	-0,43	-0,03	1				
vim.N	-0,61	0,15	0,8	1			
vim.pH	-0,42	-0,06	0,9	0,8	1		
vim.CN	0,63	-0,11	-0,83	-0,88	-0,9	1	
vim.ST	-0,44	-0,03	0,9	0,83	0,98	-0,91	1

Tableau 28 : Corrélations entre les vim et les variables locales. L'encadré figure les variables locales sélectionnées en début de projet ; les variables climatiques et "ru.max" sont des variables disponibles qu'en fin de projet. Les variables en italique forme la liste "local" conservée finalement dans les analyses (ACC).

	vim.L	vim.F	vim.pH	G	alti	ppseudo	<i>pcalc</i>	nb.gel.an	pluie.an	T.min.an	<i>T.max.an</i>	<i>bh.tot.an</i>	<i>etp.tot.an</i>	ray.an	<i>ru.max</i>
G	-0,33	0,10	-0,04	1											
alti	-0,02	0,23	-0,33	0,10	1										
ppseudo	-0,06	-0,28	0,04	-0,04	-0,25	1									
<i>pcalc</i>	0,07	0,13	-0,41	0,07	0,18	-0,17	1								
nb.gel.an	-0,05	0,22	-0,05	0,11	0,46	-0,22	0,09	1							
pluie.an	-0,20	0,34	-0,10	0,09	0,63	-0,13	0,12	0,37	1						
T.min.an	0,09	-0,25	0,09	-0,08	-0,55	0,23	-0,11	-0,88	-0,41	1					
T.max.an	0,29	-0,30	-0,03	-0,09	-0,47	0,02	-0,01	-0,13	-0,66	0,29	1				
bh.tot.an	-0,25	0,36	-0,07	0,09	0,62	-0,10	0,10	0,38	0,97	-0,47	-0,75	1			
etp.tot.an	0,31	-0,29	-0,04	-0,06	-0,35	-0,05	-0,02	-0,29	-0,52	0,48	0,72	-0,71	1		
ray.an	0,26	-0,16	-0,11	0,00	0,02	-0,17	0,03	0,00	-0,21	0,12	0,35	-0,41	0,84	1	
ru.max	-0,25	0,35	0,20	0,11	0,15	-0,32	0,06	0,26	0,43	-0,30	-0,42	0,43	-0,27	-0,06	1

Tableau 29 : Corrélations entre indices de composition et de structure paysagère à l'échelle du buffer carré de 400 ha (issus de la photo-interprétation et sa rasterisation)

