HAL
open science

Relations entre les diversités alpha, béta et gamma de la flore vasculaire de fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés

Aurélien Jamoneau

To cite this version:

Aurélien Jamoneau. Relations entre les diversités alpha, béta et gamma de la flore vasculaire de fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés. Ecologie, Environnement. Université de Picardie Jules Verne, 2010. Français. NNT : . tel-00495833

HAL Id: tel-00495833

https://theses.hal.science/tel-00495833

Submitted on 29 Jun 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de Doctorat en Ecologie
Soutenue le 19 février 2010

AURÉLIEN JAMONEAU

Relations entre les diversités α, β et γ de la flore vasculaire de fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés

Jury composé de :
- **Jacques Baudry** (Président) - Directeur de Recherches INRA, INRA, Rennes.
- **Martin Hermy** (Rapporteur) - Professeur, Université Catholique de Louvain, Belgique.
- **Thierry Dutoit** (Rapporteur) - Professeur, Université d'Avignon.
- **Jérôme Buridant** (Examinateur) - Maître de Conférences HDR, Université de Reims Champagne-Ardenne.
- **Geneviève Prévost** (Examinateur) - Professeur, Université de Picardie Jules Verne.
- **Guillaume Decocq** (Directeur de thèse) - Professeur, Université de Picardie Jules Verne.

Université de Picardie Jules Verne
Ecole doctorale Sciences et Santé
Faculté de Pharmacie
Unité Dynamiques des Systèmes Anthropisés (JE2532)

Université de Picardie Jules Verne
Faculté de Pharmacie
Unité Dynamiques des Systèmes Anthropisés

DOCTORAT EN ECOLOGIE

Aurélien JAMONEAU

***

Relations entre les diversités α, β et γ de la flore vasculaire de fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés

***

THÈSE ENCADRÉE PAR

M. Guillaume Decocq

M. Olivier Chabrerie

Mme. Déborah Closset-Kopp

SOUTENUE LE 19 FÉVRIER 2010

Jury composé de :

- **Jacques Baudry** (Président) – Directeur de Recherches INRA, INRA, Rennes.
- **Martin Hermy** (Rapporteur) – Professeur, Université Catholique de Louvain, Belgique.
- **Thierry Dutoit** (Rapporteur) – Professeur, Université d'Avignon.
- **Jérôme Buridant** (Examinateur) – Maître de Conférences HDR, Université de Reims Champagne-Ardenne.
- **Geneviève Prévost** (Examinateur) – Professeur, Université de Picardie Jules Verne.
- **Guillaume Decocq** (Directeur de thèse) – Professeur, Université de Picardie Jules Verne.

A Marguerite,

A Arlette,

A Odette.

FORÊT DE CRÉCY. – *Ce pays plat de Picardie m'effare ! Sur la route empierrée de porphyre bleuâtre, polie et dure, néfaste aux pneumatiques, qui serpente, revient sur elle même, tourne en courbe traîtresse derrière un bouquet d'ormes, l'automobile s'essouffle, brise son élan, s'arc-boute sur ses freins, gagne à la main comme une bête rênée trop court... Un peu de vertige me prend, avec la sensation de virer inutilement, de n'aller nulle part... Nous arrivions pourtant à la forêt de Crécy, massive, colossale et majestueuse, imprévue dans ce pays banalement frais, comme une cathédrale au milieu d'une basse cour ...*

A la première haleine de la forêt, mon coeur se gonfle. Un ancien moi-même se dresse, tressaille d'une triste allégresse, pointe les oreilles, aves les narines ouvertes pour boire le parfum.

Le vent se meurt sous les allées couvertes, où l'air se balance à peine, lourd, musqué... Une vague molle de parfum guide les pas vers la fraise sauvage, ronde comme une perle, qui mûrit ici en secret, noircit, tremble et tombe, dissoute lentement en suave pourriture framboisée dont l'arôme enivre, mêlé à celui d'un chèvrefeuille verdâtre, poissé de miel, à celui d'une ronde de champignons blancs... Ils sont nés de cette nuit, et soulèvent de leurs têtes le tapis craquant de feuilles et de brindilles... Ils sont d'un blanc fragile et mat de gant neuf, emperlés, moites comme un nez d'agneau ; ils embaument la truffe fraîche et la tubéreuse ...

Sous la futaie centenaire, la verte obscurité solennelle ignore le soleil et les oiseaux. L'ombre impérieuse des chênes et des frênes a banni du sol l'herbe, la fleur, la mousse et jusqu'à l'insecte. Un écho nous suit, inquiétant, qui double le rythme de nos pas... On regrette le ramier, la mésange ; on désire le bond roux d'un écureuil ou le lumineux petit derrière des lapins... Ici la forêt, ennemie de l'homme, l'écrase.

Tout près de ma joue, collé au tronc de l'orme où je m'adosse, dort un beau papillon crépusculaire dont je sais le nom : lychénée... Clos, allongé en forme de feuille, il attend son heure. Ce soir, au soleil couché, demain, à l'aube trempée, il ouvrira ses lourdes ailes bigarrées de fauve, de gris et de noir. Il s'épanouira comme une danseuse tournoyante, montrant deux autres ailes plus courtes, éclatantes, d'un rouge de cerise mûre, barrées de velours noir ; – dessous voyants, juponnage de fête et de nuit qu'un manteau neutre, durant le jour, dissimule...

Colette – Les vrilles de la vigne.

Remerciements

Je souhaiterais avant tout remercier l'ensemble de mes directeurs de thèse : M. Guillaume Decocq, M. Olivier Chabrerie et Mme Déborah Closset-Kopp.

Un merci tout particulier à M. Guillaume Decocq pour m'avoir accepté dans son équipe de recherche en m'accordant sa confiance pour mener à bien ce projet, pour ses connaissances immesurables et pour toutes celles qu'il m'a transmises, pour m'avoir enseigné l'art de déterminer les espèces végétales, pour tous les conseils apportés tout au long de cette thèse et surtout pour tout le temps qu'il a consacré à suivre ce travail.

Un grand merci également à M. Olivier Chabrerie pour ses compétences botaniques, pour le temps passé à identifier les innombrables espèces collectées dans les herbiers, pour les nombreuses relectures et pour tous les commentaires apportés dans la rédaction de ce travail, et enfin pour sa grande disponibilité.

Merci également à Mme Déborah Closset-Kopp pour le temps consacré aux analyses finales lors de la dernière ligne droite, pour les nombreuses heures passées sur le terrain à franchir des rivières, des barbelés et à affronter la faune sauvage, les génisses oppressantes ou les vaches aux yeux globuleux, mais merci surtout pour son éternelle bonne humeur et sa joie de vivre.

J'aimerais également remercier l'équipe technique du laboratoire, qui m'a permis de mener à bien l'ensemble de ce travail. M. Robert Saguez pour la gestion logistique, pour le temps consacré à venir sur le terrain, pour la mise en place des dispositifs expérimentaux et pour l'analyse des nombreux échantillons de sol. Mme Emilie Gallet, pour toutes les cartes scannées et géoréférencées, pour tous les conseils apportés (et les solutions trouvées) dans l'art de la manipulation des données dans les logiciels de géoréférencement.

Je tiens également à remercier l'ensemble des stagiaires qui ont eu la lourde tâche de m'accompagner et de me supporter sur le terrain : Camille Mallet, Victor Garcia, Ludovic Leroy, Grégoire Ingaelaere, Juliette Fatus, Stéphanie Delormel, Arnaud Masset et Julie Demarc. Un merci particulier aux bénévoles qui ont aussi souhaité participer à ce travail de terrain : Fabien Bartowiack, Fabien Spicher et Charles-Etienne Bernard. Enfin, un grand merci aussi à Branley Edouard pour les heures fastidieuses passées à digitaliser plusieurs milliers de haies.

Je n'oublie pas non plus l'ensemble des membres du laboratoire, Marie-Caroline Momo-Solefak, Denis Beina, Mark Bilton, Emmanuelle Araujo-Calçada et Michel-Pierre Faucon, merci à eux pour leur soutien et leurs conseils.

J'aimerais également exprimer ma gratitude au Conseil Régional de Picardie pour le financement apporté dans ce projet, à l'Office National des Forêts pour avoir bien voulu nous accorder quelques mètres carrés pour l'installation des dispositifs expérimentaux et pour nous avoir laissés évoluer librement au sein de ses massifs forestiers, à la Compagnie Forestière du Nouvion pour nous avoir ouvert ses chemins forestiers.

Enfin, je souhaiterais remercier l'ensemble de ma famille et de ma belle famille pour leur soutien, même s'ils se sont toujours demandé ce que je pouvais réellement bien fabriquer dans ce fichu laboratoire ! Merci donc à Jean-Marie, Marie-Thérèse, Amélie, Dom, Dominique, Lydie, Amélie et Cyril. Un merci plus particulier pour ma maman et ma petite soeur qui ont bien voulu relire ce rapport afin de repérer les petites fautes d'orthographe. Merci encore à maman mais aussi à papa pour leur aide consciencieuse dans l'enregistrement informatique des dernières données acquises. Un énorme merci enfin à ma future femme Bénédicte, pour toutes les tiques arrachées, mais surtout pour son soutien perpétuel et pour les nombreux sacrifices accordés, en acceptant notamment sans sourcillier d'être séparée par presque un millier de kilomètres.

Résumé

Bien que la fragmentation des habitats soit reconnue comme une cause majeure de l'érosion de la biodiversité, les mécanismes sous-jacents sont encore mal connus. L'objectif de ce travail est d'identifier les principaux facteurs qui contrôlent l'organisation des communautés végétales forestières, aux différentes échelles spatiales et temporelles et dans différents contextes paysagers. Les espèces végétales vasculaires ont été inventoriées dans les fragments forestiers présents dans 9 fenêtres de 5x5km situées en Picardie (France). Une analyse régressive du paysage a d'abord permis de reconstituer l'histoire du couvert forestier pendant les trois derniers siècles, révélant que le paysage forestier picard était dans une dynamique de fragmentation croissante. L'influence des facteurs locaux, paysagers et historiques sur la richesse et la composition forestière des fragments a ensuite été analysée à l'aide de modèles d'équations structurales ; si la taille du fragment est le principal déterminant, les facteurs paysagers et historiques influencent fortement la présence des espèces herbacées forestières *sensu stricto*. Une analyse en coordonnées principales de matrices de voisinage couplée à une analyse de redondance avec partition de la variance a permis d'analyser la diversité inter-fragments le long du gradient paysager. Celle-ci apparaît contrôlée par les facteurs locaux en système ancien et peu fragmenté (partition des niches), tandis que la configuration spatiale du paysage devient essentielle en système fragmenté et/ou récent (neutralisme). Une approche « pseudo-diachronique » étudiant l'assemblage des espèces le long du gradient temporel a précisé l'importance relative des mécanismes neutralistes et de partition des niches dans les assemblages locaux des espèces. Une approche plus fine, utilisant des relevés emboîtés, a ensuite montré qu'à une échelle stationnelle (1000m^2), la diversité végétale était surtout sous la double dépendance du réservoir régional d'espèces et des caractéristiques édaphiques, tandis qu'à une échelle très locale (1m^2), la compétition interspécifique devenait significative. Une étude expérimentale a finalement confirmé que la présence des espèces de forêt ancienne était limitée par leurs faibles capacités de dispersion, alors que celle des espèces de forêt récente apparaissaient fortement limitée par les conditions d'habitat. En précisant l'influence multiscalaire et interactive des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux, ce travail contribue à une meilleure connaissance de l'organisation des communautés végétales forestières locales et de leur fonctionnement en métacommunauté.

Mots clés : fragmentation forestière ; métacommunautés végétales ; diversité floristique ; successions écologiques ; niches écologiques ; neutralisme ; histoire du paysage ; dispersion.

Relation between α, β and γ diversity of vascular plant communities in forest patches embeded in an agricultural landscape

Abstract

Whereas habitat fragmentation is considered as one of the main cause of biodiversity loss, the underlying mechanisms are still poorly understood. In this thesis I aim at identifying the main factors controlling forest species assemblages, at several spatial and temporal scales within contrasted agricultural landscapes. Vascular plant species have been surveyed in all forest patches that were present in 9 5x5km landscape windows located in the Picardy region (N-France). First, a regressive analysis of the landscape was conducted to reconstruct forest cover changes over the last three centuries ; it revealed that the forest of Picardy has become more and more fragmented. The influence of local, landscape and historical factors on species richness and composition was then analysed using structural equation modelling ; patch size was found to be the main driver, but landscape and historical factors were also influential when only forest herb species were considered. A principal coordinates of neighbour matrices analysis, coupled with a redundancy analysis with variation partitioning was used to analyse beta (inter-patches) diversity along the landscape gradient. I found that diversity appeared to be controlled by local factors in the oldest, less fragmented systems (habitat selection), whereas landscape spatial configuration was more important in the most fragmented and/or recent woodlands (dispersal limitation). A "pseudo-diachronic" approach, studying species assemblages along the temporal gradient clarified the relative importance of neutral *vs*. niche processes in local species assemblages. When analysing diversity at a finer scale, using a nested plot design, I showed that at the plot scale ($1000m^2$), plant diversity was governed not only by the size of the regional species pool but also by edaphic properties ; conversely, inter-specific competition became significant at a very local scale ($1m^2$). Finally, field sowing and transplanting experiments were conducted, which confirmed that the presence of ancient forest species was limited by their dispersal abilities, whilst the presence of recent forest species was limited by habitat quality. By clarifying the multiscalar and interactive influence of local, landscape, historical and spatial factors, this work increases our knowledge of forest plant communities organisation and of their functioning as metacommunities.

Key words : forest fragmentation ; plant metacommunities ; plant diversity ; succession ; ecological niches ; neutral theory ; landscape history ; dispersal limitation.

Table des matières

1 Introduction - Etat de l'art **1**

2 Description des sites **15**

2.1 Caractérisation et localisation des fenêtres d'étude 15

2.2 Climat 16

2.3 Géologie 19

2.4 Histoire 21

2.5 Mode de gestion des fragments forestiers - Anthropisation 22

3 Biogéographie historique et biodiversité végétale des massifs forestiers en Picardie **25**

3.1 Introduction 25

3.2 Matériels et Méthodes 26

3.2.1 Zone d'étude 26

3.2.2 Analyse régressive du paysage 26

3.2.3 Relevés floristiques 29

3.2.4 Analyse des données 30

3.3 Résultats 30

3.3.1 Analyse régressive du paysage 30

3.3.2 Richesse en espèces végétales 32

3.4 Discussion 35

4 Déterminants de la végétation de fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés 39

4.1 Introduction 39

4.2 Aire d'étude et méthodes 41

4.2.1 Sites d'études 41

4.2.2 Collecte des données 42

4.2.3 Analyse des données 42

4.2.3.1 Assemblage d'espèces 42

4.2.3.2 Modélisation par équations structurales 43

4.3 Résultats 44

4.3.1 Assemblages d'espèces 44

4.3.2 SEM de la composition floristique 45

4.3.3 SEM de la richesse spécifique 47

4.4 Discussion 49

5 La fragmentation modifie les processus déterminant la β-diversité dans les métacommunautés forestières. 59

5.1 Introduction 59

5.2 Matériels et Méthodes 62

5.2.1 Région d'étude 62

5.2.2 Collecte des données 62

5.2.3 Analyses des données 64

5.3 Résultats 66

5.3.1 Variations des diversités α, β et γ entre les 9 fenêtres paysagères 66

5.3.2 Structure spatiale des fragments forestiers dans les fenêtres paysagères 70

5.3.3 Variables influençant la diversité β 70

5.3.4 Variables influençant les variations de diversité β 73

5.4 Discussion 73

6 La relation entre les diversités α, β et γ est-elle neutraliste ? 81

6.1 Introduction 81

6.2 Matériels et Méthodes 89

6.2.1 Région d'étude et collecte des données 89

6.2.2 Analyses des données 91

6.3 Résultats 92
6.4 Discussion 101

7 Influence des facteurs locaux vs. régionaux dans l'assemblage local des espèces forestières inclus dans des métacommunautés contrastées 109

7.1 Introduction 109
7.2 Matériels et Méthodes 112
7.2.1 Région d'étude 112
7.2.2 Collecte des données 112
7.2.3 Analyse des données 113
7.3 Résultats 116
7.3.1 Relations α–γ 116
7.3.2 Partition additive de la diversité 116
7.3.3 Courbes d'accumulation et abondance relative des espèces 116
7.3.4 Comparaison des métriques de diversité 121
7.3.5 Relations diversité – variables explicatives 126
7.3.6 Analyses Canoniques des Correspondances 128
7.4 Discussion 131

8 L'importance de la qualité de l'habitat dans la dynamique des métacommunautés forestières : une approche expérimentale. 137

8.1 Introduction 137
8.2 Matériels et Méthodes 139
8.2.1 Localisation des sites 139
8.2.2 Plan expérimental 140
8.2.3 Analyses des données 143
8.3 Résultats 143
8.3.1 Taux de germination des graines 143
8.3.2 Analyses de survie des plantules 144
8.3.3 Analyses de la vitalité 146
8.4 Discussion 158

9 Synthèse des résultats, conclusion générale et perspectives 163

Bibliographie **171**

Table des figures **185**

Liste des tableaux **193**

Annexe A : Description des 58 variables explicatives utlisées pour les analyses. **199**

Annexe B : Liste des espèces incluses dans les analyses (i.e. espèces présentes dans plus de 5 % des sites). **203**

Annexe C : Corrélations bivariées entre les variables dépendantes et indépendantes. **207**

Annexe D : Localisation des objets supplémentaires ajoutés dans la procédure de PCNM pour 6 fenêtres d'étude **209**

Annexe E : Corrélations de Spearman entre les variables explicatives **211**

CHAPITRE

1 Introduction - Etat de l'art

Les paysages européens ont depuis quelques milliers d'années, été modelés par les activités humaines et, surtout, par le développement de l'agriculture (Kirby & Watkins, 1998). Les forêts sont parmi les écosystèmes les plus perturbés par l'installation et le développement de ces civilisations, car l'homme a défriché à l'échelle continentale depuis sa sédentarisation, afin de créer, puis d'accroître les surfaces de cultures et de pâtures nécessaires à sa subsistance. Les paysages actuels sont donc le résultat de plusieurs siècles de déforestation, mais aussi de reforestation, sur des sols parfois délaissés par l'agriculture, et les massifs forestiers européens, sont aujourd'hui de plus en plus fragmentés et isolés dans le paysage (Fig. 1.1). Parallèlement, des surfaces de forêts ont aussi été maintenues et exploitées au cours des siècles, en raison des ressources importantes qu'elles produisent, telles que le bois de chauffage, autrefois le bois pour la construction navale et pour les fortifications (Lengagne, 2005) et, aujourd'hui, pour le bois d'oeuvre, la pâte à papier ou le bâtiment. Mais outre l'aspect économique, le rôle des forêts est d'autant plus important qu'elles constituent aujourd'hui les rares réservoirs semi-naturels de biodiversité au sein de nos paysages agricoles (Honnay *et al.*, 1999*b* ; Freemark *et al.*, 2002).

La fragmentation des habitats

La principale menace de la perte de biodiversité à l'échelle mondiale est la fragmentation des habitats (Wilcox & Murphy, 1985 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Tilman *et al.*, 1994). Selon Honnay *et al.* (2005), trois conséquences principales sont issues de cette fragmentation : la destruction, la réduction de taille et l'isolement croissant des habitats. Chacun de ces processus contribue à l'extinction des populations locales. Premièrement, la destruction totale de l'habitat amène inévitablement à la disparition de l'ensemble des espèces vivant sur cet habitat. Deuxièmement, la réduction de la taille de l'habitat conduit également à une diminution déterministe de la diversité, en raison de

FIG. 1.1 — Illustration de l'isolement des fragments dans le paysage agricole de champs ouverts (en haut à gauche et en bas) ; dans un paysage de bocage (en haut à droite), où les fragments sont connectés entre eux par des haies.

l'une des plus célèbres relations portant sur la diversité spécifique : la relation aire – espèces (*Species Area Relationship* ou SAR ; Arrhenius, 1921). Cette courbe prédit en effet un accroissement du nombre d'espèces au fur et à mesure que la surface échantillonnée augmente (donc une diminution de la richesse spécifique quand la taille de l'habitat diminue). En outre, la diminution de la taille des habitats s'accompagne inévitablement de la réduction de la taille des populations, qui deviennent alors plus sensibles à la dérive génétique, augmentant leur risque d'extinction (Lande, 1988). Enfin, l'isolement des habitats limite la dispersion des espèces et, par conséquent, entrave la colonisation de nouveaux habitats et aggrave le risque d'extinction des populations locales en diminuant les flux de gènes.

Les métapopulations

Les conséquences écologiques de la fragmentation des habitats sont à l'origine du développement de l'écologie du paysage (Forman & Godron, 1986 ; Burel & Baudry, 2000 ; Turner *et al.*, 2001). Les notions fondamentales de taille et d'isolement des habitats précédemment décrites constituent le socle des théories qui cherchent à expliquer la répartition des espèces et de leurs populations. La théorie de la Biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1963) est l'une d'entre elle et, probablement, la plus influente. Elle peut se transposer à un contexte continental de fragmentation forestière, où les fragments forestiers isolés dans la matrice paysagère agricole sont assimilés aux îles d'un océan. Cette théorie suppose l'existence d'un continent principal, à partir duquel les espèces migrent pour coloniser les îles adjacentes (fragments forestiers). La probabilité de colonisation dépend de la distance entre l'île et le continent, et la probabilité d'extinction dépend de la taille de l'habitat. Le nombre d'espèces sur chaque île est alors issu d'un équilibre entre le taux d'extinction et le taux de colonisation. L'inconvénient majeur de cette théorie est qu'elle nécessite la présence d'un continent principal, soit, pour les espèces forestières, d'un grand massif forestier ancien à partir duquel toutes les espèces migreraient et iraient coloniser les petits fragments, d'apparition plus récente (Harrison & Bruna, 1999).

La théorie des métapopulations (Levins, 1969 ; Hanski, 1999) permet de contourner ce problème car elle considère des échanges de populations entre fragments (rôle important de la dispersion également), en supposant que les populations peuvent localement s'éteindre et se ré-établir. Ainsi, la présence d'un continent principal n'est plus nécessaire au maintien des populations dans les fragments/îles mais l'équilibre entre extinction et colonisation est toujours le fondement du modèle : la persistance d'une population n'est possible que si le taux de migration est supérieur au taux d'extinction (Burel & Baudry, 2000). Grâce à de tels modèles décrivant la dynamique d'une métapopulation, certaines populations non compétitives localement, peuvent néanmoins se maintenir dans des habitats où les conditions écologiques locales ne leurs sont pas favorables : c'est le modèle sources – puits (Pulliam, 1988 ; Dias, 1996). Ce dernier considère implicitement l'existence d'une hétérogénéité locale, et présume que les popula-

tions présentes dans des habitats de bonne qualité ont un taux de croissance positif et sont capables d'exporter des individus (populations sources) vers des habitats de moins bonne qualité qui, grâce à une migration permanente et malgré un taux de croissance négatif, sont capables de maintenir une population globalement stable (populations puits) (Dias, 1996). De ce modèle sont issus deux concepts de la dynamique des métapopulations : « l'effet de masse » (*mass effect* ; Schmida & Wilson, 1985) et « l'effet de sauvetage » (*rescue effect* ; Brown & Kodric-Brown, 1977). L'effet de masse suppose qu'avec un fort taux d'immigration de propagules, certains individus vont être capables de s'installer dans des habitats où ils ont un taux de croissance négatif et, donc, où ils ne pourraient théoriquement pas y maintenir une population viable (Schmida & Wilson, 1985). L'effet de sauvetage considère que l'immigration d'individus conspécifiques dans une population va compenser les effets d'un taux élevé d'extinction locale, grâce à l'apport génétique et démographique qu'ils constituent (Brown & Kodric-Brown, 1977).

Les métacommunautés

L'émergence de la macroécologie dans le contexte des changements globaux – dont la fragmentation des habitats et les changements d'usage des terres sont des composantes majeures – s'est notamment faite au travers du concept central de métacommunauté (*metacommunity*). Une métacommunauté est définie comme un ensemble de communautés locales échangeant des espèces à une échelle régionale (Leibold *et al.*, 2004 ; Holyoak *et al.*, 2005). Autrement dit, une métacommunauté intègre l'ensemble des métapopulations présentes dans un paysage donné. Les recherches en macroécologie visent surtout à comprendre les processus intervenant aux différentes échelles spatiales et temporelles pour façonner les communautés d'espèces ; deux descripteurs majeurs sont utilisés : la relation aire – espèces (SAR ; Fridley *et al.*, 2006), qui représente l'accumulation d'espèces en fonction de l'étendue spatiale, et la courbe de distribution des abondances (SAD ; McGill *et al.*, 2007), qui représente la répartition des effectifs chez les différentes espèces de la communauté. Deux théories principales s'opposent pour expliquer la forme de ces courbes : la théorie des niches (Chase & Leibold, 2003) et la théorie neutraliste (Hubbell, 2001), même si des tentatives récentes de réconciliation existent (Cottenie, 2005 ; Gaston & Chown, 2005 ; Leibold & McPeek, 2006 ; Gravel *et al.*, 2006 ; Adler *et al.*, 2007 ; Thuiller *et al.*, 2007 ; Hérault, 2007 ; Laliberté *et al.*, 2009). Différents modèles ont également été proposés, dont les plus importants sont le modèle neutraliste (Hubbell, 2001), le modèle sources – puits (Mouquet & Loreau, 2002), le modèle « loterie » (Chesson, 2000*b*,*a*) et un modèle reposant sur la théorie des jeux (Uriarte & Reeve, 2003). Ce n'est que très récemment que la modélisation de métacommunautés s'est appuyée sur les apports des modèles de métapopulations (Zhang *et al.*, 2009), même si le modèle IFM (*Incidence Function Model*) permettait déjà une extension aux métacommunautés par généralisation à *n* populations de différentes espèces (Hanski, 1999).

Certains de ces modèles permettent de prendre en compte les relations inter-spécifiques, telles que les interactions prédateur/proie ou l'exclusion compétitive. La colonisation et la dispersion des espèces en restent néanmoins les processus fondamentaux. A l'échelle d'un paysage, la présence de corridors écologiques entre les habitats, tels que des haies entre des fragments forestiers (Fig. 1.1), influence théoriquement la dynamique de la métacommunauté forestière, car ils réduisent potentiellement le risque d'extinction en favorisant la migration des espèces entre les fragments (Harrison & Bruna, 1999 ; Damschen *et al.*, 2006). Pour les plantes forestières, le rôle de corridor est double, puisqu'il agit à la fois comme couloir de dispersion (Forman & Baudry, 1984 ; Corbit *et al.*, 1999 ; Levey *et al.*, 2005) et comme habitat refuge dans les paysages agricoles hostiles (McCollin *et al.*, 2000 ; Endels *et al.*, 2004 ; Roy & Blois, 2006).

D'après Leibold *et al.* (2004), les modèles de métacommunautés renvoient à quatre paradigmes : i) le paradigme de la « dynamique des taches » (*patch dynamic*), ii) le paradigme de la « filtration des espèces » (*species sorting*), iii) le paradigme de « l'effet de masse » (*mass effect*) et iv) le paradigme du « neutralisme » (*neutrality*).

La première approche (dynamique des taches) est fondée sur la dynamique des fragments (*patches*) et assume que les fragments (forestiers dans notre cas) sont tous identiques. Les espèces sont, par conséquent, soumises à des extinctions stochastiques et déterministes dues aux interactions inter-spécifiques et les phénomènes de dispersion permettraient de contrebalancer ces phénomènes d'extinction. Ces modèles de métacommunautés reposent donc sur un compromis (*trade-off*) entre compétition et colonisation (Tilman, 1994).

Le paradigme de filtration des espèces considère en revanche que les caractéristiques abiotiques locales peuvent avoir un effet sur la survie des populations et sur les interactions interspécifiques. L'assemblage des communautés peut alors être soit déterministe, si les conditions locales déterminent quelles espèces survivent localement dans une communauté, soit stochastique, si les différences historiques (i.e. l'ordre de colonisation des espèces) expliquent la présence de certaines espèces (Chase & Leibold, 2003 ; Chase, 2003).

Le paradigme de l'effet de masse est l'extension au niveau des métacommunautés de l'effet de masse précédemment décrit pour les métapopulations et qui est à la base des modèles sources – puits. Dans les modèles correspondants, la coexistence des espèces est maximale pour un niveau de dispersion intermédiaire, car des taux élevés de dispersion homogénéisent les communautés locales (Mouquet & Loreau, 2003).

Enfin, le dernier paradigme, neutraliste, suppose que toutes les espèces sont fonctionnellement identiques et possèdent des capacités de dispersion similaires (Hubbell, 2001). La dynamique des métacommunautés est, selon cette théorie, essentiellement influencée par de lents changements de composition dans le temps et dans l'espace (Leibold *et al.*, 2004).

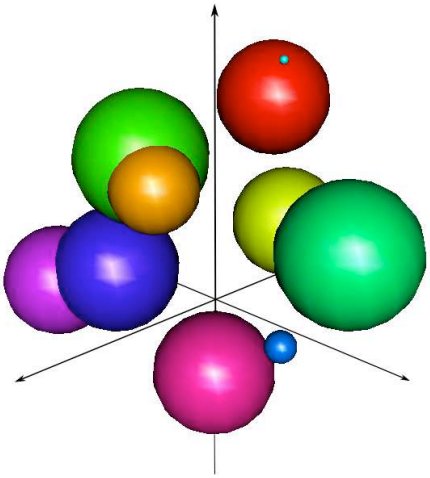


FIG. 1.2 — Représentation schématique des niches écologiques sous la forme d'hypervolumes ou chaque couleur représente la niche écologique d'une espèce.

Théorie neutraliste et théorie des niches

Le modèle neutraliste élaboré par Hubbell (2001) considère que tous les individus de chaque espèce sont identiques sur le plan démographique : ils partagent les mêmes taux de naissance, de mortalité, de dispersion et de spéciation. Toutes les espèces partagent la même auto-écologie. Les processus gouvernant la répartition des espèces sont uniquement la stochasticité démographique, la spéciation et la dispersion, qui agissent à une échelle régionale (Hubbell, 2001 ; Etienne & Alonso, 2007). Depuis la parution, en 2001, de son ouvrage de référence, cette théorie a fait couler beaucoup d'encre, car elle remet en cause la théorie des niches, qui jusqu'alors, constituait le paradigme dominant visant à expliquer la coexistence des espèces. La définition originelle de la niche écologique se réfère à l'habitat et aux ressources dont une espèce a besoin pour sa survie (Grinnell, 1917). Selon Hutchinson (1957), elle peut être définie comme un hypervolume au sein d'un espace multidimensionnel, dont les axes représenteraient autant de gradients d'une variable abiotique (ou ressource) ; l'hypervolume symbolise alors les limites au sein desquelles l'espèce considérée peut survivre (Fig. 1.2). La niche écologique d'une espèce a ensuite été définie de manière plus « fonctionnelle », par le rôle ou la fonction que joue une espèce dans une communauté (Elton, 1927). La coexistence entre les espèces est alors expliquée par des relations de type proie – prédateur, grâce au modèle classique de Lotka-Volterra et ses modèles dérivés, par l'utilisation et la partition des ressources au sein des communautés (Tilman & Pacala, 1993 ; Chase & Leibold, 2003). Aujourd'hui la confrontation entre théorie des niches et théorie neutraliste tend à s'apaiser, car de nombreux auteurs s'accordent sur le fait qu'il faut davantage voir la théorie neutraliste comme un modèle nul dans une démarche visant à tester des hypothèses sur l'assemblage des espèces en communautés (Alonso *et al.*, 2006 ; McGill *et al.*, 2006).

FIG. 1.3 — Photographies illustrant l'hétérogénéité dans les forêts picardes : layons forestiers (en haut à gauche), coupes forestières (en haut à droite), rivières (en bas à gauche), mares (au centre), tourbière bombée à sphaignes (en bas à droite).

L'hétérogénéité locale

Dans le cadre de la théorie des niches, la coexistence des espèces est possible surtout grâce à l'hétérogénéité environnementale locale (Tilman & Pacala, 1993 ; Chase & Leibold, 2003). Dans les forêts tempérées telles que celles étudiées dans cette thèse, l'hétérogénéité peut avoir de multiples origines, comme, par exemple, la nature du sol, le mode de gestion (présence de coupes ou de layons forestiers), la présence de mares ou de rivières (Fig. 1.3). L'augmentation de l'hétérogénéité est souvent associée à l'augmentation de la surface (Scheiner, 2003) et constitue, par conséquent, une explication possible de la courbe aire – espèces. Ses caractéristiques (pente et ordonnée à l'origine) varient d'ailleurs en fonction des conditions du milieu et de l'écosystème considéré (Rosenzweig, 1995 ; Désilets & Houle, 2005). D'un autre coté, la théorie neutraliste explique cette relation en partant du principe que, si les espèces sont distribuées aléatoirement, la probabilité de rencontrer une nouvelle espèce augmente avec la surface échantillonnée (Scheiner, 2003).

Importance de l'échelle temporelle sur la diversité

Les rôles du temps (histoire) et de l'espace sont particulièrement importants pour les processus neutralistes, qui reposent sur les dynamiques de dispersion et de spéciation. L'aspect historique est déjà bien connu pour avoir un impact sur la diversité forestière, puisque certaines espèces ont été qualifiées « d'espèces de forêts anciennes » (*ancient forest species*) et d'autres « d'espèces de forêts récentes » (*recent forest species*) (Peterken & Game, 1984 ; Hermy *et al.*, 1999). Les espèces de forêts anciennes sont principalement des géophytes ou des hémicryptophytes (Hermy *et al.*, 1999 ; Verheyen *et al.*, 2003*a* ; Hermy & Verheyen, 2007), qui possèdent une longue durée de vie et une propension à la multiplication végétative (Fig. 1.4). Ce ne sont pas réellement de bons compétiteurs, mais davantage des espèces tolérantes au stress et, en particulier, à l'ombre (Hermy *et al.*, 1999 ; Verheyen *et al.*, 2003*a* ; Hermy & Verheyen, 2007). Enfin, ce sont des espèces présentant de faibles capacités de dispersion (Verheyen & Hermy, 2001*a* ; Bellemare *et al.*, 2002 ; Verheyen *et al.*, 2003*b* ; Verheyen & Hermy, 2004) et/ou de faibles capacités de recrutement (Verheyen & Hermy, 2001*a*). Le faible taux de colonisation des espèces forestières donne au temps une valeur explicative importante, en permettant aux espèces de s'accumuler au cours des années ou des siècles : c'est la relation « temps – espèces » (*Species Time Relationship* ou STR ; Rosenzweig, 1995). Récemment, une combinaison entre la traditionnelle relation aire – espèces (SAR) et la relation temps – espèces (STR) a été décrite (Adler *et al.*, 2005) et montre, dans différents écosystèmes, une accumulation d'espèces en fonction de la surface et du temps d'échantillonnage. Dans les dynamiques de métacommunautés, l'histoire des paysages est par conséquent susceptible de jouer un rôle important, car elle influence le mécanisme majeur de ces dynamiques : le taux de colonisation.

Dans ce contexte, la biogéographie historique est une discipline utile à la compréhension des processus responsables de la répartition de la diversité, puisqu'elle étudie l'histoire des paysages, notamment via les techniques d'analyse régressive, qui, à partir de l'état actuel, cherche à reconstituer des paysages de plus en plus anciens grâce à l'utilisation de sources anciennes (cartes, cadastres, archives, etc.) (Dubois, 1996). La reconstitution des paysages du passé est d'autant plus importante qu'un certain nombre d'études ont montré que la physionomie des paysages anciens permettait d'expliquer la diversité actuelle (Pärtel *et al.*, 1999 ; Cousins & Eriksson, 2002) et, parfois, mieux que celle des paysages actuels (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006). Pour les espèces forestières à faibles capacités de dispersion et à longue durée de vie, de telles observations ont amené au concept de « dette d'extinction » (*extinction debt* ; Tilman *et al.*, 1994 ; Loehle & Li, 1996 ; Vellend *et al.*, 2006). La dette d'extinction correspond au temps nécessaire pour observer l'extinction d'une espèce suite, par exemple, à la destruction de son habitat. Une telle dynamique a déjà été mis en évidence dans plusieurs types d'écosystèmes tels que des prairies (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006 ; Cousins, 2009 mais voir Adriaens *et al.*, 2006), des landes (Piessens & Hermy, 2006) et des fragments forestiers (Vellend *et al.*, 2006 ; Rogers *et al.*, 2009). La

FIG. 1.4 — Photographies de trois espèces herbacées « spécialistes forestières ». En haut à gauche, *Anemone nemorosa* ; en bas à gauche, *Hyacinthoides non-scripta* ; à droite *Primula elatior*.

dette d'extinction n'est cependant pas facile à mettre en évidence (Kuussaari *et al.*, 2009) et un autre mécanisme, le « crédit d'immigration » (*immigration credit* ; Jackson & Sax, 2009), pourrait venir contrebalancer son effet.

L'histoire du paysage influence directement les mécanismes de colonisation des espèces (processus neutralistes), mais l'histoire locale et l'âge des habitats, contribuent à modifier les caractéristiques environnementales locales (niches). Ainsi, l'occupation du sol avant la recolonisation forestière est reconnue comme ayant un effet important sur la diversité (Gerhardt & Foster, 2002 ; Motzkin *et al.*, 2002 ; Wulf, 2004 ; Schulze *et al.*, 2007), car elle modifie considérablement les conditions édaphiques (Koerner *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Prévosto *et al.*, 2004 ; Flinn *et al.*, 2005 ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006), même lorsque l'occupation du sol remonte à l'Antiquité (Dupouey *et al.*, 2002 ; Plue *et al.*, 2008). L'impact de l'histoire sur la diversité et sur les conditions locales suggère

que les variables historiques auraient un rôle de filtre environnemental local, agissant notamment sur le recrutement des espèces. Mais très peu d'études rapportent un faible taux de germination et/ou d'établissement des espèces herbacées forestières dans les bois récents (Vellend, 2005). Au contraire, plusieurs études suggèrent que le recrutement n'est pas le principal problème des espèces forestières, mais que ce sont leur faible production de graines et leur dispersion limitée qui influencent leur présence sur un site donné (Petersen & Philipp, 2001 ; Verheyen & Hermy, 2004 ; Graae *et al.*, 2004 ; Hermy & Verheyen, 2007 ; Baeten *et al.*, 2009). Dans les paysages fragmentés actuels, la dispersion est d'autant plus limitée que les fragments sont isolés dans une matrice paysagère « hostile ».

Importance de l'échelle spatiale sur la diversité

L'ensemble des modèles de métacommunautés repose sur un concept fondamental qui est celui du « réservoir d'espèces » (*species pool*), qui désigne l'ensemble des espèces capables de coexister dans une communauté locale (Zobel, 1997), le réservoir régional d'espèces (*regional species pool*) contenant alors les espèces potentiellement disponibles (Dupré, 2000). A ces deux échelles spatiales, locale et régionale, correspondent les concepts de diversité alpha (α) et de diversité gamma (γ), respectivement (Whittaker, 1972). De nombreux auteurs ont ensuite montré que la richesse spécifique locale (diversité α) était contrainte par la taille du réservoir régional d'espèces (diversité γ) : c'est la relation alpha-gamma (Ricklefs (1987) ; Duncan *et al.*, 1998 ; Bartha & Ittzés, 2001 ; Hillebrand & Blenckner, 2002 ; Freestone & Harrison, 2006). Cette relation est dépendante du temps (Mouquet et al., 2003) et de la taille des échelles locale et régionale (Koleff & Gaston, 2002). En outre, le réservoir d'espèces varie en fonction de la nature du paysage : il conditionne non seulement la diversité locale intra-habitat (Laurance *et al.*, 2007), mais également la diversité inter-habitats (ou diversité β). Bien que le rôle du réservoir d'espèces sur l'assemblage local des espèces ait été critiqué (Herbén, 2000), il demeure l'un des fondements des modèles de métacommunautés, y compris des modèles neutralistes (Hubbell, 2001) et sources – puits (Mouquet & Loreau, 2003).

La Picardie comme laboratoire d'étude des métacommunautés

La macroécologie a surtout fait l'objet de développements théoriques jusqu'ici. Paradoxalement, il existe peu d'études empiriques qui permettent de tester ces théories (Dupré & Ehrlén, 2002 ; Leibold *et al.*, 2004) et l'existence même des métapopulations a été remise en question (Freckleton & Watkinson, 2002 ; Murphy & Lovett-Doust, 2004). Parce que les paysages forestiers d'Europe occidentale sont des paysages modelés depuis des siècles par les activités humaines, les fragments forestiers sont aujourd'hui isolés dans une matrice agricole qui peut être plus ou moins hostile à la dispersion des espèces. En Picardie, une diversité de paysages peut être observée : i) des paysages intensément exploités pour la production végétale de masse (agriculture intensive essentiellement dédiée à la production de blé et de betterave à sucre), dans lesquels les fragments forestiers sont isolés et forment de

véritables îlots dans une matrice de champs ouverts (*openfield*), ii) des paysages où une connexion partielle entre les fragments forestiers est assurée par des haies (bocages), qui, en jouant potentiellement un rôle de corridors écologiques, sont supposées faciliter la dispersion des espèces et réduire le taux d'extinction à un niveau régional. Les parcelles encloses sont de petite taille et dédiées à l'élevage (prairies permanentes) et à la polyculture.

Dans cette même région, il subsiste toutefois de vieux massifs forestiers qui, grâce souvent à leur ancien statut de forêt royale, ont été relativement épargnés par les défrichements et se sont maintenus en place depuis des siècles (même s'ils ont subi les vicissitudes de l'histoire et ont été de longue date exploités). Dans ces massifs constitués de quelques milliers d'hectares d'un seul tenant, aucune barrière à la dispersion des espèces forestières n'est supposée exister.

Grâce à cette variété paysagère, la Picardie est un terrain d'étude particulièrement adéquat pour tester les théories macroécologiques de la dynamique des métacommunautés forestières et l'importance relative des niches et du neutralisme.

Objectifs et hypothèses de recherche

L' objectif de cette thèse est d' analyser les relations entre les diversités α (intra-fragment), β (inter-fragments) et γ (paysagère) de la flore vasculaire d'écosystèmes forestiers présentant différents degrés de fragmentation et situés dans des contextes paysagers contrastés, afin de préciser le fonctionnement en métacommunauté des communautés forestières locales.

Dans un premier temps, nous décrirons dans le ***chapitre 2*** les caractéristiques générales de notre aire d'étude, notamment climatiques, géologiques et historiques.

Dans le ***chapitre 3***, nous chercherons à reconstituer l'histoire du couvert forestier et de l'occupation du sol dans neuf fenêtres paysagères de 400 km^2, afin de pouvoir en apprécier ultérieurement l'influence sur la diversité végétale actuelle de fragments forestiers. La Picardie étant une région de vastes plaines recouvertes de limons parmi les plus fertiles de France, elle a été défrichée très précocement au profit de l'agriculture. Contrairement à des régions plus collinéennes ou montagnardes, les terres agricoles picardes se sont particulièrement bien prêtées à l'intensification de l'agriculture qui a suivi la « révolution verte » des années d'après-guerre (1944-1970) ; seul le déclin de l'élevage a entrainé une déprise des anciens parcours pastoraux. Aussi, la première hypothèse que nous testerons sera la suivante :

> ***H_1 : le paysage forestier picard est relativement stable à l'échelle des 250 dernières années, avec peu de nouveaux défrichements mais une reforestation des terrains les moins accessibles aux engins agricoles et/ou les moins fertiles.***

Pour ce faire, nous emprunterons à la biogéographie historique la technique de l'analyse régressive du paysage, qui visera ici à reconstituer l'histoire du couvert forestier à partir de documents cartographiques historiques. Cette

analyse régressive permettra de relier ensuite les caractéristiques historiques des paysages à la composition et à la richesse floristique actuelles. Plus précisément, nous testerons notre deuxième hypothèse :

> H_2 ***: la fragmentation forestière s'accompagne d'une diminution de la diversité en espèces forestières (spécialistes) et d'une augmentation de la diversité en espèces non forestières, semi-héliophiles.***

Afin de mieux comprendre le déterminisme de la diversité végétale à l'échelle des fragments forestiers, le ***chapitre 4*** aura pour objectif d'identifier les principaux facteurs qui influencent la richesse et la composition spécifiques des communautés de plantes vasculaires des fragments forestiers (diversité α), dans deux types de paysages agricoles (bocages et champs ouverts). Nous chercherons plus précisément à estimer les contributions relatives des facteurs locaux, paysagers et historiques à la diversité de 4 groupes d'espèces : (i) les espèces herbacées forestières, (ii) les espèces herbacées non forestières, (iii) les espèces ligneuses, et (iv) la totalité des espèces des fragments. Les deux hypothèses suivantes seront testées :

> H_3 ***: la composition floristique des fragments est principalement influencée par la nature des conditions abiotiques (e.g. sols) et biotiques (e.g. aménagements forestiers).***

> H_4 ***: la richesse spécifique totale des fragments est proportionnelle à leur taille et à leur hétérogénéité écologique ; le nombre d'espèces herbacées forestières est d'autant plus important que le fragment est ancien ; le nombre d'espèces herbacées non forestières est directement influencé par la nature du paysage environnant (plus élevé en bocage qu'en champs ouverts).***

Une métacommunauté forestière (échelle paysagère) étant constituée de plusieurs communautés forestières locales (échelle du fragment), les facteurs précédemment identifiés comme contrôlant la diversité locale sont susceptibles d'agir également sur l'ensemble de la métacommunauté. Mais ce changement d'échelle spatiale implique la prise en compte, outre des facteurs locaux, paysagers et historiques, des facteurs spatiaux supposés influencer les processus de migration des espèces. C'est ce que nous proposerons dans le ***chapitre 5***, à travers l'analyse de la diversité β (i.e. la dissimilarité floristique entre les fragments forestiers). L'hypothèse testée sera la suivante :

> H_5 ***: l'importance des facteurs spatiaux augmente avec le degré de fragmentation forestière (incluant l'isolement spatial et temporel des fragments) ; la diversité β des espèces herbacées forestières décroît quand l'âge des fragments augmente ; la similarité floristique entre les fragments forestiers est d'autant plus importante que les conditions écologiques locales sont semblables.***

Implicitement, cette dernière hypothèse renvoie à l'opposition entre deux paradigmes : niches écologiques versus neutralisme, ou, en d'autres termes, processus déterministes versus processus stochastiques. Une analyse synchronique, telle qu'elle aura été entreprise aux *chapitres 4* et *5*, ne permet cependant pas d'apprécier la contribution

relative de ces deux types de processus. En revanche, l'implémentation d'une approche « pseudo-diachronique » des relations entre les diversités α, β et γ, rendue possible par les résultats qui auront été acquis au *chapitre 3*, est susceptible d'apporter de nouveaux arguments en faveur de l'un et/ou l'autre des mécanismes. Ce sont donc les différentes prédictions de la théorie des niches et de la théorie neutraliste qui constitueront le point de départ du ***chapitre 6***, où nous examinerons les caractéristiques des communautés végétales le long d'un gradient temporel. L'hypothèse testée peut s'énoncer de la manière suivante :

> ***H_6 : l'assemblage des espèces au sein des fragments d'une métacommunauté forestière est neutraliste en début de succession, en raison des limites de dispersion des espèces et de l'isolement des fragments ; il devient déterministe au cours du temps, avec une partition des niches en fin de succession, une fois que l'ensemble des espèces du réservoir régional ont pu se disperser dans l'ensemble de la métacommunauté.***

Dans le c***hapitre 7***, nous repartirons des résultats acquis à l'échelle des fragments (*chapitre 4*) pour, non plus appréhender la place des fragments au sein de la métacommunauté (*chapitres 5* et *6*), mais au contraire réaliser un focus sur les processus influençant la diversité à l'intérieur des fragments. Nouveau changement d'échelle spatiale donc, pour analyser la diversité à l'échelle de l'habitat forestier *sensu stricto*. Il s'agira de tester l'hypothèse suivante :

> ***H_7 : la diversité intra-habitat est sous la double dépendance de facteurs locaux agissant sur l'hétérogénéité et la quantité des ressources et de facteurs supra-locaux déterminant la taille du réservoir d'espèces et la facilité pour les espèces du réservoir à coloniser ledit habitat.***

Nous réaliserons pour cela des relevés emboîtés afin de quantifier la diversité à plusieurs échelles spatiales et de la mettre en relation avec la productivité et l'hétérogénéité écologique de l'habitat. Un tel dispositif permettra également de mieux appréhender les relations inter-échelles. Une attention particulière sera portée aux espèces spécialistes, dont la répartition spatiale est reconnue comme étant limitée à la fois par la qualité de l'habitat et par leurs capacités de dispersion.

Les études purement empiriques telles qu'elles auront été conduites dans les chapitres précédents permettent de dégager des faisceaux d'arguments en faveur ou en défaveur des hypothèses de recherche. Elles sont néanmoins peu puissantes pour conclure sur les mécanismes en jeu. C'est pourquoi, dans le ***chapitre 8***, nous conduirons une étude expérimentale, en conditions contrôlées et « en plein champ », pour tenter de préciser une partie des mécanismes à l'œuvre dans la dynamique des métacommunautés forestières. L'objectif est ici de déterminer si les espèces spécialistes de l'habitat forestier, comme les espèces généralistes « de forêt récente », sont contraintes dans leur colonisation des fragments forestiers à différents stades successionnels et, le cas échéant, à quel(s) niveau(x) entre la dispersion, le recrutement et l'établissement/persistance. Deux hypothèses, élaborées à partir des données disponibles dans la littérature, seront testées :

> H_8 ***: les espèces « de forêt ancienne » sont limitées par leurs faibles capacités de dispersion, mais sont capables de germer et de s'établir dans une forêt récente, indépendamment de la végétation résidente.***

> H_9 ***: les espèces « de forêt récente » ne persistent pas dans une forêt ancienne, car les conditions environnementales locales ne sont plus compatibles avec leurs exigences auto-écologiques.***

Concrètement, nous sèmerons et transplanterons des espèces spécialistes de forêt ancienne et des espèces généralistes de forêt récente dans différents sites boisés expérimentaux dont l'âge de la couverture forestière varie. La germination et le développement des individus ont été suivi pendant la durée de la thèse.

Enfin, l'ensemble des résultats que nous aurons obtenus sera synthétisé dans le ***chapitre 9***, avant de conclure sur l'ensemble des hypothèses posées et de tenter de dégager quelques perspectives scientifiques et des recommandations pour l'aménagement des territoires, afin d'y préserver durablement la biodiversité végétale des fragments forestiers qu'ils hébergent.

CHAPITRE

2 Description des sites

2.1 Caractérisation et localisation des fenêtres d'étude

Notre zone d'étude s'étend sur les trois départements de la région Picardie (Somme, Oise, Aisne), situés dans la moitié nord de la France (Figure 2.1), et consiste en neuf fenêtres paysagères de 20 x 20 km (400 km^2), au centre desquelles est délimitée une fenêtre de 5 x 5 km (25 km^2) où est étudiée de manière exhaustive la diversité des plantes vasculaires forestières. Ces fenêtres d'étude ont été choisies de façon à inclure des fragments forestiers de taille et d'âge variés, qui se répartissent dans des paysages contrastés. Ainsi, trois différents types de paysage ont été sélectionnés : des paysages de champs ouverts et de bocage, au sein desquels la forêt est plus ou moins fragmentée, et de grandes forêts non fragmentées.

Le premier type de paysage étudié est le paysage de **champs ouverts** (ou openfield). Dans cet espace rural, les bois sont isolés dans une matrice paysagère où l'agriculture intensive prévaut. En Picardie, les cultures principales sont les cultures céréalières (blé essentiellement) et celle de la betterave à sucre (Agreste, 2008). Dans ce type de paysage, les fragments forestiers sont relativement isolés au sein d'une matrice paysagère dominée par les parcelles cultivées, donc supposée hostile aux espèces vasculaires forestières (peu de zones refuges dans un paysage soumis aux pulvérisations d'herbicides et aux épandages d'engrais). Les bois sont de taille relativement conséquente (environ 6 ha) mais restent peu nombreux (une trentaine de fragments dans les 25 km^2).