	p.avec.cult.400	p.coupe.400	p.ppt.adulte.400	p.ppt.jeune.400	l.adulte.avec.cult	l.adulte.coupe	l.adulte.jeune	l.jeune.avec.cult	l.jeune.coupe	l.coupe.avec.cult	nb.interfaces.spe	l.interfaces.spe	nb.avec.cult	nb.coupe	nb.ppt.adulte	nb.ppt.jeune	nb.taches.tot	surf.pond.exp.avec.cult	surf.pond.exp.coupe	surf.pond.exp.ppt.adulte	surf.pond.exp.ppt.jeune	dist.moy.avec.cult	dist.moy.coupe	dist.moy.ppt.adulte	dist.moy.ppt.jeune
l.adulte.avec.cult	0,8	-0,2	-0,6	-0,4	1,0																				
l.adulte.coupe	-0,2	0,9	-0,1	0,2	-0,3	1,0																			
l.adulte.jeune	-0,4	0,2	-0,2	0,9	-0,4	0,2	1,0																		
l.jeune.avec.cult	0,3	0,0	-0,4	0,1	0,2	0,0	0,1	1,0																	
l.jeune.coupe	-0,2	0,6	-0,3	0,5	-0,2	0,5	0,4	0,0	1,0																
l.coupe.avec.cult	0,1	0,4	-0,2	0,0	0,1	0,3	0,0	0,2	0,1	1,0															
nb.interfaces.spe	0,1	0,3	-0,4	0,2	0,2	0,4	0,2	0,4	0,2	0,4	1,0														
l.interfaces.spe	0,2	0,5	-0,6	0,6	0,3	0,5	0,6	0,3	0,5	0,2	0,6	1,0													
nb.avec.cult	0,4	-0,1	-0,3	-0,2	0,7	-0,1	-0,2	0,3	-0,2	0,1	0,3	0,3	1,0												
nb.coupe	-0,3	0,8	-0,1	0,3	-0,3	0,9	0,3	0,0	0,6	0,3	0,4	0,5	-0,1	1,0											
nb.ppt.adulte	0,3	0,3	-0,5	0,3	0,4	0,2	0,2	0,3	0,3	0,2	0,4	0,6	0,3	0,2	1,0										
nb.ppt.jeune	-0,3	0,3	-0,1	0,5	-0,3	0,3	0,8	0,2	0,4	0,0	0,3	0,6	-0,1	0,4	0,2	1,0									
nb.taches.spe	-0	0,5	-0,4	0,4	0,1	0,6	0,5	0,3	0,5	0,2	0,6	0,8	0,4	0,7	0,6	0,7	1,0								
surf.pond.exp.avec.cult	0,4	0,0	-0,3	-0,1	0,2	-0,1	-0,1	0,1	-0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	-0,1	0,1	-0,1	0,0	1,0							
surf.pond.exp.coupe	0,0	0,5	-0,1	0,1	-0,1	0,4	0,0	0,1	0,2	0,4	0,2	0,2	0,0	0,2	0,1	0,1	0,2	0,0	1,0						
surf.pond.exp.ppt.adulte	-0,5	-0,2	0,8	-0,4	-0,4	-0,1	-0,3	-0,3	-0,3	-0,2	-0,3	-0,6	-0,2	-0,1	-0,5	-0,1	-0,4	-0,2	-0,2	1,0					
surf.pond.exp.ppt.jeune	-0,1	0,1	-0,3	0,7	-0,2	0,0	0,4	0,0	0,3	0,0	0,1	0,3	-0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	-0,1	0,0	-0,5	1,0				
dist.moy.avec.cult	-0,6	0,2	0,5	0,3	-0,6	0,2	0,3	-0,3	0,2	-0,1	-0,3	-0,1	-0,4	0,2	-0,2	0,2	0,0	-0,4	0,0	0,3	0,1	1,0			
dist.moy.coupe	0,1	-0,4	0,0	-0,2	0,1	-0,5	-0,1	-0,1	-0,3	-0,2	-0,4	-0,3	0,1	-0,5	-0,1	-0,2	-0,3	0,0	-0,4	0,1	0,0	-0,1	1,0		
dist.moy.ppt.adulte	0,3	0,2	-0,5	0,3	0,4	0,2	0,2	0,3	0,2	0,1	0,4	0,6	0,3	0,2	0,8	0,2	0,5	0,1	0,1	-0,6	0,2	-0,2	-0,1	1,0	
dist.moy.ppt.jeune	0,1	0,0	0,1	-0,4	0,1	0,0	-0,4	-0,1	-0,1	0,0	-0,2	-0,2	0,1	-0,1	-0,1	-0,2	-0,1	0,0	0,0	0,3	-0,5	-0,1	0,0	-0,1	1,0

Annexe 6

Analyses ACC de la composition et la structure du paysage

- Tableaux de corrélations des variables de contraintes aux axes de l'ACC

Tableau 30 : Corrélations des indices de composition (% surfacique d'habitat), des indices de structure (nb de taches de l'habitat, longueur d'interface par type) et de l'indice mixte (surface pondérée exponentiellement par la distance) avec les axes de l'ACC du tableau floristique en présence-absence pour les habitats "coupe", "ppt.adulte", "ppt.jeune", "avec façons culturales" à l'échelle du buffer de 400 ha. Toutes les ACC sont partielles en prenant comme condition les variables locales (n=9) ; pour l'analyse des indices de structure et mixte, les 4 habitats surfaciques sont ajoutés dans la condition de l'ACC partielle. L'objectif ici est de voir pour quels habitats leur structure a un effet majeur une fois tenu compte de leur quantité totale dans le paysage. (voir partie 3.9.2)

	CCA1	CCA2	CCA3
p.avec.cult.400	0,70	-0,59	
p.coupe.400	-0,62	-0,41	
p.ppt.adulte.400	-0,26	0,93	
p.ppt.jeune.400	-0,62	-0,41	
nb.avec.cult	-0,32	0,60	
nb.coupe	-0,46	0,06	
nb.ppt.adulte	-0,06	0,01	
nb.ppt.jeune	-0,57	-0,47	
l.adulte.avec.cult	-0,01	-0,32	0,17
l.adulte.coupe	-0,02	-0,23	0,06
l.adulte.jeune	0,21	-0,13	-0,28
l.jeune.avec.cult	0,09	-0,46	-0,01
l.jeune.coupe	0,51	0,25	0,26
l.coupe.avec.cult	0,00	-0,20	-0,60
surf.pond.exp.avec.cult	-0,71	0,28	
surf.pond.exp.coupe	-0,36	-0,70	
surf.pond.exp.ppt.jeune	-0,21	0,27	
surf.pond.exp.ppt.adulte	0,06	-0,12	

Tableau 31 : Corrélations des indices de structure d'importance avec les axes de l'ACC partielle du tableau floristique en présence-absence à l'échelle du buffer de 400 ha. L'analyse est conditionnée à la quantité d'habitats dans le paysage (n = 4) les variables locales (n = 9). Cette analyse fait la synthèse de la précédente en ne conservant que les variables de structure notées comme déterminantes à l'étape précédente (cf. Tableau 30 de cette même annexe et partie 3.9.2).