Le **bocage** est le deuxième type de paysage étudié. L'élevage bovin et/ou la polyculture caractérisent l'activité agricole de ces paysages, qui occupent une faible surface à l'échelle de la Picardie. Ces paysages se concentrent généralement dans les régions où le relief est plus accidenté (collines et vallées), où les sols sont généralement moins fertiles (e.g., argiles à silex, sables acides), où le réseau hydrographique est plus important, bref là où les conditions écologiques ne permettent pas le développement d'une agriculture intensive. Les paysages bocagers se caractérisent donc par une surface herbagère beaucoup plus importante que dans les paysages de champs ouverts,

et les parcelles agricoles (prairies ou cultures) sont habituellement plus petites et entourées de haies. Le réseau de haies offrirait aux espèces forestières un refuge dans un paysage globalement moins hostile (Wehling & Diekmann, 2009*a*) qu'un openfield et jouerait également un rôle de corridor écologique, en facilitant leur migration. Les bois de ces paysages sont de taille inférieure à ceux des paysages de champs ouverts (un peu moins de 5 ha), mais leur nombre est en général bien plus important (une cinquantaine de fragments dans les 25 km^2).

Par opposition aux deux précédents, le troisième type de paysage étudié est un paysage de **forêt non fragmentée**, c'est-à-dire un espace où un unique massif forestier occupe quasiment la totalité de la fenêtre de 5 x 5 km. A l'intérieur d'un tel paysage, nous avons délimité des fragments virtuels de nombre, forme et taille similaire aux fragments trouvés dans les paysages agricoles précédents. La matrice paysagère est donc supposée être très perméable aux espèces forestières, facilitant leurs déplacements (pas d'obstacle à leur libre circulation).

Pour le département de la Somme, la fenêtre paysagère de forêt non fragmentée est centrée sur la forêt domaniale de Crécy (FC, N50°13'51, E1°49'36) ; celle de champs ouverts se situe autour du village de Neuilly-l'Hôpital (OC, N50°10'70, E1°52'25), dans la région naturelle du Ponthieu, comme la précédente. Le paysage de bocage se trouve au sud des fenêtres FC et OC, à la limite entre le Vimeu et l'Oise Normande, au sud de Poix de Picardie (BC, N49°44'30, E1°52'21).

Pour le département de l'Oise, la fenêtre de forêt est centrée sur la forêt domaniale du Parc de Saint-Quentin (FB, N49°27'04, E2°01'46), à l'ouest de Beauvais. Celle de bocage se trouve dans le Pays de Bray, aux alentours du village de La Chapelle-aux-Pots (BB, N49°25'52, E1°52'49). Celle de champs ouverts se situe dans le Beauvaisis, à l'est de Beauvais, aux alentours du village de Fouquerolles (OB, N49°27'20, E2°12'19).

Enfin, pour le département de l'Aisne, les fenêtres de forêt et de bocage se situent toutes les deux en Thiérache, centrées respectivement sur la forêt du Nouvion (FT, N49°59' 45, E3°50'33) et sur le village de Froidestrées (BT, N49°56'61, E3°54'58). La fenêtre paysagère de champs ouverts se localise dans le Vermandois, à l'est de Saint-Quentin, aux environs d'Origny Sainte-Benoîte (OT, N49°50'32, E3°34'19).

2.2 Climat

Le climat de la région Picardie est un climat de type océanique avec une température moyenne annuelle de 10°C et une pluviométrie moyenne de 700 mm (Désiré & Désiré-Marchand, 1989). Une description un peu plus fine nous montre cependant quelques variations entre nos fenêtres paysagères (Tableau 2.1). Ainsi, la température est à peu près constante sur l'ensemble des fenêtres à l'exception de la fenêtre de bocage de la Somme (BC) qui affiche une température annuelle inférieure aux autres fenêtres, s'associant à une température minimum moyenne plus faible et un nombre de jours de températures négatives bien plus important. La pluviométrie moyenne se situe au-dessus de la moyenne régionale pour l'ensemble des fenêtres à l'exception de la fenêtre de champs ouverts de

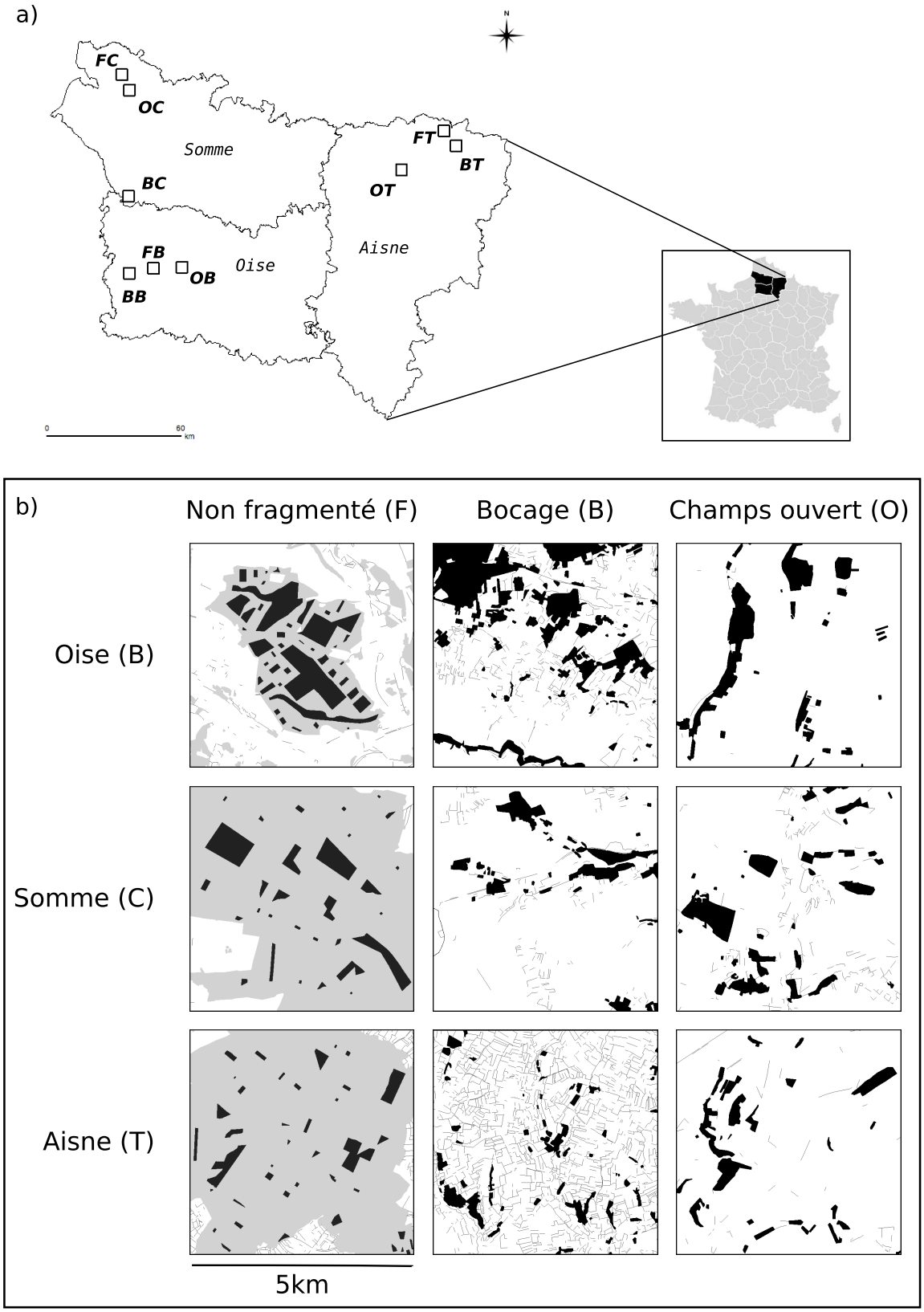


FIG. 2.1 — Localisation des neuf fenêtres d'étude dans la région Picardie (a) et représentation des fragments forestiers (pour les fenêtres de bocage et de champs ouverts) et des fragments virtuels (pour les fenêtres de forêt non fragmentée) dans chaque fenêtre paysagère (b). Les haies sont également figurées. Les fenêtres de l'Oise sont localisées dans le Pays-de-Bray (B), celles de la Somme aux alentours de la forêt de Crécy (C) pour FC et OC et dans le Vimeu pour BC, et celles de l'Aisne en Thiérache (T) pour FT et BT et dans le Vermandois pour OT.

FIG. 2.2 — Images satellites des neuf fenêtres d'étude de 5x5 km (Google Earth 2009). La première ligne est le département de l'Oise, la seconde celui de la Somme et la dernière celui de l'Aisne. La première colonne sont les forêts non fragmentées, la deuxième les paysages de bocage et la dernière les paysages de champs ouverts.

TAB. 2.1 — Les valeurs climatiques de nos différentes fenêtres d'étude d'après les données de Météo France sur les statistiques de 1971 à 2000. Les stations météo ont été sélectionnées de façon à se situer le plus proche géographiquement des fenêtres paysagères : station de Beauvais-Tillé (FB-BB-OB), station de Morvillers-St-Saturnin et de Songeons (BC), station de Fontaine les Vervins (FT-BT), station d'Abbeville (FC-OC-BC) et station de Saint-Quentin (OT).

	Oise		Somme		Aisne	
	FB-BB	**OB**	**FC-OC**	**BC**	**FT-BT**	**OT**
T.moy	10.3	10.3	10.1	9.4	10.1	9.9
T.min.moy	6.2	6.2	6.6	5.3	6.4	5.9
NbJ.Tn<0	55.4	55.4	42.8	65.4	51.1	58.2
Rr.max	76.1	64.7	101.4	64.2	93.2	84
Rr.moy	897.6	673.3	771.3	880	851.2	982.3
NbJ.Rr>1mm	131.2	116.7	126.6	135.8	133.1	145.2
ETP	736.9	736.9	705	705	690.5	712.1
Vent.max	38	38	42	42	37	37
Vent.moy	4	4	4.7	4.7	4.1	4.4
NbJ.Brouillard	51.7	51.7	60.4	60.4	73.1	73.1

T.moy : température moyenne (°C) ; T.min.moy : température minimale moyenne (°C) ; Nbj.Tn<0 : nombre de jours où la température est négative ; Rr.max = pluviométrie maximale (mm) ; Rr.moy : pluviométrie moyenne (mm) ; NbJ.Rr>1mm : nombre de jours de pluie ; ETP : évapotranspiration ; Vent.max : vitesse du vent maximale ($m.s^{-1}$) ; Vent.moy : vitesse du vent moyenne ($m.s^{-1}$) ; NbJ.Brouillard : nombre de jours de brouillard.

l'Oise (OB) qui présente aussi un nombre de jours de pluie plus faible. L'évapotranspiration moyenne apparaît être la plus faible dans les paysages de Thiérache (FT et BT), qui est aussi la région où le nombre de jours de brouillard est le plus important.

2.3 Géologie

Le sous-sol picard est principalement constitué de craies du Crétacé supérieur, recouvertes de limons datant du Quaternaire (Désiré & Désiré-Marchand, 1989). Les trois substrats dominants dans nos fenêtres d'étude sont représentatifs de l'ensemble de la Picardie, car ils se composent de craies, de limons des plateaux et de limons à silex (Figure 2.3).

Les fenêtres paysagères de forêt non fragmentée de l'Aisne (FT) et de la Somme (FC) sont dominées par les limons des plateaux (lœss), de même que le paysage bocager de la Somme (BC). Le massif forestier retenu pour l'Oise (FB) repose sur des limons à silex, alors que les paysages de champs ouverts de l'Oise et de la Somme (OB et OC) prennent place sur un substrat hétérogène constitué de limons de plateaux, de limons à silex et de craies.

La fenêtre bocagère située dans l'Oise (BB) montre un substrat géologique beaucoup plus hétérogène, du fait de sa localisation dans la « boutonnière » du Pays de Bray, qui est une dépression allongée (SE-NO) dont les limites sont représentées par des falaises crayeuses (Frileux, 1977). Entre ces falaises, sont présentes des formations

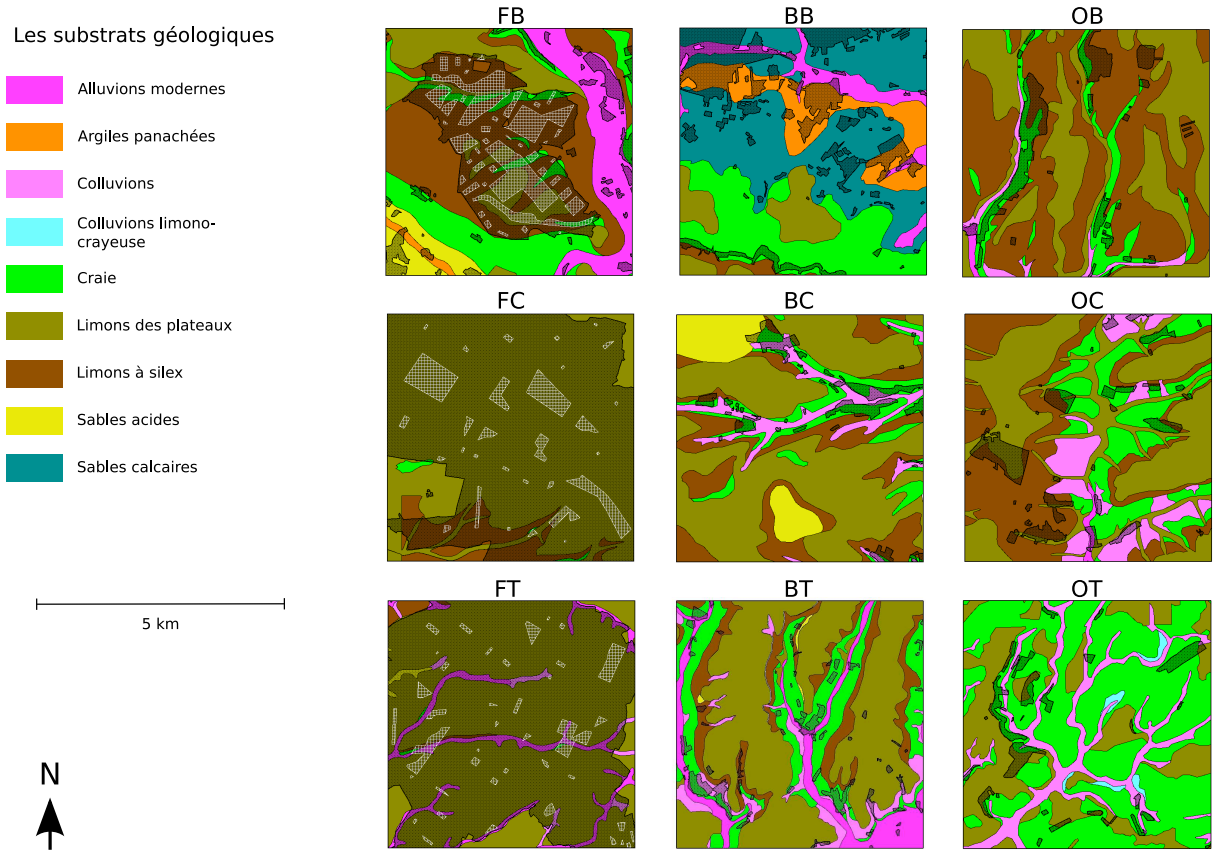


FIG. 2.3 — Cartes géologiques des neuf fenêtres d'études, scannées, géoréférencées et digitalisées d'après les cartes au 1/50 000e du Bureau de Recherche Géologiques et Minières.

à sables calcaires et argiles panachées, formant un sol plus acide, sur lesquelles se concentrent les fragments forestiers ; au centre, le réseau hydrographique est extrêmement développé, ce qui, associé à l'argile imperméable, a donné à la région son nom de Pays de Bray, étymologiquement « pays de la boue » (présence de nombreux sols tourbeux).

La fenêtre bocagère de l'Aisne, située en Thiérache (BT), est, elle aussi, parcourue par un important réseau hydrographique, où les alluvions modernes occupent une surface conséquente. Le relief accidenté permet aussi une accumulation de colluvions (substrat issu de l'entraînement latéral des matériaux érodés) dans les zones de dépression (Decocq, 1997).

Enfin, il faut souligner que la fenêtre de champs ouverts de l'Aisne (OT), est la seule fenêtre située sur un plateau dominé entièrement par la craie.

2.4 Histoire

Dans le Pays de Bray, le paysage bocager d'aujourd'hui, dominé par les pâtures, n'est apparu que récemment (Clout, 1969 ; Frileux, 1977) et était auparavant un paysage de landes, bois et marécages. Au XIVe siècle, le Pays de Bray était composé pour un tiers de forêts, de bois et de taillis, pour un tiers de surfaces cultivées et pour un dernier tiers de « larris », de landes et de bruyères (Frileux, 1977). Au XVIe siècle, les premiers travaux de drainage permirent le développement des cultures (Frileux, 1977), faisant du Pays de Bray une terre de production céréalière jusqu'au XIXe siècle (Clout, 1969). En 1870, la chute du prix des céréales et le développement des méthodes d'irrigation (« Le principal problème du Bray n'est pas son approvisionnement en eau mais d'en enlever le surplus », Clout, 1969) convertirent le Pays de Bray à l'élevage (Demangeon, 1973 ; Frileux, 1977). L'implantation des haies est postérieure à la Révolution française (début du XIXe siècle) ; elle est associée à l'assèchement des sols, puisque les haies furent plantées sur la terre extraite des travaux de drainage (Clout, 1969). La majeure partie du XXe siècle est associée à un déclin des terres arables et à l'extension des prairies, même si depuis la fin de la Seconde Guerre mondiale, l'arrachage des haies et le retour à la culture tend à s'observer (Clout, 1969). Les pelouses calcicoles, présentes sur les falaises qui bordent le Pays de Bray, ont traditionnellement été dédiées au pâturage par les moutons (Boullet, 1986), mais cette méthode pastorale étant aujourd'hui révolue, ces larris ont été abandonnés et se boisent spontanément, lorsqu'ils n'ont pas été plantés en pins.

Le paysage bocager de Thiérache est lui aussi assez récent, puisque la conversion des terres arables en prairies entourées de haies ne daterait que de la fin du XIXe – début du XXe siècle (Demangeon, 1973). Au Moyen Âge commencèrent les premiers défrichements importants, qui furent effectués par des moines, mais comparativement aux terres alentours, ce défrichement est resté modéré (Doyen, 2003). Les terres étaient alors essentiellement des terres arables, mais les cultures mûrissaient difficilement en raison du climat froid et humide. Ces terres sont davantage adaptées à l'élevage qui n'apparut avec les haies qu'à la fin du XIXe, début du XXe siècle (Demangeon, 1973). Pendant cette période, la surface des terres arables diminua de 24% alors que la surface en prairie augmenta de 21% (Van Calster *et al.*, 2008). Cette balance quasi nulle affecta donc très peu la surface forestière (Van Calster *et al.*, 2008).

Le paysage bocager de la Somme serait quant à lui beaucoup plus ancien, puisque des travaux récents sur les haies dateraient ces dernières d'environ 200 ans (Decocq, *comm. pers.*) au regard de l'âge des arbres composant ces haies. Il est aujourd'hui le paysage bocager où le réseau de haies est le moins important, mais où leur arrachage ne serait survenu que récemment. La couverture forestière de cette fenêtre serait restée à peu près continue au cours des derniers siècles puisque les bois présents au Moyen Âge n'auraient pas connu d'essarts sérieux (Fossier, 1968).

En revanche, le paysage du Vermandois aurait connu des essarts nombreux entre 1150 et 1200. Demangeon (1973) mentionne également la présence de riches linières (production de lin) dans cette fenêtre paysagère aux

environs de 1842. Dans ce paysage de champs ouverts, comme dans ceux de la Somme et de l'Oise, leur histoire est surtout marquée par l'apparition de la betterave à sucre, culture généralisée en Picardie entre 1812 et 1875 (Demangeon, 1973 ; Fiette, 1995).

Les fenêtres paysagères de forêt non fragmentée sont forestières depuis parfois extrêmement longtemps. C'est ainsi le cas de la forêt de Crécy (FC), qui était déjà présente à l'Âge de fer (Gaule) et qui aurait ainsi, un âge supérieur à 1400 ans (Lengagne, 2005). Aujourd'hui, c'est la forêt domaniale la plus vaste de la Somme, gérée et exploitée au moins depuis le XIe siècle, à la fois pour son bois de chauffage, mais surtout pour la construction navale. Elle était gérée en taillis-sous-futaie, mais en 1836, une zone de 890 ha , désignée sous le nom de « grand carré » fut convertie en futaie pleine, et l'ensemble de la forêt suivit cette conversion à partir de 1872. La forêt du Nouvion-en-Thiérache est, elle aussi, une forêt datant de l'Antiquité, gérée et exploitée depuis de nombreux siècles. L'état des peuplements du XVIIIe a même été reconstruit à partir de procès-verbaux de récollement, et montrait alors un massif partitionné en deux espaces différents : une partie centrale dominée par le chêne accompagné d'un sous-étage de hêtres, et une partie périphérique où le chêne était présent en moindre densité, souvent associé au charme, et où le frêne et les bois blancs étaient davantage représentés (Dubois, 1986). Curieusement, la forêt du Parc de Saint-Quentin semble n'avoir jamais été étudiée par les auteurs des XIX et XXe siècles. Son existence n'est même pas mentionnée par Maury (1994), qui précise que dans le diocèse de Beauvais, la plupart des forêts ont été défrichées. D'après les cartes de Cassini, elle était, au XVIIIe siècle, de taille beaucoup plus modeste qu'actuellement. Toute la partie sud du domaine n'était, en effet, pas boisée et des prairies et/ou des landes occupaient probablement cette surface. Elle était cependant gérée et exploitée avant la Révolution, mais divisée en deux parties appartenant à deux propriétaires distincts : la forêt du Parc et la forêt de Saint-Quentin. Elle fut acquise par l'Etat en 1824, qui garda le traitement en deux divisions avant de décider en 1865 de n'en faire qu'une seule série afin de convertir le massif en futaie. Sa superficie s'est surtout accrue entre le XVIIIe et le XIXe siècle, où elle acquit alors à peu près ses limites actuelles.

2.5 Mode de gestion des fragments forestiers - Anthropisation

La quasi totalité des fragments forestiers inclus dans les paysages de bocage et de champs ouverts sont des bois privés, aménagés essentiellement pour la production de bois de chauffage, pour l'agrément et/ou comme réserve de chasse. Ils sont donc principalement gérés, de manière très extensive, en taillis ou taillis-sous-futaie, souvent vieillissants. Seuls les fragments les plus gros sont parfois gérés en futaie régulière ou irrégulière, pour la production de bois d'œuvre, puisque la législation française impose un plan simple de gestion (PSG) pour tous les bois d'une taille supérieure à 25 ha, et le recommande pour ceux d'une surface supérieure à 10 ha. Outre le chêne (*Quercus*

robur), la strate arborescente de ces fragments est principalement composée de frênes (*Fraxinus excelsior*) et de merisiers (*Prunus avium*), et la strate arbustive de sureaux (*Sambucus nigra*) et d'aubépines (*Crataegus monogyna*).

Les forêts de Crécy et du Parc de Saint Quentin (FC et FB) sont des forêts domaniales, gérées par l'Office National des Forêts (ONF). Elles ont toutes les deux historiquement été gérées en taillis-sous-futaie jusqu'au XIXe siècle mais ont depuis été converties à un régime de futaie régulière (cf. paragraphe précédent), principalement de hêtres (*Fagus sylvatica*) pour le premier, et de chênes pédonculés pour le deuxième (*Quercus petraea*). La forêt du Nouvion est, quant à elle, une forêt privée, appartenant à des propriétaires distincts mais la gestion est assurée dans sa plus grosse partie sud-ouest par un seul organisme privé, la Compagnie Forestière du Nouvion. Ces parcelles sont gérées en futaie irrégulière de chênes (*Quercus robur*), frênes (*Fraxinus excelsior*), érables (*Acer pseudoplatanus*) et aulnes (*Alnus glutinosa*), mais à de nombreux endroits, des futaies régulières de résineux (*Picea abies*) ont été plantées par bandes, dans les années 1950 à 1970, clairement visibles sur les photos aériennes (Fig. 2.4).

FIG. 2.4 — Image satellite de la forêt du Nouvion, Thiérache. (Google Earth, 2009).

CHAPITRE

3 Biogéographie historique et biodiversité végétale des massifs forestiers en Picardie

Article paru dans les actes du colloque international de Biogéographie Historique

3.1 Introduction

En Europe, depuis la sédentarisation et le développement de l'agriculture, plusieurs épisodes de régression et d'expansion de la forêt se sont succédés (Kirby & Watkins, 1998). En conséquence, les forêts européennes sont aujourd'hui des fragments de taille, d'origine et d'âge variables, qui sont inclus dans un paysage façonné par l'histoire de l'agriculture. Ces fragments forestiers sont, eux-mêmes, des écosystèmes anthropisés qui se situent entre les extrêmes d'une monoculture artificielle (e.g., populiculture) et d'une forêt mélangée non gérée (e.g., réserves biologiques). Dans les paysages d'agriculture intensive qui caractérisent la plupart des régions d'Europe occidentale, les milieux boisés sont considérés comme des réservoirs importants de biodiversité. Pourtant, différents travaux ont montré que l'histoire forestière d'un site pouvait très fortement influencer cette biodiversité. En particulier, les comparaisons entre des forêts « anciennes » (i.e., dont la continuité forestière existe depuis plusieurs siècles) et des bois « récents » (i.e., issus du boisement spontané ou artificiel de terres jadis cultivées) ont révélé d'importantes différences de richesse et de composition spécifiques, les seconds étant généralement de moindre intérêt (Jacquemyn *et al.*, 2001*a*; Peterken & Game, 1984). Les capacités de dispersion et de recrutement des espèces typiquement forestières ont été identifiées comme des facteurs limitants (Brunet & Von Oheimb, 1998), mais la qualité de l'habitat et l'asymétrie compétitive jouent également un rôle important (Honnay *et al.*, 1999*b*; Vellend, 2003; Verheyen & Hermy, 2001*a*). La fragmentation forestière s'accompagne d'autres effets délétères, comme l'augmentation de « l'effet lisière », qui réduit la surface disponible pour les espèces sciaphiles et exposent davantage cette surface aux intrants provenant des champs contigus, ou l'isolement des populations, qui favorise les phénomènes d'extinction

locale (Haila, 1999; Kolb & Diekmann, 2005). La fragmentation des habitats est d'ailleurs reconnue comme l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité à l'échelle planétaire (Lévêque & Mounolou, 1999).

Bien que souvent négligée, la dimension historique des paysages est indispensable à prendre en compte pour comprendre la biodiversité actuelle des fragments forestiers et du « méta-écosystème » qu'ils constituent (Loreau *et al.*, 2003), mais aussi pour prédire la réponse de cette biodiversité aux changements globaux (incluant le réchauffement climatique et les changements d'usage des terres) (Honnay *et al.*, 2002). À cet égard, la biogéographie historique offre une opportunité unique pour mettre en relation l'histoire d'un paysage régional avec la dynamique de la biodiversité des fragments et du méta-écosystème forestiers. En particulier, les techniques d'analyse régressive du paysage sont susceptibles de dégager des facteurs explicatifs de la diversité végétale actuelle, apportant une lumière nouvelle sur le fonctionnement des systèmes forestiers fragmentés inclus dans une matrice agricole. C'est ce que nous avons cherché à évaluer dans cette contribution. Notre objectif était double. D'abord, nous avons tenté de reconstituer la dynamique des méta-écosystèmes forestiers depuis la fin du XVIIIe siècle, dans trois secteurs différents de la région Picardie, en comparant à chaque fois un paysage de champs ouverts à un paysage bocager. Dans un second temps, pour l'un des trois secteurs (nord du département de l'Aisne), nous avons recherché l'influence des facteurs géographico-historiques précédemment dégagés sur la diversité végétale actuelle des fragments forestiers, comparativement à un paysage forestier non fragmenté.

3.2 Matériels et Méthodes

3.2.1 Zone d'étude

L'étude a été menée dans la région Picardie. L'aire d'étude se compose de six fenêtres paysagères de 20x20 km (400 km^2) réparties dans les trois départements picards (Fig.3.1). Ces fenêtres sont localisées dans deux types de paysages : des paysages de type bocager, comme ceux de l'Oise Normande, du Pays de Bray ou encore de la Thiérache, et des paysages de type champs ouverts que l'on trouve dans le Ponthieu, le Beauvaisis et le Vermandois. Un paysage de type bocager se caractérise par un important réseau de haies, tandis que dans un paysage de type champs ouverts, les fragments sont isolés dans des parcelles de culture intensive. Enfin, ces fenêtres paysagères ont été choisies dans trois secteurs différents de la région Picardie, à savoir l'ouest du département de la Somme, le sud-ouest de l'Oise et le nord de l'Aisne, de manière à couvrir des secteurs géographiques, des types de gestion et des évolutions historiques contrastées.

3.2.2 Analyse régressive du paysage

L'analyse régressive du paysage est une méthode utilisant des sources cartographiques historiques pour reconstituer, à partir de l'état actuel du paysage, les dynamiques du paysage dans le temps. Elle procède à une analyse à

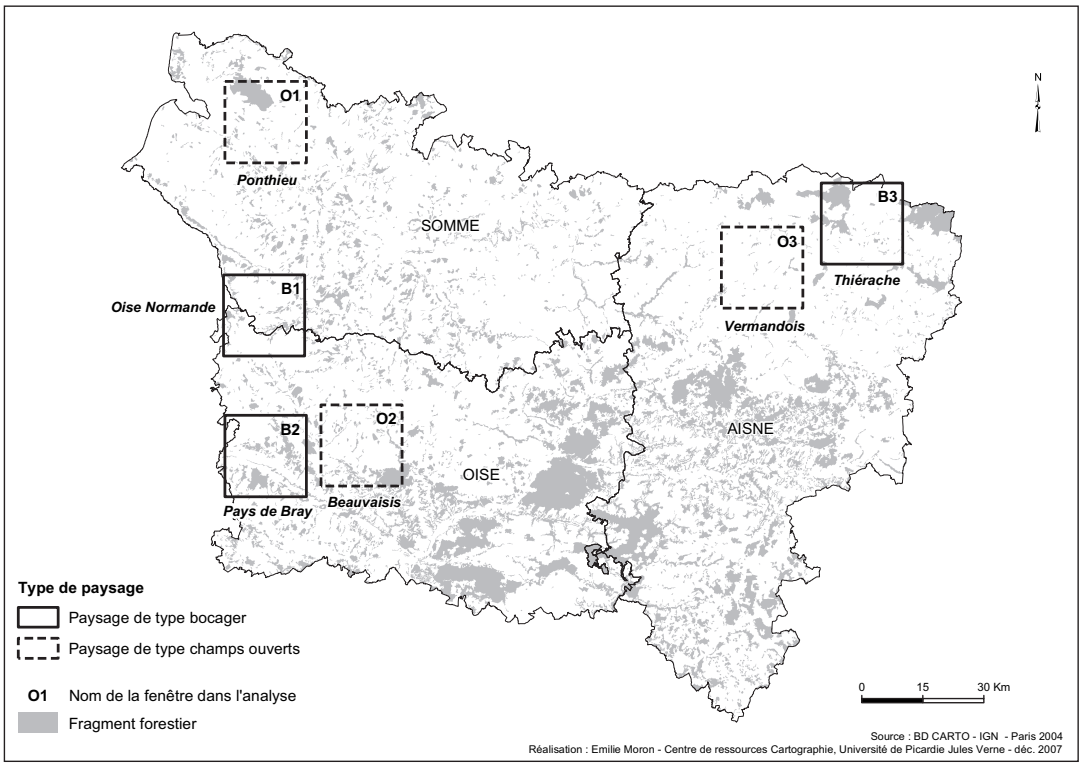


FIG. 3.1 — Représentation des 6 fenêtres d'étude de 20x20 km en Picardie. Trois fenêtres sont centrées sur un paysage de champs ouverts (les fenêtres O) et trois autres sur un paysage de bocage (les fenêtres B).

rebours, en identifiant de date en date les héritages et en proposant, ensuite, des scénarios d'évolution grâce à des analyses cartographiques et à des sources documentaires diverses (Dubois, 1996).

Dans le cadre de cette étude, l'état actuel des fragments forestiers des six fenêtres paysagères a servi de référentiel à l'analyse régressive. Il a été obtenu à l'aide de la BD Carto de l'IGN, où l'occupation du sol est réalisée à partir d'images SPOT datant de 1989 à 1994, puis il a été complété et/ou modifié en digitalisant les fragments à partir d'orthophotographies numériques (Conseil Régional de Picardie) réalisées entre 2001 et 2002. Les sources cartographiques historiques couvrent une période allant du XVIIIe au XXe siècle. La source utilisée la plus ancienne est la carte de Cassini, qui fut réalisée entre 1760 et 1815 à l'échelle d'une ligne pour 100 toises, c'est-à-dire au 1 : 86 400e. Viennent ensuite la carte d'Etat-Major au 1 : 80 000e, levée sur le terrain entre 1818 et 1881 et, enfin, les cartes IGN au 1 : 50 000e datant des années 1950-1966 (Tab.3.1).

Pour réaliser l'analyse régressive du paysage, nous avons utilisé un Système d'Information Géographique (SIG) qui permet de superposer les différentes couches d'information géographique (fragments forestiers à différentes époques, limites administratives, réseau hydrographique) afin d'effectuer diverses analyses spatiales. Ainsi, les

TAB. 3.1 — Tableau récapitulatif des sources bibliographiques. Erreur RMS étant l'erreur quadratique moyenne du géoréférencement.

Nom	Source	Echelle d'origine	Période de réalisation	Résolution	Taille du plus petit fragment (ha)	Nb de fragments de moins de 1ha / Nb total de fragments	Erreur RMS (m)
Carte de Cassini	IGN	1 : 86 400^{e}	1780-1815	Extraction du CD-Rom : 1 pixel = 6m	0.68	1 / 405	80
Carte d'Etat-Major	IGN	1 : 80 000^{e}	1818-1881	scannée en 300 dpi, 1 pixel=6.8m	0.07	343 / 1374	38
Carte des années 50-60	IGN	1 : 50 000^{e}	1950-1966	scannée en 300 dpi, 1 pixel=6.8m	0.05	1464 / 2831	6
BD-CARTO	IGN	Numérisés à partir des cartes IGN au 1 : 50 000^{e}	dates différentes en fonction des couches occupation du sol = images SPOT entre 1989 et 1994	–	0.02	2013 / 3638	–
Orthophoto-graphies numériques	Conseil Régional de Picardie	–	2001-2002	1 pixel = 1.25m			–

cartes historiques ont été intégrées au SIG (ArcView 8.3, ESRI) en les scannant, puis en les géoréférençant pour finalement digitaliser les fragments forestiers et obtenir une couche d'information géographique par date. Le géo-référencement, qui est la définition du lien existant entre la carte et sa position sur la surface de la Terre, permet de caler la carte ancienne dans le système de coordonnées de la carte de référence, ici la projection conforme de Lambert II étendu, associée au système géodésique NTF. Ainsi, le choix de points de calage se trouvant à la fois sur la carte ancienne et sur la carte de référence permet de redresser la carte ancienne dans le système de coordonnées voulu en donnant au point de la carte ancienne les coordonnées géographiques du point correspondant sur la carte de référence. Les cartes IGN au 1 :25 000e (CARTO Explorer - IGN/BAYO IMPORT) ont servi de référentiel pour déterminer les coordonnées des points de calage. Les clochers d'églises, connus pour être des objets géographiques stables à travers le temps et donc fiables (Pelletier, 2004), ont été utilisés comme points de calage. L'erreur quadratique moyenne (RMS - Root Mean Square) permet de connaître la précision géométrique du géoréférencement qui se dégrade avec l'ancienneté des sources cartographiques : elle est d'environ 80 m pour la carte de Cassini, d'environ 38 m pour les cartes d'Etat-Major et d'environ 6 m pour les cartes IGN des années 1950-1960 (Tab.3.1). Ces imprécisions peuvent avoir plusieurs causes (Baiocchi & Lelo, 2005) : les erreurs historiques de levé et/ou de représentation, la déformation de la carte historique liée aux problèmes de conservation et de projections différentes, ou encore les erreurs d'interprétation ou de précision des relevés de coordonnées sur le référentiel.

Enfin, du fait d'une absence de représentation des petits fragments sur la carte de Cassini (Dupouey *et al.*, 2007), ainsi que d'une précision de relevé augmentant avec le temps, seuls les fragments forestiers supérieurs à 1 ha ont été pris en compte dans l'analyse.

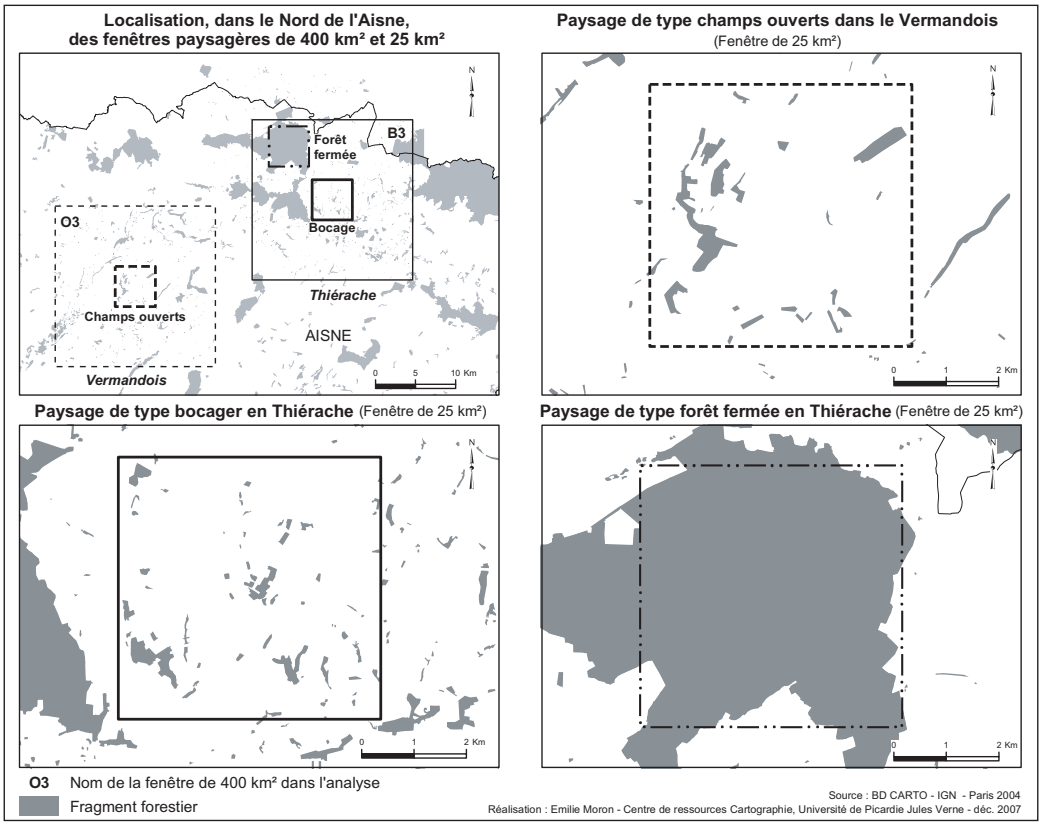


FIG. 3.2 — Localisation des fenêtres d'étude floristique de 5x5 km au Nord de l'Aisne.

3.2.3 Relevés floristiques

Afin de comparer l'effet des trois types de paysage sur la diversité végétale au sein d'un même réservoir d'espèces, les relevés floristiques ont été réalisés sur les trois fenêtres du département de l'Aisne. L'aire d'échantillonnage est de 5x5 km, les quadrats étant situés au sein des fenêtres de 20x20 km (Fig. 3.2).

Les données floristiques de la fenêtre forêt « non fragmentée » (forêt du Nouvion) sont issues d'un total de 139 relevés phytosociologiques réalisés entre 1995 et 1997 (Decocq, 1997). Pour les deux autres fenêtres, la liste des espèces végétales vasculaires a été établie pendant l'été 2007 sur un ensemble de 62 fragments forestiers pour la fenêtre de bocage, et de 29 fragments forestiers pour la fenêtre située dans un paysage de champs ouverts. Pour effectuer les comparaisons inter-fenêtres, l'ensemble des inventaires a été utilisé afin d'obtenir une estimation plus complète du réservoir d'espèces. Cependant, pour les comparaisons entre les fragments, seuls 90 inventaires de la forêt du Nouvion ont été retenus, correspondant aux relevés phytosociologiques effectués à la même saison que les listes floristiques des autres fenêtres.

Les mesures de richesse en espèces ont été faites selon trois catégories : (i) la richesse spécifique totale, (ii) la richesse spécifique en ligneux, et (iii) la richesse spécifique en plantes herbacées forestières. La richesse spécifique en ligneux est obtenue à partir des types biologiques de Raunkier, répertoriés dans Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1991) et comprend les phanérophytes, les nanophanérophytes ainsi que les espèces intermédiaires entre ces deux classes. La richesse spécifique en plantes herbacées forestières est obtenue en comptabilisant les espèces non-ligneuses des groupements phytosociologiques « forestiers » d'Oberdorfer (Oberdorfer *et al.*, 1990). Ainsi, seules les classes 8.2, 8.3 et 8.4 d'Oberdorfer ont été retenues. Certaines espèces, considérées comme indifférentes (classées x. dans la classification d'Oberdorfer (Oberdorfer *et al.*, 1990)), ont été ajoutées à la liste des espèces herbacées forestières car vivant uniquement en milieu forestier dans notre région. Ces espèces sont : *Athyrium filix-femina, Carex brizoides, Dryopteris carthusiana* et *dilatata, Hieracium murorum, Luzula pilosa, Oxalis acetosella, Primula elatior, Pteridium aquilinum, Rubus caesius* et *Veronica officinalis*.

3.2.4 Analyse des données

La dynamique du paysage forestier des différentes fenêtres de Picardie a été décrite au travers d'histogrammes représentant les différentes variables paysagères des fragments forestiers : leur nombre, la surface totale occupée, le périmètre total et le rapport surface/périmètre. Une analyse en composante principale (ACP) a ensuite permis (i) d'isoler les facteurs les plus représentatifs du changement du paysage forestier et (ii) de représenter la trajectoire parcourue par chacune des fenêtres paysagères au cours des siècles. Outre les variables paysagères étudiées au travers des histogrammes, la surface et le périmètre moyen des fragments, le rapport nombre de fragments/surface totale (permettant de rendre compte de la fragmentation) ainsi qu'un indice de forme $perimetre/2 * \sqrt{\pi * surface}$ (Moser *et al.*, 2002) ont également été intégrées à l'ACP. La recherche d'un effet « paysage » sur la richesse spécifique des fragments forestiers des trois fenêtres a été effectuée à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, suivi des tests post-hoc de Behrens-Fisher. En raison de la relation logarithmique liant la richesse à la surface (MacArthur & Wilson, 1963), les comparaisons statistiques entre les fragments des différentes fenêtres ont été effectuées en considérant la richesse pondérée par la surface ($S_p = log(richesse)/log(surface)$).

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Development Core Team, 2007) (librairies « vegan » (Oksanen *et al.*, 2007) et « npmc » (Helms & Munzel, 2007)).

3.3 Résultats

3.3.1 Analyse régressive du paysage

La dynamique du paysage forestier de notre zone d'étude est représentée sur la Fig.3.3. Le nombre de fragments forestiers est en constante augmentation depuis 1760 (Fig.3.3.a) alors que la surface forestière totale est restée à peu près identique, malgré une légère diminution entre 1760 et 1880, suivie d'une augmentation faible mais continue au

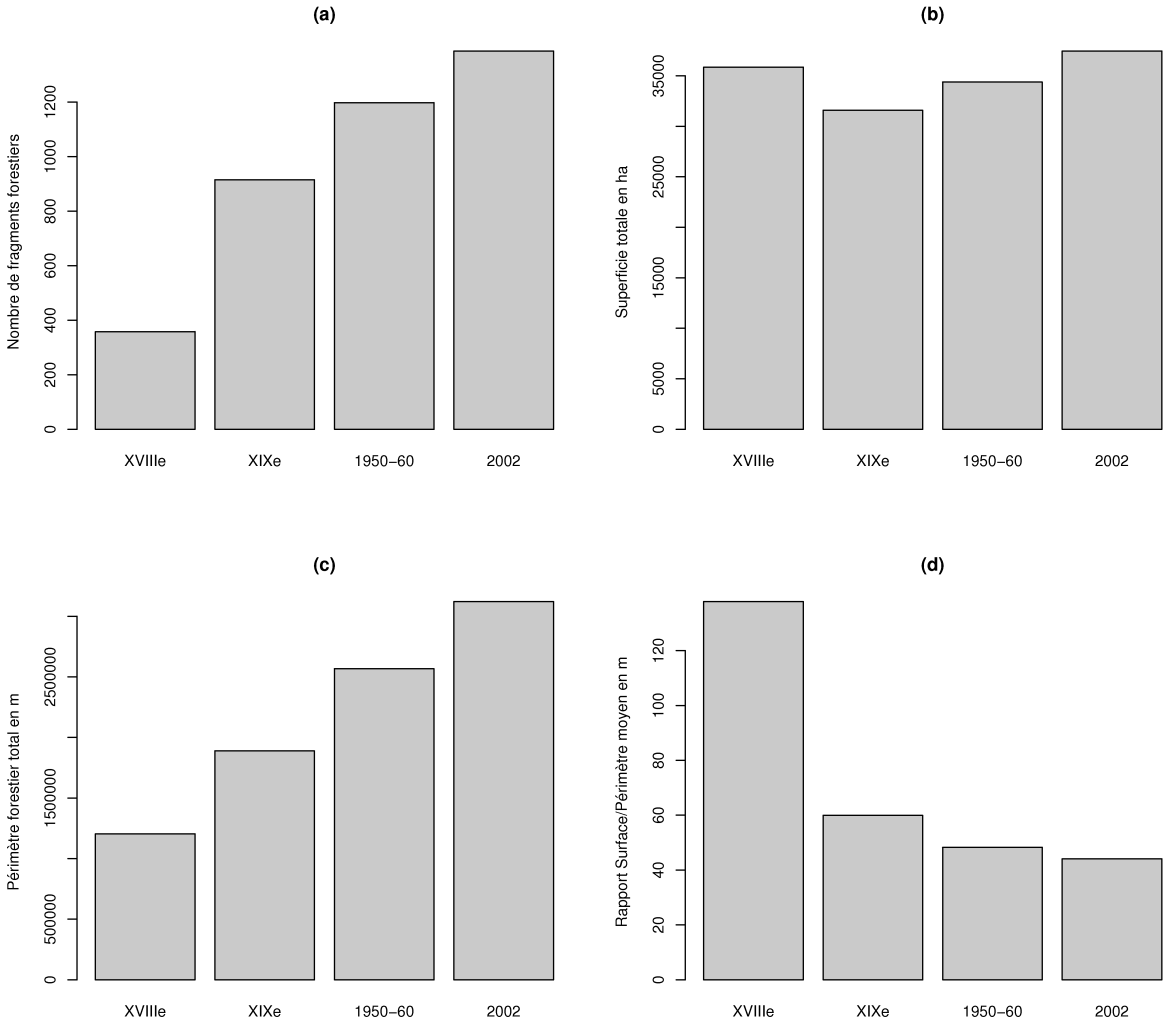


FIG. 3.3 — Dynamique du paysage forestier des 6 fenêtres paysagères entre la fin du XVIIIe siècle et 2002 pour le nombre de fragments forestiers (a), la superficie forestière totale (b), le périmètre forestier total (c) et le rapport surface/périmètre moyen (d).

cours des années suivantes (Fig.3.3.b). Ces résultats suggèrent que le paysage forestier picard est, depuis le XVIIIe siècle, dans une dynamique de fragmentation croissante. Les Fig.3.3.c et d confirment cette tendance. On peut ainsi observer que le rapport surface/périmètre diminue de 1760 à nos jours, de manière plus prononcée entre 1760 et 1880. Ces résultats traduisent à la fois une diminution de la surface moyenne des fragments et une tendance à une forme de plus en plus complexe de ces fragments.

Alors que l'augmentation du nombre de fragments est générale pour l'ensemble des fenêtres (Fig.3.4.a), la surface forestière totale est, quant à elle, plus variable (Fig.3.4.b). En effet, on peut observer que pour trois des

fenêtres paysagères (O1, O3 et B3) on assiste à une brusque diminution de la surface forestière entre 1760 et 1880, suivie d'une augmentation régulière entre 1880 et 2002. Les trois fenêtres restantes ont profité d'une augmentation croissante du couvert forestier au cours du temps. Ces trois dernières fenêtres sont celles qui correspondent aux régions du Beauvaisis, du Pays de Bray et de l'Oise-normande, c'est à dire des fenêtres géographiquement proches, situées à l'ouest de la Picardie. Cette même tendance peut être remarquée pour la dynamique du périmètre total mais reste cependant beaucoup moins marquée en raison des lois géométriques liant le périmètre à la surface. On peut en revanche observer que pour l'ensemble des fenêtres, le rapport surface/périmètre diminue brusquement entre 1760 et 1880 suivant ainsi la dynamique globale observée sur la Fig.3.3.d.

La Fig.3.5. nous montre les résultats de l'analyse en composante principale réalisée sur chacune de nos fenêtres paysagères pour chaque date. Les deux premiers axes expliquent à eux seuls 83% de la variance et sont essentiellement corrélés, pour l'axe 1, à la surface moyenne des fragments forestiers et au rapport surface/périmètre et, pour l'axe 2, au périmètre total, à l'indice de forme et au nombre de fragments. Toutes les fenêtres suivent des trajectoires à peu près similaires, avec une orientation plutôt parallèle à l'axe 1 pour la période de transition entre le XVIIIe et le XIXe siècle, mais, surtout, une orientation selon l'axe 2 pour les périodes suivantes. Ceci correspond à une importante diminution des surfaces forestières totales et moyennes entre le XVIIIe et le XIXe siècle suivie d'une fragmentation pour les années suivantes (augmentation du nombre, de l'indice de forme et du périmètre total). Cependant, les deux fenêtres du département de l'Aisne (B3 et O3) se singularisent par un segment plus long selon l'axe 1 entre le XVIIIe et le XIXe siècle, témoignant d'une forte diminution de la surface forestière des fragments entre ces deux dates, environ 3,5 fois plus importante que pour les autres fenêtres.

3.3.2 Richesse en espèces végétales

Les résultats des analyses floristiques des fragments forestiers des trois fenêtres paysagères de l'Aisne sont présentés dans le tableau 3.2. À l'échelle du paysage, la comparaison des réservoirs d'espèces entre fenêtres montre que la fenêtre forestière contient 30% d'espèces en moins que les autres fenêtres pour une surface forestière totale au moins 16 fois plus grande. La richesse totale (St) est très similaire entre la fenêtre bocagère et celle de champs ouverts. La fenêtre forestière contient beaucoup moins d'espèces de ligneux que les autres fenêtres, alors que le nombre d'espèces strictement forestières est comparable entre les trois fenêtres. L'examen des proportions montre que la fenêtre forestière comporte, proportionnellement à sa richesse floristique totale, plus d'espèces forestières que les fenêtres bocagères et de champs ouverts.

À l'échelle des fragments forestiers, la comparaison des richesses spécifiques ne montre pas de différence significative entre le bocage et les champs ouverts, notamment à cause de la grande dispersion des valeurs (voir erreur standard). En revanche, les relevés de la forêt du Nouvion comportent en moyenne beaucoup moins d'espèces que les fragments forestiers se trouvant dans des paysages de type bocager et de champs ouverts. Ces différences

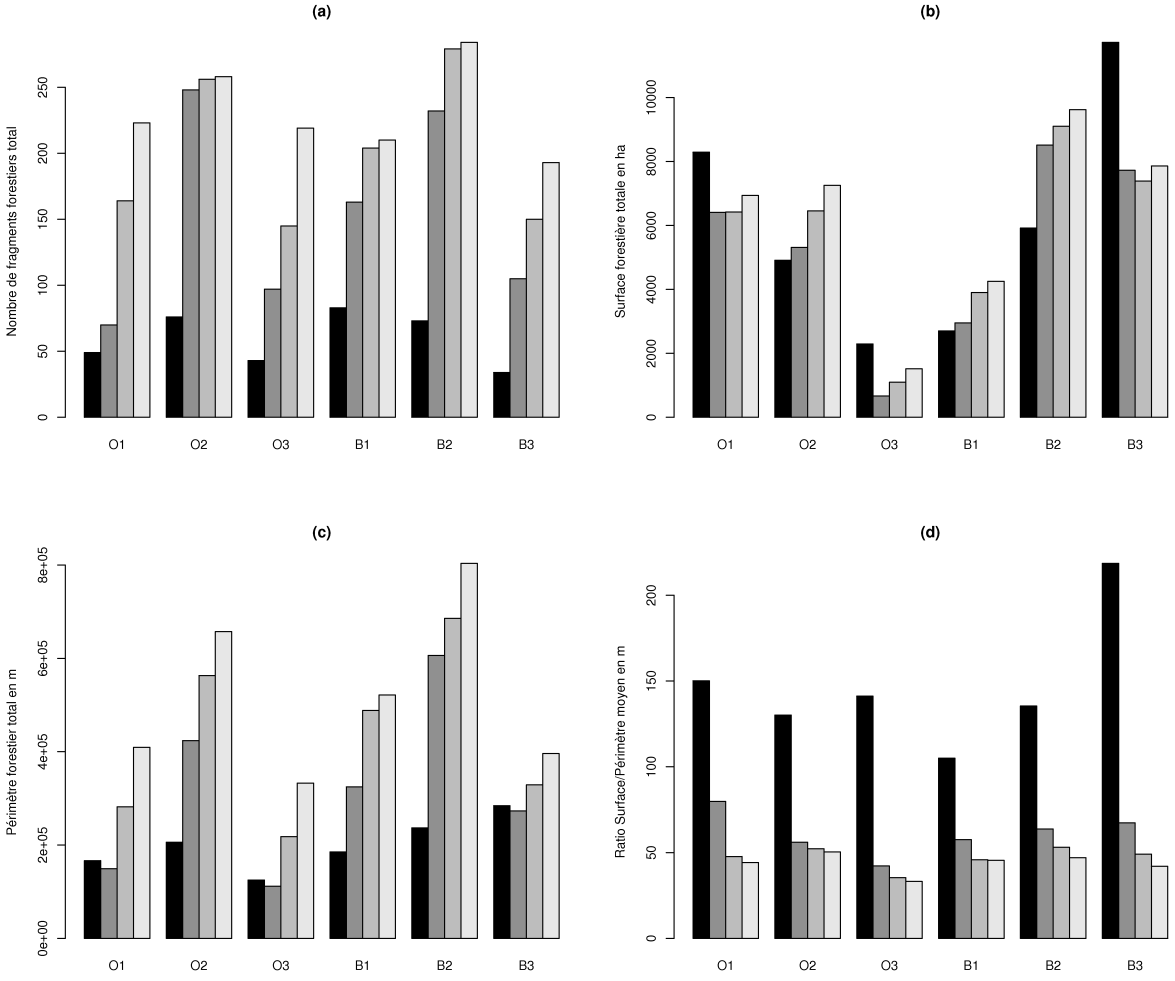


FIG. 3.4 — Dynamique du paysage forestier pour chacune des fenêtres paysagères avec le nombre de fragments forestiers total (a), la surface forestière totale (b), le périmètre forestier total (c) et le ratio surface/périmètre moyen (d). Pour chaque fenêtre, les 4 dates successives sont représentées de gauche à droite de 1760 (en noir), 1880, 1950 et 2002 (en gris clair). Les fenêtres O correspondant aux fenêtres de champs ouverts et les fenêtres B aux fenêtres bocagères, et les chiffres suivants correspondent en 1 au département de la Somme, 2 au département de l'Oise et 3 à celui de l'Aisne.

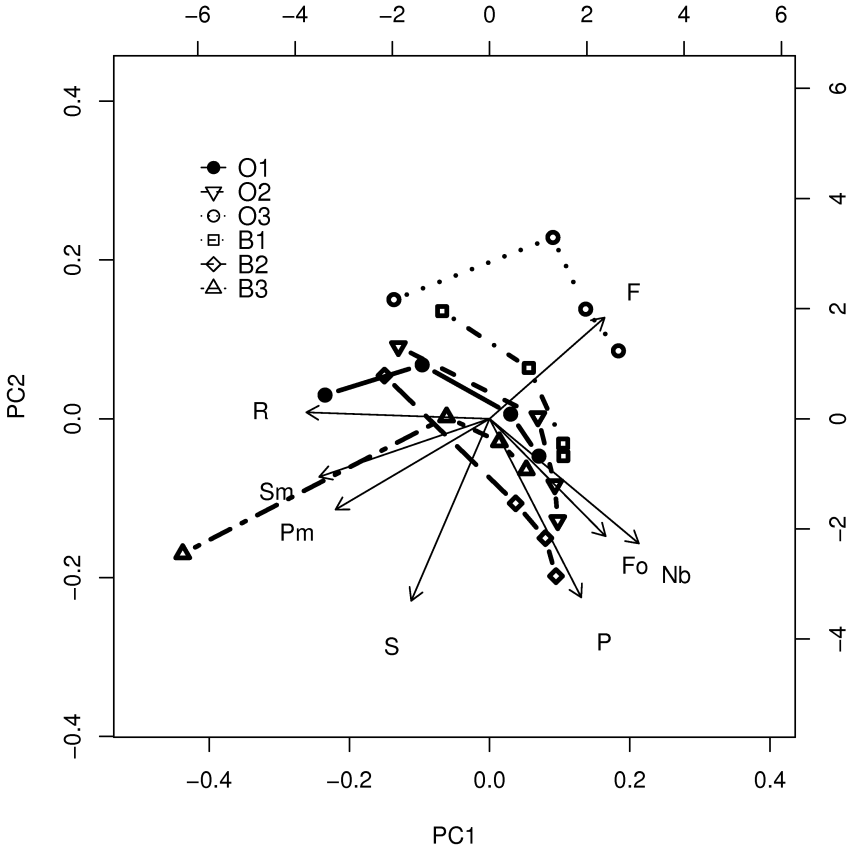


FIG. 3.5 — Représentation des deux premiers axes de l'analyse en composante principale. Chaque ligne correspondant à la trajectoire de chacune de nos fenêtres paysagères. Les fenêtres O correspondant aux fenêtres de champs ouverts et les fenêtres B aux fenêtres bocagères, et les chiffres suivants correspondent en 1 au département de la Somme, 2 au département de l'Oise et 3 à celui de l'Aisne. Nb est le nombre de fragments forestiers, P le périmètre total, S la surface totale, Pm le périmètre moyen de chaque fragment et Sm leur surface moyenne, R le ratio surface/périmètre moyen, F la fragmentation (nombre de fragments/surface) et Fo l'indice de forme.

TAB. 3.2 — Résultats des analyses floristiques à l'échelle de la fenêtre paysagère et à l'échelle du fragment. P est la probabilité issue des tests de Kruskal-Wallis entre les fragments des différentes fenêtres. Les comparaisons post-hoc ont été effectuées avec le test de Behrens-Fisher : deux lettres identiques indiquent que les groupes ne diffèrent pas significativement. S_p est le rapport du logarithme du nombre d'espèces sur le logarithme de la surface. Les valeurs entre-parenthèses représentent les erreurs standard des moyennes calculées. A l'échelle du fragment et pour la fenêtre de forêt fermée les valeurs ont été calculées sur 90 relevés (surface moyenne du relevé de 0,07ha).

	Forêt		Bocage		Champs ouverts		P
ECHELLE PAYSAGÈRE							
Nb de fragments	1		62		29		
Surface en ha	2260		119		137		
- cumulée	–		1.91		4.71		
- moyenne							
Richesse spécifique totale (S_T)							
- Nb d'espèces total	202		302		256		
Richesse spécifique en ligneux							
- Nb d'espèces total	32		54		49		
- Proportion de S_T	15.84		17.88		19.14		
Richesse spécifique en herbacées forestières							
- Nb d'espèces total	58		59		53		
- Proportion de S_T	28.71		19.54		20.70		
ECHELLE DU FRAGMENT							
Richesse spécifique totale (S_T)							
- Nb d'espèces moyen	20.28	(0.09)	65.50	(0.41)	58.93	(0.96)	
- S_p	-1.09^a	(2.10^{-3})	2.60^b	(0.74)	14.51^b	(2.62)	0.02
Richesse spécifique en ligneux							
- Nb d'espèces moyen	6.34	(0.04)	17.18	(0.09)	20.10	(0.19)	
- S_p	-0.64^a	(3.10^{-3})	2.23^b	(0.51)	10.64	(1.90)	0.03
Richesse spécifique en herbacées forestières							
- Nb d'espèces moyen	8.70	(0.04)	19.40	(0.15)	15.97	(0.27)	
- S_p	-0.77^a	(2.10^{-3})	2.25^b	(0.52)	9.18^b	(1.64)	0.03

concernent toutes les catégories d'espèces, les valeurs brutes de richesse spécifique, ainsi que les valeurs pondérées par la surface des relevés.

3.4 Discussion

La comparaison des surfaces forestières et du nombre de fragments à travers les siècles montre que, depuis le XVIIIe siècle, la région Picardie est caractérisée par une dynamique croissante de fragmentation des massifs forestiers, avec une surface forestière totale constante et une forte augmentation du nombre de bois. La déforestation en Picardie avait cependant commencé beaucoup plus tôt, puisque dès l'époque romaine, les hommes n'ont cessé de convertir des espaces forestiers en domaines agricoles (Demangeon, 1973; Doyen, 2003). Une réduction encore plus forte des massifs forestiers au profit de la culture est observable entre la fin du XVIIIe et le XIXe siècle, à cause de la multiplication des petits cultivateurs et, surtout, de l'arrivée de la betterave à sucre (Demangeon, 1973).

En effet, cette culture s'est installée en Picardie entre 1812 et 1875 grâce à divers programmes politiques (Fiette, 1960). Ce sont surtout les fenêtres de l'Aisne et du Nord de la Somme qui ont vu le plus leurs surfaces forestières réduites entre la fin du XVIIIe et la fin du XIXe siècle. Les régions du sud-ouest de la Picardie ont été beaucoup moins sujettes à l'introduction de cette culture et se sont davantage orientées vers l'élevage (Demangeon, 1973), du fait de terres plus pauvres et moins propices à la culture de la betterave.

L'Aisne est particulièrement touchée par cette déforestation puisque les deux fenêtres montrent une trajectoire complètement différente sur les axes de l'analyse en composante principale. Pour la fenêtre du paysage de champs ouverts, l'introduction de la culture de la betterave à sucre est vraisemblablement la principale responsable de la perte de surface forestière. L'Aisne est toujours le premier département français producteur de betteraves et le Vermandois l'une des localités la mieux adaptée à sa production (Fiette, 1960, 1995). La fenêtre bocagère était, quant à elle, un paysage autrefois beaucoup plus ouvert, puisque le bocage est relativement récent dans cette région, ne datant que de la fin du XVIIIe siècle (Van Calster *et al.*, 2008). Mais le faible rendement des terres pour la culture en raison du climat frais et humide et du sol imperméable a favorisé la conversion progressive de cette région à l'élevage. Ainsi, dans la seconde moitié du XIXe siècle, 24% de la superficie des terres arables disparaissent tandis que la surface prairiale augmente de 21% (Fiette, 1960; Van Calster *et al.*, 2008). La surface forestière est, quant à elle, restée relativement stable du XIe jusqu'au XVIIe siècle et du XIXe siècle jusqu'à nos jours. C'est au XVIIIe siècle qu'elle a connu sa plus forte régression (Van Calster *et al.*, 2008).

Cette brutale modification du paysage forestier entre la fin du XVIIIe et la fin du XIXe siècle doit cependant être relativisée du fait de la qualité variable et du niveau de précision des cartes de Cassini. En effet, l'utilisation de ces cartes reste critiquée (Dupouey *et al.*, 2007). Malgré leurs imprécisions, ces cartes peuvent néanmoins révéler des informations importantes à condition de travailler à une échelle suffisamment petite. En effet, une approche au niveau du paysage, sur une aire d'étude relativement large et incluant seulement les massifs forestiers de taille assez grande (supérieur à 1 ha) permet de s'affranchir en partie de l'imprécision de ces cartes. En outre, ces résultats restent semblables aux études déjà effectuées dans la région (Demangeon, 1973).

Avec la fragmentation croissante de la surface forestière, la longueur de lisière n'a cessé d'augmenter au cours des siècles, ce qui favorise le développement des espèces héliophiles au détriment des espèces strictement forestières, typiquement sciaphiles. En outre, la fragmentation isole de plus en plus les massifs, entravant les échanges génétiques et spécifiques (Jacquemyn *et al.*, 2002; Verheyen & Hermy, 2004). Les espèces forestières, qui possèdent de plus faibles capacités de dispersion (Ehrlén *et al.*, 2006; Verheyen & Hermy, 2001*a*) se retrouvent ainsi encore plus isolées et la colonisation floristique de nouveaux fragments forestiers devient alors de plus en plus difficile (Honnay *et al.*, 2002; Kolb & Diekmann, 2005; Verheyen *et al.*, 2003*c*).

À l'échelle du paysage, la comparaison des réservoirs d'espèces entre fenêtres a montré que le bocage et les champs ouverts présentaient des valeurs de richesse spécifique totale similaires (environ 300 espèces par fenêtre) et supérieures à celle de la fenêtre forestière (202 espèces). Le nombre d'espèces herbacées forestières étant proche dans les trois fenêtres étudiées (53 à 58 espèces), la fenêtre forestière se démarque des autres par l'absence (i) de certaines espèces introduites telles que *Pinus sylvestris*, *Juglans regi*a ou *Robinia pseudoacacia*, (ii) d'espèces calcicoles telles que *Viburnum lantana* ou *Rhamnus cathartica*, (iii) d'espèces ligneuses arbustives caractéristiques des haies et fourrés (*Mespilus germanica* ou *Euomymus europaeus*) et (iv) de certaines herbacées forestières (*Melica uniflora, Sanicula europaea, Viola odorata*). Concernant les espèces introduites, leur présence est due aux propriétaires de petits fragments forestiers qui plantent ces espèces à visée ornementale ou pour les ressources qu'elles produisent (*Juglans regia*). Concernant l'aspect géologique, la portion étudiée de la forêt du Nouvion ne présente pas d'affleurement de craie comme c'est le cas pour plusieurs bois des fenêtres de bocage et de champs ouverts. Elle ne permet donc pas l'installation des espèces calcicoles et sa richesse floristique est simplement limitée par son uniformité géologique. L'absence des arbustes dans la fenêtre de forêt fermée pourrait être la conséquence de la fermeture du milieu et de l'élimination des strates sous-arbustives par les gestionnaires. Le mode de gestion des forêts est l'un des facteurs agissant le plus sur la composition floristique (Decocq *et al.*, 2005) et la forêt du Nouvion étant une forêt exploitée et gérée depuis des siècles (Dubois, 1986), son exploitation doit avoir un impact sur sa diversité végétale. Enfin, l'absence de certaines espèces herbacées forestières signifie que les paysages de bocage et de champs ouverts sont aussi des réservoirs originaux de diversité forestière.

Ces résultats montrent également que, malgré la faible surface forestière ancienne (i.e., ayant existé en continu depuis le XVIIIe siècle, correspondant à 0,79 et 5,96% de la surface forestière actuelle pour les fenêtres bocagères et de champs ouverts respectivement), les paysages non-forestiers hébergent les mêmes espèces herbacées forestières que le paysage forestier au sens strict. Cette diversité forestière du bocage et des champs ouverts peut être interprétée soit comme des reliques de fragments anciens ayant persisté dans la matrice agricole, soit comme une flore « récente », qui s'est constituée *de novo* à partir des grands massifs forestiers les plus proches et/ou par le jeu des immigrations/extinctions entre fragments, caractéristique du fonctionnement des méta-communautés. Dans tous les cas, l'absence de haies dans la fenêtre de champs ouverts ne semble pas influencer la diversité de la fenêtre en comparaison avec celle du bocage. Cela suggère que le rôle des haies dans les échanges d'espèces entre fragments forestiers est à relativiser.

À l'échelle des fragments/relevés, le paysage forestier se démarque des autres par des valeurs de richesse spécifique totale, ligneuse et d'herbacées forestières plus faibles que dans les autres fenêtres, suggérant un effet « filtre » du milieu forestier. Le supplément d'espèces observé dans le bocage et les champs ouverts pourrait être lié aux caractéristiques des fragments forestiers de ces fenêtres. Ces fragments sont plus petits et présentent donc un ratio

lisière/surface totale du fragment important. Ce périmètre de contact important avec les écosystèmes adjacents, associé à des niveaux de perturbation élevés des fragments, les rendent propices à accueillir des espèces héliophiles, rudérales, nitrophiles, et généralistes (e.g. *Artemisia vulgaris, Chelidonium majus*), communes dans les parcelles cultivées adjacentes. Ces espèces sont généralement exclues des milieux forestiers anciens, du fait de leur fermeture et des modifications de l'humus (Verheyen *et al.*, 1999). Les paysages de bocage et de champs ouverts seraient donc caractérisés par une pénétration plus importante des espèces de champs ou de prairies dans le milieu forestier (e.g. *Achillea millefolium, Ranunculus acris, Trifolium pratense*).

À l'échelle des fragments, une partie de la différence de richesse spécifique observée entre la forêt non fragmentée et les paysages de bocage et de champs ouverts, pourrait être une conséquence des modes d'échantillonnage. En effet, l'analyse des relevés de la forêt du Nouvion se fonde uniquement sur des relevés intra-forestiers, ne considérant pas les lisières et ne permettant donc pas de recenser toutes les espèces héliophiles. Toutefois, à l'échelle du paysage, où les ourlets forestiers de la fenêtre de forêt non fragmentée sont étudiés, il existe toujours une différence importante de richesse spécifique entre la fenêtre de forêt non fragmentée et celles de bocage et de champs ouverts ; ceci suggère donc un effet modéré du mode d'échantillonnage sur l'observation de la richesse spécifique.

La surface forestière des fenêtres agricoles étudiées en Picardie est caractérisée par une fragmentation croissante depuis le XVIIIe siècle. Mais, malgré les effets néfastes souvent imputés à la fragmentation, cette dernière ne semble pas réduire la diversité végétale, ni à l'échelle locale des fragments forestiers, ni à l'échelle paysagère. La richesse en espèces herbacées forestières est similaire, même dans la fenêtre où les fragments sont les plus isolés (fenêtre de champs ouverts). La différence vient surtout des espèces non strictement forestières, plus nombreuses en paysage forestier fragmenté. La fragmentation s'accompagne donc d'une augmentation de l'hétérogénéité écologique, favorable à la coexistence de nombreuses espèces ayant des exigences différentes. Contrairement à ce qui est rapporté pour la biodiversité animale, la fragmentation forestière semble donc jouer un rôle mineur, voire négligeable, sur l'érosion de biodiversité, tant que les fragments de forêts anciennes sont conservés dans le paysage. D'autres facteurs, comme la densification du couvert forestier (et la disparition des milieux ouverts qui y est associée) et les retombées atmosphériques d'azote jouent probablement un rôle beaucoup plus important (Van Calster *et al.*, 2008).

CHAPITRE

4 Déterminants de la végétation de fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés

4.1 Introduction

La fragmentation des habitats est reconnue comme l'une des principales menaces pesant sur la biodiversité à l'échelle planétaire (Wilcox & Murphy, 1985 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Tilman *et al.*, 1994). Les effets de la fragmentation incluent la perte pure d'habitat, la réduction de la surface d'habitat restante et l'augmentation de son isolement spatial. Ces trois facteurs influencent la viabilité des populations, la dispersion et la persistance à long terme des espèces végétales (Jacquemyn *et al.*, 2003 ; Lindborg & Ehrlén, 2002 ; Matthies *et al.*, 2004). Premièrement, la destruction de l'habitat amène inévitablement à l'extinction des espèces qui occupent ces habitats (extinction déterministe ; Gilpin & Soulé, 1986). Deuxièmement, la diminution de la surface restante de l'habitat entraîne une diminution de la richesse spécifique, conformément aux prédictions de la relation aire – espèces (SAR ; Rosenzweig, 1995). Actuellement, on ignore toujours si ce déclin de la richesse spécifique est dû à la réduction de surface en tant que telle (extinction stochastique dépendante de la surface ; Pimm *et al.*, 1988) ou à celle de l'hétérogénéité environnementale (hypothèse de la diversité des habitats ; Lack, 1976). La réduction de la taille des fragments forestiers est également associée à une augmentation du rapport lisière / intérieur forestier, qui est souvent néfaste aux espèces spécialistes, mais bénéfique pour les espèces provenant des habitats ouverts voisins (Cousins & Eriksson, 2001 ; Ries *et al.*, 2004). Troisièmement, l'augmentation de l'isolement des fragments forestiers réduit la migration entre eux, ce qui diminue le taux de colonisation des fragments récents et, spécialement, pour les espèces avec de faibles capacités de dispersion (Honnay *et al.*, 2002).

En Europe de l'ouest, les fragments forestiers actuels ne sont pas seulement le résultat de la fragmentation d'un antique bloc forestier jadis plus vaste ; au contraire, ils sont souvent issus d'une reforestation plus ou moins récente d'anciennes terres agricoles (Honnay *et al.*, 2005). Les fragments forestiers actuels sont donc épars, de qualité, d'âge et d'isolement différents, et inclus dans une matrice agricole plus ou moins hostile (Peterken & Game, 1981 ;

Robinson & Sutherland, 2002). Trois types de facteurs peuvent contribuer à l'assemblage local des communautés dans ces fragments forestiers. Premièrement, les facteurs locaux (i.e. à l'échelle du fragment), tels que la surface, la composition chimique du sol, la disponibilité en eau, la topographie, les perturbations ou la gestion forestière, qui sont tous reconnus comme limitant le recrutement, l'établissement et la persistance des espèces végétales. Deuxièmement, les facteurs paysagers, incluant la configuration spatiale des fragments (Honnay *et al.*, 2002) et la composition de la matrice environnante (Laurance *et al.*, 2007 ; Laurance, 2008) influencent les mouvements des organismes – les plantes et leurs vecteurs animaux – entre les fragments. En général, quand la distance entre les fragments diminue, la connectivité fonctionnelle augmente (Honnay *et al.*, 2002) et, donc, les forces égalisatrices agissent sur la composition floristique des fragments. De tels processus ont été très étudiés dans le cadre théorique de la Biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967) et de la dynamique des métapopulations (Levins, 1969 ; Hanski, 1999). Ces deux théories supposent que les fragments forestiers possédant les conditions favorables à l'accueil des espèces focales sont séparés les uns des autres par des habitats hostiles (mais voir Laurance, 2008). Troisièmement, les facteurs historiques ont des effets importants sur la richesse et la composition spécifiques (Hermy, 1994), au travers de la qualité de l'habitat (Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*b*) et des limites de dispersion des espèces (Bellemare *et al.*, 2002 ; Gerhardt & Foster, 2002), ce qui a amené au concept d'espèces de forêt ancienne vs. de forêt récente (Peterken & Game, 1984, revue dans Flinn & Vellend, 2005).

Bien que ces trois types de facteurs ne soient pas indépendants les uns des autres et interagissent même souvent pour contrôler les assemblages locaux d'espèces, ils sont généralement traités séparément dans les études s'intéressant à la diversité végétale dans les habitats fragmentés (Cadenasso *et al.*, 2006). En outre, la richesse et la composition spécifiques ont rarement été considérées simultanément, et jamais sous le cadre théorique des métacommunautés. Étant donnée l'importance des petits fragments forestiers dans le maintien de la diversité des paysages agricoles (de Blois *et al.*, 2002 ; Benton *et al.*, 2003), comprendre l'importance relative de ces facteurs et de leurs interactions est particulièrement pertinent en écologie de la conservation et pour l'aménagement durable des paysages. Dans cette étude, nous avons utilisé la modélisation par équations structurales (SEM) pour examiner, à partir de données empiriques, les relations existant entre des facteurs multiples (inter)agissant à différentes échelles spatiales et temporelles, et les assemblages locaux des espèces dans les fragments forestiers. La SEM est une technique statistique bayésienne multivariée, qui permet de tester des modèles empiriques, afin de quantifier l'importance relative des variables explicatives, et de tester si un effet donné est direct (e.g. l'agriculture intensive influence la richesse spécifique locale) ou indirect (e.g. l'agriculture intensive détermine la taille du fragment, qui influence la richesse spécifique locale), tout en intégrant la multicollinéarité entre les variables (Grace & Pugesek, 1997 ; McCune & Grace, 2002 ; Harrison *et al.*, 2006). Quatre hypothèses de recherche sont ainsi testées : les communautés floristiques locales sont des assemblages d'espèces forestières et non forestières qui représentent

TAB. 4.1 — Principales caractéristiques des six fenêtres paysagères.

	Fenêtres paysagères					
	Beauvaisis (OB)	Vermandois (OT)	Ponthieu (OC)	Vimeu (BC)	Pays-de-Bray (BB)	Thiérache (BT)
Coordonnées géographiques	N 49°27'20 E 2°12'19	N 49°50'32 E 3°34'19	N 50°10'70 E 1°52'25	N 49°44'30 E 1°52'21	N 49°25'52 E 1°52'49	N 49°56'61 E 3°54'58
Surface forestière cumulée (ha)	203	136	192	146	474	117
Longueur totale de haies (km)	2	12	30	38	63	216
Réservoir d'espèces	261 / 195	267 / 193	281 / 203	276 / 201	398 / 228	306 / 214
Nombre de fragments forestiers	30	29	30	32	60	62
Surface des fragments (ha)	7 (20)	5 (7)	6 (12)	5 (10)	8 (25)	2 (4)
Richesse spécifique par fragment						
Total	53 (25)	61 (22)	62 (27)	63 (31)	67 (39)	65 (22)
Ligneuses	22 (6)	20 (6)	20 (6)	20 (7)	19 (10)	17 (5)
Herbacées forestières	15 (9)	21 (8)	21 (9)	22 (11)	21 (12)	23 (8)
Herbacées non-forestières	16 (12)	20 (13)	21 (14)	20 (15)	28 (21)	25 (12)

Note : Pour le réservoir d'espèces, la première valeur est le nombre total d'espèces relevé sur le terrain et la deuxième valeur correspond au nombre d'espèces trouvé dans plus de 5% des fragments forestiers. Les valeurs sont les moyennes (± erreur standard) pour la surface des fragments et les valeurs de richesse spécifique par fragment.

une réponse unique à l'interaction des facteurs locaux, paysagers et historiques (H_1) ; la richesse spécifique d'un fragment forestier augmente avec sa taille, son âge et la proximité d'autres fragments (H_2) ; les espèces herbacées forestières sont plus sensibles à l'âge des fragments et à leur taille, alors que les espèces non forestières sont davantage influencées par le paysage environnant (H_3) ; la richesse spécifique locale des espèces arborescentes et arbustives, qui sont principalement dispersées par le vent et les oiseaux, augmente avec la proximité d'autres fragments dans le temps et l'espace (H_4).

4.2 Aire d'étude et méthodes

4.2.1 Sites d'études

Dans cette étude, nous avons sélectionné six paysages ruraux, le long d'un gradient partant d'un paysage de champs ouverts intensément cultivés et incluant des fragments forestiers très isolés, jusqu'à un paysage de bocage, géré de manière plus extensive et où les fragments forestiers sont plus ou moins connectés entre eux par un réseau dense de haies (Tab. 4.1 ; Chapitre 2).

4.2.2 Collecte des données

Dans chacun des six paysages sélectionnés, nous avons aléatoirement délimité une fenêtre d'étude de 5x5 km. Dans chacune de ces fenêtres, tous les fragments forestiers ont été parcourus de manière à inventorier toutes les espèces végétales vasculaires, suivant les recommandations de Kirby *et al*. (1986). Entre 2007 et 2008, tous les fragments ont été visités deux fois : au printemps (avril-mai) et en été (juin-septembre). Les taxons infra-spécifiques et les plantes ornementales n'ont pas été retenus pour les analyses et les espèces « collectives » (e.g. *Taraxacum officinale* agg.) ont été considérées comme un unique taxon.

Un nombre total de 58 variables a été utilisé pour expliquer les assemblages d'espèces. Ces variables ont été réparties en 3 groupes en fonction des échelles spatiales et temporelles auxquelles elles sont supposées agir : i) les facteurs locaux : hétérogénéité abiotique et anthropique, surface, périmètre et indice de forme du fragment, longueur cumulée de chemins et de rivières à l'intérieur du fragment ; ii) les facteurs paysagers : indice d'isolement, surface cumulée de forêt, de culture, de prairie ou de bâti, et longueur cumulée de haie et route, dans des rayons de 50, 100, 500, 1000 et 5000m autour de chaque fragment ; iii) les facteurs historiques : âge des fragments, couvert forestier dans des rayons de 50, 100, 500, 1000 et 5000m autour de chaque fragment à 3 dates : fin du XVIIIe, milieu du XIXe et milieu du XXe siècle (voir Annexe A pour les détails).

4.2.3 Analyse des données

4.2.3.1 Assemblage d'espèces

Pour détecter les gradients environnementaux majeurs qui déterminent les assemblages d'espèces et pour incorporer la composition spécifique comme variable dépendante dans les analyses suivantes, nous avons, dans un premier temps, réduit le nombre de dimensions de la matrice sites x espèces à l'aide d'une technique non paramétrique d'ordination (*Nonmetric Multidimensional Scaling* ou NMS). La matrice de présence/absence excluant les espèces rares (i.e. présentes dans moins de 5% des fragments) a été soumise à une NMS en utilisant la mesure de distance de Bray-Curtis (McCune & Grace (2002) ; Laughlin & Abella (2007)) et la fonction metaMDS de la librairie 'vegan' (Oksanen *et al*. (2007)) dans R (R Development Core Team (2007)).

La richesse spécifique totale (S_T), définie comme le nombre cumulé d'espèces dans un fragment forestier, a été divisée en trois groupes d'espèces : i) les ligneux (W), qui incluent toutes les phanérophytes (sensu Raunkier), indépendamment de leur stade de développement, d'après la base de données d'Ellenberg *et al*. (1991) ; ii) les espèces herbacées forestières (FH), qui incluent les espèces de tous les autres types biologiques qui appartiennent à la classe phytosociologique forestière d'après la classification d'Oberdorfer *et al*. (1990). La liste originelle a été modifiée pour inclure des espèces restreintes aux habitats forestiers dans notre région d'étude (Chapitre 3 ; Annexe B) ; iii) les espèces herbacées non forestières (NFH), qui correspondent à toutes les espèces qui ne sont pas incluses

dans les deux groupes précédents, i.e. les espèces qui ont leur optimum soit dans les habitats associés aux forêts (e.g. lisières, coupes) ou des habitats non forestiers (e.g. prairies, terres arables). S_W, S_{FH} et S_{NFH} sont définis comme les richesses spécifiques des trois groupes précédemment décrits. Par conséquent, $S_T = S_W + S_{FH} + S_{NFH}$.

4.2.3.2 Modélisation par équations structurales

La procédure de SEM commence par la création d'un modèle conceptuel général fondé sur nos connaissances *a priori*. Nous avons ensuite amélioré statistiquement ce modèle en suivant la méthode préconisée parMalaeb *et al.* (2000). Nous avons émis l'hypothèse que les variables locales (LOC), paysagères (LAND) et historiques (HIST) partageaient une influence sur la composition et la richesse spécifiques (RICH). L'avantage des SEM est que ces variables peuvent être considérées comme des variables latentes (i.e. qui ne peuvent pas être directement mesurées), estimées à partir de plusieurs variables mesurées (variables indicatrices) directement influencées par la variable latente qu'elles sont supposées décrire. La variable latente LOC est estimée à partir des mesures structurelles du fragment et de toutes les variables mesurées dans le fragment forestier ; la variable latente LAND est estimée à partir des variables d'occupation du sol, de longueurs de haies et de routes dans le paysage environnant ; la variable latente HIST est estimée par l'âge des fragments forestiers et leur isolement historique. Pour le modèle testant l'influence de ces variables sur la composition végétale, nous avons inclus trois autres variables latentes : une par axe de NMS, en utilisant les scores des sites comme variable indicatrice. Pour les modèles analysant la richesse spécifique, nous avons successivement utilisé les mesures de richesse S_T, S_W, S_{FH} et S_{NFH} comme variable indicatrice de la variable latente RICH. Nous avons tout d'abord utilisé une approche de « génération du modèle » (*model generating*) sur S_T puis nous avons testé ce modèle sur les autres mesures de richesse (S_W, S_{FH} et S_{NFH}) selon une approche « confirmatoire » (*strictly confirmatory* ; McCune & Grace, 2002 ; Arhonditsis *et al.*, 2006).

Puisque l'histoire et le paysage sont supposés avoir des effets sur les conditions locales, nous avons ajouté des liens entre les variables latentes HIST et LOC et entre LAND et LOC. Ces liens n'ont pas pu être ajoutés au modèle de composition en raison de problèmes de surestimation du modèle. Pour rendre compte de l'erreur de mesure et pour éviter les erreurs de variance négatives, nous avons imposé une erreur de 10% aux mesures de richesses spécifiques et aux scores des axes de NMS et une erreur de variance de 5% pour la densité des haies et la surface forestière présente sur les cartes du milieu du XXe siècle (Malaeb *et al.*, 2000 ; Arhonditsis *et al.*, 2006). L'ajout des erreurs de variance se justifie pour les mesures de diversité par le fait que sur le terrain certaines espèces ont pu être manquées dans l'inventaire exhaustif des communautés. L'imprécision des cartes anciennes et l'erreur de calage dans le Système d'Information Géographique (SIG) justifie également l'ajout d'une erreur de variance. Le nombre impressionnant de haies digitalisées ($N = 65\,534$) ainsi que la résolution des photographies aériennes utilisées pour la caractérisation de ces objets permet aussi de supposer une certaine imprécision dans la quantification de cette variable.

Avant les analyses de SEM, la normalité de toutes les variables explicatives a été testée en utilisant les tests de D'Agostino et des transformations box-cox ont été appliquées pour améliorer la distribution des variables (librairies 'fbasics' Wuertz, 2007 et 'car' Fox, 2008 dans R, R Development Core Team, 2007). Nous avons également testé les relations linéaires et non-linéaires (par l'examen du terme quadratique) entre les variables explicatives et les variables dépendantes, en examinant les graphiques et en testant les régressions dans R. Seules les variables explicatives montrant une relation significative avec au moins une des variables dépendantes ont été retenues. En suivant les recommandations de McCune & Grace (2002), les variables explicatives ont été relativisées afin d'homogénéiser les échelles de valeurs en utilisant la formule :

$$\widehat{x_i} = \frac{x_i - min(x)}{max(x) - min(x)}. \tag{4.1}$$

Le logiciel LISREL 8.3 (Jöreskog & Sörbom, 1993) a été utilisé pour effectuer la SEM. Pour être considérée comme significative et retenue dans le modèle final, une variable indicatrice doit significativement expliquer une partie de la variance quand les autres variables indicatrices sont incluses dans le modèle. Pendant l'évaluation du modèle, des indices de modification sont également proposés par LISREL 8.3, et permettent de définir des modèles alternatifs en re-spécifiant certains paramètres (Grace & Pugesek, 1997 ; Laughlin & Abella, 2007). Ces indices de modification servent uniquement de guide pour l'amélioration du modèle et doivent être justifiés par des fondements théoriques (Grace & Pugesek, 1997).

Le modèle a été estimé en utilisant la méthode de '*Robust Maximum Likelihood*' car la condition de normalité n'était pas vérifiée (Mels, 2004). L'hypothèse nulle (testée par un test du Chi^2) est que le modèle défini *a priori* permet d'expliquer les données observées ; une probabilité supérieure à 0,05 indique un modèle statistiquement correct. Le test du χ^2 étant instable pour de grands échantillons, nous avons également utilisé le RMSEA (*Root Mean Square Error of Approximation*) comme un indice mesurant l'ajustement du modèle. Une valeur de RMSEA inférieure à 0,08 indique que le modèle théorique explique significativement les données observées (Arhonditsis *et al.*, 2006). Les relations incluses dans le modèle final ont été évaluées par des tests *t* et en testant les conséquences du retrait de ces relations sur la validité du modèle (i.e. RMSEA). Les coefficients représentés sur les figures sont les valeurs standardisées ; pour une meilleure représentation, le signe des coefficients associés à des variables négativement transformées (surface, périmètre, S_T et S_{NFH}) a été changé.

4.3 Résultats

4.3.1 Assemblages d'espèces

Un nombre total de 243 fragments forestiers a été recensé dans les 6 fenêtres d'étude. Le nombre de fragments tend à augmenter avec la longueur cumulée de haies alors que la surface moyenne des fragments reste dans le

même ordre de grandeur (Tab. 4.1). Sur les 491 espèces végétales enregistrées, seules 231 étaient présentes dans plus de 5% des fragments forestiers. Les ligneux, les herbacées forestières et les herbacées non forestières sont respectivement représentés par 51 (22%), 58 (25%) et 122 (53%) espèces. La taille du réservoir d'espèces (échelle paysagère ; diversité γ) ainsi que la richesse spécifique moyenne tendent à être plus importantes dans les paysages de bocage.

La NMS de la matrice des 243 fragments x 231 espèces donne une solution à trois dimensions (stress final = 17.8) (Fig. 4.1). Le premier axe extrait clairement un gradient décroissant de longueur cumulée de haies. Le long de cet axe, les espèces sont organisées le long d'un gradient décroissant d'hygrométrie du sol. L'axe 2 correspond à un gradient de richesse croissante, sans que celle-ci soit reliée à un gradient écologique évident, bien que les espèces calcicoles possèdent les scores les plus élevés. L'axe 3 apparaît comme un gradient décroissant de disponibilité en nutriments dans le sol.

Il est également important de noter que les fragments des paysages bocagers sont plus dispersés sur les diagrammes de NMS que les fragments de paysages de champs ouverts, suggérant une plus faible similarité entre les fragments (forte diversité β). Enfin, les espèces herbacées forestières, ainsi que la plupart des espèces ligneuses, se concentrent au centre du diagramme, indiquant qu'elles sont partagées par un grand nombre de fragments.

4.3.2 SEM de la composition floristique

Les régressions bivariées révèlent que les axes 1, 2 et 3 de la NMS sont significativement corrélés ($p < 0,05$) avec respectivement 49, 37 et 44 des 58 variables explicatives initiales (Annexe C). Dans les rares cas où les régressions non linéaires étaient significatives, elles n'expliquaient pas plus de variance que les régressions linéaires (valeurs de R^2 similaires) ; par conséquent, nous avons retenu uniquement les relations linéaires pour la suite des analyses. Après avoir retiré les variables redondantes et retenu un seul rayon par type de variable pour toutes celles mesurées dans différents rayons autour du fragment forestier, nous avons sélectionné 14 variables pour les inclure dans les SEM.

Le modèle théorique initial s'est révélé incohérent avec les données observées. Sept variables indicatrices n'expliquaient pas une part significative de la variance des axes de NMS, en dépit de leurs fortes corrélations bivariées. Elles ont par conséquent été retirées du modèle. Les variables finalement retenues pour expliquer la variation de composition spécifique sont : la surface (AREA), le périmètre (PERIMETER) et l'hétérogénéité anthropique (ANTHRO), la surface de cultures (CROP) et de prairies (GRASS) dans un rayon de 500m autour du fragment, le couvert forestier de la fin du XIXe (HIST_EM) et du milieu du XXe siècle (HIST_50) dans un rayon de 1000m autour du fragment. Les indices de modification indiquent une relation significative entre la variable latente LOC et la variable indicatrice CROP. Le modèle alternatif suggère également d'ajouter une erreur de covariance entre AREA et PERIMETER, entre AREA et ANTHRO, et entre GRASS et HIST_50. Ces modifications ne nous paraissant pas

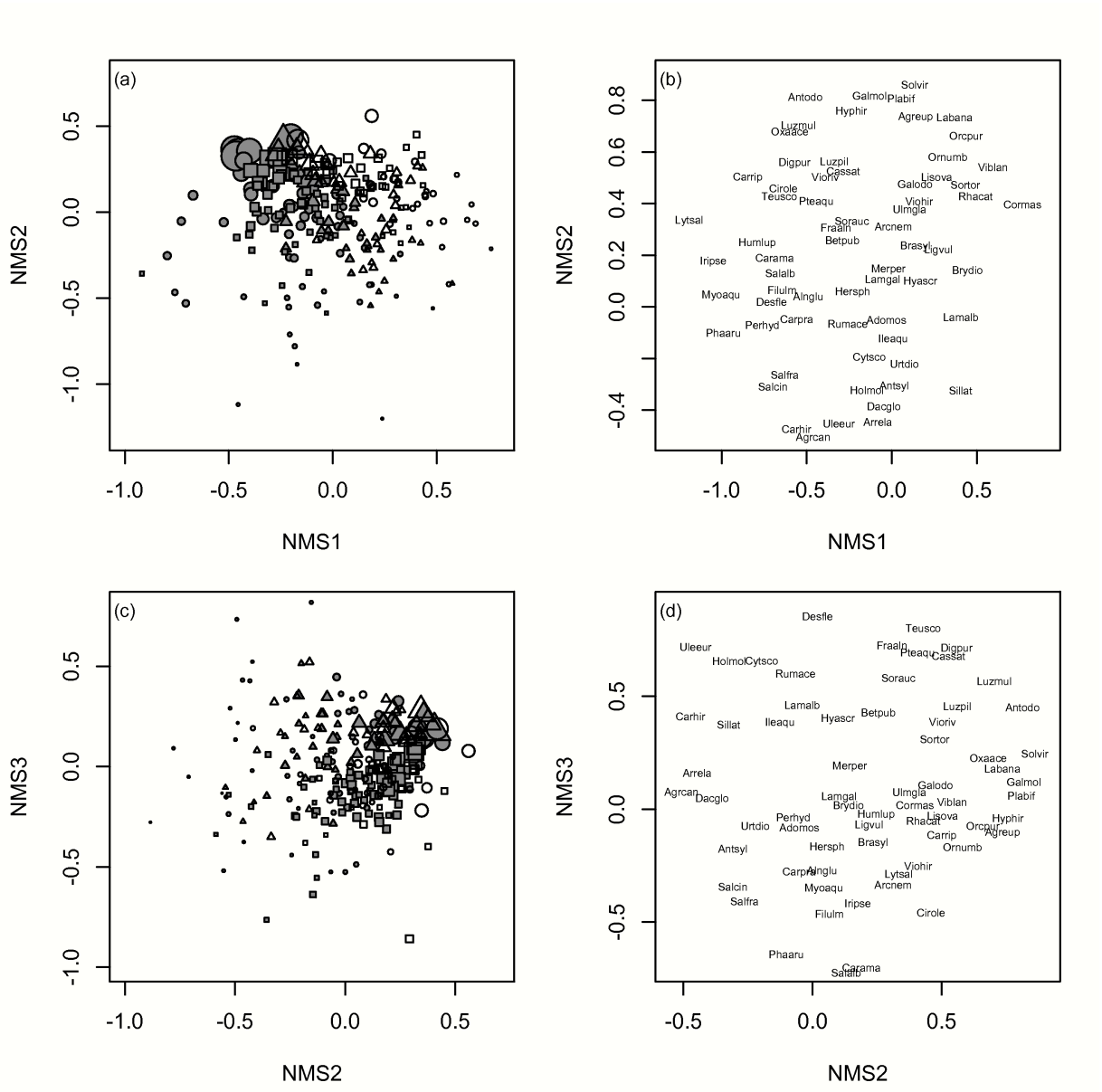


FIG. 4.1 — Diagrammes définis par les trois premiers axes de la NMS. a-c sont les projections des fragments forestiers dont la taille des points est proportionnelle à leur richesse ; les symboles correspondent aux fenêtres paysagères : ronds blancs = Beauvaisis, carrés blancs = Vermandois, triangles blancs = Ponthieu, triangles noirs = Vimeu, cercles noirs = Pays-de-Bray, carrés noirs = Thiérache (Voir aussi Tab. 4.1). b-d sont les projections des espèces. a-b sont les diagrammes des axes 1 et 2 et c-d sont les diagrammes des axes 2 et 3. Pour des raisons évidentes de clarté, les espèces présentées sont : *Adomos : Adoxa moschatellina, Agrcan : Agrostis canina, Agreup : Agrimonia eupatoria, Alnglu : Alnus glutinosa, Antodo : Anthoxanthum odoratum, Antsyl : Anthriscus sylvestris, Arcnem : Arctium nemorosum, Arrela : Arrhenatherum elatius, Betpub : Betula pubescens, Brasyl : Brachypodium sylvaticum, Brydio : Bryonia dioica, Carama : Cardamine amara, Carhir : Cardamine hirsuta, Carpra : Cardamine pratensis, Carrip : Carex riparia, Cassat : Castanea sativa, Cirole : Cirsium oleraceum, Cormas : Cornus mas, Cytsco : Cytisus scoparius, Dacglo : Dactylis glomerata, Desfle : Deschampsia flexuosa, Digpur : Digitalis purpurea, Filulm : Filipendula ulmaria, Fraaln : Frangula alnus, Galmol : Galium mollugo, Galodo : Galium odoratum, Hersph : Heracleum sphondyllium, Holmol : Holcus mollis, Humlup : Humulus lupulus, Hyascr : Hyacintoides non-scripta, Hyphir : Hypericum hirsutum, Ileaqu : Ilex aquifolium, Iripse : Iris pseudacorus, Labana : Laburnum anagyroides, Lamalb : Lamium album, Lamgal : Lamium galeobdolon, Ligvul : Ligustrum vulgare, Lisova : Listera ovata, Luzmul : Luzula multiflora, Luzpil : Luzula pilosa, Lytsal : Lythrum salicaria, Merper : Mercurialis perennis, Myoaqu : Myosoton aquaticum, Orcpur : Orchis purpurea, Ornumb : Ornithogallum umbellatum, Oxaace : Oxalis acetosella, Perhyd : Persicaria hydropiper, Phaaru : Phalaris arundinacea, Plabif : Platanthera bifolia, Pteaqu : Pteridium aquilinum, Rhacat : Rhamnus cathartica, Rumace : Rumex acetosella, Salalb : Salix alba, Salcin : Salix cinerea, Salfra : Salix fragilis, Sillat : Silene latifolia, Solvir : Solidago virgaurea, Sorauc : Sorbus aucuparia, Sortor : Sorbus torminalis, Teusco : Teucrium scorodonia, Uleeur : Ulex europaeus, Ulmgla : Ulmus glabra, Urtdio : Urtica dioica, Viblan : Viburnum lantana, Viohir : Viola hirta, Vioriv : Viola riviniana.*

fondamentalement fausses, le modèle alternatif a été utilisé comme modèle final. Ce modèle final ne diffère pas significativement des données observées : $\chi^2 = 39,5$, $p = 0,01$, $RMSEA = 0,06$, et explique 69% de la variation de l'axe 1 de NMS, 58% de l'axe 2 et 31% de l'axe 3 (Fig. 4.2).

Toutes les variables latentes sont significativement expliquées par leurs variables indicatrices. La variable latente LOC est principalement expliquée par AREA et PERIMETER (coefficients standardisés = -0,98 et -0,96 respectivement) et, à un moindre degré, par ANTHRO et CROP (-0,58 et -0,45, respectivement). Les facteurs locaux expliquent la plupart de la variation des scores des sites le long de l'axe 2 de la NMS (-0,81). Une augmentation de la taille des fragments forestiers est associée, par la variable latente LOC, à une augmentation du périmètre du fragment, de l'hétérogénéité anthropique et de la surface en culture autour du fragment, et, au travers la variable latente associée à l'axe 2 de la NMS, à des scores élevés le long de cet axe de NMS, donc à des communautés riches en espèces et qui contiennent plus d'espèces calcicoles. Les facteurs locaux expliquent une faible quantité de variation le long de l'axe 3 (-0,19) ; une augmentation de la taille du fragment est donc également associée à des scores plus élevés le long de l'axe 3, indiquant que les fragments les plus grands contiennent plus d'espèces oligotrophiques.

La variable latente LAND est négativement associée à CROP (-0,81) et positivement associée à GRASS (0,97). Ces facteurs expliquent fortement les variations des scores des sites le long de l'axe 1 de la NMS (-0,77) : à mesure que le rapport entre la surface de cultures et la surface de prairies augmente, les scores le long de l'axe 1 augmentent également ; donc, les communautés hygrophiles sont remplacées par des communautés mésophiles. Une partie de la variation le long de l'axe 2 est également expliquée par LAND (-0,15), indiquant que les communautés végétales locales tendent à être plus riches en espèces et plus calcicoles.

La variable latente HIST est correctement estimée à partir des variables HIST_EM et HIST_50 (0,87 et 0,97 respectivement). Ces variables sont des estimateurs significatifs des scores des sites le long des trois axes de la NMS, avec des coefficients standardisés de 0,47 pour l'axe 3, -0,20 pour l'axe 1 et -0,19 pour l'axe 2. Une forte couverture forestière ancienne autour du fragment forestier est donc significativement associée à des communautés de plantes plus oligotrophiques (axe 3) et, à un moindre degré, à des communautés plus hygrophiles (axe 1), pauvres en espèces et moins calcicoles (axe 2).

4.3.3 SEM de la richesse spécifique

Des relations linéaires significatives ($p < 0,05$) ont été observées entre S_T, S_W, S_{FH}, S_{NFH} et respectivement 50, 43, 50 et 54 variables explicatives (58 variables initiales ; Annexe C). En suivant la même méthode progressive que pour la composition spécifique, nous avons exclu un certain nombre de variables et finalement retenu 12 d'entre elles pour les inclure dans les modèles.

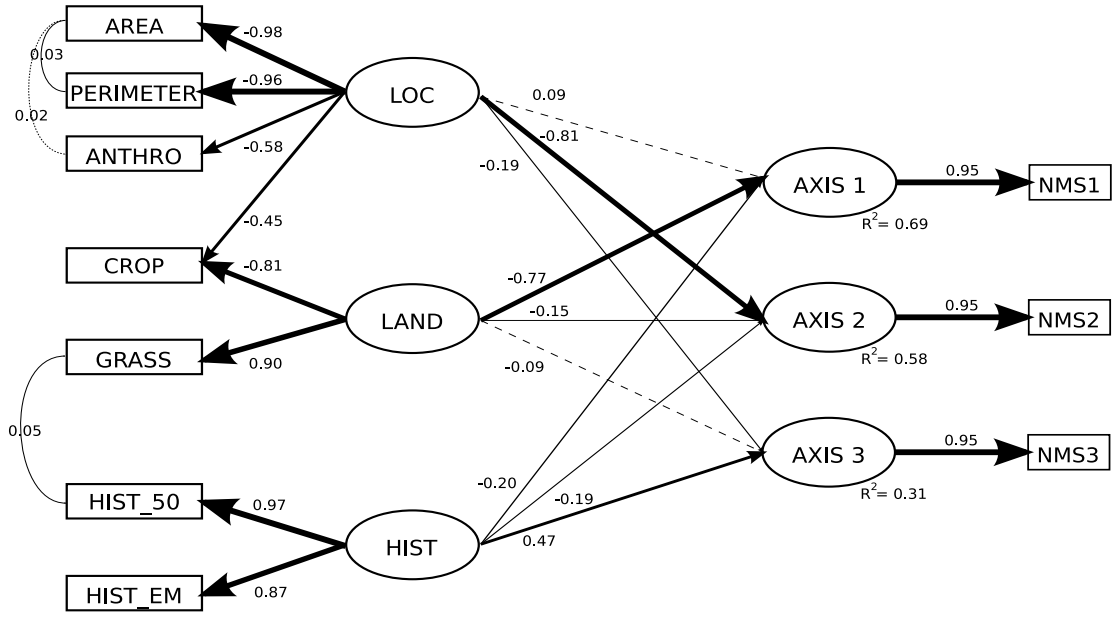


FIG. 4.2 — Modèle final expliquant la composition spécifique. Les ellipses sont les variables latentes alors que les rectangles représentent les variables indicatrices. Les valeurs associées aux relations entre les variables latentes et les variables indicatrices représentent la force de la relation, alors que les valeurs associées aux relations entre les latentes variables sont les coefficients standardisés. L'épaisseur de la flèche est proportionnelle à la valeur du coefficient. Les flèches en pointillés indiquent des relations non significatives.