	CCA1	CCA2	CCA3
nb.avec.cult	-0,20	0,47	0,27
nb.coupe	-0,43	0,11	0,08
nb.ppt.jeune	-0,52	0,06	-0,33
l.adulte.avec.cult	-0,11	0,29	0,15
l.jeune.avec.cult	-0,18	0,37	0,03
l.jeune.coupe	-0,38	-0,45	0,20
l.coupe.avec.cult	-0,04	0,19	-0,63

- Cartes factorielles des espèces (ci-après)

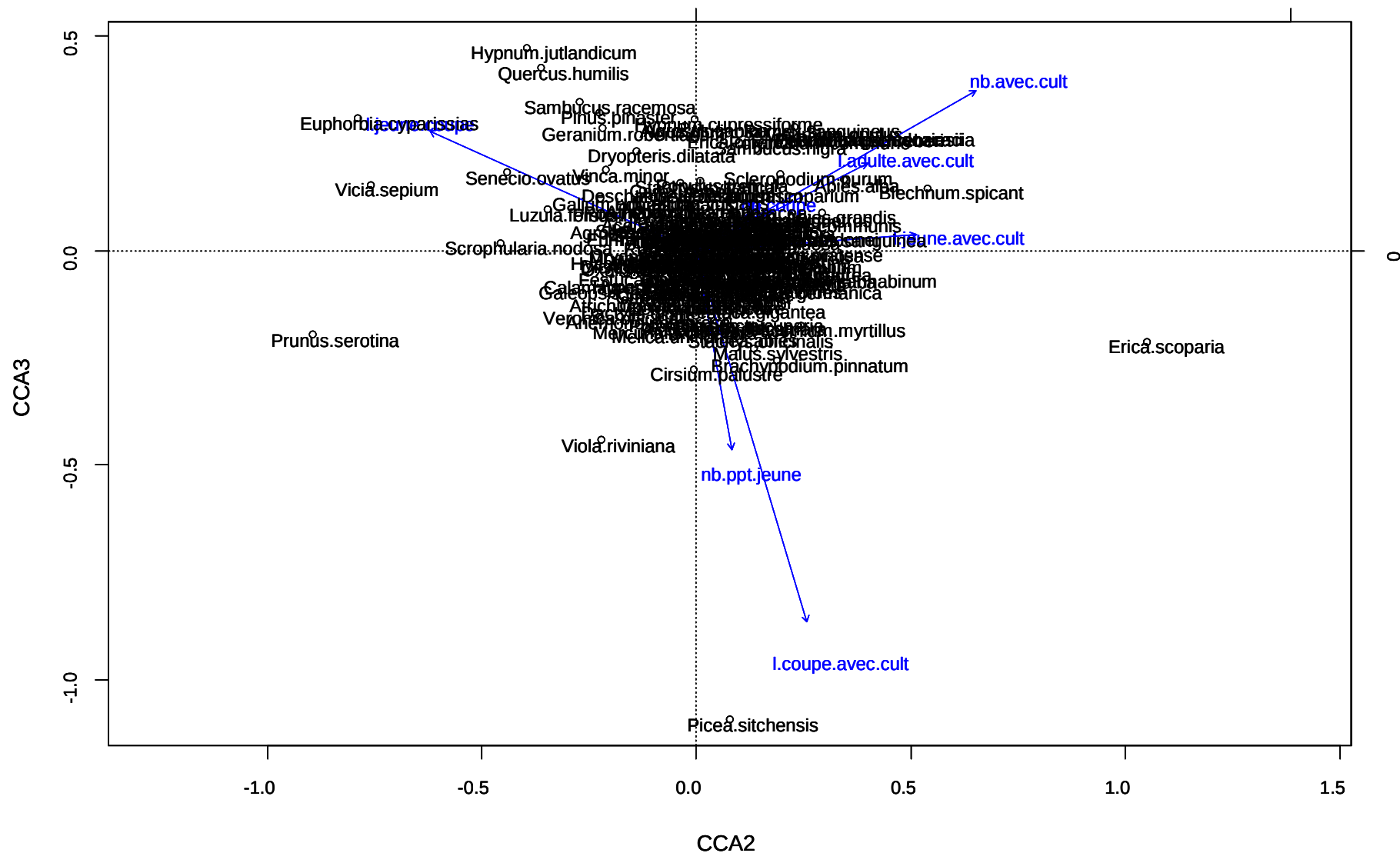


Figure 48 : Carte factorielle des espèces (2, 3) dans l'ACC partielle du tableau floristique en présence-absence en fonction de l'indice de structure 'nb. de taches' et 'long. d'interface par type' versus la composition du paysage à l'échelle du buffer de 400 ha. L'indice de composition (% surfacique par habitat) et les 9 facteurs locaux (cf. 3.7.1) sont pris comme condition dans l'ACC partielle ; l'analyse synthétise les conclusions des ACC précédentes : 7 indices de structures ont été conservés pour leurs corrélations aux axes significatifs de l'ACC (cf. partie 3.9.2 et Annexe). A mettre en lien avec la partie 0 et la carte factorielle sur le plan (2,3).

Figure 1: CCA ordination plot of 100 plant species. The main plot shows species distribution along CCA1 (horizontal axis, -1.5 to 0.5) and CCA2 (vertical axis, -0.6 to 0.6). Species are labeled with their names and a red dot indicating their position. Three blue vectors represent environmental variables: 'nb.avec.cult' (pointing up and right), 'nb.ppt.jeune' (pointing down and left), and 'nb.coupe' (pointing left). An inset plot in the bottom left shows the same data with a different scale, highlighting the distribution of the three environmental variables.

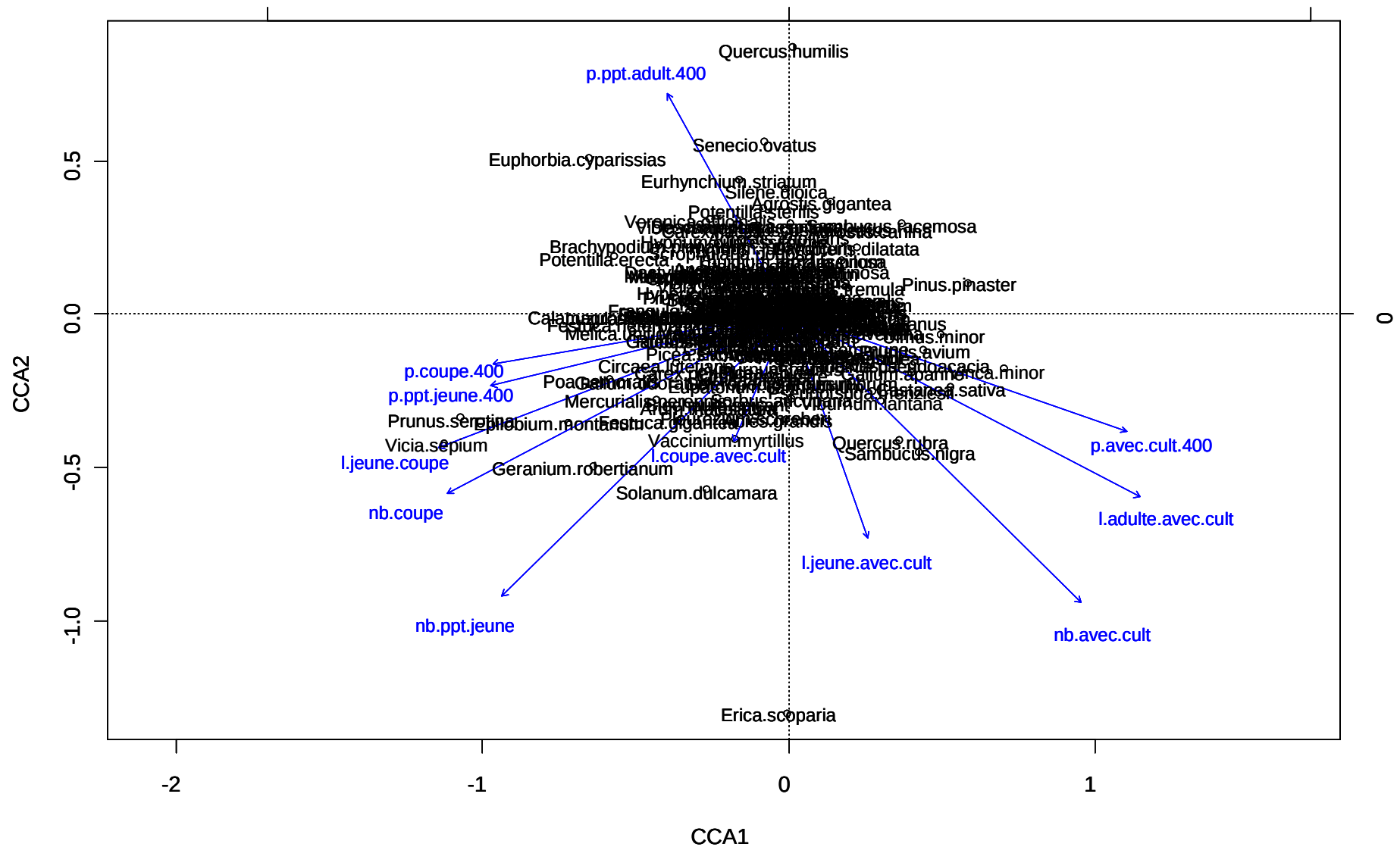


Figure 52 : Carte factorielle des espèces (1, 2) dans l'ACC du tableau floristique en présence-absence en fonction des 11 indices de composition et de structure du paysage à l'échelle du buffer de 400 ha. Les 9 facteurs locaux (cf. 3.7.1) sont pris comme condition dans l'ACC partielle. Cette carte montre l'opposition très forte entre la matrice de peuplement adulte et les paysages d'ouvertures qui forment une sorte de continuum de la coupe au peuplement jeune puis aux espaces avec façons culturales du fait de leur interaction (long. interfaces) et des corrélations entre type d'indices. Du fait du nombre de variables, l'ACC est quelque peu aplatie par rapport à la précédente, plus lisible.

Annexe 7

Table de contingence des traits écologiques des espèces favorisées par l'agencement des ouvertures

Tableau 32 : Traits des espèces favorisées par le nombre de taches et la longueur d'interfaces des ouvertures intra- et extra-forestières (cf. 1.4.2 partie pour la typologie).

	L	F	R	N	pH	CN	ST	ST.classe	type.bio	gram	reprod.Bio	flor	Grime
pôle "extra"													
<i>Abies.alba</i>	3	NA	NA	NA	3	21	0	[0,20]	P	0	s	c	
<i>Abies.grandis</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	P	0	NA	NA	
<i>Blechnum.spicant</i>	3	6	2	3	3,9	30	0	[0,20]	H	0	s	cs	
<i>Cornus.sanguinea</i>	7	5	7	NA	7,5	7	100	(90,100]	P	0	sv	c	
<i>Eupatorium.cannabinum</i>	7	7	7	8	7,2	7	100	(90,100]	H	0	sv	c	