Quatre variables indicatrices ont été retirées du modèle initial en raison de leur faible effet sur la variable latente et de leurs fortes erreurs de corrélation avec les autres variables indicatrices. Les variables finalement retenues pour expliquer la richesse spécifique sont : AREA, PERIMETER, ANTHRO et l'hétérogénéité abiotique (GEOL) ; l'indice d'âge (IND_AGE) et HIST_EM ; la longueur cumulée de haies dans un rayon de 500m autour du fragment (HEDGE) et GRASS. Le modèle alternatif suggère d'ajouter une erreur de covariance entre IND_AGE et AREA, entre AREA et PERIMETER et entre HIST_EM et GRASS. Ces modifications nous paraissant justifiées, le modèle alternatif a été utilisé comme modèle final. Ce modèle final permet de décrire significativement les données observées et explique 88% de la variation pour S_T ($\chi^2 = 23.6, p = 0.26, RMSEA = 0.03$), 80% pour S_W ($\chi^2 = 28.0, p = 0.11, RMSEA = 0.04$), 89% pour S_{FH} ($\chi^2 = 29.3, p = 0.08, RMSEA = 0.04$) et 60% pour S_{NFH} ($\chi^2 = 34.2, p = 0.02, RMSEA = 0.05$) (Fig. 4.3).

LOC est principalement expliquée par AREA et PERIMETER (coefficients standardisés s'étalant sur une échelle de -0,84 à -0,90) et, à un moindre degré, par ANTHRO et GEOL (échelle de -0,53 à -0,65). Ce jeu de variables indicatrices explique la plus grande partie de la variation de richesse spécifique, quelle que soit la va-

riable indicatrice de richesse utilisée. LAND est significativement expliquée par HEDGE (0,97) et GRASS (0,93) dans tous les modèles. HIST est principalement expliquée par IND_AGE (de 0,72 à 0,80) et, secondairement, par HIST_EM (de 0,39 à 0,42).

Bien que nous gardions la même architecture entre les différents modèles finaux, la force respective des relations entre les variables latentes diffère selon la variable indicatrice estimant la richesse. Les facteurs locaux possèdent toujours le plus fort effet direct, mais cet effet est remarquablement plus faible pour les herbacées forestières (S_{FH}) que pour les autres variables indicatrices (S_T, S_W et S_{NFH}) : -0,56 vs. -0,83, -0,80 et -0,92 respectivement. Les facteurs historiques n'ont un effet significatif direct que sur S_{FH} (0,35) alors que les facteurs paysagers ont un effet direct sur S_T (0,25) et S_{FH} (0,45).

Quand les effets totaux sont considérés, la hiérarchie entre les variables latentes indépendantes diffère. Les facteurs locaux expliquent toujours la plupart de la variation pour S_T (-0,83) et S_{NFH} (-0,92), mais les facteurs historiques expliquent la plus grande partie de la variation pour S_W (0,85) et S_{FH} (0,80). S_W est principalement expliquée par les facteurs locaux (-0,80, direct) et historiques (0,85, indirect par LOC) mais peu par les facteurs paysagers (0,27, indirect par LOC). S_{FH} est principalement expliquée par les facteurs historiques (0,80, direct et indirect par LOC) puis, secondairement, par les facteurs paysagers (0,67, direct et indirect par LOC) et locaux (-0,56, direct). S_{NFH} est principalement expliquée par les facteurs locaux (-0,92, direct) et, secondairement, par les facteurs paysagers (0,57, indirect par LOC) et historiques (0,43, indirect par LOC). De manière générale, les variables latentes expliquant S_T sont ordonnées comme suit : LOC (-0,83, direct), HIST (0,77, indirect par LOC) et LAND (0,61, direct et indirect par LOC).

En résumé, les richesses spécifiques les plus fortes sont retrouvées dans les fragments les plus grands, qui possèdent un périmètre plus important et incluent une plus grande hétérogénéité anthropique et abiotique ; les fragments les plus gros sont les plus anciens, historiquement entourés par davantage de forêts, et tendent à être retrouvés dans les paysages de bocage (longueur cumulée de haies et surface en prairies plus importantes). La richesse en espèces herbacées forestières augmente principalement avec l'âge des fragments, alors que les espèces non forestières s'accumulent surtout avec la surface du fragment ; la richesse spécifique des arbres et des arbustes augmente avec les deux paramètres.

4.4 Discussion

L'utilisation de la SEM nous a permis d'analyser et d'interpréter la composition et la richesse spécifiques des communautés forestières, au regard des forces multiscalaires et multivariées qui interagissent pour organiser la diversité observée. Cependant, la validation des modèles n'exprime pas nécessairement une relation de causalité (Bollen, 1989) ; les conclusions sur le signe et la force de la relation peuvent seulement être guidées par la

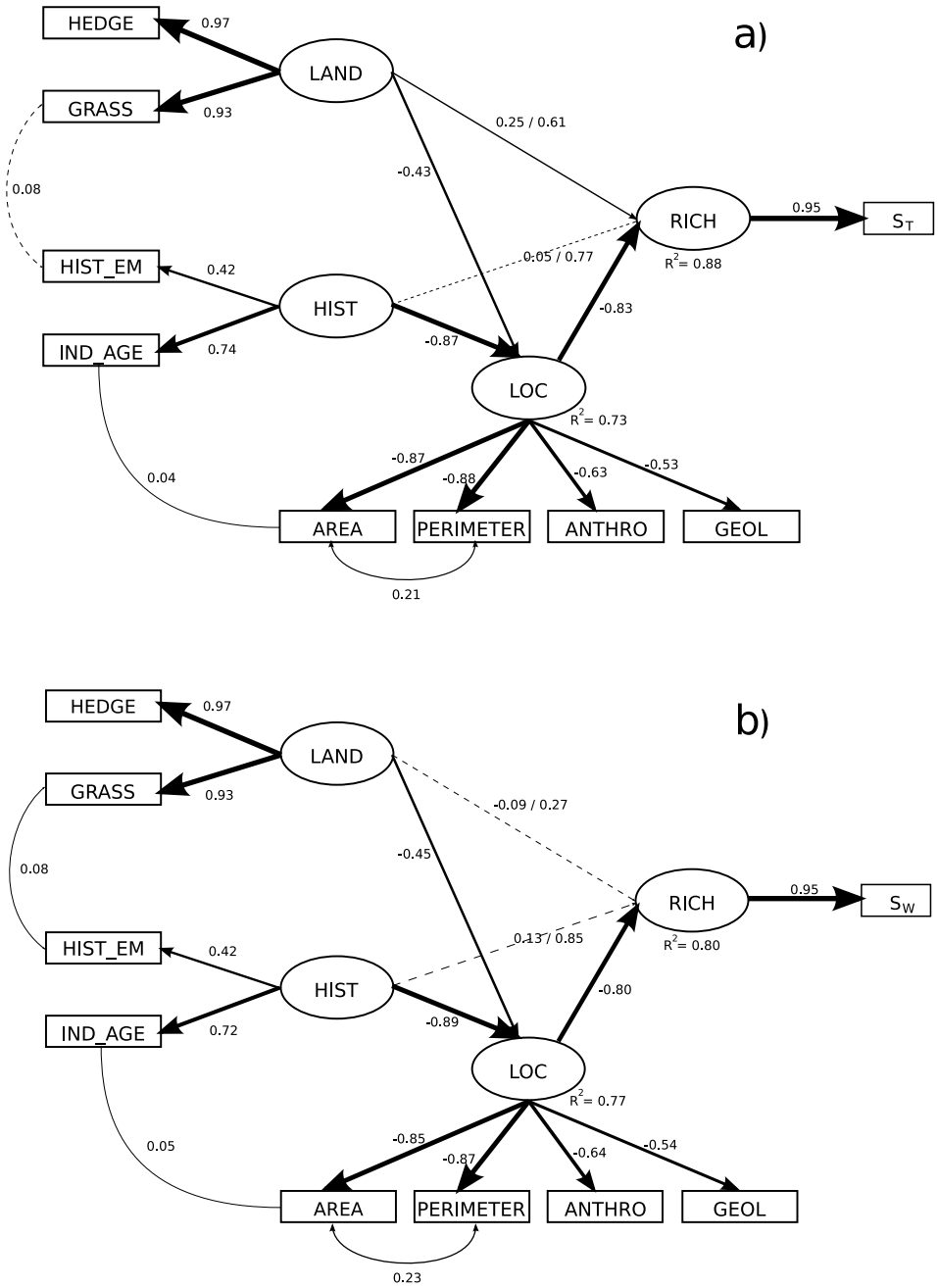
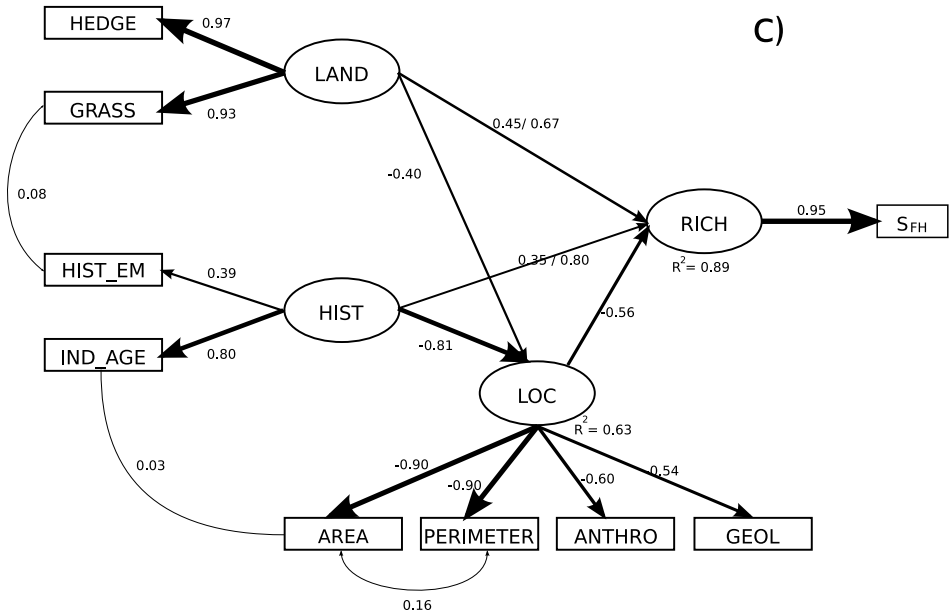


FIG. 4.3 — Modèles finaux expliquant a) la richesse spécifique totale, b) la richesse spécifique en espèces ligneuses, c) la richesse en espèces herbacées forestières, d) la richesse spécifique en espèces herbacées non forestières. Les ellipses sont les variables latentes alors que les rectangles représentent les variables indicatrices. Les valeurs associées aux relations entre les variables latentes et les variables indicatrices représentent la force de la relation, alors que les valeurs associées aux relations entre les latentes variables sont les coefficients standardisés. Pour les relations où deux nombres sont présentés et séparés par une barre oblique, le premier correspond au coefficient de régression semi-partiel (représentant l'effet unique), alors que le second représente le coefficient standardisé conventionnel (représentant l'effet total). L'épaisseur de la flèche est proportionnelle à la valeur du coefficient. Les flèches en pointillé indiquent des relations non significatives.


c)
HEDGE
GRASS
HIST_EM
IND_AGE
LAND
HIST
LOC
RICH
AREA
PERIMETER
ANTHRO
GEOL
S_{FH}
0.97
0.93
0.08
0.39
0.80
0.03
0.16
-0.40
0.45/ 0.67
0.35 / 0.80
-0.81
-0.56
0.95
R^2= 0.89
R^2 = 0.63
-0.90
-0.90
-0.60
0.54

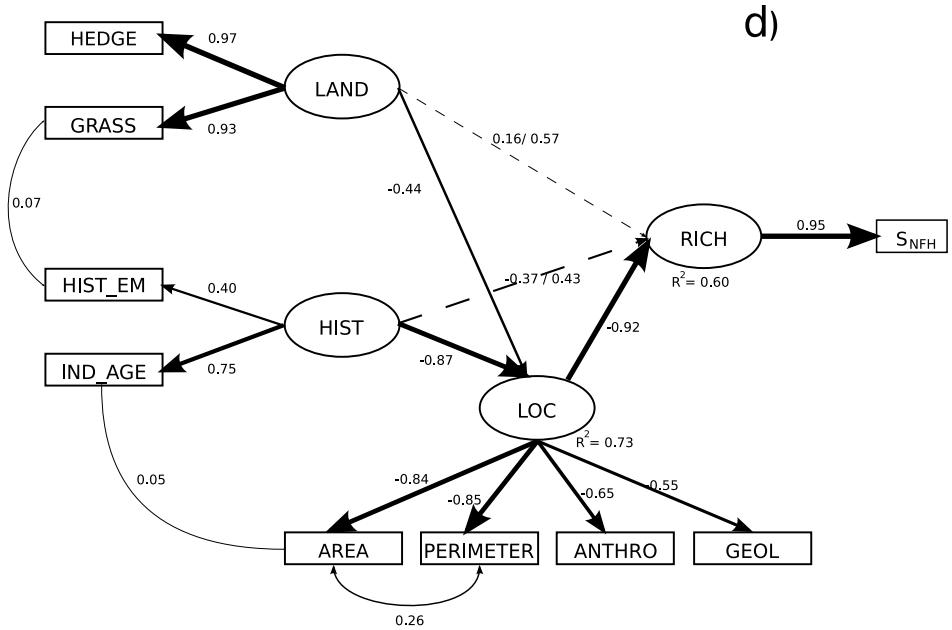

d)
HEDGE
GRASS
HIST_EM
IND_AGE
LAND
HIST
LOC
RICH
AREA
PERIMETER
ANTHRO
GEOL
S_{NFH}
0.97
0.93
0.07
0.40
0.75
0.05
0.26
-0.44
0.16/ 0.57
-0.37 / 0.43
-0.87
-0.92
0.95
R^2= 0.60
R^2= 0.73
-0.84
-0.85
-0.65
-0.55

FIG. 4.3 — suite

connaissance théorique et empirique (Grace, 2006). La SEM permet également de prendre en considération un réseau d'interactions en partitionnant les effets directs et indirects, et, par conséquent, révéler les mécanismes qui se cachent derrière l'organisation observée (Grace & Keeley, 2006).

Les facteurs locaux sont des déterminants directs de l'assemblage des espèces

Un gradient de richesse spécifique croissante a été identifié le long de l'axe 2 de la NMS. Ce n'est pas un résultat surprenant étant données les propriétés mathématiques de la mesure de distance de Bray-Curtis utilisée dans la NMS, qui n'est pas indépendante de la richesse spécifique (Koleff *et al.*, 2003 ; Vellend, 2004 ; Vellend *et al.*, 2007). Dans la SEM, les variations des scores des sites le long de cet axe, ainsi que la variation de richesse spécifique totale (S_T), sont principalement contrôlées par les facteurs locaux, incluant la taille des fragments, le périmètre, l'hétérogénéité anthropique et abiotique. Ces facteurs ont toujours l'effet direct le plus fort, quelle que soit la mesure de richesse utilisée (S_W, S_{FH} et S_{NFH}). Ces résultats sont cohérents avec les prédictions de la courbe aire – espèces : à mesure que la taille du fragment augmente, le nombre d'espèces observé augmente également (Rosenzweig, 1995 ; Honnay *et al.*, 1999*a*). L'hétérogénéité anthropique faisait référence à la gestion et à l'aménagement des forêts (e.g. chemins, composition et structure du peuplement, coupes), qui crée une mosaïque d'habitats permettant aux espèces qui possèdent des besoins écologiques différents de coexister dans le même fragment. L'hétérogénéité abiotique était définie comme le nombre de substrats géologiques, qui peut être pris comme un proxy pour l'hétérogénéité édaphique. L'hétérogénéité anthropique et abiotique expliquent plus faiblement la variable latente LOC en comparaison avec les métriques du fragment (AREA et PERIMETER), suggérant que l'effet de la taille de l'habitat ne peut pas être restreint à la seule hétérogénéité (Lawesson *et al.*, 1998 ; Holt *et al.*, 1999). De plus, chacune des quatre variables n'était pas indépendante des autres. Par exemple, les fragments les plus gros ont mécaniquement un périmètre plus important, et sont davantage susceptibles d'inclure une plus grande variété de substrats géologiques et d'être gérés de manière plus intensive. En effet, la loi française impose un plan de gestion à tous les fragments forestiers d'une taille d'au moins 25 ha, et le recommande pour tous les fragments d'une taille supérieure à 10 ha ; par conséquent, les chemins forestiers sont supposés être plus nombreux, la structure du peuplement plus hétérogène en raison des rotations des coupes, et les micro-habitats (e.g. les mares créées pour le gibier) plus fréquents dans les grands fragments.

Avec l'absence d'un gradient écologique clairement identifié, le groupe des espèces calcicoles présent sur la partie droite de l'axe 2 du diagramme de NMS peut être expliqué par le nombre important d'espèces calcicoles dans le réservoir régional d'espèces (Ewald, 2003). Ainsi, à surface égale, un sol calcaire contient plus d'espèces qu'un sol non calcaire. Par conséquent, la richesse spécifique locale doit augmenter de façon disproportionnée quand un substrat calcaire est présent dans un fragment forestier et compenser ainsi une éventuelle taille plus petite.

Le paysage induit des divergences dans l'assemblage des espèces

Le gradient principal extrait de la NMS est associé au type de paysage : la matrice agricole devient de plus en plus ouverte et gérée de manière intensive le long de l'axe 1. Parallèlement, les communautés végétales deviennent de moins en moins hygrophiles. La SEM confirme que les scores des sites le long de l'axe 1 sont principalement influencés par la composition du paysage et, plus précisément, par la surface de cultures et de prairies (négativement corrélées entre elles). Plusieurs études ont montré que la composition de la matrice paysagère adjacente pouvait avoir une forte influence sur la pluie de graines qui entre dans les fragments et, plus spécialement, sur les effets de bords (Janzen, 1983 ; Laurance *et al.*, 2007). De telles différences peuvent conduire à d'importantes divergences dans la composition floristique des fragments quand toutes les espèces sont prises en compte, conformément à « l'hypothèse de divergence des paysages » (*landscape divergence hypothesis* ; Laurance *et al.*, 2007) : en dépit de conditions locales similaires, les fragments peuvent suivre des trajectoires d'accumulation d'espèces différentes dans des paysages contrastés. La plus forte dispersion des sites de bocage par rapport aux sites de champs ouverts sur le diagramme de NMS permet d'appuyer cette hypothèse. De plus, les différentes matrices de végétation ont des influences majeures sur la composition spécifique des fragments forestiers, mais aucun effet direct sur S_{NFH}, indiquant un changement de composition le long du gradient paysager (axe 1). Toutes les espèces non forestières étaient distribuées de manière éparse le long de l'axe 1, alors que les herbacées forestières étaient concentrées à des valeurs intermédiaires. Ces résultats confirment que les espèces herbacées non forestières sont le support de cette « divergence des paysages », mais que les fragments convergent dans la composition des espèces herbacées forestières le long d'un gradient paysager, indépendamment de l'hétérogénéité locale et des caractéristiques paysagères.

Les facteurs paysagers ont un effet direct uniquement sur S_{FH} (et donc sur S_T). La longueur de haies est le meilleur estimateur parmi les variables paysagères, suggérant que les haies doivent agir comme des corridors écologiques, permettant la migration des espèces herbacées forestières (Levey *et al.*, 2005 ; Corbit *et al.*, 1999). Les haies agissent également comme des réservoirs pour quelques espèces forestières (Peterken & Game, 1981 ; McCollin *et al.*, 2000). Les deux processus augmentent la connectivité entre les fragments, prévenant ainsi les extinctions locales et facilitant la colonisation de nouveaux fragments (Damschen *et al.*, 2006). Par conséquent, en comparaison avec les paysages de champs ouverts, les paysages de bocage contiennent davantage de sources potentielles pour la colonisation de nouveaux fragments forestiers et pour le maintien de la diversité dans les fragments anciens. Cette interprétation permet d'expliquer pourquoi les variables décrivant l'isolement actuel ont été exclues pendant la construction du modèle. La mise de coté de ces variables mènerait à la conclusion erronée qu'à l'échelle spatiale étudiée (25 km^2), l'hypothèse de la diminution de similarité avec la distance (*distance decay similarity*, Nekola & White, 1999 ; Jacquemyn *et al.*, 2001*a*, i.e. la similarité de composition spécifique entre fragments décroît avec la distance géographique entre les fragments en raison des limites de dispersion des espèces,

Grashof-Bokdam, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*a*) ne serait pas validée. Au lieu de cela, les indices d'isolement spatial qui ignorent la densité du réseau de haies ne sont probablement pas pertinents dans un contexte de paysage bocager.

Les mêmes mécanismes peuvent expliquer les relations entre les facteurs paysagers et S_{NFH}, via les facteurs locaux : les fragments forestiers les plus gros tendent à posséder une plus forte diversité d'habitats. De plus, les lisières sont exposées aux actions conduites dans les terres agricoles adjacentes et, en particulier, à l'apport de composés organiques et inorganiques. L'apport de nitrates et de phosphates dans les lisières risque d'aboutir à la dominance des espèces compétitives-rudérales, telles que *Urtica dioica*, et à la perte de diversité spécifique (Marrs, 1993). La pulvérisation d'autres produits phytosanitaires, notamment les herbicides, réduit directement la diversité spécifique. En comparaison avec les écotones forêts-cultures, les écotones forêts-prairies sont caractérisés par des pratiques agricoles moins intensives ; les lisières sont donc supposées regrouper un plus grand nombre d'espèces (Marshall & Moonen, 2002). Les fragments forestiers ne sont ainsi pas de véritables « îles » dans un « océan » hostile ; au contraire, des échanges d'espèces se produisent avec la matrice environnante le long d'une échelle temporelle écologique et un chevauchement substantiel existe entre les communautés végétales de la matrice paysagère et des fragments forestiers (Cook *et al.*, 2002 ; Freestone & Harrison, 2006). Dans notre étude, environ 35% des espèces trouvées dans les fragments forestiers sont des espèces non forestières, originaires des milieux ouverts de la matrice (e.g. prairies, mares, cultures, bords de routes) ; cette proportion est plus grande dans les paysages bocagers (voir Tab. 4.1). De plus, de nombreuses espèces végétales dépendent de leurs vecteurs de dispersion, eux-mêmes influencés par leur environnement en terme de connectivité (Murphy & Lovett-Doust, 2004). Puisque la matrice est moins « hostile » et les lisières forestières plus « perméables » dans les paysages de bocage que dans les paysages de champs ouverts, la pression de propagules de la matrice sur les fragments forestiers augmente probablement au fur et à mesure que l'intensité agricole décroît (Marshall & Moonen, 2002). Les communautés végétales locales doivent donc être plus riches, même lorsque les contraintes locales agissent (Freestone & Harrison, 2006). Le type de paysages modèle donc la SAR, ce qui est un effet quasiment inconnu dans la littérature (mais voir Vandermeer & Carvajal, 2001).

Effet de l'histoire : accumulation des espèces dans le temps

Dans les modèles issus de la SEM, les facteurs historiques, via le couvert forestier ancien autour des fragments, a un effet significatif sur la composition spécifique le long des trois gradients extraits par la NMS. L'effet (positif) le plus fort a été observé le long de l'axe 3, qui correspond à un gradient décroissant de nutriments dans le sol ; des effets significatifs négatifs ont également été constatés le long des axes 1 et 2, indiquant que les sols les plus humides (axe 1) et non-calcaires (axe 2) ont tendance à être plus forestiers que les sols bien drainés et/ou calcaires. Une relation causale est peu probable ; la composition spécifique est plutôt représentative de mauvaises conditions édaphiques pour une agriculture intensive. Les substrats qui sont pauvres en nutriments (e.g. sols acides) et/ou

hydromorphes (e.g. argiles) sont moins appropriés à la culture ; par conséquent, ils étaient autrefois plus souvent boisés (Cogbill *et al.*, 2002). L'utilisation des terres dépend des conditions environnementales et, plus précisément, de la qualité du sol. La déforestation et la reforestation ne sont pas des processus aléatoires (Flinn *et al.*, 2005) ; par conséquent, les facteurs historiques et paysagers ne sont pas indépendants.

L'augmentation de S_{FH} et S_W avec l'âge des fragments via LOC est cohérente avec de nombreuses études descriptives de successions forestières secondaires dans d'anciens champs cultivés (e.g. Nicholson & Monk, 1974) et avec des études comparatives de forêts anciennes vs. récentes (revues dans Flinn & Vellend, 2005). Deux processus peuvent contribuer à expliquer cette relation.

Premièrement, les espèces herbacées forestières sont couramment reconnues comme des espèces possédant de faibles capacités de dispersion (Peterken & Game, 1984 ; Matlack, 1994 ; Grashof-Bokdam, 1997). Puisque les assemblages locaux sont présumés être principalement influencés par l'immigration et l'extinction locale (MacArthur & Wilson, 1967 ; Hanski, 1999), les limites de dispersion doivent être un déterminant majeur de la recolonisation forestière. Dans les forêts récentes, les espèces qui se dispersent le mieux (e.g. espèces anémochores et ornithochores) sont surreprésentées dans la composition spécifique par rapport aux espèces qui possèdent de faibles capacités de dispersion (e.g. espèces myrmécochores et barochores) (Flinn & Vellend, 2005 ; Verheyen *et al.*, 2006). Une plus grande richesse spécifique dans les fragments les plus âgés est supposée être le résultat de l'accumulation au cours du temps des mauvais colonisateurs (Ehrlén & Eriksson, 2000 ; Verheyen & Hermy, 2001*a*), conformément à la relation temps – espèces (STR ; Rosenzweig, 1995 ; Carey *et al.*, 2007). La relation positive entre l'âge du fragment forestier et sa taille dans le modèle final indique que les plus grands fragments tendent à être les plus âgés ; donc, ils ont eu plus de temps pour accumuler les espèces spécialistes limitées par la dispersion, mais procurent aussi plus d'habitats intra-forestiers pour les retenir, diminuant ainsi le risque d'extinction.

Deuxièmement, la richesse spécifique augmenterait également avec le temps car l'hétérogénéité intra-forestière serait plus importante dans les fragments anciens (Lawesson *et al.*, 1998 ; Honnay *et al.*, 1999*a*), en accord avec l'hypothèse d'hétérogénéité biotique (Lack, 1976). En raison des effets à long terme des pratiques agricoles sur les propriétés du sol, les communautés forestières végétales des forêts récentes devraient être plus homogènes que celles des forêts anciennes (Christensen & Peet, 1984 ; Flinn & Marks, 2007). Les forêts récentes possèdent aussi un habitat de plus faible qualité pour les espèces forestières spécialistes. De fortes concentrations en nutriments dans le sol, tels que les phosphates (Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*b*), et une forte luminosité au niveau du sol, stimulent la croissance des espèces très compétitives telles que les ronces et l'ortie dioïque, qui peuvent ensuite exclure les espèces herbacées forestières (Verheyen *et al.*, 2003*b*). Les autres raisons permettant d'expliquer la colonisation différée des espèces herbacées forestières incluent une faible fécondité des individus et une

forte prédation des diaspores (Verheyen *et al.*, 2003*b* ; Ness & Morin, 2008). Ces mécanismes sont pertinents, non seulement pour les espèces herbacées forestières, mais aussi pour les jeunes arbres et arbustes.

Pour le modèle expliquant S_W, la faible différence entre les effets locaux et historiques par comparaison avec le modèle expliquant S_{FH}, peut être expliquée par le fait que la plupart des espèces sont héliophiles et, donc, sont souvent retrouvées sur les lisières forestières. De plus, puisque les haies fonctionnent comme des pare-vents et constituent des habitats pour de nombreux oiseaux frugivores, elles concentrent la majeure partie de la pluie de graines provenant des sources environnantes (Cadenasso & Pickett, 2001). La longueur des haies et l'âge des fragments forestiers interagissent donc fortement dans l'accumulation des espèces ligneuses.

L'augmentation de S_{FH} et S_W avec le couvert forestier ancien suggère que la « connectivité historique » joue un rôle crucial dans l'accumulation locale des espèces. La connectivité ancienne a même plus d'importance que la connectivité actuelle, puisque les variables définissant la configuration actuelle du paysage ont été exclues lors de la construction du modèle. Puisque les fragments forestiers étaient autrefois mieux connectés entre eux, les patrons observés sont peut-être davantage caractéristiques de situations antérieures, en raison de la dette d'extinction des espèces végétales (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006). D'un autre coté, toutes les espèces susceptibles d'être affectées par la fragmentation des habitats forestiers ont probablement déjà disparu. La relation positive entre le couvert forestier ancien et la surface de prairies dans le modèle final indique que les paysages de bocage étaient jadis plus forestiers que les paysages de champs ouverts ; la « connectivité historique » et, donc, la pression de propagules des espèces herbacées forestières des bois voisins a dû être beaucoup plus importante.

Ces résultats empiriques confirment que l'espace et le temps ne peuvent être traités indépendamment comme déterminants de l'assemblage des espèces (Jacquemyn *et al.*, 2001*a*) et soutiennent la relation aire – temps – espèces (*Species Time Area Relationship* ou STAR ; Adler & Lauenroth, 2003 ; Adler *et al.*, 2005), selon laquelle la richesse spécifique est une fonction de la surface et du temps d'échantillonnage, ainsi que de leur interaction.

Conclusion

Pour la première fois, l'importance relative des effets directs et indirects des facteurs locaux, paysagers et historiques a été quantifiée sur l'assemblage local des espèces, améliorant notre connaissance des forces gouvernant la diversité locale (α). Globalement, cette étude démontre que l'assemblage des espèces à l'échelle du fragment forestier est principalement contrôlé par des facteurs locaux et, en particulier, par la surface du fragment. L'importance de la surface a également été démontrée dans un grand nombre d'études s'intéressant à l'importance des facteurs locaux et régionaux (e.g. Wright *et al.*, 2003 ; Grace & Keeley, 2006 ; Harrison *et al.*, 2006). Cependant, la SEM a permis de montrer que les facteurs locaux sont eux-mêmes fortement contrôlés par les facteurs historiques et paysagers, confirmant notre deuxième hypothèse (H_2). L'importance relative de ces facteurs dépend du groupe d'espèces étudié, conformément à nos deux dernières hypothèses (H_3, H_4) : les herbacées forestières ainsi que les espèces

ligneuses répondent davantage à l'histoire qu'au paysage, alors que le comportement inverse est observé pour les espèces herbacées non forestières. Il existe donc un lien inextricable entre les déterminants locaux, paysagers et historiques qui opèrent à de multiples échelles spatiales et temporelles pour déterminer le nombre et l'identité des espèces coexistant localement dans une communauté végétale (H_1). La dynamique des métacommunautés se révèle donc être une base de travail cohérente pour prédire la diversité spécifique dans les paysages forestiers fragmentés.

CHAPITRE

5 La fragmentation modifie les processus déterminant la β-diversité dans les métacommunautés forestières.

5.1 Introduction

Comprendre les processus responsables des « patrons spatiaux » (*spatial patterns*) des assemblages d'espèces, est progressivement devenu un aspect fondamental de l'écologie des communautés (Whittaker, 1960, 1972). La variation de la composition en espèces entre sites (diversité β) a été étudiée sous deux aspects théoriques principaux. La théorie des niches considère que toutes les espèces ne sont pas compétitivement et fonctionnellement égales, et que leur distribution spatiale est dépendante des conditions écologiques (Hutchinson, 1957). Sous cet angle, la diversité β est d'abord déterminée par l'hétérogénéité environnementale. Inversement, la *théorie neutraliste* suppose que toutes les espèces sont capables de se développer de manière égale sur tous les sites, quelles que soient les conditions écologiques, et que la composition de la communauté fluctue de façon aléatoire et auto-corrélée dans l'espace (Hubbell, 2001). De ce point de vue, la diversité β est déterminée par l'histoire de la dispersion des espèces (He, 2005). Évaluer l'importance relative de l'environnement et de la dispersion dans la limitation de la biodiversité est un problème toujours d'actualité puisque les facteurs environnementaux peuvent avoir une structure spatiale et/ou être autocorrélés (Legendre *et al.*, 2005 ; Lindo & Winchester, 2009 ; Laliberté *et al.*, 2009), et les patrons de répartition des espèces peuvent varier avec l'échelle spatiale (Seabloom *et al.*, 2005 ; Freestone & Inouye, 2006 ; Jones *et al.*, 2008). L'émergence du concept de métacommunauté (Leibold *et al.*, 2004) donne un point de départ cohérent pour étudier la diversité β des communautés locales, en améliorant potentiellement notre compréhension de la répartition spatiale de la biodiversité et de la réponse des communautés à la fragmentation (Chesson, 2000*b* ; Fahrig, 2003).

La fragmentation des habitats (i.e. la réduction de la surface et l'augmentation de l'isolement des habitats) est reconnue comme étant une cause majeure de la perte de la biodiversité (Wilcox & Murphy, 1985 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Tilman *et al.*, 1994 ; Balmford & Bond, 2005). Le mécanisme le plus évident permettant d'expliquer

cette perte de biodiversité est la perte d'habitat proprement dite et l'« extinction déterministe » qui peut être prédite d'après la relation aire – espèces (SAR ; Rosenzweig, 1995). Plus spécifiquement, la réduction des habitats et l'augmentation du ratio lisière : intérieur est souvent préjudiciable à la survie des espèces spécialistes (Cousins & Eriksson, 2001 ; Ries *et al.*, 2004). En outre, l'augmentation de l'isolement réduit la migration entre les fragments et peut limiter la dispersion, en diminuant la connectivité entre les communautés locales au sein de la métacommunauté. Par ailleurs, les espèces peuvent aussi être soumises à des phénomènes d'« extinction stochastique » (Lande, 1987 ; Vandermeer & Lin, 2008), qui se manifestent par des processus plus insidieux, tels que la stochasticité démographique, environnementale et génétique (Matthies *et al.*, 2004) ou la variation des relations inter-spécifiques mutualistes (e.g. les pollinisateurs, les agents de dispersion des graines). Cependant, les processus d'extinction opèrent sur de longs pas de temps, en particulier pour les espèces végétales, du fait de leur importante capacité de persistance dans des environnements perturbés, de leur longue durée de vie, de leur multiplication végétative et de la production de banques de graines (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006).

En Europe, les paysages ont été profondément modifiés depuis la sédentarisation de l'homme. Pendant au moins deux millénaires, le défrichement des forêts pour l'agriculture et la reforestation sur les sols abandonnés ont éparpillé les massifs forestiers, qui sont aujourd'hui de taille, d'âge, d'isolement et de qualité variables. Ces fragments sont inclus dans une matrice paysagère agricole plus ou moins hostile à la migration et à la persistance des espèces (Peterken & Game, 1981 ; Robinson & Sutherland, 2002 ; Honnay *et al.*, 2005). Par conséquent, les facteurs locaux, paysagers et historiques doivent être considérés dans la compréhension des assemblages d'espèces forestières actuels.

Dans les systèmes historiquement non fragmentés (i.e. les grands massifs forestiers ayant continuellement existé au cours des siècles), la diversité des communautés intra-forestières ne devrait pas être limitée par les difficultés de dispersion des espèces : toutes les espèces, même les mauvais « disperseurs », sont supposé avoir eu le temps nécessaire pour pouvoir coloniser l'ensemble du massif forestier. Selon la théorie des niches, si leur établissement dépend des conditions environnementales, alors la diversité β devrait être corrélée avec l'hétérogénéité environnementale ; selon la théorie neutraliste, elle devrait être uniformément faible. Cependant, un facteur de confusion pourrait être les perturbations associées à la gestion forestière, qui génèrent de l'hétérogénéité, entravent les processus de partition des niches (e.g. exclusion compétitive, sélection d'habitat) et favorisent les assemblages instables, rendant les communautés plus neutres (Tilman, 1994).

A l'opposé, dans les systèmes fragmentés (i.e. les petits bois d'âge et d'isolement variables), les communautés locales sont soumises à des processus d'extinction/colonisation comme décrit précédemment, et les filtres à la dispersion (connectivité du paysage, mode de dispersion des diaspores) doivent alors fortement influencer la diversité β. Les communautés locales peuvent perdre ou gagner certaines espèces par chance, mais plus deux sites seront

proches l'un de l'autre, plus l'effet de la dispersion sera homogénéisateur sur les assemblages d'espèces et moins la diversité β sera importante (Hubbell, 2001 ; Condit *et al.*, 2002). Les corridors écologiques (e.g. les haies, bords de chemins) sont également supposés réduire les effets négatifs de la fragmentation sur la migration des espèces et donc réduire la diversité β (Simberloff *et al.*, 1992 ; Mann & Plummer, 1995).

Cependant, de plus en plus d'études montrent que la configuration historique du paysage est plus importante que la configuration actuelle (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006) : c'est la « dette d'extinction » (Tilman *et al.*, 1994). La relation temps – espèces (STR ; Rosenzweig, 1995 ; Carey *et al.*, 2007) prédit que les fragments forestiers les plus vieux et/ou historiquement plus proches d'autres forêts, ont une richesse spécifique plus importante en raison de l'accumulation des espèces à faibles capacités de dispersion au cours du temps (Ehrlén & Eriksson, 2000 ; Verheyen & Hermy, 2001*b*). Par conséquent, l'isolement spatio-temporel est écologiquement plus pertinent que la connectivité actuelle pour étudier les patrons de diversité β entre les communautés locales.

A l'échelle des métacommunautés, différents patrons spatio-temporel (neutralisme) et/ou différentes conditions environnementales locales (niches) peuvent déterminer différents assemblages d'espèces. A mesure que l'isolement spatio-temporel des fragments augmente, la part de l'autocorrélation spatiale (neutralisme) dans l'explication des patrons de diversité β devrait augmenter au détriment du poids de l'hétérogénéité environnementale (niches). Cependant, si les fragments se retrouvent tellement isolés qu'ils ne sont plus connectés entre-eux par les phénomènes de dispersion, le fonctionnement de la métacommunauté s'interrompt et chaque fragment suivrait alors sa propre dynamique d'extinction locale, où la richesse spécifique s'appauvrirait progressivement ; les fragments deviendraient dans ce cas davantage similaires (le même groupe restreint d'espèces, les plus résilientes, persiste partout), d'où une réduction de la diversité β.

Afin de tester cet ensemble de prédictions, nous avons empiriquement mesuré la diversité β entre les fragments forestiers inclus dans des paysages contrastés, allant d'une forêt ancienne non fragmentée jusqu'à des fragments très isolés dans une matrice de champs ouverts intensément cultivés. La variabilité spatiale des assemblages d'espèces à différentes échelles a été d'abord étudiée par des modèles de partition additive de la diversité. Ensuite, une partition de variance a été utilisée, afin d'extraire la part respective des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux qui contribuent à expliquer les patrons de diversité β le long du gradient de fragmentation. Nous analyserons aussi les variations de diversité β dans chaque métacommunauté, afin de percevoir le rôle relatif des mécanismes de partition des niches vs. neutralistes, en relation avec le degré d'isolement spatial et temporel. Plus spécifiquement, nous testerons les trois hypothèses suivantes :

H_1 **:** les valeurs de diversité β (dissimilarité floristique inter-fragments) suivent une distribution unimodale en cloche le long du gradient de fragmentation, avec de faibles valeurs dans les systèmes non fragmentés et les systèmes très fragmentés, mais de fortes valeurs dans les systèmes modérément fragmentés.

H_2 **:** les facteurs locaux qui créent l'hétérogénéité environnementale expliquent le plus la diversité β dans les systèmes non fragmentés, mais leur importance relative diminue dans les systèmes fragmentés, au profit des facteurs paysagers, historiques et spatiaux.

H_3 **:** lorsque la fragmentation augmente, les variations de diversité β sont mieux expliquées par la capacité de dispersion des espèces que par la partition des niches.

5.2 Matériels et Méthodes

5.2.1 Région d'étude

Pour cette étude, nous nous intéresserons aux fragments forestiers inclus dans les neuf fenêtres paysagères de 5 x 5 km, qui se caractérisent par des degrés de fragmentation forestière et des activités agricoles contrastés : trois fenêtres de champs ouverts, trois fenêtres de bocage et trois fenêtres de forêt non fragmentée (Fig. 2.1). Dans les paysages de champs ouverts, les fragments forestiers sont isolés dans une matrice agricole dominée par l'agriculture intensive, alors que dans les paysages de bocage, les fragments sont connectés par un réseau plus ou moins dense de haies. Dans les paysages de forêt non fragmentée (la forêt couvre la quasi totalité de la fenêtre de 5 x 5 km), nous avons créé des « fragments virtuels » similaires à ceux présents dans les paysages de champs ouverts et de bocage du même département administratif : leur nombre a été défini pour être compris entre celui des paysages de bocage et de champs ouverts ; leur taille, en divisant en déciles l'ensemble des surfaces forestières des paysages de bocages et de champs ouverts réunis, puis en créant *n* nombre de fragments dont la surface est incluse entre ces déciles ; leur forme, en essayant de recréer les formes particulières observées dans les deux autres fenêtres paysagères.

5.2.2 Collecte des données

Dans chacune des neuf fenêtres paysagères, toutes les espèces végétales vasculaires ont été inventoriées dans chaque fragment forestier (fragments virtuels pour les forêts non fragmentées). Les fragments ont été parcourus sur leur totalité de leur surface (en suivant les recommandations de Kirby *et al*. (1986)), avec deux passages entre 2007 et 2008 : un premier au printemps (avril-mai) pour relever les espèces vernales, et un second en été (juin-septembre) pour toutes les espèces visibles. Les différents taxons ont été identifiés au niveau spécifique, les espèces plantées ont été retirées et les agglomérats (e.g. *Taraxacum officinale*. agg) ont été considérés comme une seule entité.

Le mode de gestion et les aménagements des fragments ont été cartographiés pendant la phase de terrain (présence de coupe, plantation de résineux ou de peupliers) afin d'être utilisés comme un indicateur de l'hétérogénéité locale créée par l'homme (hétérogénéité biotique).

Les fragments forestiers ont été digitalisés à l'échelle 1 :5000e à partir de photographies aériennes prises en 2002 (Conseil Régional de Picardie), avec le logiciel de Système d'Information Géographique (SIG) Arc/Info (ArcGis®v.8.3, ESRI). Les cartes IGN (Institut Géographique National) au 1 :25 000e ont aussi été scannées et

géo-référencées, afin de cartographier les éléments non visibles situés sous la canopée (rivières, chemins/layons forestiers).

Pour chaque fragment, nous avons calculé sa surface, son périmètre (longueur de lisière) ainsi que la longueur cumulée de chemins et de rivières à l'intérieur du fragment. Nous avons également superposée des cartes géologiques (auparavant numérisées, géo-référencées et digitalisées) du BRGM (Bureau de Recherches Géologiques et Minières), afin de déterminer pour chaque fragment, le nombre de substrats et leurs recouvrements respectifs (hétérogénéité abiotique). Nous avons retenu cinq types de substrats, selon leur nature et leur perméabilité : les sables calcaires, les sables acides, l'argile, la craie et les limons.

Les éléments paysagers ont été cartographiés à l'échelle 1 :5000e, dans les fenêtres paysagères de 20 x 20 km centrées sur celles de 5 x 5 km. A partir des photographies aériennes, nous avons digitalisé toutes les haies et les types d'occupation du sol (cultures, prairies et bâtis). Nous avons utilisé la BD-Carto® (base de donnée de l'IGN) pour quantifier le réseau routier (uniquement les routes départementales, nationales et autoroutes). La surface (prairies, cultures, bâtis) et la longueur (haies, routes) cumulées de chaque élément ont été calculées dans différents rayons autour de chaque fragment : 50m, 100m, 500m, 1000m et 5000m. Au regard de la distribution des valeurs de ces variables ou du nombre de valeurs nulles, un seul rayon par type de variable a été conservé pour la suite des analyses (cf. Chapitre 4).

La surface forestière a été reconstruite aux différentes périodes historiques dans les fenêtres paysagères de 20 x 20 km avec l'utilisation de trois sources de cartes anciennes : les cartes de Cassini (ca. 1780), les cartes d'Etat Major (ca. 1880) et des cartes IGN (ca. 1955) (cf. Chapitre 3). Toutes ces cartes ont été scannées, géo-référencées et digitalisées dans le SIG. L'âge des fragments a été estimé en prenant le temps médian entre la carte sur laquelle il est apparu et la carte précédente. Quatre classes d'âge sont ainsi définies : 26 ans (fragments apparaissant entre 1955 et 2002), 87 ans (1880 – 1955), 172 ans (1780 – 1880) et 300 ans (fragments présents avant 1780). Cependant, pour prendre en compte le fait qu'un fragment forestier puisse être constitué de plusieurs zones contiguës d'âge différent, nous avons créé et calculé un indice d'âge pour chaque fragment i avec la formule suivante :

$$A_i = \sum p_t \ln(age_t) \tag{5.1}$$

où p_t est la proportion de surface présente au temps t.

Nous avons également créé et calculé pour chaque fragment i un indice spatio-temporel (dérivé de la formule de Hanski et al. 1994) avec la formule suivante :

$$I_i = \sum_{j=1} \sum_{t=1}^{4} A_j^{t_{ij}} e^{\frac{-d_{ij}^{t_{ij}}}{t_{ij}^{\alpha}}} \tag{5.2}$$

avec A_j la surface du fragment j situé dans un rayon de 5000m autour du fragment i aux temps t (300, 172, 87, 26), d_{ij} la distance de lisière à lisière entre le fragment i et j et α une constante fixée à 0.5. Une valeur de I élevée indique un faible isolement spatio-temporel, i.e. le paysage forestier autour du fragment n'a pas fortement changé depuis le XVIIIe siècle.

5.2.3 Analyses des données

Les diversités totale et en herbacées forestières ont été étudiées. Les herbacées forestières sont définies comme les hémicryptophytes, les chaméphytes et les géophytes (sensu Raunkier d'après la base de donnée d'Ellenberg *et al*. (1991)) qui appartiennent à la classe phytosociologique forestière de la classificaton d'Oberdorfer (Oberdorfer *et al*., 1990). La liste originelle d'Oberdorfer a été légèrement modifiée afin d'inclure certaines espèces strictement forestières dans notre région d'étude (cf. Chapitre 3).

Premièrement, nous interpréterons les variations de diversité des plantes entre les neuf fenêtres d'étude à l'aide de diverses variables rendant compte de la diversité à différentes échelles :

- la diversité locale alpha (α) définie comme le nombre d'espèces présent dans un fragment forestier ;
- la diversité régionale gamma (γ) définie comme le nombre total d'espèces dans une fenêtre paysagère de 5 x 5km ;
- la diversité beta additive (β_{add}), sensu MacArthur *et al*. (1966), qui est la différence entre la diversité gamma et alpha ($\beta_{add} = \gamma - \alpha$) ;
- la diversité beta de Sørensen (β_{sor}), qui est un indice de diversité β multiplicatif mesurant la dissimilarité entre les fragments ;
- la diversité beta de Raup & Crick (β_{rc}) qui est un indice de dissimilarité probabiliste, qui a l'avantage d'être indépendant de la richesse spécifique (Raup & Crick, 1979 ; Vellend *et al*., 2007).

Ces indices ont été calculés à partir de la matrice de diversité totale, puis de la matrice des herbacées forestières. Une comparaison entre les diversités α des différents paysages sera effectuée par un test de Kruskal-Wallis.

Dans un second temps, afin d'obtenir des variables permettant d'évaluer les effets de la configuration spatiale des fragments forestiers sur leur composition floristique, nous avons utilisé une PCNM (*Principal Coordinates of Neighborhood Matrix* ; Borcard & Legendre, 2002 ; Borcard *et al*., 2004). La PCNM est une analyse multivariée, qui permet de modéliser la structure spatiale d'un objet sur une plus grande gamme d'échelles que les traditionnelles équations polynomiales (Laliberté *et al*., 2009). Les vecteurs propres issus des PCNM ont été calculés à partir des matrices de distance de lisière à lisière au lieu des habituelles distances euclidiennes entre les barycentres des fragments. Nous considérons en effet la distance de lisière à lisière comme plus pertinente d'un point de vue écologique, puisqu'elle représente la distance réelle que les espèces ont à parcourir pour passer d'un fragment à un autre. Par conséquent, nous n'avons pas détendancé notre matrice de distance par les coordonnées géographiques

comme il est d'usage dans une analyse en PCNM, car l'utilisation des distances de lisière à lisière ne nous place plus dans un système euclidien (D. Borcard, com. pers.). Étant donné que les fragments sont éparpillés de manière irrégulière dans le paysage, nous avons ajouté des objets supplémentaires (cercles de surface égale à la surface moyenne des fragments de la fenêtre, cf. Annexe D) dans 6 des 9 fenêtres paysagères, afin de détecter de plus fines structures spatiales (Borcard & Legendre, 2002 ; Jones *et al.*, 2008). Les vecteurs propres issus de la PCNM ont ensuite été soumis à une sélection ascendante (*forward selection*) en suivant les recommandations de Blanchet *et al.* (2008), dans le but de réduire leur nombre ($\alpha = 0.1$). Les axes de PCNM finalement retenus sont utilisés avec les coordonnées géographiques pour construire la matrice spatiale utilisée dans les analyses ultérieures (Laliberté *et al.*, 2009).

Dans un troisième temps, nous avons utilisé une analyse de redondance avec partition de variance (RDA-VP ; $\alpha = 0.1$) pour identifier les catégories de facteurs qui influençaient la composition spécifique des plantes dans les 9 fenêtres paysagères. Dans chacune des RDA-VP, nous avons intégré quatre matrices explicatrices (correspondant respectivement aux facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux) et la matrice de réponse, i.e. la matrice sites x espèces préalablement standardisée par une transformation Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001), qui permet notamment de réduire les effets d'arc. La matrice des facteurs locaux est composée des variables suivantes : périmètre du fragment, longueur cumulée de chemins et de rivières dans le fragment, surface de coupe, de résineux et en peupleraie et des surfaces des 5 substrats géologiques précédemment décrits. La matrice des facteurs paysagers est composée des variables suivantes : la densité de routes (5000m), la densité de haies (500m), la surface en bâti (1000m), cultures (500m) et prairies (500m). La matrice historique comprend l'indice d'âge et l'indice spatio-temporel et la matrice spatiale l'ensemble des axes de PCNM et les coordonnées géographiques du fragment (barycentre du fragment). La normalité des variables locales, paysagères et historiques a été auparavant testée par un test de D'Agostino et une transformation box-cox a été appliquée si nécessaire, afin d'améliorer la distribution des variables. Les R^2 présentés correspondent aux valeurs ajustées suivant les recommandations de Peres-Neto *et al.*, 2006. La variance expliquée de chaque groupe sera présentée en pourcentage de la variance totale expliquée.