<i>Pleurozium.schreberi</i>	6	4	2	NA	3	37	0	[0,20]	bryo	0	NA	NA	
<i>Pseudotsuga.menziesii</i>	NA	NA	NA	NA	4,5	NA	0	[0,20]	P	0	s	c	
<i>Pyrus.communis</i>	6	5	8	NA	3	27,5	0	[0,20]	P	0	ssv	c	
<i>Robinia.pseudoacacia</i>	5	4	NA	8	8,5	7	100	(90,100]	P	0	sv	c	
<i>Vaccinium.myrtillus</i>	5	NA	2	3	3	31	0	[0,20]	C	0	vvs	cs	
<i>Viburnum.opulus</i>	6	NA	7	6	6,7	7	100	(90,100]	P	0	s	c	
valeur moy. du pole "extra"	5,3	5,2	5,0	5,6	5,0	19,4	40						
pôle "intra"													
- pôle "intra.nb"													
<i>Arum.maculatum</i>	3	7	7	8	6,9	7	100	(90,100]	G	0	sv	csr	
<i>Carex.pendula</i>	5	8	6	6	6,3	7	100	(90,100]	H	1	sv	cs	
<i>Circaea.lutetiana</i>	4	6	7	7	6,4	7	100	(90,100]	G	0	sv	cs	
<i>Epilobium.montanum</i>	4	5	6	6	6	7	100	(90,100]	H	0	sv	cs	
<i>Festuca.gigantea</i>	4	7	6	6	7	7	100	(90,100]	H	1	s	cs	
<i>Galium.odorum</i>	2	5	6	5	6,4	7	96	(90,100]	G	0	sv	s	
<i>Geranium.robertianum</i>	5	NA	NA	7	6,5	7	93	(90,100]	T	0	s	csr	
<i>Mercurialis.perennis</i>	2	NA	8	7	7,6	7	100	(90,100]	G	0	sv	cs	
<i>Poa.nemoralis</i>	5	5	5	4	6	7	100	(90,100]	H	1	sv	csr	
<i>Ribes.rubrum</i>	4	8	6	6	6,8	7	85	(70,90]	P	0	s	c	
<i>Solanum.dulcamara</i>	7	8	NA	8	6,7	7	100	(90,100]	C	0	sv	c	
- pole "intra.long"													
<i>Galeopsis.tetrahit</i>	7	5	NA	6	5	7	59	(50,70]	T	0	s	cr	
<i>Luzula.forsteri</i>	4	4	5	2	5,5	23	67	(50,70]	H	1	sv	csr	
<i>Prunus.serotina</i>	6	5	NA	NA	4,6	50	NA	NA	P	0	ssv	c	
<i>Vicia.sepium</i>	NA	5	6	5	6,6	7	100	(90,100]	H	0	ssv	c	
valeur moy. du pole "intra"	4,4	6,0	6,2	5,9	6,3	10,9	92,9						

	poll	poll.Bioflor	disp	poids.bf	poids.long.bf3
pole "extra"					
Abies.alba	anemogame	anemog	anemochore	4	gr.lourd.long
Abies.grandis	anemogame	NA	anemochore	NA	gr.autres
Blechnum.spicant	hydrogame	NA	anemochore	NA	gr.autres
Cornus.sanguinea	entomogame	entomog	endozoochore	4	gr.lourd.long
Eupatorium.cannabinum	entomogame et autogame	entomog	anemochore	NA	gr.autres
Pleurozium.schreberi	NA	NA	NA	NA	gr.autres
Pseudotsuga.menziesii	anemogame	anemog	anemochore	NA	gr.autres
Pyrus.communis	entomogame	entomog	endozoochore	NA	gr.autres
Robinia.pseudoacacia	entomogame	entomog	barochore	4	gr.lourd.long
Vaccinium.myrtillus	entomogame et autogame	autog.entomog	endozoochore	4	gr.lourd.long
Viburnum.opulus	entomogame	autog.entomog	endozoochore	4	gr.lourd.long
pôle "intra"					
- pole "intra.nb"					
Arum.maculatum	entomogame	entomog	endozoochore	4	gr.lourd.long
Carex.pendula	anemogame	anemog	barochore	2	gr.autres
Circaea.lutetiana	entomogame et autogame	entomog	epizoochore	3	gr.autres
Epilobium.montanum	entomogame et autogame	autog	anemochore	NA	gr.autres
Festuca.gigantea	anemogame	anemog	epizoochore	3	gr.autres
Galium.odoratum	entomogame et autogame	entomog	epizoochore	4	gr.autres
Geranium.robertianum	entomogame et autogame	autog	epizoochore	3	gr.autres
Mercurialis.perennis	entomogame	anemog	myrmecochoire	4	gr.autres
Poa.nemoralis	anemogame	anemog	barochore	1	gr.autres
Ribes.rubrum	entomogame	entomog	endozoochore	NA	gr.autres
Solanum.dulcamara	entomogame	entomog	endozoochore	NA	gr.autres
- pole "intra.long"					
Galeopsis.tetrahit	entomogame et autogame	autog.entomog	barochore	3	gr.autres
Luzula.forsteri	anemogame	anemog	myrmecochoire	NA	gr.autres
Prunus.serotina	entomogame	entomog	endozoochore	NA	gr.autres
Vicia.sepium	entomogame	autog.entomog	barochore	4	gr.autres

	pref.hab	profil.hab. Bioflor	profil.coupe. Bioflor	ancien5	ancien1	urbanite	hemerobie. moy	hemerobie. classe
pole "extra"								
Abies.alba	F	1F	0	0	0	1	2,5	1
Abies.grandis	F	NA	NA	0	0	NA	NA	NA
Blechnum.spicant	PF	1F	0	0	0	1	2,5	1
Cornus.sanguinea	PF	2F-PF	0	0	1	2	2,5	1
Eupatorium.cannabinum	HYG	6G	coupe	0	0	2	3,5	3
Pleurozium.schreberi	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA
Pseudotsuga.menziesii	F	NA	NA	0	0	3	3,5	3
Pyrus.communis	F	3PF	0	0	0	4	3,5	3
Robinia.pseudoacacia	F	2F-PF	0	0	0	3	4	3
Vaccinium.myrtillus	PF	6G	coupe	0	1	1	2,5	1
Viburnum.opulus	PF	2F-PF	0	0	1	2	2,5	1
pôle "intra"								
- pole "intra.nb"								
Arum.maculatum	F	1F	0	0	0	2	2,5	1
Carex.pendula	PF	1F	0	1	1	1	2,5	1
Circaea.lutetiana	PF	2F-PF	0	0	1	2	2,5	1
Epilobium.montanum	PF	6G	coupe	0	1	3	3	2
Festuca.gigantea	PF	6G	coupe	0	1	2	2,5	1
Galium.odoratum	F	2F-PF	coupe	1	1	2	5	3
Geranium.robertianum	PF	2F-PF	0	0	0	3	4,5	3
Mercurialis.perennis	F	2F-PF	0	1	1	2	2,5	1
Poa.nemoralis	F	2F-PF	coupe	0	1	3	3	2
Ribes.rubrum	PF	2F-PF	0	0	0	2	3	2
Solanum.dulcamara	HYG	2F-PF	0	0	0	3	4	3
- pole "intra.long"								
Galeopsis.tetrahit	NF	4PF-NF	coupe	0	0	3	4	3
Luzula.forsteri	F	1F	0	0	0	1	2,5	1
Prunus.serotina	PF	2F-PF	0	0	0	2	3,5	3
Vicia.sepium	PF	6G	0	0	0	2	3,5	3