Enfin, la corrélation entre la variation de diversité β et la variation des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux a été vérifiée par des tests de Mantel et des tests partiels de Mantel. L'indice de dissimilarité utilisé pour représenter la diversité β est l'indice de Raup & Crick (indépendant de la richesse). La dissimilarité locale, paysagère et historique a été calculée par un indice de Gower (Gower, 1971 ; Legendre & Legendre, 1998) et la matrice de distance géographique utilisée est celle des distances de lisière à lisière.

Toutes les analyses ont été effectuées sous R (R Development Core Team, 2007) avec les librairies 'vegan' (Oksanen *et al.*, 2007), 'spacemakeR' (Dray, 2008) et 'packfor' (Dray *et al.*, 2009).

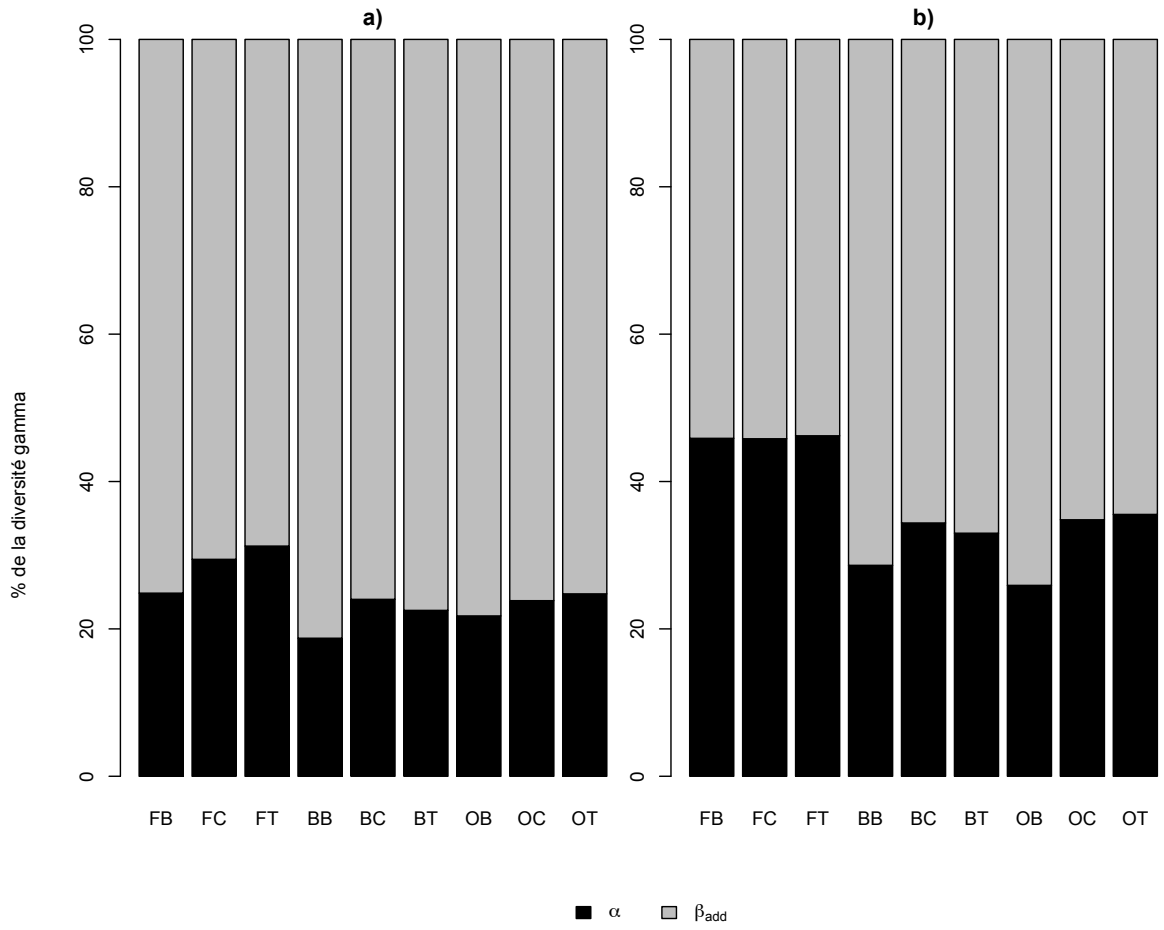


FIG. 5.1 — Partition additive de la richesse spécifique totale (a) et herbacée forestière (b). La richesse gamma est ramenée à 100%.

5.3 Résultats

5.3.1 Variations des diversités α, β et γ entre les 9 fenêtres paysagères

La diversité α moyenne totale (richesse spécifique totale des fragments forestiers) ne diffère pas significativement entre les paysages (Kruskal-Wallis, $H = 3.23$, $p = 0.20$) contrairement à la diversité α moyenne des herbacées forestières ($H = 42.38$, $p < 0.001$ bien que les tests post-hoc de Behrens-Fisher ne montrent pas de différence entre les groupes ; Tab. 5.1). La diversité additive β_{add} des herbacées forestières est plus faible dans les paysages de forêts non fragmentées (FB, FC et FT ; Fig. 5.1), que dans les autres paysages, indiquant que la diversité α des herbacées forestières contribue beaucoup plus à la diversité γ correspondante dans les paysages de forêts non fragmentées. Pour les herbacées forestières, les indices de Sørensen et Raup & Crick (β_{sor} et β_{rc}) indiquent une dissimilarité plus

forte entre les fragments forestiers des paysages de forêts fragmentées, i.e. les paysages de bocage et de champs ouverts (Tab. 5.1).

TAB. 5.1 — Valeurs moyennes (± écarts types) et extrêmes (min-max) des mesures de diversité α, β et γ et des variables locales, paysagères et historiques pour les neuf fenêtres d'étude (HF pour herbacées forestières, I.SPAT.TEMP pour indice spatio-temporel).

	FB	FC	FT	BB	BC	BT	OB	OC	OT
RICHESSE ALPHA (α)									
Totale	67.59 (40.07)	61.23 (22.49)	69.35 (21.19)	75.5 (51.39)	67.47 (37.73)	69.56 (25.53)	57.67 (30.92)	67.2 (32.69)	66.34 (29.48)
	14-173	19-128	26-127	20-243	27-198	31-162	24-176	33-155	34-166
HF	27.98 (10.85)	26.57 (7.67)	26.8 (6.47)	21.18 (12.79)	22.69 (11.44)	24.08 (9.89)	14.77 (9.36)	21.23 (9.53)	20.97 (8.72)
	5-53	8-40	14-41	2-54	4-53	6-62	3-46	6-40	6-40
RICHESSE GAMMA (γ)									
Totale	272	208	222	403	281	309	265	282	268
HF	61	58	58	74	66	73	57	61	59
BETA-RC (β_{rc})									
Total	2e-4 (0.002)	5e-4 (0.005)	1e-5 (0.0002)	0.003 (0.028)	2e-4 (0.002)	0.004 (0.036)	0.003 (0.035)	2e-4 (0.002)	0.01 (0.079)
	0-0.05	0-0.07	0-0.006	0-0.55	0-0.04	0-0.70	0-0.69	0-0.04	0-0.82
HF	0.03 (0.07)	0.01 (0.04)	0.004 (0.02)	0.07 (0.16)	0.03 (0.08)	0.02 (0.08)	0.03 (0.08)	0.02 (0.07)	0.03 (0.09)
	0-0.76	0-0.63	0-0.23	0-1	0-0.79	0-1	0-0.77	0-0.8	0-0.64
BETA-SORENSEN (β_{sor})									
Total	0.48 (0.12)	0.41 (0.09)	0.38 (0.08)	0.59 (0.11)	0.48 (0.09)	0.47 (0.10)	0.47 (0.10)	0.49 (0.09)	0.44 (0.11)
	0.21-0.85	0.16-0.74	0.18-0.67	0.22-0.90	0.22-0.79	0.20-0.85	0.25-0.76	0.27-0.7	0.23-0.74
HF	0.37 (0.15)	0.31 (0.11)	0.29 (0.08)	0.55 (0.17)	0.44 (0.14)	0.40 (0.14)	0.47 (0.14)	0.43 (0.12)	0.42 (0.14)
	0.08-0.83	0.07-0.71	0.08-0.53	0.14-1	0.07-0.89	0.09-0.96	0.12-0.88	0.12-0.79	0.13-0.82
VARIABLES HISTORIQUES									
AGE	5.42 (0.33)	5.67 (0.14)	5.61 (0.22)	3.83 (0.53)	4.33 (0.51)	3.81 (0.44)	4.29 (0.51)	4.17 (0.51)	4.33 (0.43)
	4.58-5.7	5.15-5.7	4.88-5.7	3.26-4.92	3.26-5.68	3.26-4.73	3.26-5.31	3.26-4.96	3.26-5.11
I.SPAT.TEMP*	56.45 (9.75)	152.71 (14.81)	121.99 (20.89)	27.13 (13.8)	13.1 (6.61)	12.46 (11.49)	9.82 (4.66)	18.7 (12.59)	5.07 (2.6)
	39.9-77.52	108.75-175.55	70.66-147.47	11.74-75.17	4.76-31.32	1.74-60.7	2.65-26.18	2.75-50.11	1.86-13.42

* : /1000000

TAB. 5.1 — suite

	FB	FC	FT	BB	BC	BT	OB	OC	OT
VARIABLES LOCALES									
PERIMETRE (m)	968 (13534)	890 (947)	699 (681)	1297 (2494)	880 (1144)	644 (711)	1050 (2012)	1092 (1116)	1092 (986)
	136-5406	142-3836	140-3232	98-12631	172-4547	136-4297	142-11038	175-5431	207-4796
CHEMINS (m)	986 (2314)	1045 (1684)	528 (733)	379 (1678)	385 (1024)	58 (239)	552 (1949)	580 (1540)	116 (314)
	0-10460	47-7509	0-3645	0-12452	0-4807	0-1767	0-9971	0-7777	0-1562
RIVIERES (m)	0 (0)	0 (0)	117 (278)	164 (664)	12 (68)	65 (159)	2 (8)	26 (109)	0 (0)
	0-0	0-0	0-1135	0-4553	0-383	0-901	0-46.06	0-560	0-0
RESINEUX (ha)	0.48 (1.68)	0.42 (1.37)	0.79 (1.67)	1.24 (9.02)	0.41 (1.96)	0.02 (0.17)	0.1 (0.4)	0.78 (2.81)	0 (0)
	0-9.15	0-7.27	0-7.81	0-69.93	0-10.96	0-1.37	0-1.92	0-14.35	0-0
COUPE (ha)	0.36 (1.79)	0.98 (5.1)	0 (0)	0.49 (2.52)	0.26 (0.79)	0.22 (1.11)	0.11 (0.33)	0.35 (1.19)	1.32 (4.13)
	0-11.49	0-27.95	0-0	0-17.48	0-3.65	0-7.75	0-1.63	0-6.02	0-17.45
PEUPLERAIE (ha)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.4 (1.87)	0 (0)	0.08 (0.33)	0.17 (0.88)	0 (0)	0.02 (0.08)
	0-0	0-0	0-0	0-11.86	0-0	0-2.21	0-4.82	0-0	0-0.44
SABLES CALCAIRES (ha)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3.93 (13.57)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	0-0	0-0	0-0	0-93.83	0-0	0-0	0-0	0-0	0-0
ARGILES (ha)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2.4 (9.73)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	0-0	0-0	0-0	0-52.46	0-0	0-0	0-0	0-0	0-0
CRAIE (ha)	0.77 (1.98)	0 (0.02)	0.04 (0.17)	0.62 (4.46)	3.53 (8.19)	0.92 (1.97)	3.37 (11.71)	1.31 (2.81)	2.4 (3.48)
	0-8.02	0-0.09	0-1	0-34.58	0-32.66	0-10.23	0-63.86	0-9.58	0-16.41
LIMON (ha)	6.55 (16.09)	6.4 (12.97)	2.71 (4.73)	0.09 (0.68)	0.87 (1.96)	0.72 (2.03)	3.24 (8.96)	4.91 (11.47)	2.29 (4.11)
	0-80.17	0.12-55.89	0.11-19.34	0-5.24	0-8.41	0-14.99	0-37.4	0-60.23	0-17.47
SABLES ACIDES (ha)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.17 (0.95)	0 (0.02)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	0-0	0-0	0-0	0-0	0-5.39	0-0.12	0-0	0-0	0-0
VARIABLES PAYSAGÈRES									
ROUTES (km)	59.65 (7.83)	40.12 (4.59)	58.93 (6.53)	53.42 (4.05)	62.24 (7.17)	59.58 (3.52)	58.43 (8.83)	48.51 (5.67)	53.28 (2.81)
	48.58-83.72	31.79-53.85	42.28-74.75	48.84-73.82	47.02-76.16	51.39-66.11	46.7-83.07	38.48-60.3	49.13-61.19
HAIES (km)	0.23 (0.41)	0.04 (0.21)	0.67 (1.3)	4.82 (5.34)	3.28 (3.28)	10.89 (3.11)	0.24 (0.42)	1.93 (1.34)	0.66 (0.49)
	0-2.12	0-1.16	0-5.5	1.19-33.32	0.42-18.04	6.6-22.11	0-1.86	0-4.43	0-1.88
BÂTIS (ha)	16.74 (23.79)	0.5 (1.66)	1.17 (2.31)	43.86 (25.44)	8.57 (4.83)	10.33 (4.96)	5.91 (7.55)	17.95 (12.27)	3.55 (4.64)
	0-124.62	0-6.85	0-13.4	6.22-116.69	0.49-17.04	3.15-28.25	0-21.31	0.81-50.89	0.13-21.95
CULTURES (ha)	23.9 (20.58)	4.6 (10.1)	1.22 (2.75)	27.84 (54.27)	68.45 (35.8)	4.36 (5.13)	116.03 (84.02)	80.1 (38.22)	115.58 (38.96)
	0-82.56	0-33.4	0-10.06	0-417.18	22.64-204.07	0-25.31	55.43-526.5	24.57-186.85	43.17-227.8
PRAIRIES (ha)	3.91 (5.11)	0.3 (0.83)	6.26 (11.65)	66.64 (42.17)	35.94 (29.2)	94.45 (26.4)	1.7 (3.48)	32.3 (21.23)	4.06 (6.46)
	0-24.4	0-3.36	0-47.62	19.38-271.83	9.2-143.78	67.84-225.83	0-12.84	0.35-93.41	0-34.52

TAB. 5.2 — Distances seuils utilisées dans les PCNM et nombre d'axes de PCNM retenus après la sélection ascendante ($\alpha = 0.1$) pour les diversités totale et en herbacées forestières.

	FB	FC	FT	BB	BC	BT	OB	OC	OT
Valeur seuil	239.2	753.3	801.3	830.4	821.6	671.1	689.7	649.6	737.6
Nombre d'axes retenu pour l'étude de la diversité :									
- totale	8	0	6	10	0	11	5	0	7
- herbacées forestières	9	0	5	7	7	12	4	2	6

5.3.2 Structure spatiale des fragments forestiers dans les fenêtres paysagères

Dans les PCNM, les tests globaux (sensu Blanchet *et al.*, 2008), qui testent si l'ensemble des vecteurs propres issus des PCNM permettent d'expliquer la composition spécifique, ne sont significatifs ni pour la matrice floristique totale des fenêtres paysagères FC, BC et OC, ni pour la matrice des espèces herbacées forestières de la fenêtre FC. Par conséquent, pour ces fenêtres où le test global est non significatif, aucun axe de PCNM n'a été retenu et seules les coordonnées géographiques (barycentre du fragment) ont été utilisées pour la RDA-VP. Pour les autres fenêtres, le nombre d'axes retenu après la sélection ascendante est le plus important pour les fenêtres paysagères BB et BT, ce qui indique une structure spatiale complexe dans ces paysages (Tab. 5.2). De plus, il est intéressant de noter que les axes de PCNM décrivant une structure spatiale grossière (vecteurs propres les plus forts ; e.g. axe 1 de la PCNM) sont en général davantage corrélés aux variables environnementales locales, paysagères et historiques que les axes de PCNM décrivant une structure spatiale fine (vecteurs propres les plus faibles ; e.g. axe 35 de la PCNM) (Annexe E).

5.3.3 Variables influençant la diversité β

Toutes les analyses redondances (RDA) effectuées sur les matrices totale et des herbacées forestières sont significatives. Cependant, la contribution respective de chaque groupe de variables (locales, paysagères, historiques et spatiales) dans la partition de variance (VP) est propre à chaque fenêtre paysagère et ne répond pas clairement à un gradient de connectivité ou de fragmentation de l'habitat forestier (Fig. 5.2 et 5.3). Cependant, quelques particularités méritent d'être soulignées.

La variance totale expliquée (RDA-VP) varie entre 6 et 31% ; elle est la plus forte pour les fenêtres OB et OT (Fig. 5.2 et 5.3). L'effet pur des variables locales (noté « a » sur la Fig. 5.2 et 5.3) sur la composition en herbacées forestières est plus important dans les paysages de forêt non fragmentée que dans les autres. Bien que la contribution globale des facteurs paysagers (rassemblés sous « PAYS ») sur la composition en herbacées forestières soit similaire entre les paysages, la contribution pure des facteurs paysagers (« b ») est moins importante pour la composition en herbacées forestières (Fig. 5.3) que pour la composition floristique totale (Fig. 5.2), quelle que soit la fenêtre considérée. L'effet pur des variables historiques (« c ») est nul ou extrêmement faible (composition floristique totale de FT) dans les forêts non fragmentées par rapport aux paysages agricoles. L'effet pur des variables spatiales (« d »)

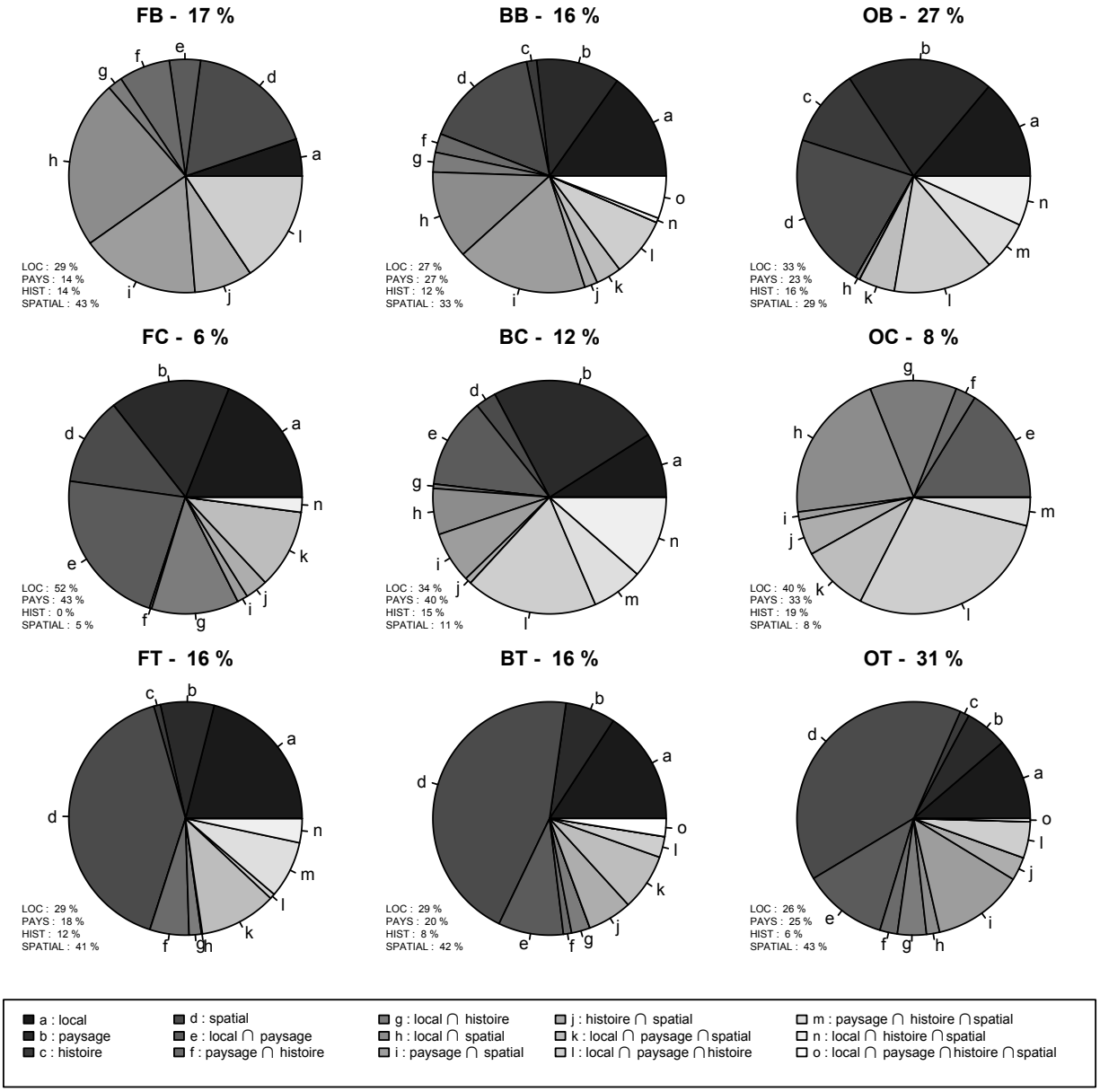


FIG. 5.2 — Résultats de la partition de variance de la composition floristique totale. Le pourcentage en haut de chaque camembert indique la proportion de variance expliquée dans la fenêtre paysagère. LOC, PAYS, HIST et SPAT indiquent la proportion totale de variance expliquée par l'ensemble des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux, respectivement.

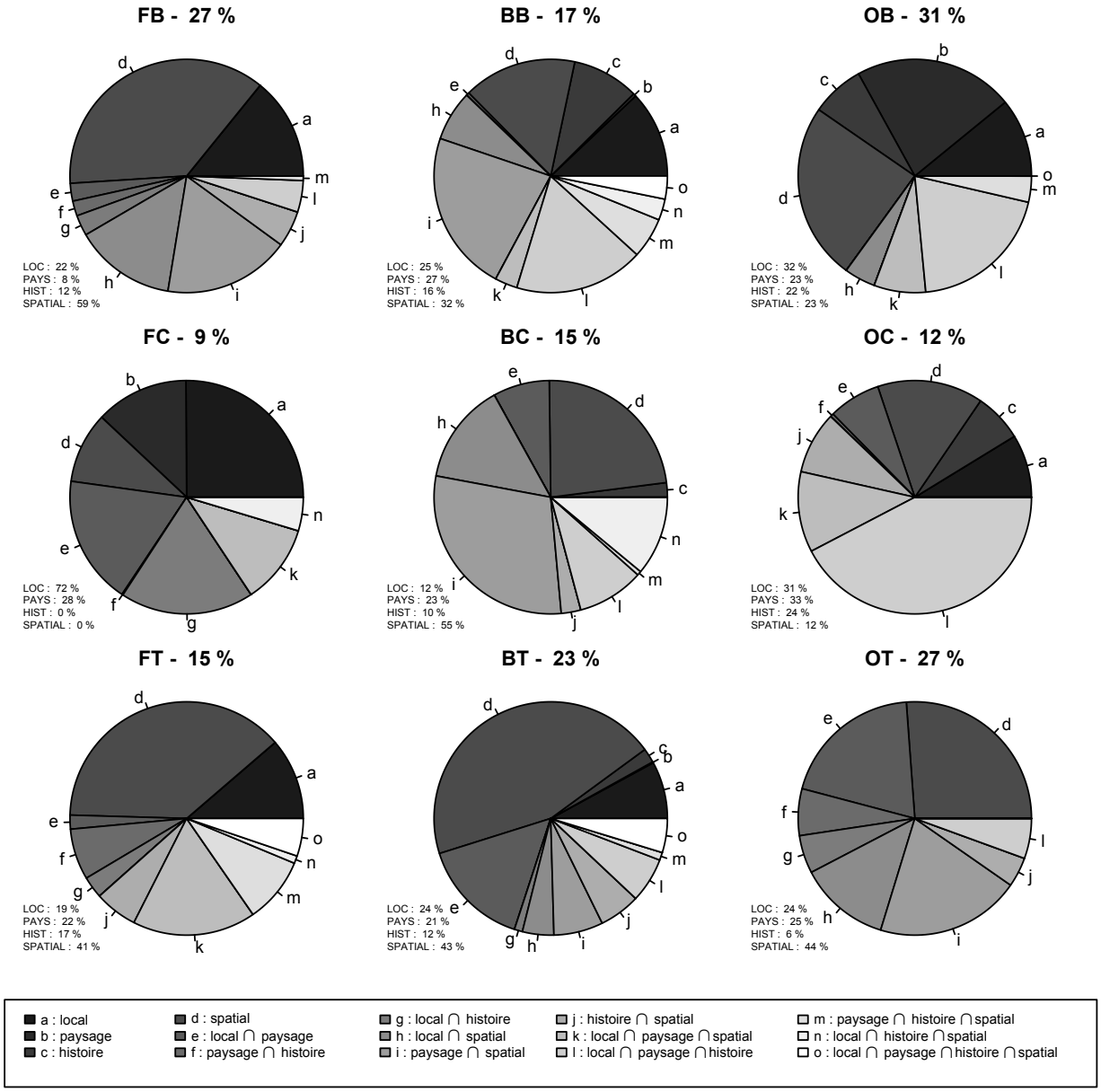


FIG. 5.3 — Résultats de la partition de variance de la composition floristique en herbacées forestières. Le pourcentage en haut de chaque camembert indique la proportion de variance expliquée dans la fenêtre paysagère. LOC, PAYS, HIST et SPAT indiquent la proportion totale de variance expliquée par l'ensemble des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux, respectivement.

contribue fortement à la variance expliquée de la composition totale et en herbacées forestières dans toutes les fenêtres paysagères, mais cet effet apparaît être plus important dans les fenêtres du département de l'Aisne (FT, BT et OT).

5.3.4 Variables influençant les variations de diversité β

Les résultats des tests de Mantel et des tests partiels de Mantel (Tab. 5.3) montrent des corrélations significatives entre la dissimilarité floristique (β_{rc}) et la dissimilarité des facteurs environnementaux et historiques. Cependant, les groupes de variables impliqués dans ces corrélations et la significativité des tests de Mantel varient d'une fenêtre paysagère à l'autre et entre les deux groupes d'espèces (totales et herbacées forestières). Aucune relation significative n'est observée pour la fenêtre paysagère OT, indiquant que les variables environnementales choisies ne sont pas pertinentes pour expliquer les variations de diversité β de cette fenêtre. Pour les espèces forestières, les tests partiels de Mantel montrent que, dans la majorité des fenêtres paysagères, les variables locales, paysagères, historiques et spatiales ne sont pas indépendantes entre elles et qu'elles agissent ensemble pour expliquer la dissimilarité floristique.

Les variations de β_{rc} calculées à partir des matrices floristique totale et des herbacées forestières sont significativement corrélées avec les variables locales pour deux fenêtres de champs ouverts (OB et OC) et une fenêtre de forêt non fragmentée (FC) (Tab. 5.3). Les variations de β_{rc} des espèces herbacées forestières de la fenêtre BT est aussi corrélée aux variations des variables locales, mais cette corrélation provient pour moitié de leur interaction avec les variables paysagères. Les variations de β_{rc} totale sont corrélées avec les variations des variables paysagères pour BC et avec les variations des distances géographiques pour BB. Pour les herbacées forestières, les variations de β_{rc} sont corrélées avec les variations des variables historiques pour BT, OB et OC, et avec les variations des distances géographiques inter-fragments pour FB. Pour FT, les variations de β_{rc} sont corrélées avec les variations des variables paysagères, mais cette corrélation se révèle non significative quand l'interaction avec l'effet spatial est considérée. Enfin, pour la fenêtre BB, les variations de β_{rc} sont significativement corrélées avec les variations des variables historiques, mais seulement lorsque les effets locaux et paysagers sont supprimés.

5.4 Discussion

La diversité α moyenne varie assez peu entre les types de paysages, mais sa contribution relative dans la partition additive isole clairement les paysages de forêt non fragmentée. La part de diversité β expliquée par les facteurs environnementaux (liés à la diversité des niches) et spatiaux (liés à la dispersion des espèces ; neutralisme) varie entre les fenêtres paysagères et entre les types de paysages, mais reste plus ou moins spécifique à chaque fenêtre paysagère, en raison de leurs caractéristiques propres. Les variations de cette diversité β suivent cette

TAB. 5.3 — Résultats des tests de Mantel et des tests partiels de Mantel, après 1000 permutations. Seuls les résultats significatifs sont présentés, avec * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ et *** $p < 0.001$.

	FB	FC	FT	BB	BC	BT	OB	OC	OT
DIVERSITÉ TOTALE									
LOCAL		0.16 *					0.21 ***	0.25 **	
Local / Paysage		0.16 *					0.21 ***	0.25 **	
Local / Histoire		0.16 *					0.23 ***	0.23 **	
Local / Spatial		0.16 *					0.21 ***	0.25 ***	
PAYSAGE					0.28 ***				
Paysage / Local					0.26 ***	0.10 *			
Paysage / Histoire					0.27 ***				
Paysage / Spatial					0.28 ***				
HISTOIRE									
Histoire / Local									
Histoire / Paysage									
Histoire /Spatial									
SPATIAL				0.07 *					
Spatial / Local				0.07 *					
Spatial / Paysage				0.07 *					
Spatial / Histoire			0.08 **	0.07 *					
DIVERSITÉ EN HERBACÉES FORESTIÈRES									
LOCAL		0.18 *				0.36 **	0.49 ***	0.37 ***	
Local / Paysage		0.18 *				0.18 *	0.42 ***	0.38 ***	
Local / Histoire		0.18 *				0.33 *	0.37 ***	0.30 **	
Local / Spatial		0.19 *				0.37 **	0.49 ***	0.36 ***	
PAYSAGE			0.13 *			0.34 ***	0.29 *		
Paysage / Local			0.13 *			0.14 *			
Paysage / Histoire			0.14 *			0.31 ***			
Paysage / Spatial						0.33 ***	0.30 *		
HISTOIRE						0.18 *	0.47 ***	0.28 ***	
Histoire / Local				0.10 *		0.11 *	0.33 ***	0.17 **	
Histoire / Paysage				0.10 *		0.13 *	0.41 ***	0.28 ***	
Histoire /Spatial						0.16 *	0.47 ***	0.28 ***	
SPATIAL	0.19 ***					0.09 *			
Spatial / Local	0.20 ***					0.13 **			
Spatial / Paysage	0.19 ***								
Spatial / Histoire	0.18 ***								

spécificité et modèrent, par conséquent, le rôle de la connectivité actuelle par rapport à la connectivité historique, dans l'explication de la dissimilarité inter-fragments.

La diversité le long du gradient de fragmentation forestière

La richesse spécifique locale (α) en herbacées forestières est habituellement décrite comme étant dépendante de l'âge des fragments forestiers (relation positive) (Peterken & Game, 1984 ; Lawesson *et al.*, 1998 ; Hermy & Verheyen, 2007) et de la fragmentation (relation négative) (Honnay *et al.*, 2005). Le rôle de la fragmentation sur la richesse spécifique est souvent attribué à une réduction de l'habitat (relation aire – espèces) (Honnay *et al.*, 2005 ; Laurance, 2008), alors qu'un lien direct entre la richesse spécifique et l'isolement spatial est beaucoup plus sujet à débat (Fahrig, 2003 ; Helm *et al.*, 2006 ; Laurance, 2008). Nos résultats montrent que la diversité α des herbacées forestières suit un gradient d'isolement spatial des fragments, gradient qui est indépendant des surfaces échantillonnées : la richesse spécifique augmente des paysages de champs ouverts jusqu'aux paysages forestiers non fragmentés, où les fragments présentent le plus faible degré d'isolement. La taille moyenne des fragments forestiers est pourtant plus importante en moyenne dans les paysages de champs ouverts que dans les paysages de bocage. De plus, la richesse spécifique plus importante dans les paysages de forêt non fragmentée (i.e. paysage où le taux de dispersion des espèces est supposé maximal) ne permet pas de confirmer les résultats de certaines études (Mouquet & Loreau, 2002 ; Mouquet & Loreau, 2003 ; Mouquet *et al.*, 2006), qui montraient que la diversité α était maximale pour des taux de dispersion intermédiaires. Cependant, les paysages de forêt fragmentée ont un réservoir d'espèces forestières à peu près identique à celui des paysages de forêt non fragmentée (il est même plus important dans les paysages de bocage), confirmant ainsi les résultats du chapitre 3 et suggérant que des phénomènes d'exclusion compétitive entre en compte dans les systèmes forestiers fermés.

La part de la diversité α dans le pool régional γ révèle une nette séparation entre les forêts fragmentées et non fragmentées, notamment pour les espèces herbacées forestières (Fig. 5.1). La proportion de la diversité α dans γ est en effet beaucoup plus importante dans les paysages de forêt non fragmentée, en raison d'une diversité α plus importante alors que leur diversité γ est similaire (champs ouverts), voire moindre (bocage). La meilleure représentativité de γ par α et le β_{add} plus faible dans les gros blocs forestiers confirment en partie l'hypothèse de départ (voir aussi β_{rc} et β_{sor} dans le tableau 5.1 qui confirment cette tendance) d'une faible diversité β dans les paysages de forêt non fragmentée. La constance de β_{add} au sein des trois fenêtres correspondantes est d'ailleurs remarquable et tend à confirmer l'absence de limitation de la dispersion des espèces forestières dans ces paysages et le fait qu'elles auraient réellement eu le temps et les conditions environnementales nécessaires pour coloniser l'ensemble du massif, homogénéisant ainsi les communautés.

Notre première hypothèse supposait également une diversité β élevée pour une fragmentation intermédiaire (bocage) et faible pour une fragmentation plus importante (champs ouverts). Ces assertions ne sont pas vérifiées

ici, quel que soit l'indice de diversité β utilisé (β_{add}, β_{sor}, β_{rc} ; Fig. 5.1 et Tab. 5.1). Ces résultats suggèrent que les processus de dispersion et de colonisation existent autant dans les paysages où les fragments forestiers sont très isolés que dans les autres et ce, malgré la présence d'une matrice environnementale hostile à la survie des espèces. Les indices β_{sor} et β_{rc} ne montrent en effet pas de différence notable entre les paysages de champs ouverts et de bocage par rapport aux forêts non fragmentées, mais il est intéressant de noter que les résultats ne sont pas similaires entre les deux indices, surtout pour la diversité totale. On peut ainsi citer le cas de la fenêtre OT qui montre la plus forte valeur de β_{rc}, mais une très faible valeur de β_{sor} (3ème position par ordre croissant). On retrouve ici la conséquence directe de la sensibilité de l'indice β_{sor} à la richesse spécifique (Vellend *et al.*, 2007), qui est elle-même dépendante de la surface échantillonnée d'après la relation aire – espèces (Rosenzweig, 1995). Le fait que les paysages de bocage n'aient pas une diversité β supérieure à celle des paysages de champs ouverts suggère également que la présence de haies ne joue pas sur la dissimilarité inter-fragments et que les différences de conditions locales entre les fragments peuvent aussi être responsables de la distribution des espèces.

Rôle des facteurs environnementaux et spatiaux

La part de la diversité β expliquée par les variables spatiales et environnementales varie entre les fenêtres paysagères, mais une part importante de cette diversité reste toujours inexpliquée, en raison du rôle potentiel de variables environnementales non mesurées, de structures spatiales non décrites et de la stochasticité de certaines conditions environnementales et/ou inhérentes aux communautés. En outre, la part pure de l'espace a pu être surestimée en raison du rôle éventuel d'autres variables environnementales organisées spatialement et qui n'ont pas été considérées dans ces analyses (Jones *et al.*, 2008 ; Laliberté *et al.*, 2009). En effet, les facteurs environnementaux étudiés sont organisés spatialement à un grain assez grossier et peu d'entre eux sont associés à une organisation spatiale fine (Annexe E). Quoiqu'il en soit, la diversité β tend à être mieux expliquée dans les paysages de champs ouverts OB et OT, dont les fragments forestiers présentent l'isolement spatio-temporel le plus élevé (Tab. 5.1).

Le rôle des seuls facteurs locaux est plus important dans les forêts non fragmentées que dans les paysages agricoles (Fig. 5.2 et 5.3), confirmant ainsi en partie la seconde hypothèse. Dans les paysages possédant des fragments non isolés dans l'espace et/ou le temps (FB, FC, FT), les assemblages des espèces seraient essentiellement expliqués par des mécanismes locaux agissant via la compétition (Chase & Leibold, 2003). Ainsi, les facteurs locaux ont le rôle le plus important pour la fenêtre paysagère FC (72% de la variance totale expliquée), bien que l'hétérogénéité environnementale mesurée de cette fenêtre soit assez faible (principalement deux substrats géologiques, deux modes de gestion, pas de rivière). Parallèlement, les deux fenêtres de forêt fragmentée où les facteurs locaux expliquent le mieux la diversité β des herbacées forestières sont les fenêtres OB et OC, qui sont aussi les fenêtres paysagères où la surface forestière continuellement présente depuis le XVIIIe siècle est de loin la plus importante

(66 et 50 ha respectivement, alors que cette surface varie entre 3 et 15 ha pour les autres fenêtres de paysages forestiers fragmentés).

Ces résultats soulignent le rôle important de la continuité temporelle de la forêt dans l'assemblage des espèces forestières (Lawesson *et al.*, 1998), bien que d'autres études considèrent le rôle de l'occupation du sol avant la reforestation comme plus important (Wulf, 2004). Cette continuité temporelle laisserait le temps nécessaire à la mise en place de phénomènes d'exclusion compétitive et de partition des niches, les facteurs locaux agissant alors comme un filtre environnemental. La variation de la diversité β des herbacées forestières est alors associée à la variation des facteurs locaux (les mêmes fenêtres paysagères FC, OB et OC, Tab. 5.3), puisque plus les conditions environnementales vont être dissemblables, plus la composition floristique va être dissimilaire. Cependant des dynamiques sources – puits (Pulliam, 1988 ; Dias, 1996) pourraient aussi intervenir dans les paysages de forêt non fragmentée (rôle du paysage et/ou de l'espace) et réduire les effets de compétition et de partition des niches, autrement dit, réduire les effets des facteurs locaux sur les assemblages d'espèces (e.g. la fenêtre FT dont la variation de β n'est pas corrélée à une variation des facteurs locaux mais à une variation des facteurs paysagers ou la fenêtre FB dont la variation de β est corrélée à la distance). Enfin, pour les fenêtres où les fragments forestiers sont jeunes (BT, Tab. 5.1), la corrélation entre les variations de diversité β et les variations des facteurs locaux peut difficilement être rapprochée d'un mécanisme de compétition ; plus probablement les facteurs locaux influencent le recrutement des espèces (Verheyen & Hermy, 2001*b* ; Baeten *et al.*, 2009). Ainsi, les facteurs locaux agiraient principalement dans les fragments âgés et présents continuellement depuis plusieurs siècles (i.e. faible isolement spatio-temporel) via l'exclusion compétitive, et dans les fragments récents, via une limitation du recrutement (mais dans une moindre mesure tout de même). Leurs rôles seraient néanmoins limités par les processus liés à la dynamique de la métacommunauté (effet de masse, relations sources – puits).

Les espèces forestières étant des espèces avec de faibles taux de colonisation (Hermy *et al.*, 1999 ; Bellemare *et al.*, 2002 ; Vellend *et al.*, 2007), les facteurs historiques sont supposés être un déterminant majeur des assemblages de ces espèces dans les paysages fragmentés (H_3). Les résultats de la partition de variance et des tests de Mantel tendent à confirmer cette hypothèse, puisque les effets purement historiques permettent d'expliquer la diversité β uniquement dans les paysages de forêt fragmentée. La fenêtre paysagère OT est la seule fenêtre où le rôle des facteurs historiques sur les assemblages n'est pas significatif (RDA-VP et tests de Mantel), mais c'est aussi la fenêtre paysagère qui se caractérise par l'isolement spatio-temporel le plus important. Nos résultats confirment l'existence de différentes trajectoires dynamiques des métacommunautés forestières, qui sont sous la dépendance de l'isolement spatio-temporel des fragments forestiers (Holyoak & Ray, 1999 ; Leibold *et al.*, 2004). Si l'isolement spatial actuel et passé est important (fenêtre OT), la colonisation entre les fragments est très faible, et si on suppose que les populations locales deviennent alors plus sensibles à l'extinction stochastique (Hanski, 1998 ; Honnay *et al.*,

2005), la diversité β est augmentée (la valeur de β_{rc} la plus élevée est trouvée pour la fenêtre OT, Tab. 5.1). Par opposition, si l'isolement entre les fragments est nul (paysages de forêt non fragmentée), il n'existe aucune limite à la dispersion et les effets de masse (Schmida & Wilson, 1985) peuvent alors s'exercer, maintenant une diversité α élevée, mais réduisant la diversité β, comme l'indiquent les faibles valeurs enregistrées au niveau des forêts non fragmentées (Tab. 5.1).

La part seule de l'espace est souvent considérée comme associée aux phénomènes de dispersion limitée et, par conséquent, aux mécanismes à l'œuvre dans la théorie neutraliste (Gilbert & Lechowicz, 2004 ; Cottenie, 2005 ; Karst *et al.*, 2005). A l'échelle régionale, l'effet de la structure spatiale de la métacommunauté forestière dans l'explication de la diversité β est particulièrement important dans les fenêtres paysagères du département de l'Aisne (FT, BT et OT), indépendamment du type de paysage ; il occupe une place intermédiaire et faible, dans les fenêtres de l'Oise et de la Somme respectivement. Le département de l'Aisne est celui qui a été le plus touché par la fragmentation forestière entre le XVIIIe et le XIXe siècle (cf. ratio surface/périmètre de la Fig. 3.4), ce qui vient renforcer l'idée d'une succession temporelle des mécanismes qui contrôlent la distribution des espèces. Dans une dynamique de déforestation/reforestation à l'échelle régionale, les effets de la dispersion sont particulièrement importants après une perturbation, mais, au fil du temps, le processus de partition des niches est supposé prendre de plus en plus d'importance, les meilleurs compétiteurs remplaçant les meilleurs colonisateurs (Tilman, 1994 ; Chase & Leibold, 2003). Par conséquent, au cours du temps, les facteurs locaux et les processus d'exclusion compétitive sont susceptibles de devenir les principaux moteurs de la répartition spatiale des espèces et de leurs assemblages locaux. Nos résultats suggèrent ainsi que les processus neutralistes et ceux liés à la partition des niches écologiques agissent plus ou moins simultanément pour déterminer les assemblages locaux des espèces forestières, mais à des échelles spatiales et temporelles différentes.

Conclusion

La diversité α des espèces herbacées forestières tend à diminuer face à une augmentation de la fragmentation, même si, parallèlement, le réservoir régional reste à peu près constant quelle que soit l'intensité de la fragmentation. Des processus macroécologiques propres à la dynamique des métacommunautés agissent dans ces différents paysages, avec une colonisation des espèces qui semble facilitée au sein des gros blocs forestiers, ce qui se traduit par une faible diversité β. En revanche, la distribution unimodale des valeurs de diversité β le long du gradient de fragmentation à laquelle nous nous attendions n'a pas été observée, suggérant que, soit la dispersion est possible même dans les paysages extrêmement fragmentés (fonctionnement en métacommunauté), soit la présence de haies ne facilite pas la dispersion entre les fragments forestiers et les filtres environnementaux locaux sont alors déterminants. Le rôle de ces facteurs locaux est le plus important dans les paysages de forêt non fragmentée ou dans les paysages agricoles qui possèdent une surface forestière continue assez importante depuis plusieurs siècles, ce qui

laisse supposer qu'une partition des niches se met en place au cours du temps. Les variations de diversité β sont associées à une dispersion limitée dans les paysages de forêt fragmentée, mais quand l'isolement spatio-temporel devient trop important (OT), ni la dispersion, ni les variables environnementales ne permettent d'expliquer ces variations. Au final, il semble donc que les mécanismes à l'œuvre dans l'assemblage des espèces varient au cours du temps, faisant intervenir simultanément des mécanismes neutralistes et de partition des niches par compétition.

CHAPITRE

6 La relation entre les diversités α, β et γ est-elle neutraliste ?

6.1 Introduction

L'étude macroécologique des métacommunautés vise à comprendre les processus qui contrôlent les assemblages d'espèces, plus ou moins isolés, dans des habitats fragmentés (Leibold *et al.*, 2004 ; Holyoak *et al.*, 2005). Les possibilités de dispersion des espèces entre les habitats, la qualité et la quantité des ressources locales, et la présence d'espèces compétitrices dans ces habitats sont autant de paramètres qui conditionnent le recrutement, l'établissement et la persistance des espèces. Les facteurs historiques sont particulièrement importants car ils agissent sur l'ensemble des processus de dispersion inter-habitats, de colonisation et de compétition locale (Chase, 2003).

Les théories visant à expliquer la coexistence des espèces et le fonctionnement des communautés s'inscrivent dans le contexte de deux paradigmes : la *théorie des niches* et la *théorie neutraliste*. La *théorie des niches*, qui est la plus ancienne des deux approches (Grinnell, 1917 ; Hutchinson, 1957), prédit une répartition des espèces essentiellement en fonction des ressources qu'elles sont capables d'exploiter, de la compétition inter- ou intra-spécifique et de la prédation (Chase & Leibold, 2003). La *théorie neutraliste*, d'apparition plus récente (Bell, 2000 ; Hubbell, 2001), suppose que toutes les espèces sont identiques d'un point de vue fonctionnel et démographique (taux de mortalité, de dispersion, et de spéciation similaires). L'organisation de la diversité est seulement le résultat de la stochasticité démographique, de la spéciation et de la dispersion des espèces à l'échelle régionale (Hubbell, 2001 ; Etienne & Alonso, 2007).

Pour ces deux cadres conceptuels, l'histoire joue un rôle clé dans la répartition des espèces et, en particulier, pour les espèces végétales forestières qui sont des espèces avec de faibles capacités de dispersion (Verheyen & Hermy, 2001*a* ; Bellemare *et al.*, 2002 ; Verheyen *et al.*, 2003*b* ; Verheyen & Hermy, 2004). Pour la *théorie des niches*, l'âge des fragments forestiers détermine la qualité locale de l'habitat (Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*a* ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006), que ce soit par la composition chimique du sol ou le recouvrement de la

canopée. Pour la *théorie neutraliste*, l'âge du fragment forestier affecte le taux d'immigration et de colonisation par de nouvelles espèces. L'âge des fragments forestiers est donc supposé être une variable de première importance pour expliquer la dynamique d'une métacommunauté, que ce soit pour la *théorie des niches* ou pour la *théorie neutraliste*, même si, en fonction de l'âge, les deux théories ne prédisent pas nécessairement les mêmes schémas d'organisation.

Les forêts d'Europe occidentale sont aujourd'hui très fragmentées, les fragments, d'âge très variable, étant plus ou moins isolés dans des paysages agricoles. Ces habitats sont le résultat de plusieurs millénaires d'épisodes de déforestation et de reforestation, en relation avec les besoins en bois ou en terres cultivables propres à chaque époque (Kirby & Watkins, 1998). Par conséquent, les fragments forestiers actuels se distribuent le long d'un gradient d'ancienneté, des plus récents (courte histoire de colonisation) aux plus anciens (forêts matures à longue histoire d'accumulation d'espèces). L'âge d'un fragment caractérise théoriquement son stade dans la succession végétale secondaire (Krebs, 2000) qui conduit d'une terre en déprise à une forêt mature ; c'est le postulat de départ sur lequel nous avons choisi de construire la démarche de ce chapitre. L'objectif ultime de cette étude est d'apprécier laquelle de la *théorie des niches* et de la *théorie neutraliste*, explique le mieux l'organisation de la diversité aux échelles α, β et γ dans les métacommunautés forestières étudiées. Pour satisfaire cet objectif, nous avons choisi de tester les prédictions des deux théories, pour les différents stades de la succession secondaire.

Prédictions relatives aux stades pionniers (fragments jeunes)

Dans les fragments forestiers récents, qui ont pris place sur d'anciennes terres agricoles, les communautés végétales correspondent à un **stade pionnier** de la dynamique successionnelle secondaire. La strate arborescente, hétérogène et discontinue, exerce peu de contraintes et rend ces fragments « ouverts » à la colonisation. Les meilleurs colonisateurs sont généralement des herbacées rudérales, ubiquistes, héliophiles et à forte capacité de dispersion (e.g. anémochorie, ornithochorie). Ces espèces pionnières vont donc être les premiers immigrants à s'installer.

Selon la *théorie des niches*, les « filtres environnementaux » étant assez lâches, la compétition au stade pionnier est négligeable : il y a co-occurrence des espèces, sans qu'il y ait de véritables interactions. A l'échelle de la métacommunauté, même si l'on considère que les mêmes espèces pionnières se dispersent dans tous les fragments forestiers récents, les facteurs locaux, en particulier édaphiques, peuvent déjà sélectionner certaines espèces en fonction de leur autoécologie. Par exemple, la présence de sols calcaires ou hydromorphes, permettrait respectivement le recrutement et l'établissement des espèces calciphiles et hygrophiles du réservoir régional, mais entraverait ceux des espèces calcifuges et mésophiles, même si celles-ci s'y dispersent. Les espèces spécialistes, telles que les herbacées forestières (HF), qui sont pour la plupart mésotrophiques et de petite taille, sont défavorisées par leur faible compétitivité sur sols riches, où les espèces rudérales, de plus haute stature, occupent physiquement l'espace (Aerts, 1999). La richesse spécifique totale ainsi que la densité spécifique (i.e. le rapport entre le nombre d'es-

pèces et la surface d'un site) de ces fragments récents devraient donc être faibles, en particulier en HF (Fig. 6.1), et faiblement corrélées à la surface du fragment, donc à l'hétérogénéité des facteurs locaux (Tab. 6.1). De ce fait, l'ordonnée à l'origine c de la courbe aire – espèces ($S = cA^z$, où S est la richesse spécifique et A la surface des sites ; Arrhenius, 1921), qui représente la richesse théorique dans la surface la plus petite, devrait être faible ; la pente z qui, elle, représente le taux d'accumulation d'espèces au fur et à mesure que la surface augmente, devrait être également faible, voire non significative. Chaque fragment récent ayant sa propre trajectoire dynamique initiale, la dissimilarité floristique (diversité β) devrait être moyenne à élevée et, éventuellement, corrélée à l'hétérogénéité des facteurs environnementaux locaux. Pour les mêmes raisons et s'il n'existe encore ni exclusion compétitive, ni de phénomène de dominance, la pente de la courbe de distribution des abondances à l'échelle de la métacommunauté (courbe rang – fréquence ; RAD) devrait être faible à moyenne et corrélée à la dissimilarité des facteurs environnementaux locaux. La courbe rang – fréquence représente, en effet, l'occurrence de chaque espèce dans l'ensemble des fragments forestiers d'une fenêtre paysagère, classée par ordre décroissant : une faible pente indique que la plupart des espèces sont présentes dans la majorité des fragments forestiers à l'échelle paysagère, alors qu'une forte pente indique l'omniprésence de quelques espèces (au dépens des autres espèces qui sont plus rares) à l'échelle de la métacommunauté.

Selon la *théorie neutraliste*, une même suite limitée d'espèces à capacités de dispersion élevées est susceptible de se disperser partout et de coloniser tous les fragments récents de la métacommunauté, puisque le recrutement et l'établissement ne sont pas limitants (pas de filtre environnemental). De moins bons « disperseurs » peuvent également coloniser un fragment récent pour peu qu'une source de diaspores soit présente à proximité (i.e. un fragment ancien). La richesse et la densité spécifique, totales et des HF, sont – comme pour la théorie des niches – supposées être faibles, mais potentiellement corrélées négativement à l'isolement spatial des fragments (moins de sources de colonisateurs) et positivement à la surface (plus grande surface de « piégeage » des diaspores). La richesse en HF (espèces spécialistes) devrait être beaucoup plus faible que la richesse spécifique totale, du fait de leurs faibles capacités de dispersion. La courbe aire – espèces devrait présenter une pente significative et assez forte (augmentation du taux de colonisation avec la taille du fragment), mais une ordonnée à l'origine toujours faible. La même suite d'espèces colonisant l'ensemble des fragments, la diversité β entre fragments récents devrait être globalement faible et ses variations corrélées avec la distance qui sépare les fragments forestiers. La diversité β des espèces capables de se disperser sur de longues distances, comme les anémochores, devrait même tendre vers 0. En conséquence, la pente de la courbe rang – fréquence devrait donc être moyenne à élevée, la fréquence d'une espèce étant d'autant plus faible que ses capacités de dispersion sont limitées.

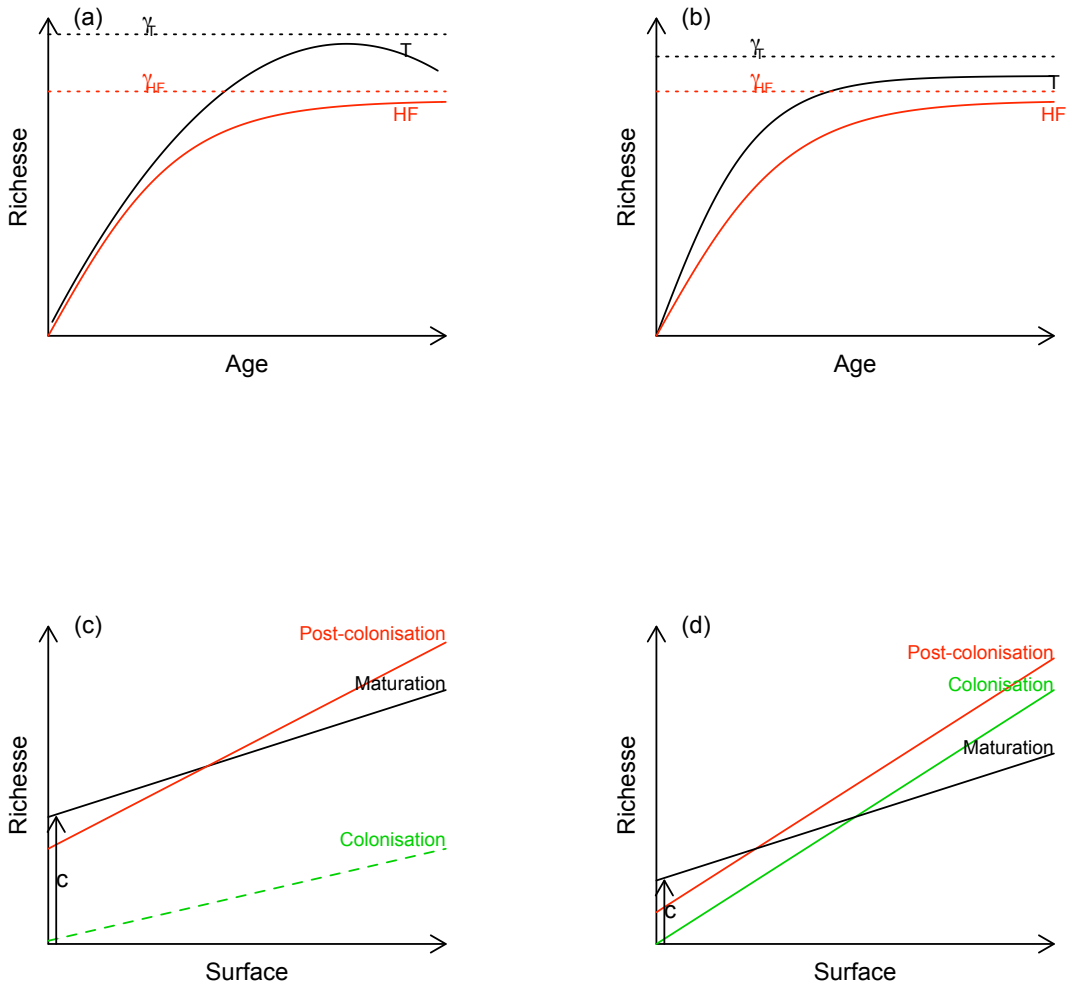


FIG. 6.1 — Représentations schématiques des prédictions relatives aux variations temporelles de la diversité végétale dans des métacommunautés forestières d'après la *théorie des niches* (a, c, e, g) et la *théorie neutraliste* (b, d, f, h). Les figures (a) et (b) représentent la courbe temps – espèces (STR) pour la totalité des espèces des fragments (noté T sur les courbes) et pour les herbacées forestières (HF, en rouge) ; les figures (c) et (d) montrent les courbes aire – espèces en fonction des classes d'âge ; les figures (e) et (f) représentent la variation de la diversité β (dissimilarité floristique entre fragments) en fonction de leur âge ; les figures (g) et (h) représentent les courbes de rang - fréquence des espèces dans les fenêtres paysagères en fonction de leur âge.

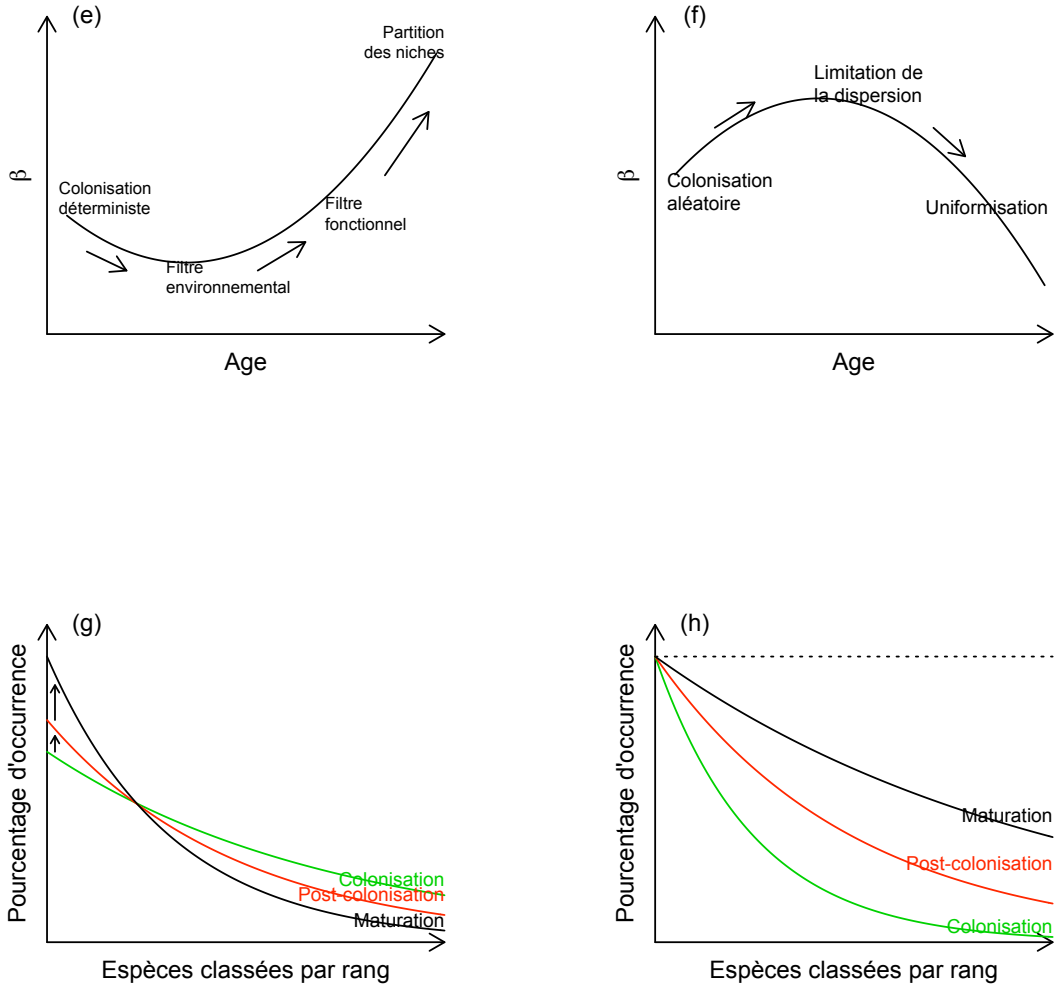

(e)
β
Partition
des niches
Colonisation
déterministe
Filtre
fonctionnel
Filtre
environnemental
Age
(f)
β
Limitation de
la dispersion
Colonisation
aléatoire
Uniformisation
Age
(g)
Pourcentage d'occurrence
Colonisation
Post-colonisation
Maturation
Espèces classées par rang
(h)
Pourcentage d'occurrence
Maturation
Post-colonisation
Colonisation
Espèces classées par rang

FIG. 6.1 — suite

TAB. 6.1 — Prédictions de la théorie des niches et de la théorie neutraliste concernant les variations de la diversité et de la structure des métacommunautés forestières en fonction de l'âge des fragments constitutifs. S_T et S_{HF} sont respectivement la richesse spécifique totale et herbacée forestière. α et γ sont respectivement la diversité locale et régionale (mesurées en nombre d'espèces). z et c sont respectivement la pente et l'ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces ($S = cA^z$). β représente la dissimilarité floristique entre deux fragments et la pente RAD la valeur de la pente de la courbe de distribution des abondances.

	NICHE	NEUTRE
Stade pionnier	– S_T *et* S_{HF} : faible non corrélées à la surface. $S_{HF} \ll S_T$ – $\alpha \ll \gamma$ – *Densité* : faible – z : faible – c : faible – β : moyen – *Pente RAD* : faible à moyenne corrélée à la dissimilarité édaphique	– S_T *et* S_{HF} : faible $S_{HF} \ll S_T$; corrélés à la surface et à isolement spatial – $\alpha \ll \gamma$ – *Densité* : faible - corrélée à isolement spatial – z : moyenne – c : faible – β : faible. corrélé avec la distance inter-fragment – *Pente RAD* : moyenne à élevée - corrélée avec l'isolement spatial
Stade transitoire	– S_T *et* S_{HF} : moyenne - faiblement corrélées à l'hétérogénéité locale – $\alpha < \gamma$ – *Densité* : forte. peu variable – z : moyenne (plus forte que dans le stade pionnier) – c : moyenne (plus forte que dans le stade pionnier) – β : faible. corrélé avec la dissimilarité des facteurs environnementaux – *Pente RAD* : modérée à élevée	– S_T *et* S_{HF} : moyenne - $S_{HF} < S_T$ – $\alpha < \gamma$ – *Densité* : moyenne - corrélée à l'isolement – z : forte – c : plus forte que dans le stade pionnier – β : maximum. corrélé avec la distance inter-fragment – *Pente RAD* : modérée à élevée - corrélée avec l'isolement spatial
Stade maturité	– S_T *et* S_{HF} : forte - fortement corrélée à l'hétérogénéité locale – $\alpha_T \ll \gamma_T$ mais $\alpha_{HF} \rightarrow \gamma_{HF}$ – *Densité* : faible – z : modérée à faible. corrélé avec hétérogénéité – c : élevé – β : fort - corrélé à la dissimilarité environnementale – *Pente RAD* : forte - corrélée avec dissimilarité environnementale	– S_T *et* S_{HF} : forte – $\alpha \rightarrow \gamma$ – *Densité* : forte – z : non-significative ou faible – c : forte – β : faible - non corrélé avec la distance inter-fragment et la différence de surface - $\beta \rightarrow 0$ surtout pour les gros fragments – *Pente RAD* : nulle ou faible

Prédictions relatives aux stades transitoires (fragments âgés)

Dans les fragments forestiers âgés de plusieurs décennies à quelques siècles, les communautés post-pionnières occupent une position intermédiaire dans la dynamique successionnelle vers la forêt mature. Dans ces **stades transitoires**, les fragments forestiers possèdent une canopée bien fermée et un ratio surface terrière : densité des tiges des ligneux souvent importante, qui induisent des conditions microclimatiques typiquement forestières (faible luminosité, forte hygrométrie et amortissement des écarts thermiques du nycthémère dans le sous-bois), bien que pouvant être localement altérées par les activités humaines. Les conditions édaphiques sont également modifiées, avec le développement d'une litière plus ou moins épaisse, un enrichissement en matières organiques, un abaissement du pH et du niveau trophique.

Selon la *théorie des niches*, les filtres environnementaux se mettent progressivement en place et accroissent leur pression de sélection sur les espèces du réservoir régional les plus aptes à utiliser les ressources fournies par les différents habitats forestiers, en particulier en conditions de luminosité réduite. Au cours du temps, de nouvelles espèces aux optimums écologiques variés, en particulier des espèces spécialistes du milieu forestier, colonisent les fragments et, si aucune grande trouée n'est créée, naturellement ou artificiellement, les espèces pionnières héliophiles disparaissent, faute de niche disponible. Les phénomènes d'exclusion compétitive, d'abord modérés, prennent progressivement de l'importance. La richesse et la densité spécifiques devraient donc être plus importantes que celles des fragments récents, en particulier pour les espèces herbacées forestières. La richesse spécifique devrait être corrélée à l'hétérogénéité des conditions environnementales locales, donc à la surface du fragment. La pente et l'ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces devraient être supérieure à celles caractérisant les stades pionniers, en raison de l'accumulation des espèces dans le temps. Au contraire, la diversité β devrait être amoindrie, puisqu'une majorité des espèces a eu le temps de s'établir dans une majorité de sites. Elle devrait également être significativement corrélée à la dissimilarité des conditions environnementales, puisqu'elle quantifie indirectement la partition des niches. La pente de la courbe rang – fréquence devrait être modérée, mais plus forte que pour les stades pionniers : les espèces généralistes sont théoriquement présentes partout et la fréquence des espèces spécialistes est liée à la rareté de leur habitat.

Selon la *théorie neutraliste*, chaque fragment continue à accueillir les espèces du réservoir régional au fur et à mesure de leur immigration, sans restriction. Les espèces les plus aptes à se disperser et/ou les plus proches géographiquement ont pu coloniser tous les fragments, tandis que les espèces à capacité de dispersion très limitée (e.g. barochorie, myrmécochorie, espèces stériles) ou en effectif réduit restent localisées. En raison du temps d'accumulation plus long des espèces, la richesse spécifique devrait être plus élevée que celle des jeunes fragments et corrélée à la surface du fragment âgé (surface habitable plus importante) et éventuellement encore à leur isolement. Pour les espèces herbacées forestières, plus limitées dans leur dispersion, la densité spécifique devrait être corrélée

négativement à l'isolement des fragments forestiers. L'ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces doit également être plus importante que celle des stades pionniers ; la pente en est soit similaire (vitesse d'accumulation constante), soit plus élevée (accélération de la vitesse d'accumulation). La colonisation des fragments étant limitée par la capacité de dispersion des espèces et la distance qui les sépare des fragments sources, la diversité β devrait être très élevée et fortement corrélée avec la distance inter-fragments (autocorrélation spatiale). La diversité β devrait être plus importante pour les espèces à faible capacité de dispersion (e.g. myrmécochorie) que pour celles à forte vélocité (e.g. anémochorie). La pente de la courbe rang – fréquence devrait être plus faible que celle du stade pionnier, puisque les espèces continuent à s'accumuler avec le temps, la distribution spatiale des espèces restant en partie stochastique.

Prédictions relatives aux stades matures (fragments anciens)

Les fragments forestiers les plus anciens (plusieurs siècles d'existence continue) s'acheminent vers leur **stade de maturité**, où les cycles sylvigénétiques sont à l'œuvre, bien que souvent perturbés par les activités humaines, notamment la gestion forestière. La composition des communautés végétales tend à se rapprocher d'un certain état d'équilibre (et non de stabilité dynamique) avec les conditions écologiques du milieu. Théoriquement, toutes les espèces du réservoir régional ont eu le temps nécessaire à la colonisation des fragments. Chaque fragment possède sa propre hétérogénéité locale, liée à la diversité des conditions édaphiques et physiographiques, aux cycles sylvigénétiques et aux diverses perturbations anthropiques (e.g. création de layons forestiers, coupes, plantations de résineux).

Selon la *théorie des niches*, les filtres environnementaux (facteurs abiotiques et biotiques) et fonctionnels (interactions inter-spécifiques) sont véritablement opérationnels et n'ont laissé s'établir qu'un nombre limité d'espèces dans chaque habitat (partition des niches). Plus le fragment est grand, plus son hétérogénéité environnementale est importante (e.g. nombre de trouées ou de types de sol) et des espèces aux exigences écologiques contrastées peuvent coexister dans le même fragment. Théoriquement, au sein de chaque habitat, les espèces les plus compétitrices s'imposent et deviennent dominantes ; soit elles éliminent, soit elles réduisent l'effectif des espèces les moins compétitrices, qui deviennent donc subordonnées. Les communautés locales ont atteint leur biomasse maximale, voire leur saturation en espèces, puisque la ou les espèce(s) dominante(s) peuvent utiliser l'essentiel des ressources disponibles et empêcher l'installation de nouvelles espèces. Les espèces de fin de succession sont avantagées par les conditions environnementales typiques de la forêt mature (luminosité au sol très faible, sol acide, litière épaisse), mais dans les phases sénescentes, la survenue de trouées de chablis recrée des niches favorables aux espèces pionnières et héliophiles, qui peuvent alors se maintenir et/ou se ré-installer à partir de la pluie de graines et/ou se régénérer à partir de la banque de graines du sol. De manière ultime et en l'absence d'intervention humaine, le fragment ancien serait donc une mosaïque de phases pionnières, transitoires, matures et sénescentes,

d'où une hétérogénéité très importante et au grain fin, comparée aux stades pionniers et transitoires précédemment envisagés. La richesse spécifique totale et celle des HF devraient donc être élevées et fortement corrélées à l'hétérogénéité environnementale, donc à la surface du fragment. Pour les espèces spécialistes du milieu forestier (HF), la richesse spécifique (diversité α) devrait se rapprocher de celle du réservoir régional d'espèces (diversité γ). Par contre, la diversité α totale de chaque fragment devrait rester plus faible que la diversité γ. L'ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces devrait être élevée, mais, en raison des mécanismes de compétition, la pente (comme la densité spécifique) pourrait être plus faible que pour les stades transitoires précédents. En raison de la partition des niches au sein de la métacommunauté, la distribution des espèces devrait être asymétrique ; la diversité β devrait donc être élevée et fortement corrélée avec la dissimilarité des conditions environnementales entre les fragments. Du fait de la dominance de certaines espèces, la pente des courbes rang – fréquence serait plus négative que dans le cas des stades transitoires (les spécialistes forestières seraient présentes dans tous les sites ; les autres espèces sont cantonnées à certains fragments leur procurant une niche favorable et sont, par conséquent, rares à l'échelle de la métacommunauté).

Selon la *théorie neutraliste*, il n'existe aucun filtre environnemental local et toutes les espèces du réservoir régional ont eu le temps nécessaire pour se disperser (et s'établir) dans tous les fragments. Les richesses et les densités spécifiques, totales et des HF, devraient donc être élevées. La richesse spécifique de chaque fragment (diversité α) devrait se rapprocher fortement de celle du réservoir régional d'espèces (diversité γ), sans qu'elle soit nécessairement corrélée avec la surface du fragment et, donc, son hétérogénéité. Puisque toutes les espèces se trouvent théoriquement partout, la courbe aire-espèce devrait présenter une ordonnée à l'origine très élevée, mais une pente faible, voire non significative, en particulier pour les grands fragments. La diversité β devrait être faible (théoriquement, elle tendrait vers zéro) et être de moins en moins corrélée avec la distance inter-fragments, puisque le temps écoulé a compensé l'effet limitant de la distance inter-fragments. La pente de la courbe rang – fréquence devrait être faible, voire nulle, puisque de manière ultime toutes les espèces du réservoir régional ont une probabilité identique d'être présentes dans chaque fragment de la métacommunauté.

6.2 Matériels et Méthodes

6.2.1 Région d'étude et collecte des données

L'étude a été réalisée en région Picardie au sein de 9 fenêtres paysagères de 5 x 5 km : 3 fenêtres correspondent à des paysages de champs ouverts (fort isolement spatial des fragments forestiers), 3 fenêtres à des paysages de bocage (fragments forestiers connectés par un réseau de haies) et 3 fenêtres à des paysages de forêt non fragmentée, au sein desquelles des « fragments virtuels », de taille et formes similaires à ceux des paysages fragmentés, ont été délimités (cf. Chapitre 5).

TAB. 6.2 — Nombre de fragments forestiers par classe d'âge observés dans les 9 fenêtres paysagères.

Âge des fragments	FB	FC	FT	BB	BC	BT	OB	OC	OT
26	–	–	–	20	2	18	3	4	2
87	–	–	–	24	11	31	9	16	13
172	10	2	5	14	15	8	15	3	8
300	32	28	35	2	4	5	3	7	6

Dans chacune de ces fenêtres paysagères, tous les fragments forestiers (y compris les fragments virtuels) ont été intensivement prospectés afin d'inventorier l'ensemble des espèces végétales vasculaires (un passage au printemps et un passage en été entre 2007 et 2008). Les espèces ornementales n'ont pas été incluses et les taxons ont été identifiés au niveau spécifique. Les groupes taxonomiques complexes ont été agglomérés en espèces collectives pour les analyses.

Les caractéristiques environnementales locales de chaque fragment ont aussi été, pour une partie, relevées sur le terrain (surface en feuillus, coupe, résineux, peupleraie) et, pour une autre partie, mesurées sur les cartes de l'Institut Géographique National (IGN) au 1 :25 000e (longueur cumulée des chemins et des rivières). Les caractéristiques du paysage ont été déterminées dans différents rayons (r) autour de chaque fragment, à partir de photographies aériennes et de la base de données BD-CARTO® fournie par l'IGN : longueurs cumulées de routes ($r = 5000m$) et de haies ($r = 500m$), surfaces cumulées bâties ($r = 1000m$), de cultures ($r = 500m$) et de prairies ($r = 500m$). Un indice d'isolement spatial a été calculé à l'aide de la formule suivante dérivée de celle de Hanski, 1994 (Krauss *et al.*, 2004) :

$$I_i = \sum_{j=1}^{N-1} e^{-d_{ij}} A_j \tag{6.1}$$

où, pour les N fragments de la fenêtre, d_{ij} est la distance de lisière à lisière entre le fragment i et le fragment j et A_j la surface du fragment j. L'âge de chaque fragment forestier a été déterminé à partir de cartes anciennes. Quatre classes d'âge ont ainsi été déterminées (26, 87, 172 et 300 ans) et ont servi à élaborer un indice d'âge intégrant la proportion de surface présente à chaque période temporelle (cf. Chapitre 5 ; eqn. 5.1). Un indice de connectivité spatio-temporel a aussi été calculé, intégrant l'isolement passé et actuel des fragments forestiers et leur âge. Plus cet indice est faible, plus le fragment a été historiquement isolé dans la matrice paysagère (cf. Chapitre 5 ; eqn. 5.2).

L'histoire du couvert forestier diffère sensiblement d'une fenêtre paysagère à l'autre (Tab. 6.2). Celle des fenêtres de forêt non fragmentée (FC, FB et FT) n'a pas permis de délimiter des fragments « virtuels » de moins de 172 ans et seuls deux fragments de 172 ans ont pu être créés dans la fenêtre FC. La fenêtre bocagère BB ne possède que deux fragments âgés de 300 ans et les fenêtres BC et OT que deux fragments âgés de 26 ans. Les résultats ultérieurs doivent donc être interprétés au regard de ces valeurs.

6.2.2 Analyses des données

Nous nous sommes intéressé à la diversité totale des espèces des fragments forestiers et à celle des espèces herbacées forestières (HF), définies comme les hémicryptophytes, chaméphytes et géophytes appartenant à la classe phytosociologique forestière de la classification d'Oberdorfer *et al.* (1990). Pour chaque fenêtre paysagère, nous avons calculé des indices renseignant sur la diversité végétale des forêts à différentes échelles spatiales : la diversité γ, définie comme le nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble de la métacommunauté forestière (i.e. tous les fragments forestiers d'une même fenêtre paysagère de 5 x 5 km), la diversité α, définie comme la richesse spécifique d'un fragment, et la densité spécifique des fragments, définie comme le rapport entre le nombre d'espèces et la surface des fragments. Chacune de ces mesures de diversité a été comparée entre les quatre classes d'âge auxquelles appartiennent les fragments forestiers. Par ailleurs, la relation entre la richesse spécifique et l'indice d'âge des fragments forestiers a été testée par des régressions linéaires. Puis, nous avons construit des courbes aire – espèces (en log-log) pour les fragments d'une même classe d'âge au sein de chaque fenêtre, afin d'en comparer les pentes et ordonnées à l'origine, qui représentent respectivement le taux d'accumulation d'espèces au sein de la métacommunauté et le nombre d'espèces dans la surface minimale.

Nous avons aussi calculé la diversité β grâce à l'indice de Raup & Crick (1979) et l'indice de Sørensen au sein des 4 catégories d'âge des fragments pour chacune des 9 fenêtres. Ces indices de diversité β représentent la dissimilarité de composition floristique entre les fragments de même âge d'une même fenêtre. L'indice de Raup & Crick a par ailleurs l'avantage de varier indépendamment de la richesse spécifique (Raup & Crick, 1979 ; Vellend *et al.*, 2007), contrairement aux indices de similarité classiquement utilisés en écologie des communautés, tel que l'indice de Sørensen.

L'hétérogénéité environnementale locale à l'intérieur des fragments a aussi été estimée par un indice de Shannon calculé à partir des surfaces des différents modes de gestion/perturbation (feuillus, résineux, coupes, peupleraie) et des surfaces des substrats géologiques (craie, limon, argiles panachées, sables calcaires et acides, et alluvions) du fragment. La dissimilarité inter-fragments des conditions environnementales locales, paysagères et historiques a été mesurée à l'aide de l'indice de Gower (Gower (1971)). Les variables utilisées dans le calcul de la dissimilarité locale sont le périmètre des fragments, les longueurs cumulées de routes et de rivières à l'intérieur des fragments, les surfaces de feuillus, de résineux, de peupliers, de coupes, et des différents substrats géologiques (à l'exception des alluvions modernes déjà considérées dans la longueur cumulée de rivières). La dissimilarité inter-fragments du paysage environnant a été calculée à partir des longueurs cumulées de routes et de haies, des surfaces cumulées bâties, de cultures et de prairies. La dissimilarité des conditions historiques a été calculée à partir des indices d'âge et d'isolement spatio-temporel.

Des tests non paramètriques de corrélation de Spearman ont été effectués afin d'examiner, pour chaque classe d'âge et pour chaque fenêtre, les relations entre, d'une part, la richesse spécifique, la densité spécifique et, d'autre part, la surface du fragment, l'hétérogénéité environnementale locale et l'isolement spatial (eqn. 6.1) des fragments.

Les variations de la diversité β en fonction de l'âge des fragments ont été représentées graphiquement et, pour les fenêtres paysagères comportant des fragments appartenant aux quatre classes d'âge (BB, BC, BT, OB, OC et OT), ajustées à des fonctions non linéaires, puis linéaires si ces dernières n'étaient pas significatives. Des analyses de corrélation (Spearman) ont également été conduites, entre la diversité β moyenne par fenêtre et par classe d'âge ($N = 6$ fenêtres pour les classes d'âges 26 et 87, $N = 9$ pour les classes d'âge 172 et 300) et les valeurs moyennes de dissimilarité inter-fragments des conditions environnementales locales, paysagères et historiques, ainsi qu'à la distance géographique moyenne inter-fragments, de lisière à lisière.

Pour chaque classe d'âge et pour chaque fenêtre, les courbes de rang - fréquence ont été construites, de manière à représenter les pourcentages d'occurrence de chaque espèce, classés par ordre décroissant. Cette courbe renseigne sur l'équitabilité de répartition des espèces entre les différents fragments d'une métacommunauté. Comme les courbes de distribution étaient similaires entre les trois paysages de forêts non fragmentées (paysages FC, FB, FT) et similaires entre les six paysages de forêts fragmentées (bocage et champs ouverts), les données ont été regroupées pour chacun de ces deux groupes. L'objectif de ce regroupement paysage de forêts fragmentées *vs.* non fragmentées était d'obtenir un plus grand nombre de fragments représentatifs de chaque classe d'âge. Les courbes rang - fréquence dans chaque classe d'âge ont ensuite été ajustées à une fonction logistique ou logarithmique.

Toutes les analyses ont été effectuées avec la librairie 'vegan' (Oksanen *et al.* (2007)), du programme R (R Development Core Team (2007)).

6.3 Résultats

La richesse spécifique γ (nombre total d'espèces par fenêtre) de l'ensemble des espèces végétales des fragments et des espèces herbacées forestières varie selon trois types de courbe en fonction de l'âge (Fig. 6.2a et 6.2b). Les courbes peuvent être monotones croissantes (FB, FC, FT, BC, et OB), unimodales (BB et BT) ou bimodales (OC et OT). En revanche, la richesse spécifique α moyenne (nombre d'espèces par fragment) augmente généralement de façon monotone avec l'âge des fragments (à l'exception de FC et BB à cause du faible nombre de sites ; Fig. 6.2c et 6.2d). L'accroissement du nombre d'espèces en fonction de l'âge des fragments est confirmé par la significativité des régressions linéaires entre la richesse spécifique et l'indice d'âge (Fig. 6.3). Cette relation entre la richesse spécifique et l'âge des fragments est plus marquée pour les herbacées forestières que pour la totalité des espèces présentes dans les fragments (Fig. 6.2c, 6.2d et 6.3). Cependant, cette relation est fortement dépendante de la surface des fragments, les fragments âgés étant souvent les plus gros (cf. Chapitre 4). La richesse spécifique moyenne des

fragments reste nettement inférieure à la richesse spécifique de l'ensemble de la métacommunauté sur l'ensemble de la chronoséquence. A l'exception de la fenêtre paysagère BT, la densité spécifique des fragments a plutôt tendance à décroître lorsque l'âge augmente (Fig. 6.2e et 6.2f).

La richesse spécifique et la densité (totale et herbacée forestière) sont de manière générale fortement corrélées à la surface du fragment forestier (positivement et négativement pour la richesse et la densité respectivement) pour les fragments âgés de 87, 172 et 300 ans. Dans certaines fenêtres paysagères, la richesse spécifique des fragments est corrélée à l'hétérogénéité environnementale locale (i.e. intra-fragment) pour les fragments âgés de 87 ans (fenêtres OB et OT pour la diversité totale mais seulement OB pour les herbacées forestières), de 172 ans (fenêtre BC) et de 300 ans (fenêtres FB et OT) (Tab. 6.3). Elle est corrélée à l'isolement spatial pour les fragments âgés de 87 et 172 ans de certaines fenêtres (BB, BT, OB, OT, mais voir FT pour les herbacées forestières). La densité spécifique est parfois corrélée à l'hétérogénéité environnementale locale des fragments de 87 et 172 ans pour la totalité des espèces (BB, BC, OB) et des fragments de 87 à 300 ans pour les herbacées forestières (BC et OB). La densité spécifique est corrélée à l'isolement spatial principalement pour les vieux fragments (172 et 300 ans ; Tab. 6.3). Pour les fragments très récents (26 ans), la richesse et la densité spécifiques ne présentent aucune corrélation significative, ni avec l'hétérogénéité environnementale locale, ni avec l'isolement spatial.

Les courbes aire – espèces construites pour les différentes classes d'âge des fragments révèlent quelques tendances générales. Globalement, quand l'ensemble des espèces est pris en compte (Fig. 6.4), la tendance est une augmentation de la pente avec l'âge, suivie d'une stabilisation (BT, OB, OT), voire d'une décroissance (BB, BC, OC). Pour les paysages de forêt fragmentée, la pente augmente des classes 26 ans à 172 ans (de 0,20 à 0,28 en moyenne), puis s'infléchit entre les classes 172 ans et 300 ans (de 0,28 à 0,25 en moyenne). Cette dernière valeur reste supérieure à la pente enregistrée en système de forêt non fragmentée (0,18 en moyenne). La valeur de l'ordonnée à l'origine est relativement constante à 4, quelle que soit la classe d'âge et le type de paysage considérés.

La même analyse, restreinte aux espèces herbacées forestières (Fig. 6.5), donne des résultats en partie similaires. La pente de la courbe des paysages de forêt fragmentée est assez constante le long de la chronoséquence, avec une moyenne de 0,27, 0,27 et 0,26, pour les classes 87 ans, 172 ans et 300 ans, respectivement (la seule courbe significative pour la classe de 26 ans possède une pente de 0,54). Comme précédemment ces valeurs restent supérieures à celles enregistrées en forêt non fragmentée (0,13 en moyenne). Deux points importants méritent d'être soulignés à ce niveau. D'une part, la vitesse d'accumulation des espèces est supérieure dans les fragments du bocage par rapport à ceux des paysages de champs ouverts, ce qui tend à montrer que le déplacement des espèces y est plus facile. D'autre part, l'augmentation de la pente avec l'âge est d'autant plus marquée que la valeur moyenne de l'indice d'isolement spatio-temporel des fragments de la métacommunauté est faible, ce qui, là aussi, indique que l'accumulation des espèces est accélérée par la connectivité des fragments. L'ordonnée à l'origine de la courbe aire

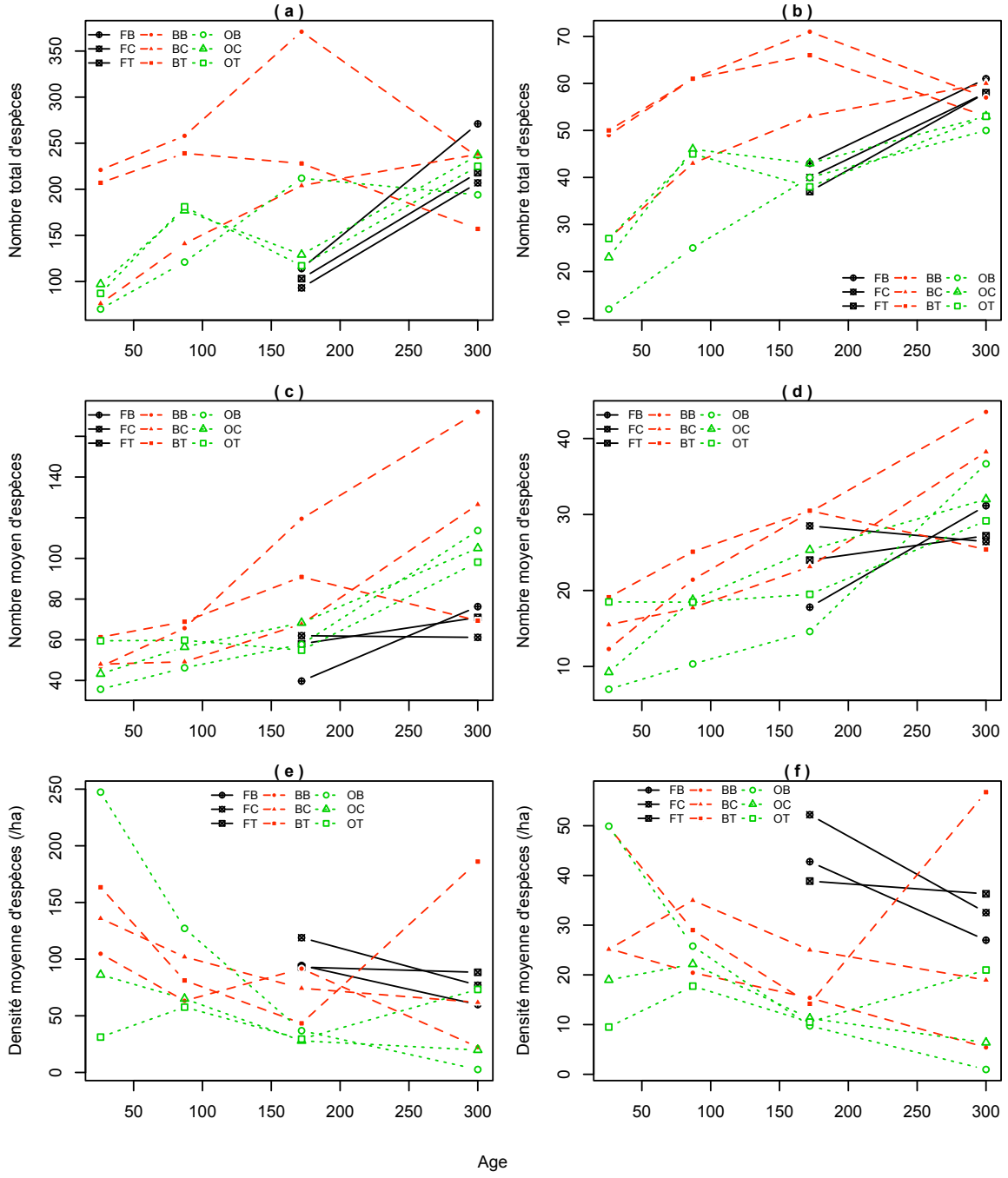


FIG. 6.2 — Variations de la diversité spécifique totale (a, c, e) et en herbacées forestières (b, d, f) des fragments en fonction de leur âge dans les 9 fenêtres de paysage. Les mesures de diversité présentées sont la richesse spécifique totale de la métacommunauté (a et b) ; la richesse spécifique moyenne des fragments (c et d) ; la densité spécifique (rapport entre nombre d'espèces et surface des fragments) moyenne (e et f).

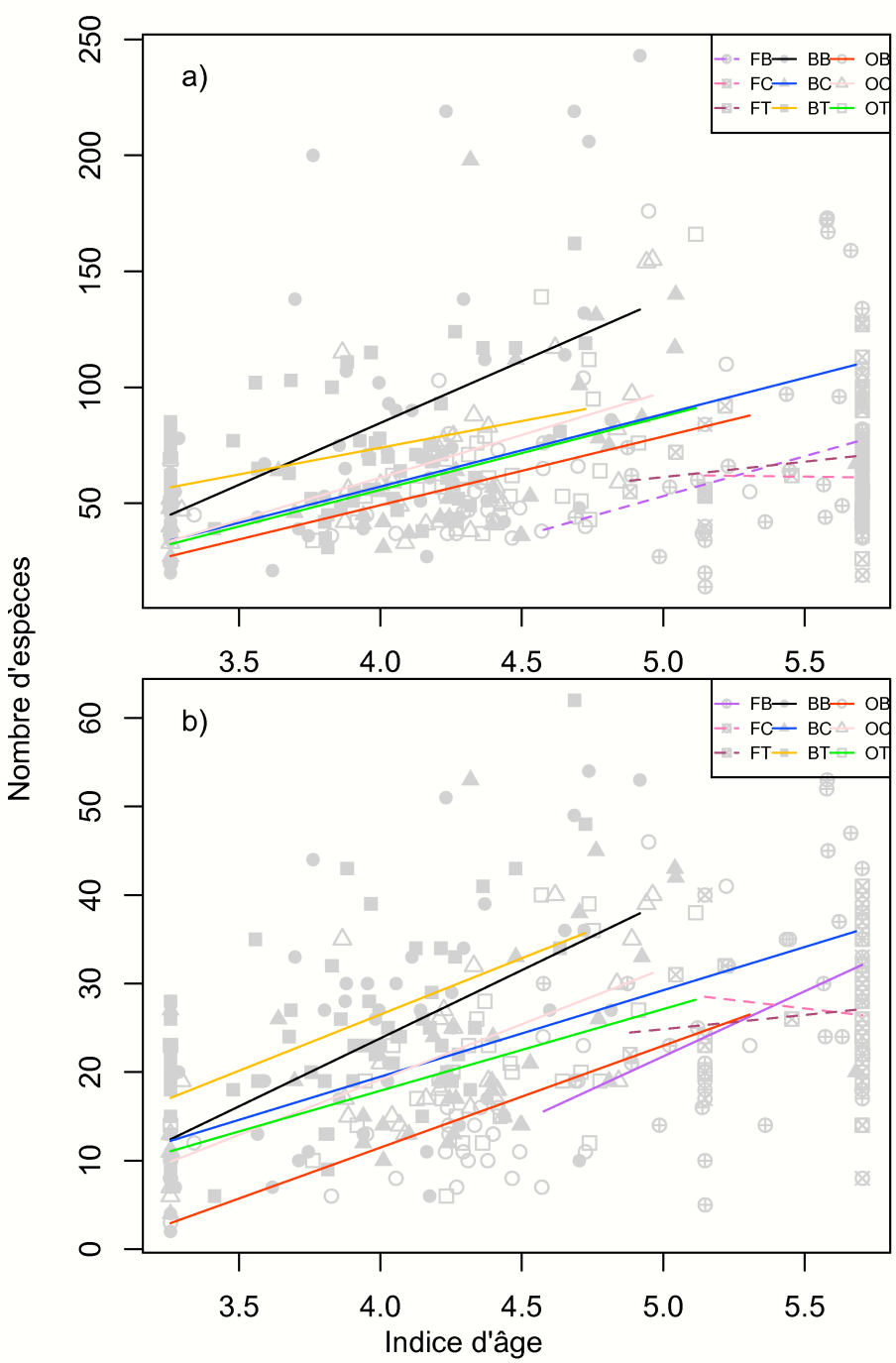


FIG. 6.3 — Variation du nombre total d'espèces (a) et herbacées forestières (b) dans chaque fragment forestier en fonction de leur indice d'âge. Les droites représentées sont les courbes d'ajustement des régressions linéaires ; les droites en pointillées sont non significatives ($\alpha = 0.05$).

Tab. 6.3 — Corrélations de Spearman entre la richesse /densité et l'hétérogénéité locales et la connectivité spatiale par tranche d'âge, pour chaque fenêtre paysagère, pour l'ensemble des espèces et pour les herbacées forestières. Les cellules grisées représentent les corrélations significatives ($\alpha = 0.05$).

Classe d'âge des fragments	FB	FC	FT	BB	BC	BT	OB	OC	OT
Totalité des espèces									
Richesse ~ Hétérogénéité									
26	–	–	–	0.17	–	-0.08	-0.50	0.20	–
87	–	–	–	0.03	0.49	-0.20	0.91	0.12	0.85
172	-0.02	–	-0.90	-0.11	0.71	-0.40	0.33	0.50	0.04
300	0.55	0.11	-0.13	–	-0.20	-0.10	0.50	0.14	0.89
Densité ~ Hétérogénéité									
26	–	–	–	-0.30	–	-0.22	-0.5	0.40	–
87	–	–	–	-0.40	-0.16	0.17	-0.82	-0.20	-0.55
172	-0.16	–	-0.70	0.28	-0.61	-0.19	-0.53	-1.00	0.14
300	-0.43	-0.17	-0.23	–	0.20	0.20	0.50	-0.36	0.71
Richesse ~ Isolement (-log)									
26	–	–	–	0.21	–	0.11	1.00	-0.40	–
87	–	–	–	0.41	0.27	0.08	0.13	0.47	0.23
172	-0.21	–	-0.30	0.76	0.08	0.81	0.52	1.00	0.99
300	0.26	0.18	0.20	–	0.20	0.80	1.00	0.00	0.03
Densité ~ Isolement (-log)									
26	–	–	–	-0.08	–	-0.12	1.00	0.00	–
87	–	–	–	-0.10	-0.06	-0.19	-0.05	0.19	-0.55
172	-0.79	–	-0.40	-0.68	0.15	-0.36	-0.45	-0.50	-0.74
300	-0.39	0.28	-0.34	–	-0.20	-0.90	-1.00	0.07	-0.83
Espèces herbacées forestières									
Richesse ~ Hétérogénéité									
26	–	–	–	0.18	–	0.10	-0.50	-0.60	–
87	–	–	–	0.30	0.11	-0.19	0.89	0.23	0.46
172	0.10	–	-0.50	-0.26	0.67	-0.39	0.29	0.50	0.00
300	0.52	0.13	-0.16	–	-0.20	-0.10	-0.50	0.16	0.89
Densité ~ Hétérogénéité									
26	–	–	–	-0.27	–	-0.12	-0.50	-0.40	–
87	–	–	–	-0.12	-0.02	0.33	-0.72	-0.18	-0.60
172	-0.24	–	-0.70	0.27	-0.62	-0.07	-0.39	-1.00	0.05
300	-0.50	-0.17	-0.25	–	0.20	0.20	0.50	-0.29	-1.00
Richesse ~ Isolement (-log)									
26	–	–	–	0.24	–	0.40	1.00	0.80	–
87	–	–	–	0.05	0.06	0.27	-0.03	0.19	0.61
172	-0.25	–	0.20	0.67	-0.09	0.78	0.30	1.00	0.72
300	0.05	0.10	0.43	–	0.20	0.80	1.00	-0.04	0.54
Densité ~ Isolement (-log)									
26	–	–	–	-0.07	–	-0.13	1.00	0.80	–
87	–	–	–	-0.33	-0.15	-0.17	-0.03	0.12	-0.38
172	-0.90	–	-0.40	-0.73	0.05	-0.48	-0.40	-0.50	-0.79
300	-0.41	0.28	-0.30	–	-0.20	-0.90	-1.00	0.11	-0.31

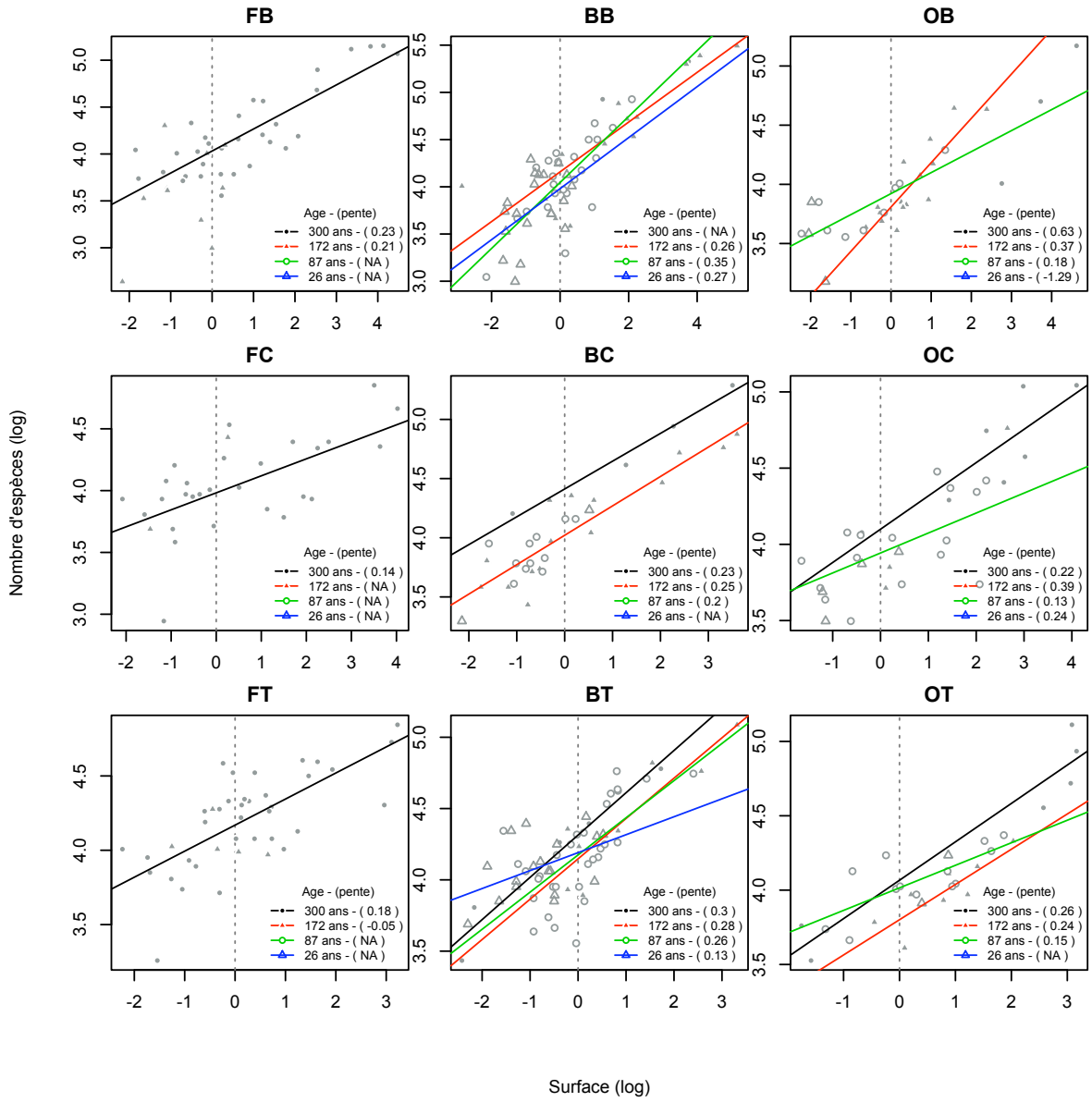


FIG. 6.4 — Courbes aire – espèces (log - log) construites à partir de la totalité des espèces présentes dans les fragments forestiers, pour les 4 classes d'âge et les 9 fenêtres paysagères. Les pentes des droites de régression sont reportées chaque fois qu'il était possible de tester la relation (nombre de fragments > 3), mais seules les droites significatives ont été figurées. *NA* indique l'impossibilité de calculer une droite de régression en raison d'un trop faible nombre de points ($N < 3$).

– espèces augmente progressivement le long de la chronoséquence, avec des valeurs moyennes inférieures à 2,90 pour les fragments âgés de 26 à 172 ans, et atteint une valeur moyenne de 3,11 à 300 ans, proche mais inférieure à la valeur de 3,22 trouvée pour la forêt non fragmentée.

Que l'on considère la totalité des espèces ou seulement les herbacées forestières, la relation entre la valeur moyenne de l'indice de diversité β de Raup & Crick et l'âge des fragments, par fenêtre, suit une relation parabolique significative (en forme de $\bigcup$) pour les fenêtres paysagères BB, BC, OB et OT (Fig. 6.6a et 6.6b). Cette parabole semble tronquée à sa partie ascendante pour la fenêtre paysagère BT, qui, du coup, a plutôt une forme exponentielle (Fig. 6.6b). La fenêtre OC, quant à elle, ne montre pas de relation significative. La forme de ces courbes change complètement lorsque l'on utilise l'indice de diversité β de Sørensen comme indice de dissimilarité (Fig. 6.6c et 6.6d). La valeur moyenne de l'indice de Sørensen suit en effet une courbe parabolique inversée (en forme de $\bigcap$) pour les fenêtres paysagères BC et OB. Pour la totalité des espèces, cette parabole semble tronquée à son début pour BB, et est non significative pour BT et OT. Quelle que soit la matrice de diversité étudiée, la relation entre la valeur moyenne de diversité β et l'âge est mieux décrite par une relation linéaire pour OC, et pour BB quand la matrice est restreinte aux herbacées forestières. Enfin, pour ces espèces spécialistes (HF), la fenêtre BT est la seule qui suit une relation parabolique comparable à celle observée avec l'indice de dissimilarité de Raup & Crick (Fig. 6.6d).

La diversité β moyenne de Raup & Crick par fenêtre est significativement corrélée à la dissimilarité des conditions environnementales locales pour les fragments les plus âgés (Tab. 6.4) : 172 et 300 ans pour la totalité des espèces et dès 87 ans pour les herbacées forestières. Les dissimilarités des facteurs paysagers et historiques sont toutes deux corrélées à la diversité β moyenne pour toutes les classes d'âge, à l'exception de celle de 87 ans. Enfin, la diversité β moyenne est corrélée à la distance géographique moyenne entre fragments, uniquement pour la totalité des espèces des fragments de 300 ans (Tab. 6.4). En revanche, la β diversité moyenne de Sørensen n'est corrélée ni à la dissimilarité des conditions environnementales locales, ni à la dissimilarité des facteurs paysagers et historiques. Elle est uniquement corrélée à la distance géographique moyenne pour la totalité des espèces des fragments âgés de 87 ans (Tab. 6.4).

Les courbes de rang - fréquence (Fig. 6.7) montrent une diminution de leur pente avec l'âge croissant des fragments, ce qui signifie qu'il y a moins d'espèces très fréquentes dans les fragments jeunes que dans les fragments âgés. Lorsque l'ensemble des espèces est considéré (Fig. 6.7a), les courbes sont assez « creuses » (modèle logarithmique) ; ce n'est que pour la classe 300 ans qu'elles tendent à suivre un modèle logistique. A noter que pour cette classe 300 ans et, dans une moindre mesure, pour la classe 172 ans, la courbe obtenue pour les fragments en paysage agricole (bocages et champs ouverts) se situe « au-dessus » de la courbe obtenue en forêt non fragmentée.