Annexe 8

Résumé du projet "Corylus"

"Influences de la composition et de la structure des masses forestières sur la biodiversité"

Enjeux et objectifs - Par l'augmentation de sa surface depuis près de 200 ans, la forêt joue un rôle de plus en plus fort dans l'évolution constante des paysages français. Malgré de nombreux travaux sur le lien entre l'organisation spatiale des forêts au sein de cette matrice et la biodiversité de différents taxons, encore peu d'études ont étudié l'impact de cette organisation sur la biodiversité intra-forestière. Ce projet aborde l'influence de la structure spatiale et de la composition des masses forestières sur la diversité de la végétation et de l'avifaune forestières à une large échelle (France entière pour l'avifaune et moitié Nord de la France pour la flore). Il s'appuie sur le réseau de placettes de l'IFN pour la flore et le réseau STOC pour les oiseaux. Les indices paysagers ont été obtenus à partir des fonds cartographiques de l'IFN et par photo-interprétation d'images aériennes de la BD-Ortho.

Questions - (1) Les plantes forestières présentent-elles une structure spatiale de l'extérieur vers l'intérieur des massifs ? Quelle est la portée de cet effet "lisière" ? (2) Comment les structures forestières ont-elles évolué depuis 1830 ? (3) Quelle est l'influence de la structure et de la composition de la mosaïque des habitats intra et extra-forestiers sur la flore forestière ? Quelle est la part expliquée par le paysage par rapport aux facteurs locaux ? Comment varie la magnitude des effets paysagers selon l'échelle d'analyse du paysage ? (4) Les haies reliant les taches forestières ont-elles un effet bénéfique sur les oiseaux forestiers en jouant le rôle de corridor écologique et contrebalançant les effets délétères de la fragmentation ?

Résultats - (1) Plus de 100 espèces de plantes parmi les plus fréquentes des massifs forestiers du Nord de la France répondent négativement ou positivement à la distance à la lisière externe du massif. La portée de l'effet "lisière" dépasse souvent 1200 m. Ces portées élevées ne sont pas uniquement le reflet de gradients abiotiques mais pourraient être liées à un déplacement de la lisière au cours du temps. Ce déplacement a été trop rapide pour être suivi par ces espèces à faible capacité de dispersion.

(2) La proportion de forêts pour la Lorraine passe de 29,6% en 1830 à 34,9% en 2000, soit une hausse de 18% en 170 ans. Ce taux d'augmentation de la surface forestière est beaucoup plus faible que la moyenne obtenue d'après les documents d'archives à l'échelle nationale. La proportion de forêts anciennes varie selon le type de propriété : 90% en domanial, 88% en

communal et seulement 49% en forêt privée. Le pourcentage de la surface actuelle connectée à un massif de forêt ancienne est de 87%. L'augmentation s'est donc faite surtout par mouvement des lisières vers l'extérieur des massifs anciens.

(3) La part de variation de la composition floristique expliquée par le paysage est 4 à 5 fois inférieure à celle liée aux facteurs locaux (station, peuplement forestier). La flore répond à trois principaux gradients paysagers : le premier oppose des communautés de lisière aux communautés de cœur de massif (déjà identifié ci-dessus), le second est lié à la quantité de coupes et de peuplements jeunes (<30 ans) dans le paysage ; le troisième oppose les paysages à base de feuillus et de résineux. Les routes ont en revanche un faible impact sur la flore, et plus souvent un effet positif que négatif. Enfin, la magnitude de l'effet des indices paysagers augmente avec le rayon de mesure du paysage.

(4) Contrairement à notre hypothèse, à quantité de forêt et à isolement donnés, la densité de haies a un effet significativement positif sur les taux d'extinction et de colonisation au sein des communautés d'oiseaux. Une part limitée d'oiseaux spécialistes bénéficie des haies dans les milieux agricoles et des clairières dans les forêts.

Implications pour la gestion - Les résultats obtenus soulignent l'intérêt pour les aménagistes d'établir des cartes de zones de cœur et de zones de périphérie du massif. Ils mettent aussi en avant l'importance pour la gestion de la biodiversité de distinguer les forêts anciennes des forêts récentes dans le paysage actuel. Le poids beaucoup plus faible du paysage par rapport au local pour la flore signifie que la gestion doit d'abord s'attacher à gérer à l'échelle de la parcelle ou du peuplement ; malgré cela, le fait que le paysage ait un effet plus fort sur un grand qu'un petit buffer souligne la nécessité de raisonner les choix de gestion à l'échelle des territoires. Les résultats sur l'avifaune remettent en question l'importance des haies et, plus généralement, des structures de type corridor, pour l'amélioration de l'état des populations d'oiseaux forestiers.

Influences de la composition et de la structure actuelles de la mosaïque paysagère sur la diversité de la flore en forêt

Résumé : Les paysages français sont de plus en plus soumis aux pressions anthropiques. Ces pressions engendrent des modifications de la qualité et de la configuration des habitats, y compris forestiers, et ont des effets sur les plantes. Cette thèse aborde le rôle de la composition et de la configuration de la mosaïque paysagère extra- et intra-forestière sur la diversité de la flore en forêt. Il s'appuie sur 1932 relevés de l'Inventaire Forestier National répartis dans 19 départements de la moitié nord de la France. Les indices paysagers ont été calculés à partir de fonds cartographiques et d'images aériennes photo-interprétées. L'étude de terrain a été consacrée à la portée de l'effet d'un élément linéaire particulier du paysage : la route forestière. Le paysage a un effet important au-delà de la qualité de l'habitat local. La flore répond à trois principaux gradients paysagers : le premier est lié à la nature forestière ou non forestière du paysage, le second à la présence de coupes et peuplements jeunes, et le dernier reflète la composition en essences (feuillus ou résineux). L'effet des ouvertures paysagères (extra-forestière cultivée, coupe, peuplement jeune) sur la flore passe par la quantité, et surtout le nombre de taches et la longueur d'interfaces. Cet effet est positif sur la plupart des espèces, ce qui confirme le rôle des ouvertures dans le maintien de la diversité floristique. Les traits des espèces discriminés sont l'épi-zoochorie et l'anémochorie, la masse x longueur des semences et certaines stratégies de Grime. Ce travail montre qu'il est primordial d'appréhender le paysage sur un rayon de plus d'1 km. En comparaison, la route a un faible impact sur la flore, et plus souvent un effet positif que négatif. Les mécanismes sous-jacents à l'influence du paysage sont discutés à la lumière d'un effet temporel sur les plantes. Les implications pour la gestion des habitats en faveur de la biodiversité sont abordées.

Mots-clés : biodiversité, forêt, mosaïque paysagère, communautés végétales, configuration spatiale, tache d'habitat, ouvertures, échelle spatiale, échelle temporelle, traits des espèces, routes, analyses multivariées.

Influence of the composition and configuration of the present landscape mosaic on plant diversity in forest

Summary: French landscapes are submitted to increasing anthropogenic pressures. These pressures can affect plant species diversity by modifying the quality and spatial configuration of habitats, including forest habitats. This project addressed the role of the composition and configuration of the forest and non forest landscape mosaic on forest plant diversity. It was based on 1932 plots from the National Forest Inventory located in 19 "départements" of Northern France. Landscape indices such as fragmentation were measured or calculated from aerial photographs and existing national forest maps. A specific field study was devoted to analyse the depth of the effect of a particular linear landscape feature: the forest road. Landscape patterns had a significant impact in addition to local habitat quality. Plant composition was influenced by three main landscape gradients: (1) forest or non-forest habitat, (2) presence of fellings and young stands and (3) species composition (broadleaves or coniferous). The openings in the surrounding landscape (agricultural lands, forest felling and young stands) had an effect on plants through their quantity, number of patches and edge length. This effect was positive for most species, which confirms the role of the openings in maintaining plant diversity. The species traits discriminated were epi-zoochory and anemochory, mass x length of seeds and some Grime adaptive strategies. This work also underlined the importance to analyse landscape pattern effect within a buffer zone of more than 1 km around the plots. In contrast, we found that forest roads had a short depth of edge influence on plants (< 5 m) and road effect was more often positive than negative. The mechanisms underlying the influence of landscape mosaic are discussed in light of a temporal effect on plants. The implications for habitat and forest management to protect biodiversity are presented.

Keywords: biodiversity, forest, landscape mosaic, plant communities, spatial configuration, patches, openings, spatial scale, temporal scale, species traits, roads, multivariate analysis.