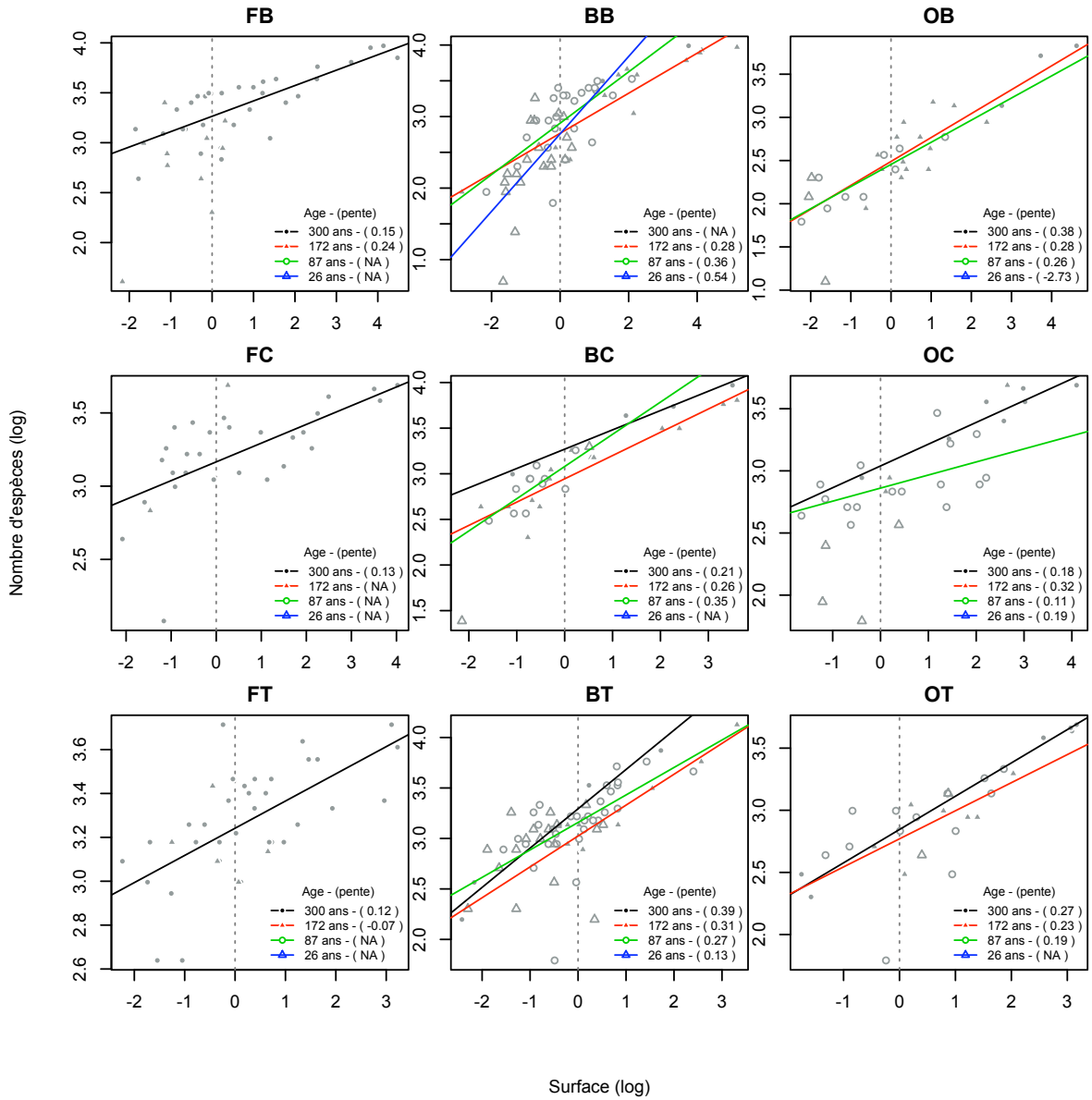


FIG. 6.5 — Courbes aire – espèces (log-log) construites pour les espèces herbacées forestières présentes dans les fragments pour les 4 classes d'âge et les 9 fenêtres paysagères. Les pentes des droites de régression sont reportées chaque fois qu'il était possible de tester la relation (nombre de fragments > 3), mais seules les droites significatives ont été figurées. *NA* indique l'impossibilité de calculer une droite de régression en raison d'un trop faible nombre de points ($N < 3$).

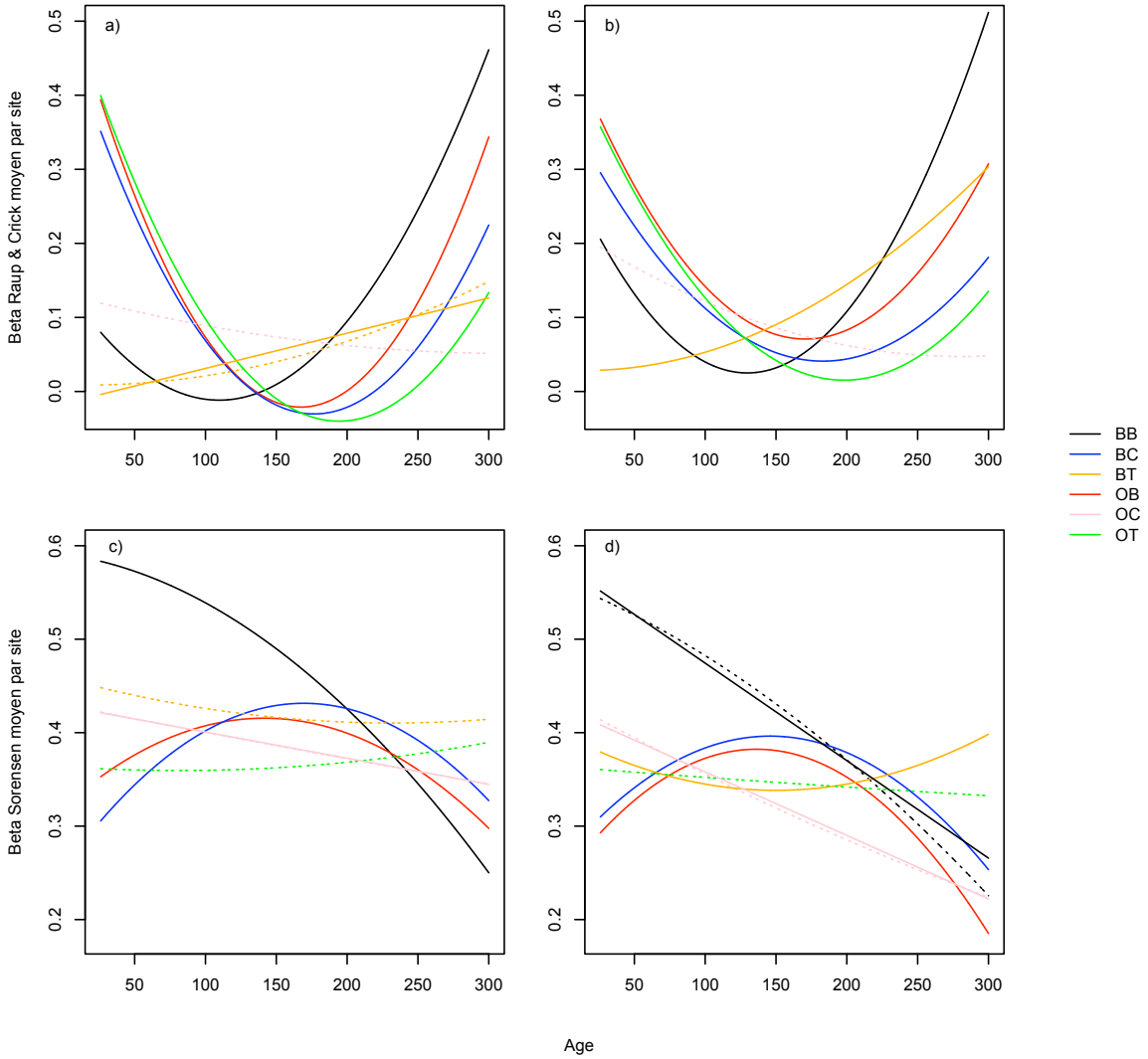


FIG. 6.6 — Courbes ajustées (modèles linéaires ou non linéaires) de la diversité β moyenne (dissimilarité floristique inter-fragments) calculée grâce à l'indice de Raup & Crick (a et b) et l'indice de Sørensen (c et d) en fonction de l'âge des fragments dans les fenêtres de bocage (BB, BC et BT) et de champs ouverts (OB, OC et OT), pour la totalité des espèces des fragments (a et c) et pour les espèces herbacées forestières (b et d). Les courbes en pointillées indiquent des relations non linéaires non significatives. Les droites de régression linéaire sont celles de la fenêtre BT pour la totalité des espèces des fragments (a ; dissimilarité de Raup & Crick) et des fenêtres BB et OC pour les herbacées forestières (d ; dissimilarité de Sørensen).

TAB. 6.4 — Corrélations de Spearman entre la diversité β moyenne (indice de Raup & Crick et indice de Sørensen) et, d'une part, les valeurs moyennes de dissimilarité (indice de Gower) des variables environnementales locales, paysagères et historiques, et, d'autre part, la distance de lisière à lisière entre les fragments, pour chaque classe d'âge et chaque fenêtre paysagère. Les cellules grisées représentent les relations significatives ($\alpha = 0.05$).

Age	TOTALITÉ DES ESPÈCES				HERBACÉES FORESTIÈRES			
des fragments	Local	Paysage	Histoire	Distance	Local	Paysage	Histoire	Distance
Raup & Crick								
26	0.69	0.98	0.97	-0.68	0.62	0.99	0.97	-0.72
87	0.68	-0.26	0.07	0.61	0.86	0.55	0.55	0.52
172	0.89	0.96	0.95	-0.29	0.90	0.97	0.97	-0.35
300	0.95	0.94	0.96	-0.73	0.92	0.93	0.95	-0.62
Sørensen								
26	0.30	-0.17	-0.24	0.18	0.51	0.37	0.33	-0.06
87	-0.73	-0.38	-0.54	-0.82	-0.12	-0.06	-0.10	-0.34
172	0.35	0.06	0.06	0.24	0.07	-0.25	-0.24	0.31
300	-0.24	-0.09	-0.13	0.43	0.01	0.07	0.04	0.35

Cette pente plus faible indique que toutes les espèces de la métacommunauté sont globalement plus fréquentes parmi les fragments.

La même analyse restreinte aux herbacées forestières (Fig. 6.7b) donne une courbe initialement logarithmique (26 ans), qui tend ensuite à devenir de plus en plus logistique avec l'âge des fragments (de 87 à 300 ans). La comparaison des courbes obtenues pour les fragments en paysage agricole, d'une part, et celles obtenues pour les fragments virtuels en forêt non fragmentée, d'autre part, révèle deux points : pour la classe 300 ans, les courbes tendent à se confondre, ce qui témoigne de distributions de fréquences similaires ; pour les classes d'âge intermédiaires, seules les extrémités des courbes se confondent, avec globalement moins d'espèces présentes dans une majorité de fragments en système fragmenté.

6.4 Discussion

Evolution temporelle de la diversité α

L'analyse de la richesse spécifique des fragments forestiers en fonction de leur âge est peu puissante pour discriminer les deux théories, toutes les deux prédisant une augmentation du nombre d'espèces au cours du temps, relation par ailleurs bien connue (*Species Time Relationship* ou STR ; (Preston, 1960)), aussi bien pour un temps évolutif que pour un temps écologique ((Rosenzweig, 1995)). Si la richesse des fragments reste très en deçà de celle du réservoir régional quand l'ensemble des espèces est pris en compte, l'écart est nettement moins important pour les espèces herbacées forestières : 40 espèces en moyenne dans les fragments de 300 ans, pour un réservoir de 60 à 65 espèces. Il est intéressant de noter également que la densité des espèces tend à être plus faible dans les fragments anciens que dans les fragments plus récents, surtout lorsque la totalité des espèces est prise en compte, ce qui signifie que les fragments ne sont pas saturés en espèces. Ce résultat doit cependant être relativisé du fait de

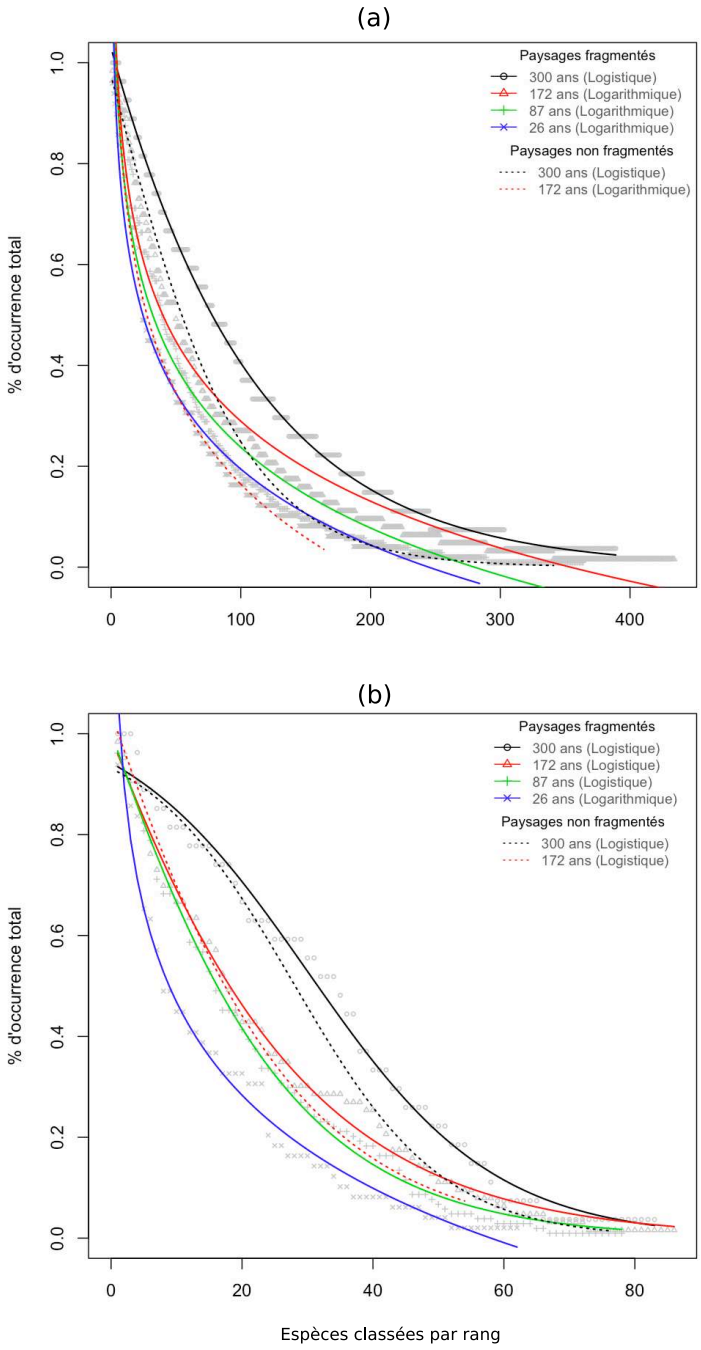


FIG. 6.7 — Courbes de rang – fréquence construites pour la totalité des espèces (a) et les espèces herbacées forestières (b) dans les paysages de forêts fragmentées (bocage et champs ouverts) et non fragmentée, en fonction des classes d'âge des fragments. Les points sont les valeurs observées (non représentés pour les paysages de forêt non fragmentée) et les courbes représentent les ajustements logistiques ou logarithmiques.

la forte corrélation entre l'âge des fragments et leur surface, les fragments les plus vieux étant aussi les plus grands. Néanmoins les tendances observées pour la richesse et la densité ne sont guère en faveur d'une simple accumulation continue d'espèces au cours du temps, mais plutôt d'une accumulation de spécialistes des habitats forestiers *sensu lato* (herbacées forestières, mais peut-être aussi spécialistes d'habitats associés, e.g. coupes, chemins), en même temps que d'autres espèces, généralistes ou spécialistes d'habitats non forestiers (e.g., sols squelettiques, pelouses, prairies) disparaissent. Si la richesse et la densité spécifiques sont corrélées avec la surface du fragment dans presque tous les cas, avec une force de corrélation qui tend à croître avec l'âge, il n'en est pas de même pour l'indice d'hétérogénéité écologique du fragment. Soit ce dernier indice n'est pas pertinent pour décrire la diversité des habitats à l'intérieur du fragment, soit nous sommes en présence d'un effet « pur » de la taille du fragment. Dans ce dernier cas, la surface doit être vue comme une « surface de piégeage » des diaspores (plus la surface est grande, plus le nombre d'espèces piégées est important) et non comme une « surface d'habitats » (plus le fragment est grand, plus il est hétérogène et offre un grand nombre de niches). L'interaction entre la relation aire - espèces et la relation temps - espèces (*Species-time-area-relationship* ou STAR ; (Adler & Lauenroth, 2003) ; (Adler *et al.*, 2005)) a été récemment documentée et doit être reconnue comme un processus d'organisation de la diversité en tant que tel. D'après Jacquemyn *et al.* (2001*b*), il est impossible de dissocier l'effet spatial de l'effet temporel, parce que l'espace et le temps agissent conjointement sur les processus de dispersion des espèces : un temps trop court, comme un espace trop réduit, limite la probabilité qu'une espèce colonise un site. Nos résultats sont en accord avec cette vision, mais nous interprétons différemment l'interaction positive entre la surface et l'âge des fragments, qui, selon Jacquemyn *et al.* (2001*b*), indiquait que l'accumulation des espèces en fonction de la surface était plus rapide pour les fragments âgés (pente de la courbe aire -espèces plus forte) : cette relation est plutôt un biais lié aux caractéristiques historiques des fenêtres paysagères, les plus grands fragments étant souvent les plus anciens, car mieux préservés au fil des siècles.

L'évolution des courbes aires – espèces au cours du temps révèle que chaque fenêtre paysagère est un cas particulier, si bien qu'il est difficile de dégager des tendances générales. Il apparaît néanmoins que, dans les fenêtres paysagères présentant le plus fort degré d'isolement spatio-temporel des fragments, l'augmentation de la valeur moyenne de la pente soit continue le long de la chronoséquence, tandis que dans celles à plus faible degré d'isolement, l'augmentation se manifeste jusqu'à la classe 172 ans, puis décroît sensiblement pour la classe 300 ans. Cette tendance est particulièrement marquée pour les espèces herbacées forestières, réputées pour leurs faibles capacités intrinsèques de dispersion (Hermy *et al.*, 1999). La vitesse d'accumulation de ces espèces est en effet sensée ralentir (et, théoriquement, devenir nulle) quand tous les fragments de la métacommunauté sont colonisés, ce qui est logiquement plus rapide en cas de forte connectivité spatio-temporelle. La richesse spécifique des fragments étant cependant nettement inférieure à la richesse de réservoir régional (ce qui signifie que toutes les espèces ne sont

pas présentes partout), l'inflexion des valeurs de pente fait plutôt évoquer une colonisation des habitats disponibles plutôt qu'une colonisation de tous les fragments indépendamment de leur qualité. Ce résultat est à rapprocher de la corrélation entre la richesse (ou la densité) spécifique et l'indice d'isolement spatial des fragments, qui n'est significative que dans un nombre limité de cas et, surtout, pour les classes d'âge intermédiaires : BB, OT (87 et 172 ans), BT et OB (172 ans). Ce résultat suggère que la colonisation des fragments est limitée par les possibilités de dispersion des espèces au sein des paysages essentiellement pendant les stades successionnels de maturation. Il faut toutefois rester prudent dans cette interprétation, compte tenu du faible nombre de fragments dans les classes 26 ans et 300 ans.

Globalement, cette organisation de la diversité α est plutôt conforme aux prédictions de la théorie des niches, mais la proximité des valeurs et les incertitudes liées aux reconstitutions historiques doivent inciter à la prudence. Des processus neutralistes semblent cependant intervenir pendant le stade de maturation des fragments de forêt récente.

Nous avons par ailleurs retrouvé des valeurs de pente de courbe aire – espèces toujours plus importantes en système fragmenté qu'en système non fragmenté, caractéristique classiquement rapportée et généralement attribuée à l'effet lisière, qui promeut la participation d'espèces non spécialistes de l'habitat (Rosenzweig, 1995). La valeur de l'ordonnée à l'origine, constante quand toutes les espèces sont prises en compte, mais plus faible pour les fragments réels que pour les fragments virtuels quand on restreint l'analyse aux herbacées forestières, confirme l'effet négatif de la fragmentation sur les espèces spécialistes de l'habitat forestier et, du même coup, que toutes les espèces ne sont pas équivalentes ! La pente de la courbe restant supérieure, cela montre que le taux d'accumulation des spécialistes forestières reste néanmoins important et suggère une réduction du grain de l'hétérogénéité, quand on passe des fragments virtuels aux fragments réels.

Evolution temporelle de la diversité β

Que ce soit pour l'ensemble des espèces ou pour le groupe des herbacées forestières, les courbes représentant l'indice de diversité β de Raup et Crick en fonction de la classe d'âge des fragments ont toutes, à des degrés certes divers, une forme compatible avec les prédictions de la théorie des niches, c'est-à-dire une dissimilarité floristique minimale pour un âge intermédiaire des fragments. Il est intéressant de noter qu'en utilisant l'indice de diversité β de Sørensen, la dissimilarité est soit maximale pour un âge intermédiaire des fragments, ou décroit en fonction du temps, du simple fait de l'accumulation des espèces (en relation avec la richesse spécifique). La force de la corrélation positive entre la diversité β de Raup et Crick et la dissimilarité des facteurs environnementaux locaux, qui augmente avec l'âge des fragments de la métacommunauté, accrédite l'hypothèse d'une dissimilarité floristique minimale pour un âge intermédiaire des fragments en accord avec la théorie des niches. On remarquera cependant qu'il existe aussi une corrélation positive entre, d'une part, la diversité β et, d'autre part, la dissimilarité des facteurs

historiques et la dissimilarité des facteurs paysagers ; elle est significative surtout pour les stades pionniers (classe d'âge 26 ans) et matures (classe d'âge 300 ans). Le contexte paysager (nature de la matrice), l'âge du fragment et son isolement spatio-temporel semblent donc contrôler en partie la composition floristique des fragments à ces stades. Dans les stades pionniers, la corrélation avec la dissimilarité des facteurs paysagers est probablement liée au fait que les espèces colonisatrices peuvent provenir des habitats adjacents (champs, prairies, pelouses, haies, etc.), puisque les fragments puits exercent peu ou pas de contraintes sur les immigrants ; celle avec la dissimilarité des facteurs historiques traduit plutôt le fait qu'une même série d'espèces pionnières est partagée par la majorité des fragments. Dans les stades matures, la corrélation avec la dissimilarité des facteurs paysagers traduirait plutôt l'hostilité de la matrice à la migration des espèces entre les fragments : deux paysages ayant une composition similaire sont susceptibles d'avoir la même perméabilité vis-à-vis des espèces migrant d'un fragment à l'autre. La corrélation avec la dissimilarité des facteurs historiques indique une plus grande similarité de composition entre les fragments d'âge comparable, ce qui est en accord avec la relation temps – espèces, et/ou ayant un environnement historique similaire (e.g., des sources de diaspores en quantités comparables).

Structure des métacommunautés

Dans le cas de l'ensemble des espèces comme dans celui des herbacées forestières, l'augmentation le long de la chronoséquence de la pente des courbes de rang – fréquence des espèces à l'échelle du paysage est plutôt conforme aux prédictions de la théorie neutraliste. Nos résultats montrent en effet que les fréquences élevées augmentent au cours de la maturation de la métacommunauté, ce qui traduit une accumulation continue des espèces dans les différents fragments avec le temps.

La comparaison des systèmes fragmentés aux systèmes non fragmentés révèle que, pour les âges élevés (classe 172 ans, mais surtout 300 ans), la fréquence moyenne des espèces est globalement plus importante dans les premiers que dans les seconds, ce qui peut s'interpréter soit, là aussi, comme la conséquence d'un grain d'hétérogénéité plus fin, soit comme une dispersion plus aisée des espèces au sein d'une matrice agricole qu'au sein d'une matrice forestière. Cette organisation diffère pour les herbacées forestières, puisque pour les fragments de 300 ans les courbes se confondent entre les deux systèmes. Dans les fragments plus jeunes, nos résultats montrent qu'il y a moins d'espèces présentes dans une majorité de fragments en système fragmenté, ce qui est en faveur d'une dispersion encore limitée à ces stades successionnels : les espèces spécialistes forestières n'ont pas encore eu le temps de se disperser (et de s'établir) dans tous les fragments de la métacommunauté. On peut déduire de ces résultats que les espèces herbacées forestières sont limitées dans leur dispersion en contexte de paysage agricole, tandis que les autres espèces herbacées sont « hyper-dispersées » comparativement au système forestier non fragmenté, ce dernier faisant obstacle aux déplacements des espèces non forestières.

Conclusion

Dans notre étude, conduite à l'échelle de la métacommunauté, l'explication de la diversité des communautés locales (fragments) doit faire appel à des processus issus à la fois de la théorie neutraliste (limites de dispersion) et de la théorie des niches écologiques (limites d'établissement et de persistance). D'autres auteurs ont déjà démontré une coexistence entre les mécanismes de partition des niches et neutralistes : Kelly *et al.* (2008) établissent que les phénomènes neutres sont plus probables entre espèces proches phylogénétiquement qu'entre les espèces éloignées ; Laliberté *et al.* (2009) expliquent que les mécanismes neutralistes et ceux liés aux niches n'agissent pas à la même échelle spatiale. Nos résultats montrent qu'ils n'agissent pas non plus aux mêmes échelles temporelles : la dispersion limitée (neutralisme) semble contrôler les assemblages locaux surtout en début de succession (dans les trois premiers siècles dans notre étude) et, donc, sur des pas de temps relativement courts ; la partition des niches paraît intervenir plus tard dans la succession (au-delà de 300 ans dans notre étude) et se manifeste surtout par une spécialisation de la flore en fonction des habitats, qui s'étale sur des temps probablement plus longs. La configuration du paysage (densité et connexité des fragments, nature de la matrice) et son histoire (dynamique spatio-temporelle) influencent grandement cette séquence d'événements. A cet égard, les différences de résultats que nous avons obtenues entre l'ensemble des espèces et le groupe restreint des herbacées forestières démontrent que toutes les espèces ne sont pas identiques, contrairement au postulat de la théorie neutraliste de Hubbell (2001), mais diffèrent à la fois par leurs capacités intrinsèques de dispersion et par leurs exigences d'habitat. Parce que chaque paysage a ses propres caractéristiques, la combinaison des deux types de processus à l'œuvre est probablement unique, d'où la difficulté de généraliser.

Le fonctionnement neutraliste des communautés est couramment testé par l'étude des courbes d'abondances (Volkov *et al.*, 2003 ; Chave, 2004 ; Etienne & Alonso, 2005 ; Etienne, 2005 ; Etienne & Alonso, 2005 ; Volkov *et al.*, 2005 ; Wooton, 2005 ; Etienne, 2007 ; Kelly *et al.*, 2008 ; Muneepeerakul *et al.*, 2008) et, dans une moindre mesure, par l'étude de la diversité β (Condit *et al.*, 2002 ; Chave & Leigh, 2002 ; Gilbert & Lechowicz, 2004 ; Dornelas *et al.*, 2006) et de la partition de variance entre les facteurs environnementaux et spatiaux (la part expliquée par les seuls facteurs spatiaux étant alors assimilée à la part des processus neutralistes ; Gilbert & Lechowicz, 2004 ; Cottenie, 2005 ; Laliberté *et al.*, 2009). Il est intéressant de noter que dans ces études, les mécanismes neutralistes expliquent parfois les courbes d'abondance des espèces (Volkov *et al.*, 2003, 2005 ; Kelly *et al.*, 2008 ; Muneepeerakul *et al.*, 2008), mais très rarement les patrons de diversité β, alors que la partition de variance révèle la présence conjointe des deux mécanismes (Cottenie, 2005). A notre connaissance, la présente étude est la première à explorer cette question de manière empirique et « pseudo-diachronique », en analysant les relations entre diversités α (richesse spécifique et courbe aire – espèces), β (dissimilarité inter-fragments) et γ (réservoir régional et courbes rangs – fréquences) à l'échelle de métacommunautés et en comparant des systèmes fragmentés et non fragmentés. Malgré

les biais potentiels liés à la reconstitution des paysages du passé par les techniques d'analyse régressive du paysage, notre approche permet d'inférer des processus à partir de l'organisation de la diversité observée sur le terrain.

CHAPITRE

7 Influence des facteurs locaux vs. régionaux dans l'assemblage local des espèces forestières inclus dans des métacommunautés contrastées

7.1 Introduction

Lier les échelles spatiales auxquelles la diversité est mesurée aux échelles spatiales auxquelles les processus gouvernant cette diversité sont supposés agir est un défi majeur en écologie (Ricklefs, 1987 ; Huston, 1999 ; Murrell *et al.*, 2001). Les processus de dispersion des espèces opérant à l'échelle paysagère ou régionale, se superposent aux processus de recrutement et d'établissement des espèces, qui dépendent de la qualité de l'habitat local, pour façonner les assemblages locaux des espèces en communautés (Zobel *et al.*, 2000).

La richesse et la composition spécifiques des communautés locales de plantes sont d'abord sous la dépendance de la quantité d'espèces disponible dans la région environnante (i.e. le réservoir régional d'espèces ; Ricklefs, 1987 ; Pärtel *et al.*, 2000 ; Zobel, 1997). Dans le cas d'un habitat fragmenté, la dispersion des espèces est principalement contrôlée par la position géographique des fragments les uns par rapport aux autres et par les capacités de dispersion intrinsèques des espèces. Le nombre d'immigrants potentiels dans une communauté locale (i.e. dans un fragment) diminue quand la distance entre les fragments augmente (Honnay *et al.*, 2002). Il est alors possible d'observer une dissimilarité de composition entre communautés locales simplement parce que le nombre d'espèces potentiellement colonisatrices diffère (Pärtel *et al.*, 1996). En dépit de son influence sur le mouvement des espèces, le rôle de la matrice paysagère sur l'approvisionnement en espèces des communautés locales n'a que récemment été étudié (Krauss *et al.*, 2003 ; Laurance *et al.*, 2007 ; Cousins & Aggemyr, 2008). Par exemple, la présence de haies entre les fragments forestiers peut faciliter la dispersion des diaspores, spécialement pour les espèces zoochores qui sont essentiellement des espèces ligneuses (Corbit *et al.*, 1999 ; Verheyen *et al.*, 2003*b*).

La relation entre la diversité locale (α) et le réservoir régional d'espèces (diversité γ) constitue l'un des phénomènes les plus étudiés en macroécologie (Cornell, 1985 ; Ricklefs, 1987 ; Cornell & Lawton, 1992 ; Loreau, 2000 ; Bartha & Ittzés, 2001 ; Hillebrand & Blenckner, 2002 ; Koleff & Gaston, 2002 ; Freestone & Harrison, 2006). La

méthode la plus commune pour étudier cette relation est une représentation graphique de la richesse spécifique α en fonction de la richesse spécifique γ (Loreau, 2000 ; Hillebrand & Blenckner, 2002). Cette relation α–γ est souvent décrite selon deux types de courbes théoriques (Lawton, 1999 ; Gaston, 2000 ; Koleff & Gaston, 2002) : i) les courbes de type I (les plus fréquemment observées à partir de données empiriques ; Lawton, 1999 ; Koleff & Gaston, 2002) caractérisent une relation linéaire entre les deux richesses ; ii) les courbes de type II caractérisent une relation asymptotique de la richesse α en fonction de γ. Les relations de type I indiquent un fort impact des facteurs régionaux sur la diversité locale alors que les relations de type II suggèrent l'existence d'interactions écologiques qui limitent cet impact (Hillebrand & Blenckner, 2002).

La relation entre la diversité α et γ peut aussi être étudiée par le biais de la partition additive de la diversité via la relation « alpha-beta-regional » (ABR ; Gering & Crist, 2002). Les facteurs déterminant la diversité locale et régionale agissent en effet à différentes échelles spatiales, et hiérarchisent ainsi la diversité. Pour démêler les liens existant entre ces différentes échelles, la partition additive se révèle être une méthode intéressante (Veech *et al.*, 2002 ; Crist *et al.*, 2003). Elle permet en effet de mesurer la diversité aux différentes échelles d'organisation (Chandy *et al.*, 2006), en partitionnant la diversité γ en ses composantes, que sont la diversité α et β (Veech *et al.*, 2002 ; Crist *et al.*, 2003).

En aval de ces processus régionaux, qui déterminent l'arrivée d'une espèce sur un site donné, les facteurs qui influencent le recrutement, l'établissement et la persistance des plantes, opèrent principalement à une échelle locale. Les plantes immigrantes doivent être capables de tolérer les conditions locales abiotiques (e.g. propriétés du sol, luminosité) et biotiques (compétition, prédation), qui déterminent le « filtre environnemental » local (Keddy, 1992). Il est reconnu que le nombre d'espèces du réservoir régional pouvant coexister localement dépend de la disponibilité et/ou de l'hétérogénéité des ressources (Grace, 1999 ; Pausas & Austin, 2001). La relation productivité – diversité (PDR) est l'une des plus étudiée en écologie des communautés ; elle suit le plus souvent une courbe unimodale (Grime, 1977 ; Tilman, 1982 ; Huston, 1994 ; Rosenzweig, 1995), mais la forme de la relation dépend étroitement de la longueur du gradient étudié et de l'échelle spatiale d'appréhension (Waide *et al.*, 1999 ; Gaston, 2000 ; Chalcraft *et al.*, 2004) et des relations monotoniques peuvent ainsi être observées (Abrams, 1995). En général, les communautés faiblement diversifiées se rencontrent dans des environnements i) peu productifs, les faibles quantités de ressources disponibles ne permettant de faire (sur)vivre qu'un petit nombre d'espèces bien adaptées, et ii) très productifs, les quantités importantes de ressources favorisant un petit nombre d'espèces très compétitives qui éliminent les autres espèces de stature souvent plus modeste (Tilman, 1982). Dans ce dernier cas, le nombre d'espèces qui peut localement coexister sera tout d'abord limité par le nombre de niches disponibles, puis les espèces supplémentaires seront exclues par la compétition (mais des espèces « satellites » peuvent aussi s'intégrer dans le nouvel environnement créé par les espèces « matricielles » ; Collins *et al.*, 1993). La réalité de l'exclusion

compétitive a été et reste controversée (Huston, 1994). Diverses expérimentations se sont cependant accumulées, montrant que l'exclusion compétitive et, donc, la limitation par la niche, peuvent limiter le nombre d'espèces pouvant coexister localement, principalement quand l'échelle d'étude locale est petite par rapport à la taille des plantes échantillonnées (Wilson *et al.*, 1987 ; van der Maarel *et al.*, 1995). En outre, les perturbations peuvent altérer la relation PDR, en augmentant l'hétérogénéité environnementale, en réduisant les interactions inter-spécifiques, en diminuant le couvert des espèces dominantes et donc, en libérant des ressources jusque-là utilisées, qui sont dès lors disponibles pour d'autres espèces, ce qui permet, finalement, à plus d'espèces de coexister localement (Grace, 1999 ; Stoll & Prati, 2001). Ces processus sont repris par la célèbre Hypothèse de la perturbation intermédiaire (*Intermediate disturbance hypothesis* ou IDH ; Grime, 1973 ; Connell, 1978).

Un autre type de facteur, agissant à la fois à une échelle locale et régionale, se rapporte à l'histoire. Il a été montré que l'histoire de l'occupation et de l'utilisation du sol a des effets importants et durables sur la diversité locale (Hermy, 1994 ; Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*b* ; Dupouey *et al.*, 2002 ; Plue *et al.*, 2008), en agissant à la fois sur la qualité de l'habitat (Koerner *et al.*, 1997 ; Wulf, 1994) et sur la dispersion des espèces (Bellemare *et al.*, 2002 ; Gerhardt & Foster, 2002). L'influence de l'âge des fragments forestiers sur la composition spécifique a mené au concept d'espèces de forêts anciennes (*ancient forest species*) pour désigner des espèces spécialistes de forêts ayant continuellement existé au cours des derniers siècles, qui manquent le plus souvent dans les forêts récentes, c'est-à-dire récemment établies sur d'anciennes terres agricoles (Peterken & Game, 1984 ; revue dans Flinn *et al.*, 2005). Puisque les capacités de dispersion et de compétition des espèces herbacées forestières sont souvent faibles (Honnay *et al.*, 1999*b* ; Bossuyt *et al.*, 1999*b*), ces espèces spécialistes doivent être les premières affectées par la durée et l'intensité de l'utilisation passée des sols (Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*b*).

Dans cette étude, nous examinerons l'influence relative des facteurs locaux et régionaux sur la composition et la diversité des assemblages locaux de plantes forestières, au sein de fragments forestiers. Afin de mieux prendre en compte les dynamiques spatio-temporelles des paysages, nous placerons notre étude dans le contexte macroécologique des métacommunautés (Leibold *et al.*, 2004), en échantillonnant des fragments contrastés par leur âge, leur isolement spatio-temporel et la nature du paysage environnant. Plus spécifiquement, nous tenterons de répondre aux questions suivantes :

1. Comment varie la relation entre la diversité α et la diversité γ en fonction de l'échelle spatiale étudiée ? Jusqu'à quel point la taille du réservoir régional d'espèces détermine la richesse spécifique des communautés locales ?

2. A quelle échelle spatiale agissent les différents processus responsables de l'organisation hiérarchique des espèces ?

3. Quels sont les effets relatifs de la disponibilité en ressources et de l'hétérogénéité locale de ces ressources sur les assemblages locaux des espèces ?

7.2 Matériels et Méthodes

7.2.1 Région d'étude

Notre zone d'étude se localise en Picardie (nord de la France), au sein de neuf fenêtres paysagères de 5 x 5 km. Les neuf fenêtres d'étude se situent dans des paysages agricoles contrastés possédant une connectivité biologique variable entre les fragments forestiers : trois fenêtres sont localisées dans un paysage de champs ouverts, trois dans un paysage de bocage et trois dans un paysage de forêt non fragmentée (cf. Chapitre 2). Le paysage de forêt non fragmentée se caractérise par une surface forestière qui couvre quasiment la totalité de la fenêtre paysagère de 5x5 km, et dans laquelle nous avons défini des « fragments virtuels », de nombre, de taille et de forme similaire aux fragments isolés dans les matrices paysagères de bocage et de champs ouverts (cf. Chapitre 5).

7.2.2 Collecte des données

Dans chacune des neuf fenêtres paysagères, seuls les fragments forestiers présentant une taille et une forme permettant d'y disposer un quadrat de 1000 m^2 distant d'au moins 10 m des lisières ont été sélectionnés. Parmi ces fragments, 15 ont été aléatoirement inclus pour cette étude (17 pour la fenêtre OC qui a été inventoriée en premier, avant que le nombre optimal de 15 relevés soit déterminé). Lorsqu'une fenêtre comportait moins de 15 fragments répondant aux critères de sélection (i.e. toutes les fenêtres paysagères à l'exception de FC et FT), plusieurs quadrats (de 2 à 4) ont pu être disposés dans les fragments forestiers les plus vastes.

Chaque quadrat consistait en un dispositif temporaire de 4 carrés emboîtés les uns dans les autres, dont la taille croissait selon une échelle logarithmique : 1, 10, 100 et 1000 m^2. Un total de 137 quadrats (9 fenêtres x 15 quadrats + 2 quadrats supplémentaires dans OC) ont ainsi été effectués dans 118 fragments forestiers (incluant les fragments virtuels des fenêtres de forêt non fragmentée). L'abondance-dominance de chaque espèce végétale vasculaire présente dans les 4 surfaces inventoriées successivement a été estimée, dans trois strates de végétation définies en fonction de la hauteur des individus (arborescente : >6m, arbustive : 1-6m, herbacée : <1m), à l'aide de l'échelle de Braun-Blanquet (1964) modifiée :

- 5 : espèce recouvrant plus de 75% de la surface
- 4 : espèce recouvrant entre 50 et 75% de la surface
- 3 : espèce recouvrant entre 25 et 50% de la surface
- 2b : espèce recouvrant entre 10 et 25% de la surface
- 2a : espèce recouvrant entre 5 et 10% de la surface
- 1 : espèce abondante, mais recouvrant moins de 5% de la surface

- + : espèce présente, mais peu abondante
- r : espèce présente par quelques rares individus
- i : espèce présente par un unique individu

Le recouvrement total de chaque strate (pris comme un proxy pour la quantité de lumière parvenant à la strate herbacée) a été estimé en pourcentage pour chacun des carrés. Nous avons également mesuré le diamètre de chaque tronc à hauteur de poitrine (dbh) pour tous les ligneux de $dbh \geq 5cm$, afin de caractériser la structure du peuplement ($N = 127$ en raison de problèmes techniques) : densité des tiges (ha^{-1}), surface terrière ($m^2.ha^{-1}$), ratio surface terrière : densité des tiges. Ce dernier indice donne une indication sur la maturité du peuplement : une valeur forte indique un peuplement âgé (peu de tiges de gros diamètre), tandis qu'une valeur faible témoigne d'un peuplement jeune (forte densité de tiges de petit diamètre).

Dans chaque carré, nous avons prélevé aléatoirement un échantillon composite de sol (horizon 0-10 cm, après avoir retiré la litière). En raison de contraintes de matériels, de temps et humaines, les échantillons de sol n'ont pu être analysés que pour 5 relevés emboîtés par fenêtre paysagère ($N = 45$ relevés au total dans les 9 fenêtres, avec 4 échantillons par relevé), choisis de manière stratifiée selon leur richesse spécifique (forte, moyenne, faible) et leur position (extrême et centrale) sur les deux premiers axes d'une ordination NMS (*Nonmetric Multidimensional Scaling*) des matrices relevés de 1000m^2 x espèces, pour chaque fenêtre paysagère. Les paramètres suivants ont été mesurés : pH (Afnor X31-104), le calcaire actif (Norme française, NF X31-106), le phosphore assimilable (Afnor X31-113), la matière organique (Afnor X31-109) et l'azote total (Afnor X31-111).

La présence-absence de toutes les plantes vasculaires a aussi été relevée dans le fragment entier, en parcourant chaque fragment le long de transects espacés de plusieurs mètres (dépendant de la taille du fragment) selon les recommandations de Kirby *et al*. (1986). Entre 2006 et 2007, tous les fragments ont été examinés deux fois : au printemps (avril-mai) et en été (juin-septembre). Les taxons infraspécifiques et les espèces ornementales n'ont pas été relevés et les agglomérats d'espèces (e.g. *Taraxacum officinale* agg.) ont été considérés comme une seule entité.

Pour chacun des fragments forestiers, un ensemble de 12 variables locales a été mesuré : la surface totale du fragment, la surface du fragment occupée par les différents modes de gestion (surfaces de feuillus, résineux, coupe, peupleraie), la surface des différents substrats géologiques du fragment, l'indice d'âge (eqn. 5.1) et l'indice d'isolement spatio-temporel (eqn. 5.2 ; plus l'indice est faible, plus le fragment a été isolé spatio-temporellement) décrits dans les chapitres précédents (Chapitre 4 et 5).

7.2.3 Analyse des données

Dans cette étude, nous nous sommes concentrés sur la diversité spécifique de la strate herbacée, car elle est plus riche en espèces et susceptible de répondre plus rapidement aux changements environnementaux (Carlile *et al.*, 1989). Nos analyses ont été réalisées, d'une part, sur la totalité des espèces présentes dans les fragments forestiers

(diversité totale) et, d'autre part, sur les espèces herbacées forestières (cf. Chapitre 3), qui répondent spécifiquement aux changements des conditions caractérisant le microclimat forestier (hygrométrie et ombrage élevés, variations thermiques faibles).

L'influence de la diversité γ sur la diversité α a été examinée par la relation entre la richesse spécifique à l'échelle spatiale i (α_i) et la richesse à l'échelle spatiale $i+1$ (α_{i+1}). Dans tous les cas, cette relation a été étudiée en excluant de α_{i+1} les espèces présentes dans α_i, afin d'éliminer le biais de dépendance (équivalent à une relation entre α_i et β_i additif suivant la formule $\gamma = \alpha + \beta$; MacArthur *et al.*, 1966). Afin de tester plus précisément le rôle de l'échelle spatiale sur la relation α–γ, la relation entre α_{1000} (richesse spécifique dans le carré de 1000m^2) et $\alpha_{fragment}$ (richesse spécifique du fragment) a été examinée en fonction de la surface du fragment, en divisant l'ensemble des fragments forestiers en 4 classes de taille (quartile) et en testant une relation linéaire entre α_{1000} et $\alpha_{fragment}$ pour chacune de ces classes.

L'organisation de la diversité entre les différentes échelles spatiales a été étudiée avec une partition additive de diversité, fondée sur la mesure richesse spécifique selon la formule suivante :

$$\alpha_{1000} = \alpha_1 + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$$

où α_{1000} est la richesse spécifique du carré de 1000m^2, α_1 est la richesse spécifique du carré de 1m^2, β_1 est la diversité β additive entre 1 et 10 m^2 ($\beta_1 = \alpha_{10} - \alpha_1$), β_2 est la diversité β additive entre 10 et 100 m^2 ($\beta_2 = \alpha_{100} - \alpha_{10}$) et β_3 est la diversité β additive entre 100 et 1000 m^2 ($\beta_3 = \alpha_{1000} - \alpha_{100}$). Nous n'avons pas intégré à la partition additive la diversité β entre le carré de 1000m^2 et le fragment total, car cette relation est trop dépendante de la taille du fragment.

Dans le but de tester l'influence de la dépendance d'échelle spatiale sur la répartition des espèces, les courbes d'accumulation d'espèces et les courbes moyennes de rangs – abondances ont été examinées pour les 4 carrés de chaque quadrat (1, 10, 100 et 1000 m^2), au sein de chaque fenêtre paysagère. Les courbes d'accumulation ont été construites selon la méthode dite « exacte » (Ugland *et al.*, 2003 ; Colwell *et al.*, 2004) ; elles permettent d'estimer le taux d'accumulation des espèces, mais se distinguent des courbes aire – espèces par le fait que l'identité des espèces est prise en compte. Les courbes de rangs – abondances ont été ajustées à une fonction log-normale. Ces courbes moyennes permettent de mettre en évidence les différences de distribution des abondances des espèces à la fois entre échelles spatiales et entre types de paysage.

Pour chaque série de relevés emboîtés, 5 mesures de diversité ont été utilisées comme variables dépendantes. Deux indices de diversité ont été calculés pour le carré de 1000m^2 : la richesse spécifique (S) et l'indice de Shannon (H). Ce dernier a été calculé à partir des coefficients d'abondance-dominance transformés selon une échelle quantitative adaptée de Lepš & Hadincová (1992) : + : 0,5 ; 1 : 3 ; 2a : 7,5 ; 2b : 17,5 ; 3 : 37,5 ; 4 : 62,5 ; 5 : 87,5.

Nous avons par ailleurs tracé la courbe aire – espèces à partir des valeurs obtenues pour les 4 carrés, puis ajusté cette courbe à un modèle linéaire (échelle logarithmique), afin d'en extraire la pente (notée *SAR*) et l'ordonnée à l'origine (*ORIGINE*). Enfin, nous avons construit une courbe de distribution des abondances pour chaque relevé emboîté, en utilisant la fonction '*Empirical Cumulative Distribution Function*' qui correspond à la courbe cumulative de l'abondance relative des espèces classées par rang de valeurs croissantes. Cette courbe est équivalente à une courbe de rang-abondance classique (McGill *et al.*, 2007), mais présente l'avantage, pour notre jeu de données floristiques, d'être linéaire quand l'axe des abscisses est transformé par une fonction racine carrée. Cette propriété nous a permis d'utiliser la pente de la droite de régression de cette courbe (notée *ECDF*) comme une variable reflétant l'équitabilité de la distribution des abondances entre espèces au sein d'une communauté : plus la pente est forte, plus l'équitabilité est forte. Ainsi, la présence d'une espèce dominante et de nombreuses espèces rares se traduira par une pente faible, puisque la majorité des espèces ne contribueront que faiblement à l'abondance totale ; inversement, une forte pente représentera une communauté où toutes les espèces ont des abondances similaires.

Puisqu'aucune des mesures de diversité ne respectait les conditions de normalité et d'homocédasticité, la comparaison entre les 9 fenêtres paysagères des valeurs des 5 mesures de diversité a été effectuée à l'aide de tests de Kruskal-Wallis, suivis de tests post-hoc de Behrens-Fisher. Les relations entre les 5 mesures de diversité et différentes variables explicatives ont ensuite été explorées à l'aide de régressions linéaires et non-linéaires. Les variables explicatives incorporées dans les analyses correspondaient à différentes échelles spatiales :

- échelle du quadrat : pour chaque relevé, la valeur moyenne et le coefficient de variation (CV) des valeurs de pH, matière organique, azote total, calcaire actif et phosphore assimilable mesurées pour chacun des 4 carrés de 45 quadrats ont été calculés. Ces moyennes et CV ont été utilisés comme des mesures de la disponibilité moyenne des ressources (proxy pour la productivité) et de leur hétérogénéité spatiale.
- échelle du fragment : l'hétérogénéité écologique du fragment forestier a été évaluée par un indice de Shannon, calculé à partir des surfaces occupées par les différents substrats géologiques et les différents modes de gestion (feuillus, résineux, coupes, peupleraie) et d'aménagement (longueur de chemins). La surface totale du fragment, l'indice d'âge et l'isolement spatio-temporel ont également été inclus.

L'influence des mêmes variables explicatives sur la composition végétale a été analysée à l'aide d'une analyse canonique des correspondances (CCA) effectuée sur les 41 quadrats de 1000m^2 pour lesquels à la fois les variables de sol et les variables de structure étaient disponibles, les autres 96 quadrats étant positionnés a posteriori dans les plans factoriels, en fonction de leur composition floristique.

Les corrélations entre les différentes valeurs moyennes des propriétés physico-chimiques du sol seront également examinées par des corrélations de Spearman.

Toutes les analyses ont été effectuées sous R (R Development Core Team, 2007) avec les librairies 'vegan' (Oksanen *et al.*, 2007), et 'npmc' (Helms & Munzel, 2007).

7.3 Résultats

Un quadrat de la fenêtre de forêt non fragmentée de l'Oise (FB) ne contenait aucune espèce forestière dans les 1, 10 et 100 m^2, rendant impossible de calculer une pente de courbe aire – espèces ou d'abondance cumulée (*ECDF*) ; il a donc été retiré des analyses sur ce groupe d'espèces.

7.3.1 Relations α–γ

L'examen des relations entre la richesse spécifique mesurée à l'échelle i et celle mesurée à l'échelle $i+1$ montre des corrélations positives significatives entre les α_i et α_{i+1} jusqu'à $i = 100m^2$, pour la totalité des espèces et pour les herbacées forestières (Fig. 7.1 et 7.2). La relation entre α_{1000} et $\alpha_{fragment}$ est en revanche négative pour les herbacées forestières (Fig. 7.2) et non significative pour la totalité des espèces (Fig. 7.1). Cette relation linéaire négative entre la richesse des $1000m^2$ et celle du fragment est retrouvée uniquement quand le rapport de taille entre le fragment et les 1000 m^2 est élevé (Fig. 7.3 et 7.4) ; elle est beaucoup plus forte pour les herbacées forestières que pour la totalité des espèces.

7.3.2 Partition additive de la diversité

La partition additive de la richesse spécifique totale entre les échelles d'échantillonnage (Fig. 7.5) ne montre pas de différences majeures entre les fenêtres paysagères. En revanche, pour les herbacées forestières, la proportion de richesse (α_1) contenue dans les $1m^2$ par rapport à celle des $1000m^2$ (α_{1000}) est plus faible dans les paysages de forêt non fragmentée (FB, FC et FT) que dans les autres. α_1 est aussi légèrement plus élevée dans les paysages de champs ouverts que dans les bocages (Fig. 7.5). Les valeurs moyennes de β_1 et β_2 sont similaires entre les 3 types de paysages. β_3 décroît avec l'augmentation de l'isolement des fragments. Les valeurs de β_3 les plus élevées sont observées dans les paysages de forêt non fragmentée, les valeurs intermédiaires dans les paysages de bocage et les valeurs plus faibles dans les paysages de champs ouverts (à l'exception de la fenêtre OT, qui présente des valeurs proches de celles des bocages).

7.3.3 Courbes d'accumulation et abondance relative des espèces

Les courbes d'accumulation d'espèces et de rang – abondance moyennes calculées à partir de la totalité des espèces présentes dans les carrés de $1m^2$ séparent nettement les fenêtres de forêt non fragmentée (FB, FC et FT) des autres fenêtres (Fig. 7.6a et 7.8a). L'accumulation est bien plus lente dans les forêts non fragmentées et les pentes des courbes de rang – abondance sont bien plus fortes, traduisant la présence de quelques espèces abondantes et de

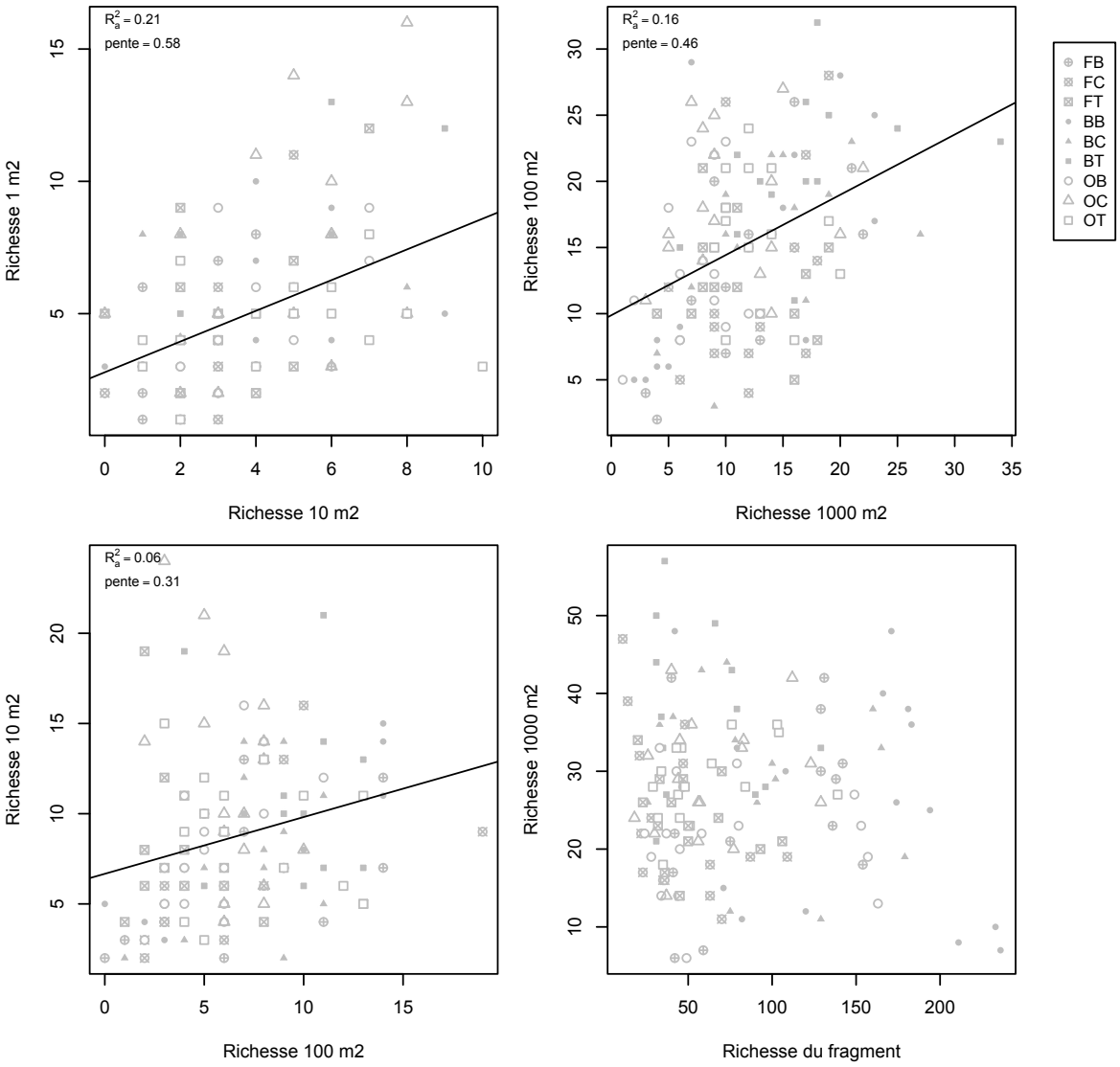


FIG. 7.1 — Relations entre la richesse spécifique totale de la strate herbacée de la surface i (α_i) et la richesse spécifique de la strate herbacée de la surface supérieure $i+1$ (α_{i+1}). Seules les droites de régression significatives sont représentées.

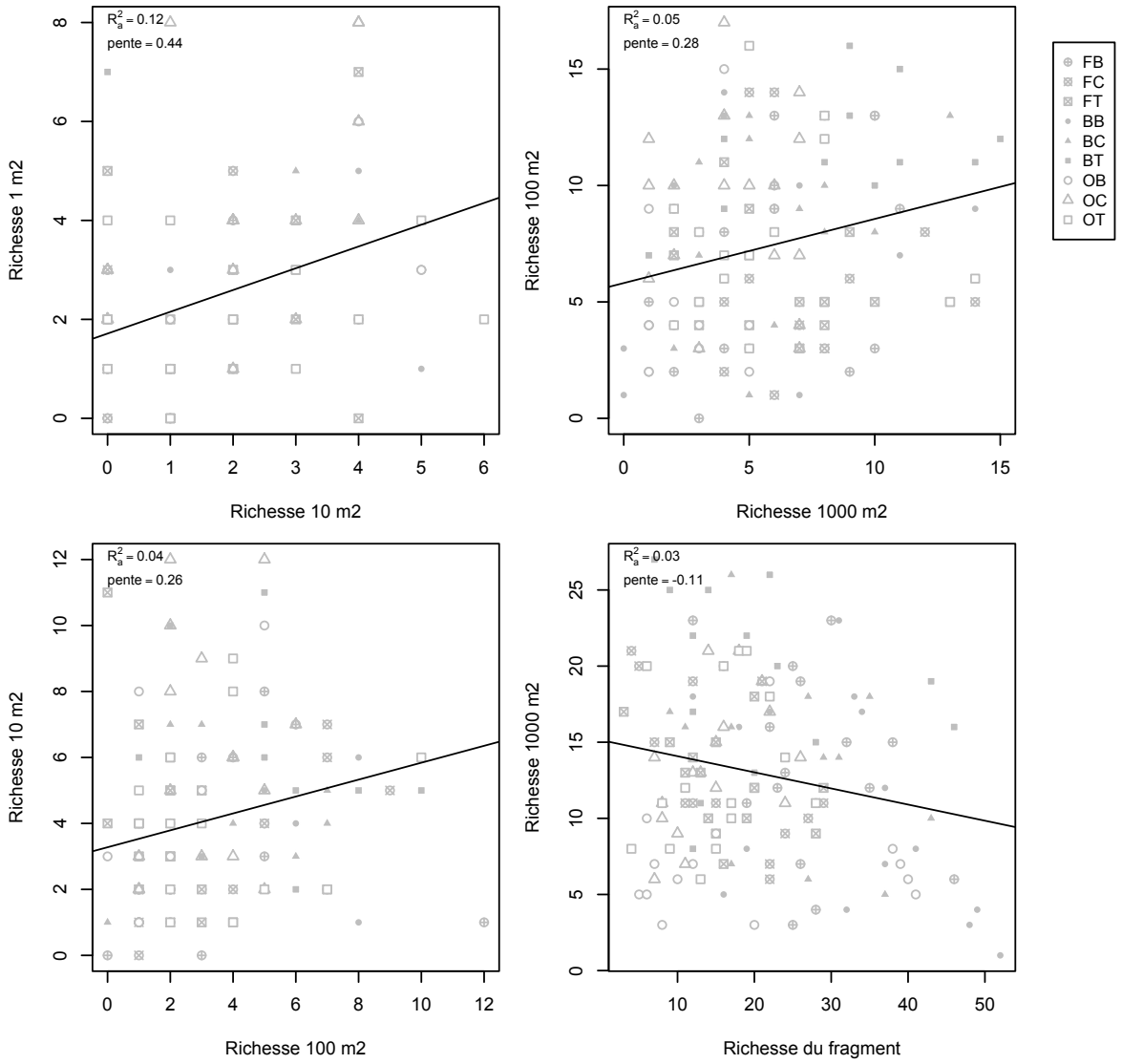


FIG. 7.2 — Relations entre la richesse en espèces herbacées forestières de la surface i (α_i) et la richesse spécifique de la strate herbacée de la surface supérieure $i+1$ (α_{i+1}). Seules les droites de régression significatives sont représentées.

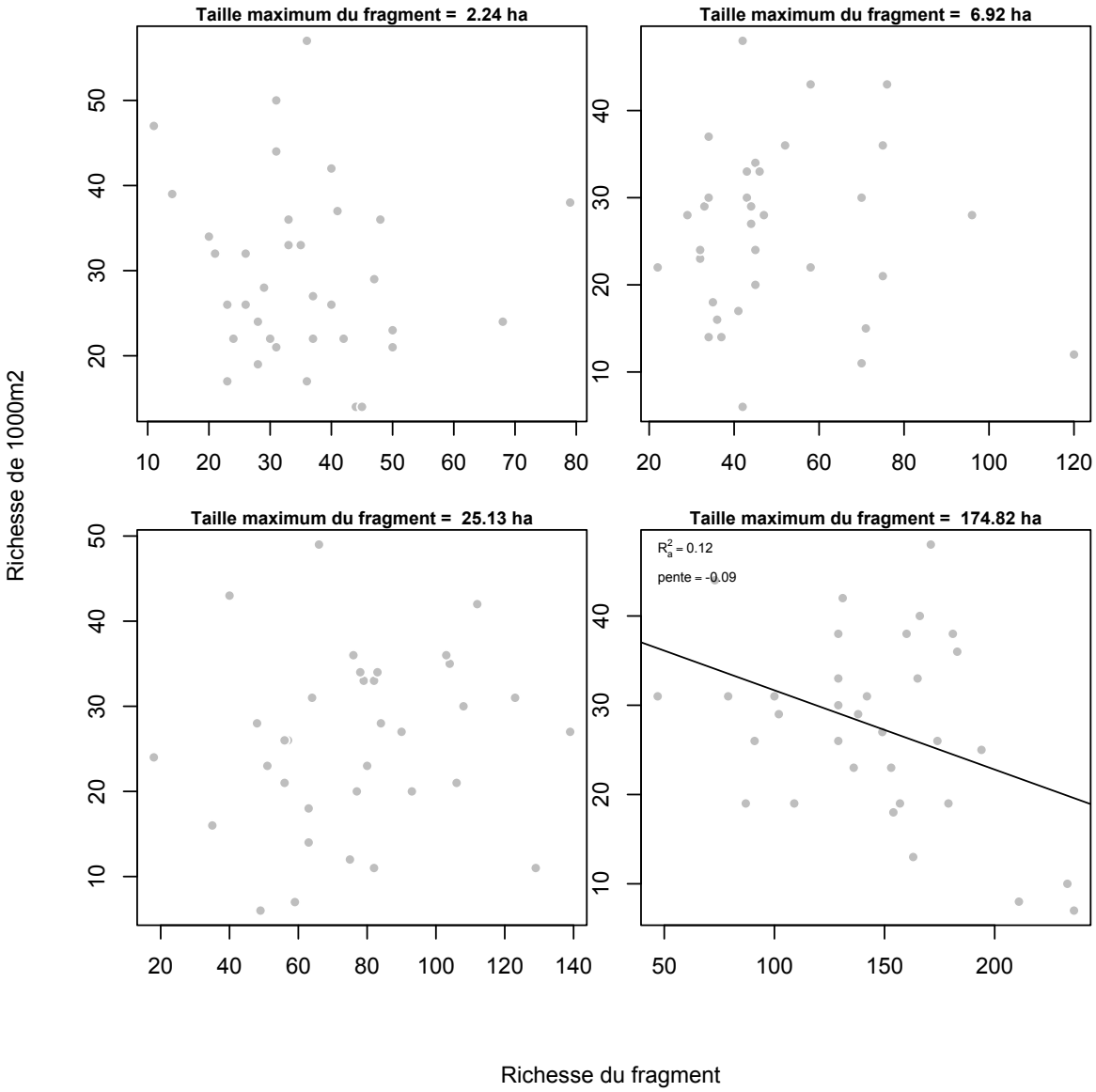


FIG. 7.3 — Relation entre la richesse spécifique totale de la strate herbacée du carré de 1000m^2 et la richesse totale du fragment, en fonction de la taille des fragments forestiers. Seules les droites de régression significatives sont représentées.

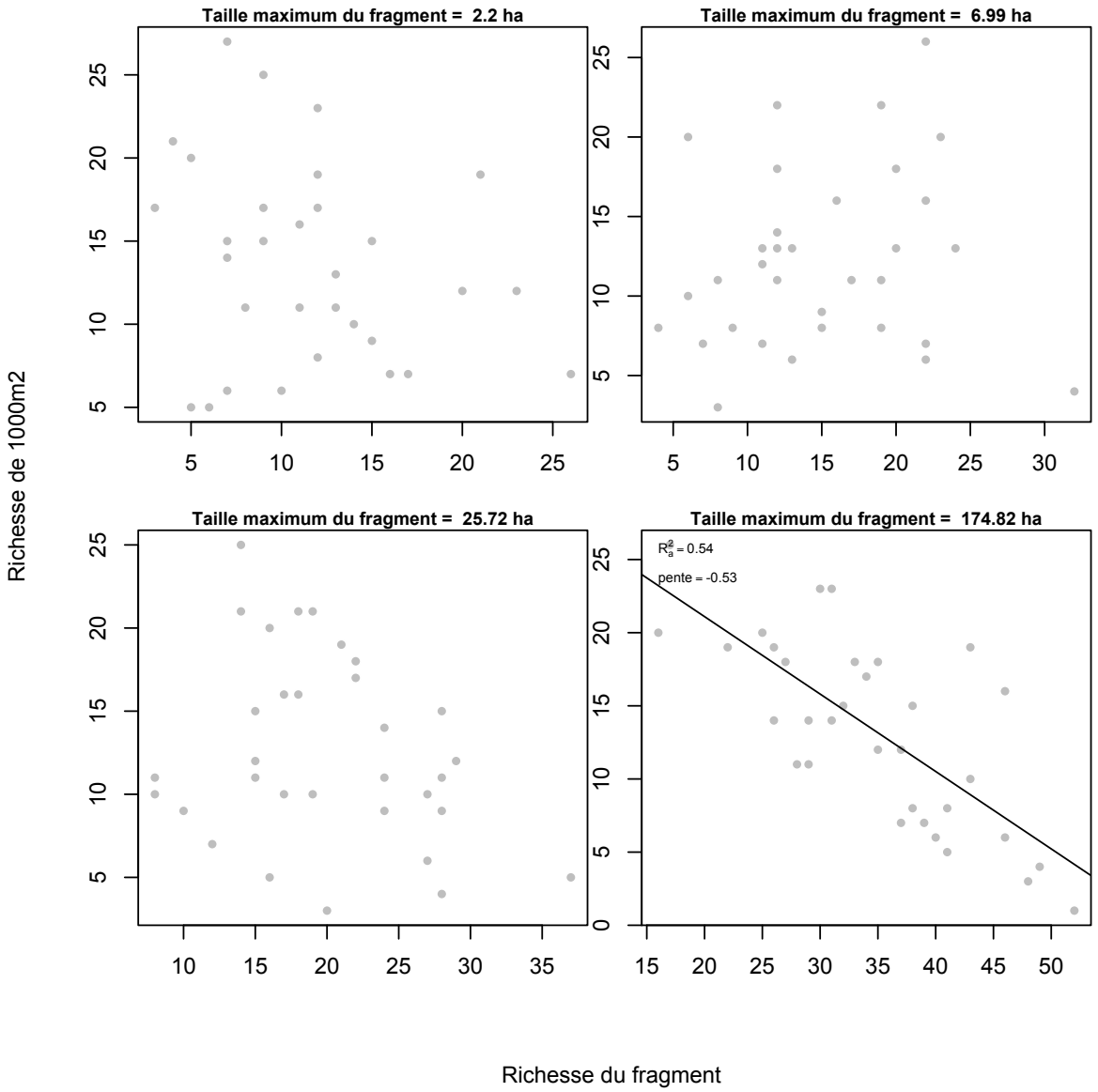


FIG. 7.4 — Relation entre la richesse en espèces herbacées forestières du carré de 1000m^2 et celle du fragment entier, en fonction de la taille des fragments forestiers. Seules les droites de régression significatives sont représentées.

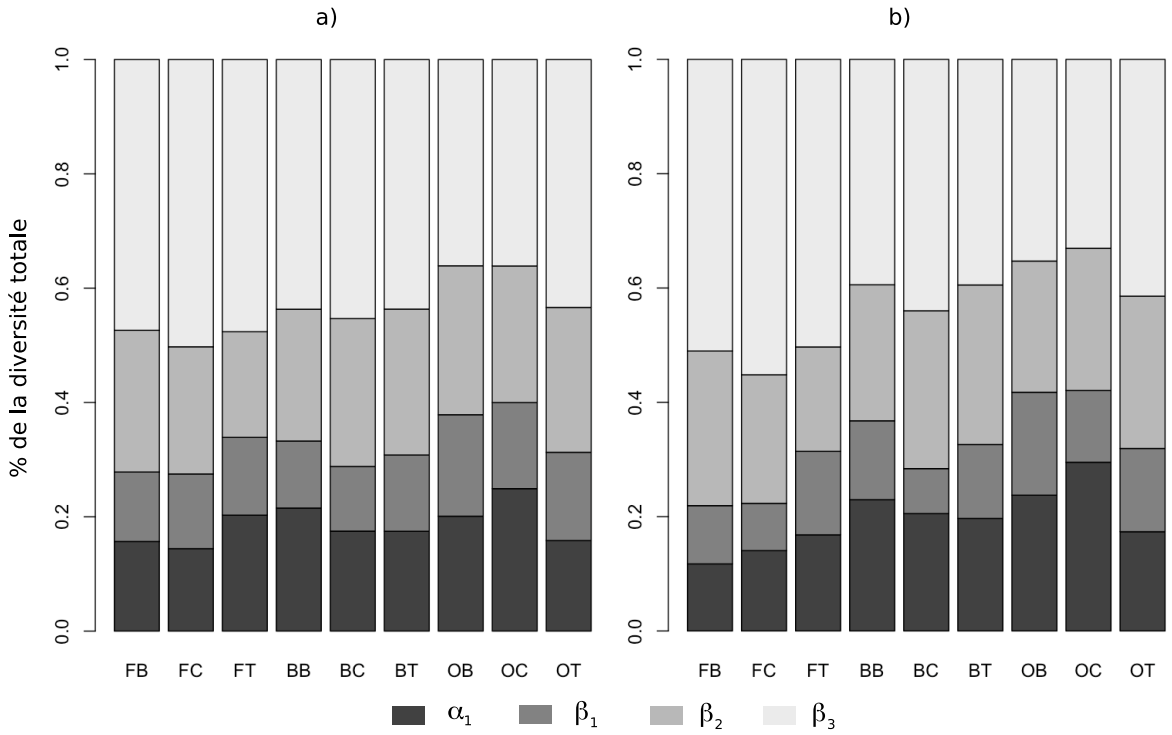


FIG. 7.5 — Résultat de la partition additive de la diversité herbacée totale (a) et de la diversité en herbacées forestières (b). α_1 est la diversité sur 1m^2, β_1 la béta diversité additive entre 1 et 10m^2, β_2 entre 10 et 100m^2 et β_3 entre 100 et 1000m^2.

beaucoup d'espèces rares (Fig. 7.8a). Ces différences ne sont plus observées dans les carrés de taille supérieure à 1 m^2 (Fig. 7.6 et 7.8, b, c et d). Le taux d'accumulation d'espèces dans les 1000m^2 est supérieur pour les paysages de bocage par rapport aux autres (Fig. 7.6). Parallèlement, les courbes de rang – abondance calculées à partir des carrés de 1000m^2, différencient nettement les paysages de bocage (BB, BC et BT) des autres : les bocages présentent des pentes plus faibles, traduisant un plus faible nombre d'espèces dominantes par rapport aux autres types de paysages (Fig. 7.8). Pour les herbacées forestières, les plus forts taux d'accumulation et les plus faibles pentes des courbes rang – abondance correspondent aux paysages de bocage et à la fenêtre FB à l'échelle des carrés de 100 et 1000 m^2 (Fig. 7.7 et 7.9 c et d).

7.3.4 Comparaison des métriques de diversité

Toutes les métriques de diversité (*S, H, SAR, ORIGINE, ECDF*) diffèrent significativement entre les fenêtres paysagères, pour la totalité des espèces, comme pour les espèces herbacées forestières, sauf la pente *SAR* calculée pour la totalité des espèces (Fig. 7.10). Deux fenêtres paysagères se démarquent des autres par leurs valeurs extrêmes : les fenêtres BT et OB présentent les valeurs moyennes respectivement maximales et minimales pour *S,*

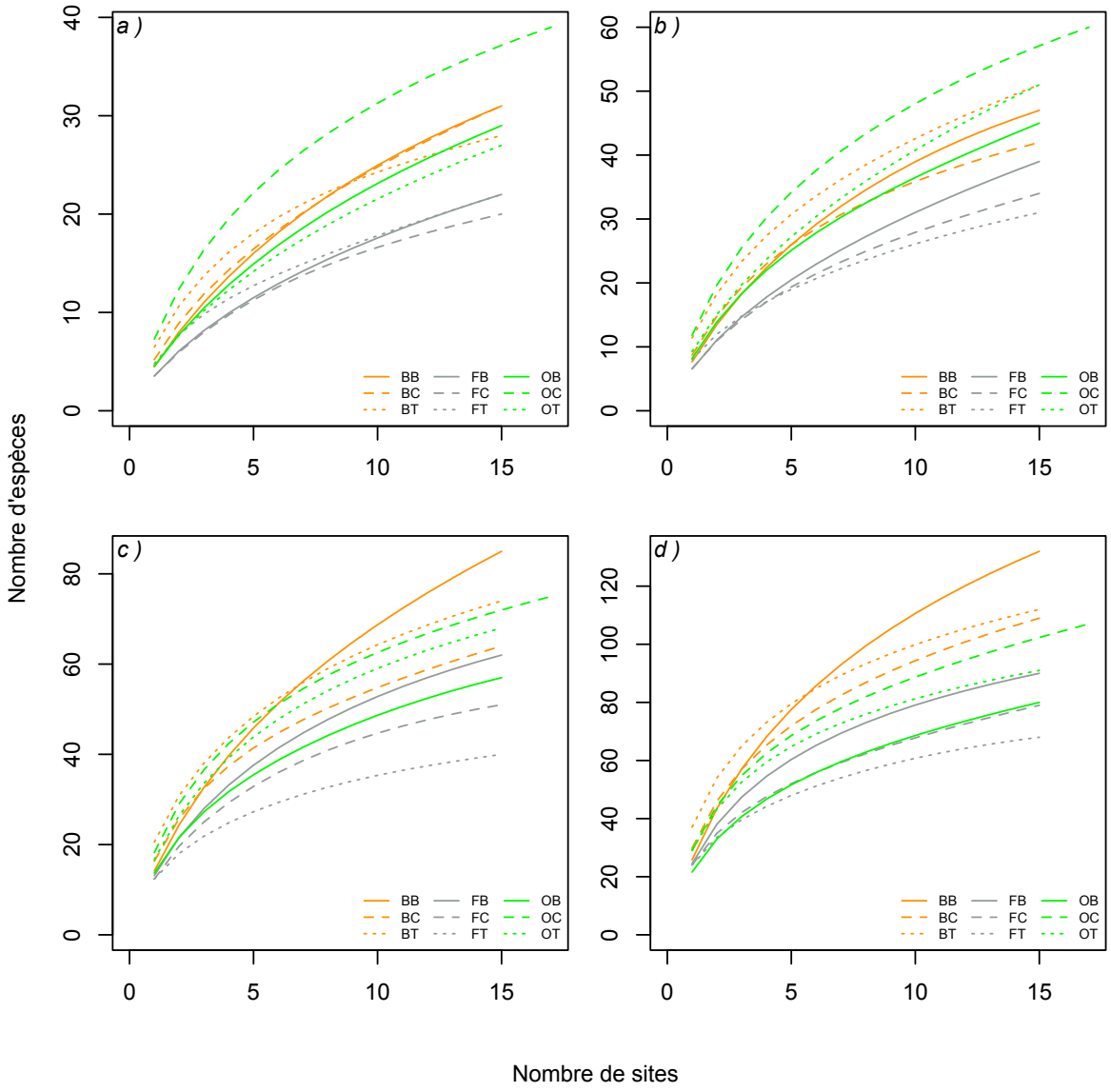


FIG. 7.6 — Courbes d'accumulation des espèces pour la totalité des espèces de la strate herbacée, par fenêtre, en fonction de la taille des relevés, $1m^2$ (a), $10m^2$ (b), $100m^2$ (c) et $1000m^2$ (d).

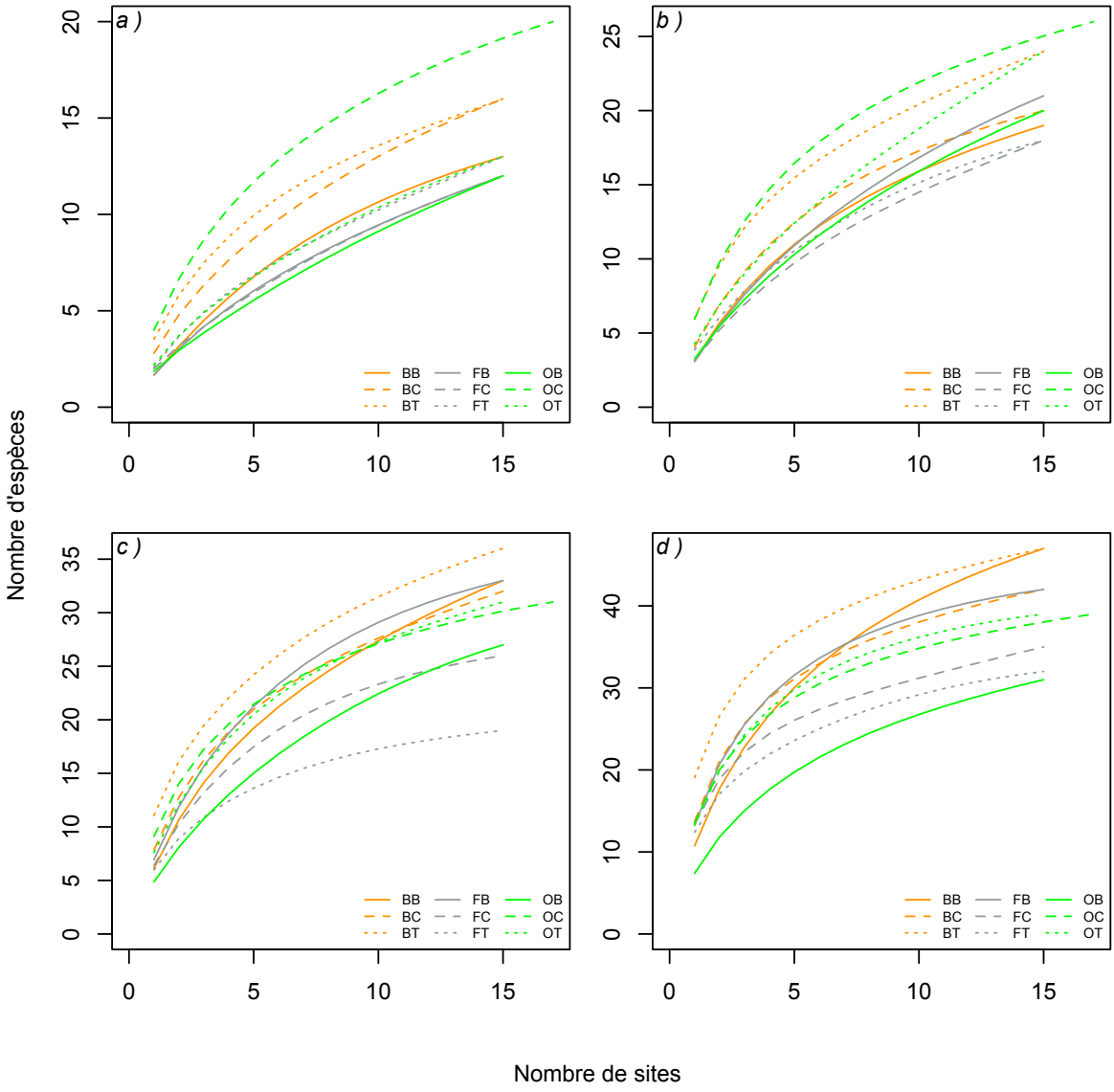


FIG. 7.7 — Courbes d'accumulation des espèces pour les espèces herbacées forestières, par fenêtre, en fonction de la taille des relevés, $1m^2$ (a), $10m^2$ (b), $100m^2$ (c) et $1000m^2$ (d).

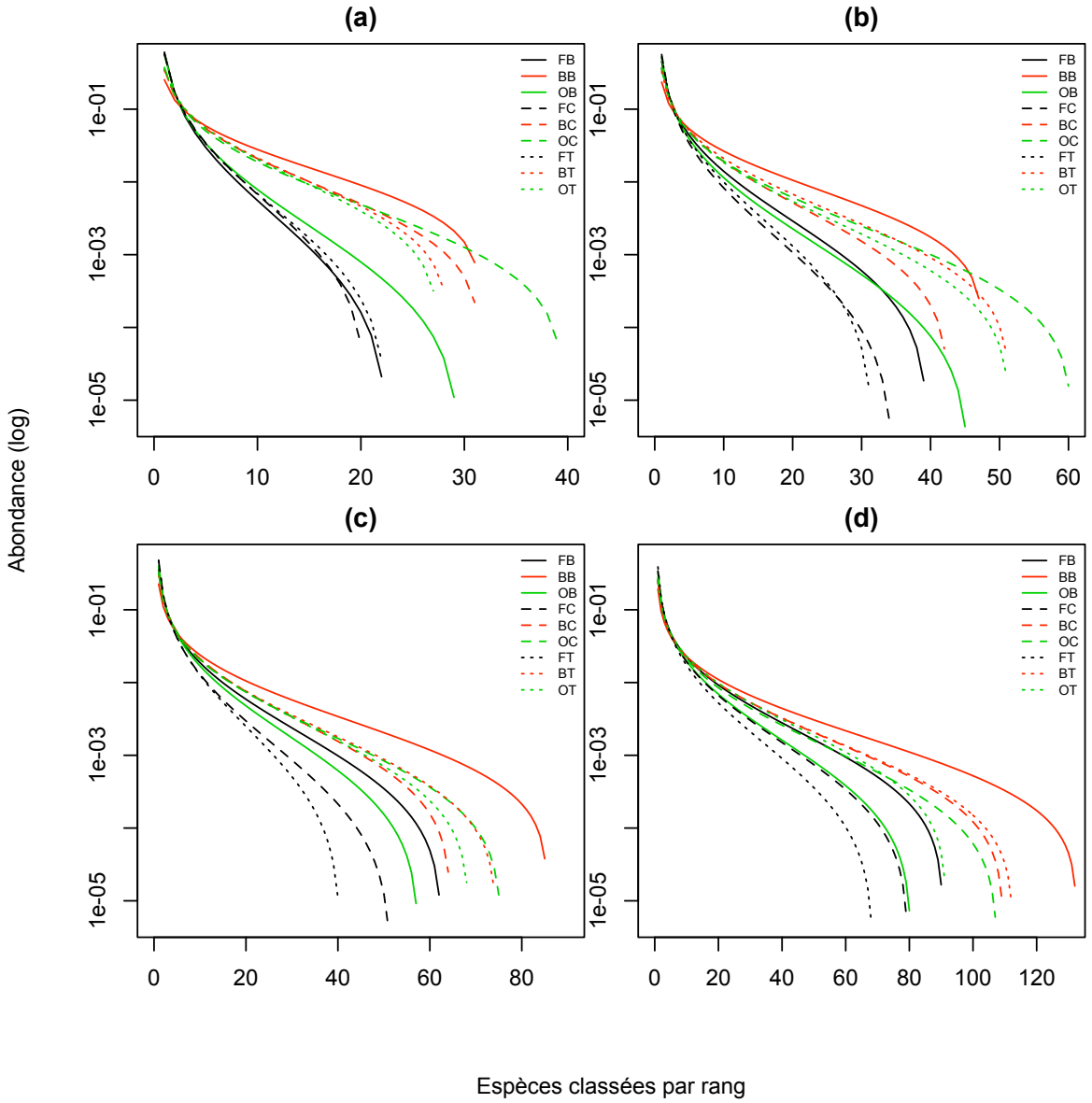


FIG. 7.8 — Courbes moyennes de rang – abondance (log) de la totalité des espèces de la strate herbacée par fenêtre en fonction de la taille des relevés, 1m^2 (a), 10m^2 (b), 100m^2 (c) et 1000m^2 (d). Les courbes sont lissées sur une distribution log-normale.

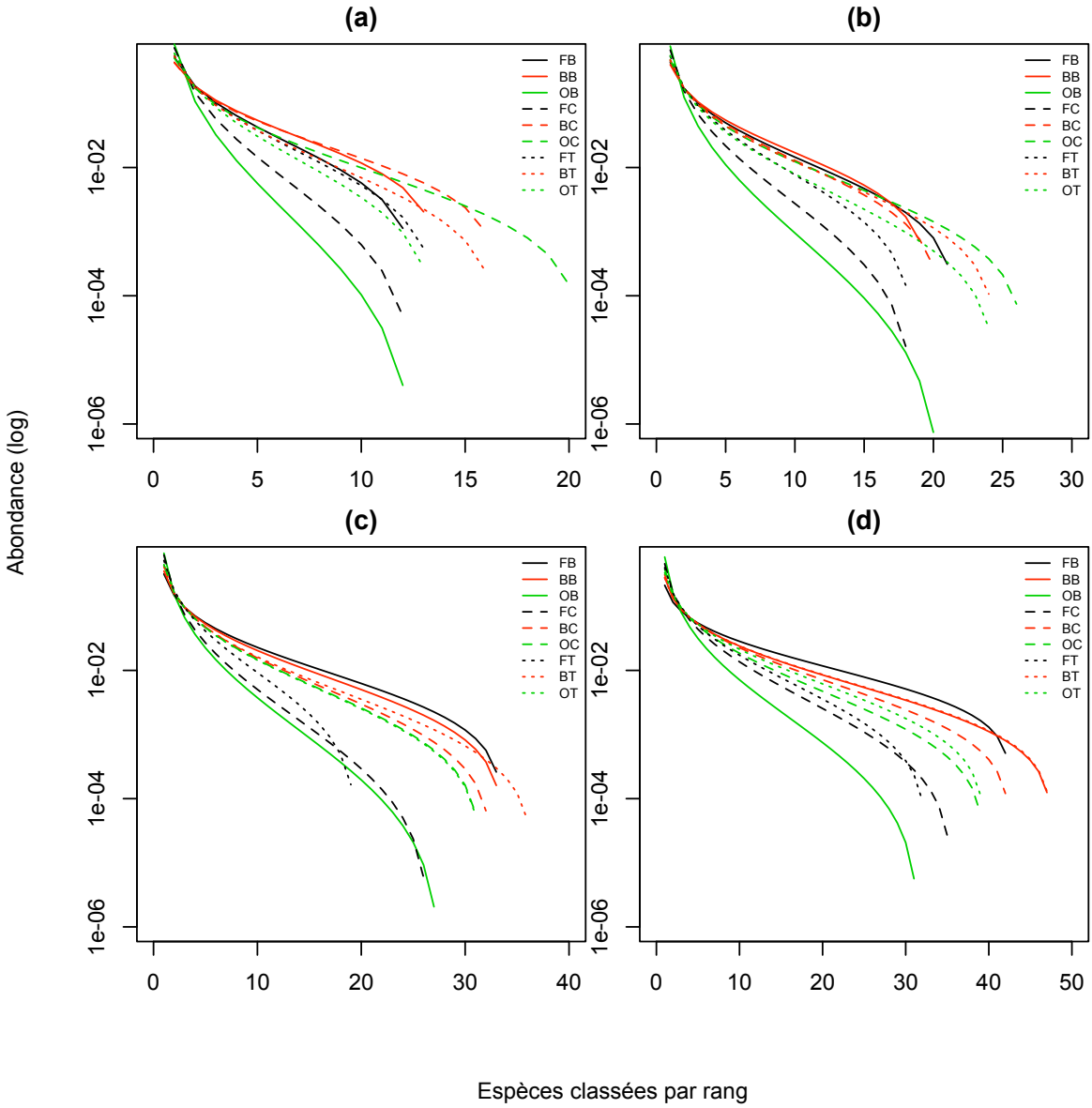


FIG. 7.9 — Courbes moyennes de rang-abondance (log) des espèces herbacées forestières par fenêtre en fonction de la taille des relevés, $1m^2$ (a), $10m^2$ (b), $100m^2$ (c) et $1000m^2$ (d). Les courbes sont lissées sur une distribution log-normale.

H et *ECDF*, à la fois pour la totalité des espèces et pour les espèces forestières. Pour les herbacées forestières, le coefficient *SAR* diminue le long d'un gradient de fragmentation croissant, les valeurs les plus fortes étant retrouvées en forêt non fragmentée et les plus faibles pour les paysages de champs ouverts (à l'exception d'OT). La valeur moyenne de l'ordonnée à l'origine (*ORIGINE*) tend à être plus faible dans les paysages de forêt non fragmentée que dans les autres, pour la totalité des espèces et pour les espèces herbacées forestières. Le coefficient *ECDF* est plus important dans les paysages de bocage que dans les paysages de champs ouverts ou de forêt non fragmentée (à l'exception de la fenêtre FB, Fig. 7.10). Ce résultat est cohérent avec les figures 7.8 et 7.9 qui montraient des pentes de rang – abondance plus faibles pour les bocages.

7.3.5 Relations diversité – variables explicatives

Les valeurs moyennes de pH dans le sol sont significativement corrélées aux valeurs moyennes de matière organique et d'azote totale (Tab. 7.2). De même, la concentration en calcaire actif dans le sol est significativement corrélée à la matière organique et à la concentration d'azote totale dans le sol. La quantité de matière organique du sol est aussi corrélée à la concentration en phosphore assimilable et la concentration d'azote totale.

Concernant les propriétés physico-chimiques du sol et la structure des strates ligneuses à l'échelle du quadrat, lorsque la totalité des espèces est prise en compte, on trouve une réponse unimodale de toutes les métriques (sauf *SAR*) au pH moyen : les plus faibles valeurs sont trouvées aux extrêmes du gradient, qui s'étend de 3,74 à 7,82 (Tab. 7.2). La variabilité intra-carré du pH n'a en revanche aucune influence. La richesse spécifique, comme, le plus souvent, l'indice de diversité de Shannon, présente une relation unimodale avec la moyenne et le coefficient de variation de la teneur en matière organique du sol, le coefficient de variation de la teneur en calcaire actif du sol, et la valeur de la surface terrière ; une relation monotone négative avec la teneur moyenne du sol en phosphore assimilable et le recouvrement de la strate arborescente ; une relation monotone positive avec le recouvrement de la strate arbustive et la densité des tiges. On retrouve donc une richesse (et une diversité) maximale pour des valeurs moyennes de pH, des valeurs « extrêmes » de teneur en matière organique et de surface terrière, des valeurs faibles de phosphore assimilable et de couvert arborescent, des valeurs élevées de couvert arbustif et de densité des tiges. Elle est également influencée par l'hétérogénéité locale des conditions édaphiques, en particulier des teneurs en matière organique et en calcaire actif. Concernant la courbe aire – espèces, la pente n'est significativement associée à aucune des variables testées, à l'exception du recouvrement de la strate arborescente (relation unimodale en $\cup$). L'ordonnée à l'origine suit globalement les mêmes tendances que *S*, mais avec moins de relations statistiquement significatives. Quant à *ECDF*, il décroît linéairement quand l'hétérogénéité de la teneur en calcaire actif augmente, mais varie de manière unimodale avec l'hétérogénéité de la densité des tiges.

Lorsque l'analyse ne porte que sur les espèces herbacées forestières, la relation avec le pH persiste (sauf pour *ECDF*), mais les autres sont sensiblement différentes. La richesse spécifique décroît linéairement quand les concen-

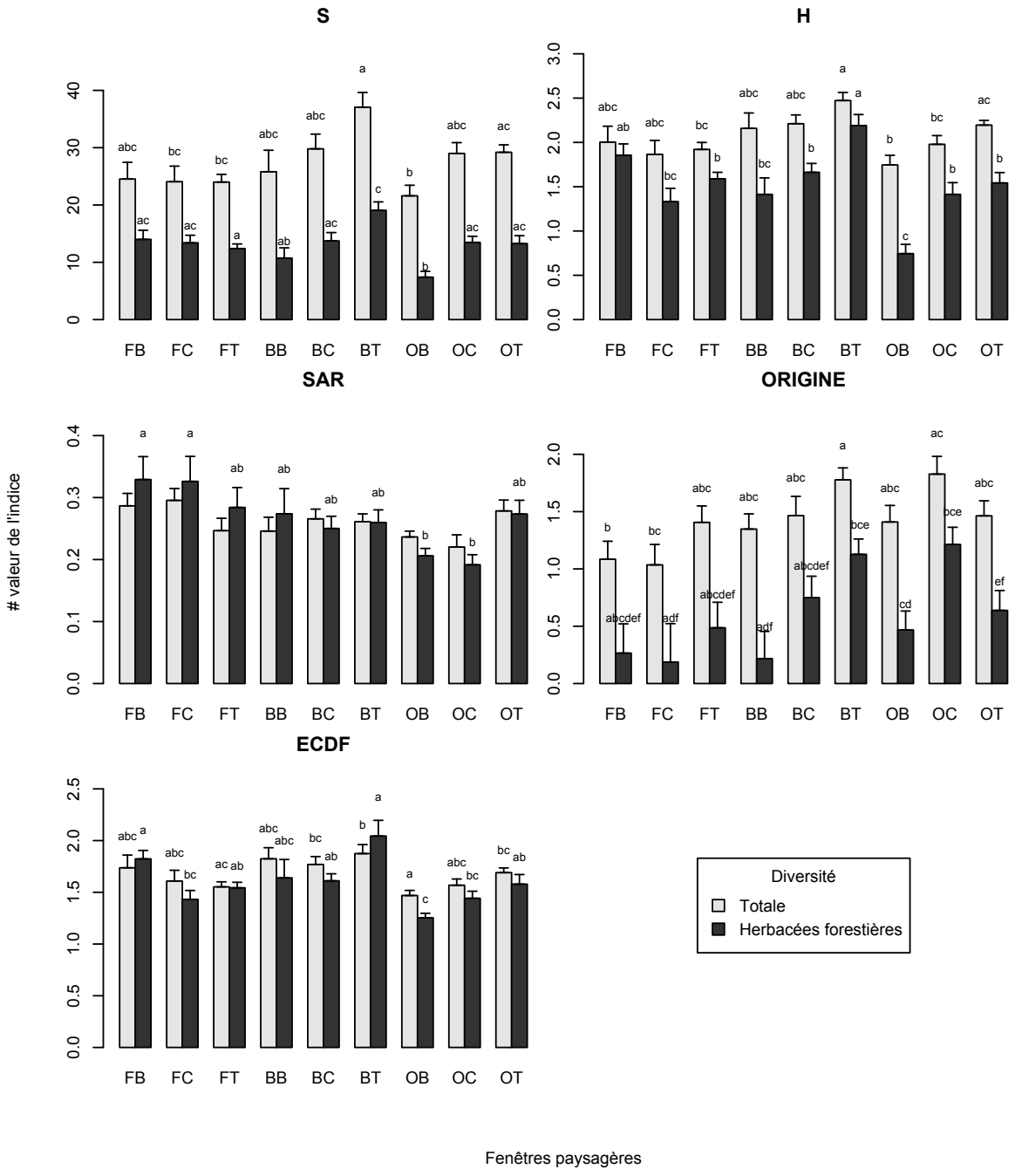


FIG. 7.10 — Valeurs moyennes (± 1 erreur standard) des différents indices de diversité pour la totalité des espèces de la strate herbacée (gris clair) et les herbacées forestières (gris foncé) : S = richesse spécifique, H = indice de Shannon, *SAR* = pente de la courbe aire – espèces, *ORIGINE* = ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces, *ECDF* = pente de la courbe des abondances cumulées. Les tests de Kruskal-Wallis montrent des différences significatives entre les groupes (sauf pour *SAR* de toutes les espèces) : pour l'ensemble des espèces W = 25**, 27**, 14ns, 22** et 25** pour *S, H, SAR, ORIGINE* et *ECDF* respectivement ; pour les herbacées forestières, W =32***, 46***, 25**, 24** et 42*** pour *S, H, SAR, ORIGINE* et *ECDF* respectivement (**$p < 0.01$, ***$p < 0.001$). Les lettres indiquent les différences après les tests post-hoc de Behrens-Fisher (deux lettres identiques ne révèlent aucune différence significative).

TAB. 7.1 — Corrélations de Spearman entre les valeurs moyennes des variables chimiques du sol, pH, calcaire actif (Ca), phosphore actif (P), teneur en matière organique (MO) et en azote (N).

	Ca	P	MO	N
pH	0.44 **	-0.27	0.35 *	0.39 **
Ca	–	0.09	0.59 ***	0.52 ***
P		–	0.32 *	0.27
MO			–	0.84 ***

trations moyennes en calcaire actif, phosphore assimilable, matière organique et azote total augmentent ; elle varie de manière unimodale avec l'hétérogénéité du pH. L'indice de Shannon suit à peu près les mêmes tendances. La structure du peuplement n'influence pas la richesse, mais *ECDF*, via la surface terrière (relation linéaire positive), la densité des tiges (relation linéaire négative) et l'hétérogénéité de cette densité (relation unimodale).

La pente *SAR* n'est corrélée à aucune variable édaphique ou structurelle locale, mais avec des variables supra-locales : l'indice d'âge et l'indice d'isolement spatio-temporel du fragment. Les variables *S, H* et *ORIGINE* pour la totalité des espèces augmentent linéairement quand l'âge et la connectivité diminuent. Pour les espèces herbacées forestières, la pente *SAR* augmente linéairement avec l'âge et la connectivité spatio-temporelle. Il existe aussi une relation unimodale significative entre *ECDF* et l'indice d'isolement spatio-temporel : la plus forte équitabilité est retrouvée pour des niveaux de connectivité intermédiaire.

7.3.6 Analyses Canoniques des Correspondances

Les analyses canoniques des correspondances (CCA) expliquent 48% des variations de la composition pour la totalité des espèces des fragments (CCA 1, Fig 7.11a) et pour les herbacées forestières (CCA 2, Fig 7.11b). Aux axes 1 des CCA 1 et 2 correspondent un gradient décroissant d'âge (variable Age) et d'isolement spatio-temporel des fragments forestiers (variable I.spat.temp), associé à un gradient croissant de pH : plus les fragments sont âgés – et les fragments âgés sont aussi les moins isolés – et plus leur sol est acide. Les axes 2 des deux CCA sont surtout associés à un gradient croissant de richesse spécifique (variables ST, SHF) et d'hétérogénéité de la surface terrière (variables BA.cv et BA.moy.cv ; Fig. 7.11). Les gradients de surface des fragments, de concentration moyenne en azote et en matière organique ne s'orientent pas le long des mêmes axes de CCA pour la composition floristique totale et herbacée forestière : la surface étant associée à un gradient le long de l'axe 1 et l'azote et la matière organique à un gradient le long de l'axe 2 pour la totalité des espèces, et inversement pour les herbacées forestières. Ainsi, pour la diversité totale, le gradient d'azote et de matière organique est associé au gradient de richesse, alors que pour les herbacées forestières, il est associé au gradient d'isolement spatio-temporel. D'autre part, il est intéressant de noter que les fenêtres paysagères sont principalement réparties le long de l'axe 2 pour les paysages de forêt non fragmentée, et le long de l'axe 1 pour les autres types de paysage (bocages et champs ouverts).

TAB. 7.2 — Synthèse des résultats des tests d'ajustement à une relation linéaire et non linéaire entre les variables de diversité de la strate herbacée et les différentes variables explicatives. Seules les relations significatives sont reportées : relations linéaires positives (+), relations linéaires négatives (-), relations non linéaires unimodales en forme de cloche ($\cap$) et relations non linéaires unimodales en forme de U ($\cup$). *S* = richesse spécifique, *H* = indice de Shannon, *SAR* = pente de la courbe aire – espèces, *ORIGINE* = ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces, *ECDF* = pente de la courbe des abondances cumulées. pH, Ca, P, MO, N, Nb.tiges, BA, BA.moy représentent respectivement les valeurs moyennes de pH, de calcaire actif, de phosphore assimilable, de matière organique, d'azote total, la densité de tiges, la surface terrière et le ratio surface terrière : densité de tiges, alors que pH.cv, Ca.cv, P.cv, MO.cv, N.cv, Nb.tiges.cv, BA.cv, BA.moy.cv représentent les valeurs des coefficients de variation de ces mêmes variables. Surf et I.spat.temp représentent respectivement la surface du fragment et son indice spatio-temporel. Recvt.Arbre, Recvt.Arbuste et Recvt.Tot représentent le pourcentage de recouvrement de la strate arborescente, arbustive et de la somme des deux. Dans le but d'améliorer la distribution des données, certaines variables ont été transformées en logarithme (log) et les relevés présentant des valeurs extrêmes ont été retirés.

	DIVERSITÉ TOTALE					DIVERSITÉ HERBACÉES FORESTIÈRES				
	S	*H*	*SAR*	*ORIGINE*	*ECDF*	*S*[4]	*H*[4]	*SAR*[3–4]	*ORIGINE*[3–4]	*ECDF*[4]
pH	$\cap$	$\cap$		$\cap$	$\cap$	$\cap$	$\cap$		$\cap$	
Ca						-	-			
P[1]	-	-		-		-				
MO[2]	$\cup$	$\cup$				-	-			$\cap$
N[2]						-				
pH.cv (log)						$\cap$	$\cap$			
Ca.cv (log)	$\cup$	-			-					
P.cv (log)[1]				+					+	
MO.cv (log)[2]	$\cap$	$\cap$								
N.cv (log)[2]										
Nb.tiges	+									-
BA	$\cup$	$\cup$								
BA.moy (log)	-				$\cup$					+
Nb.tiges.cv										$\cup$
BA.cv										
BA.moy.cv									$\cup$	
Surf. (log)										
Hétérogénéité				$\cup$						-
Indice d'âge	-	-		-				+	-	
I.spat.temp	-	-		-	$\cap$		$\cap$	+		$\cap$
Recvt. Arbre	-		$\cup$	-						
Recvt. Arbuste[5]	+	+		+						
Rcvt. Tot										

[1] sans le BC17 ; [2] sans le BB03b, [3] sans le FC07, [4] sans le BB33b, [5] sans le BT01

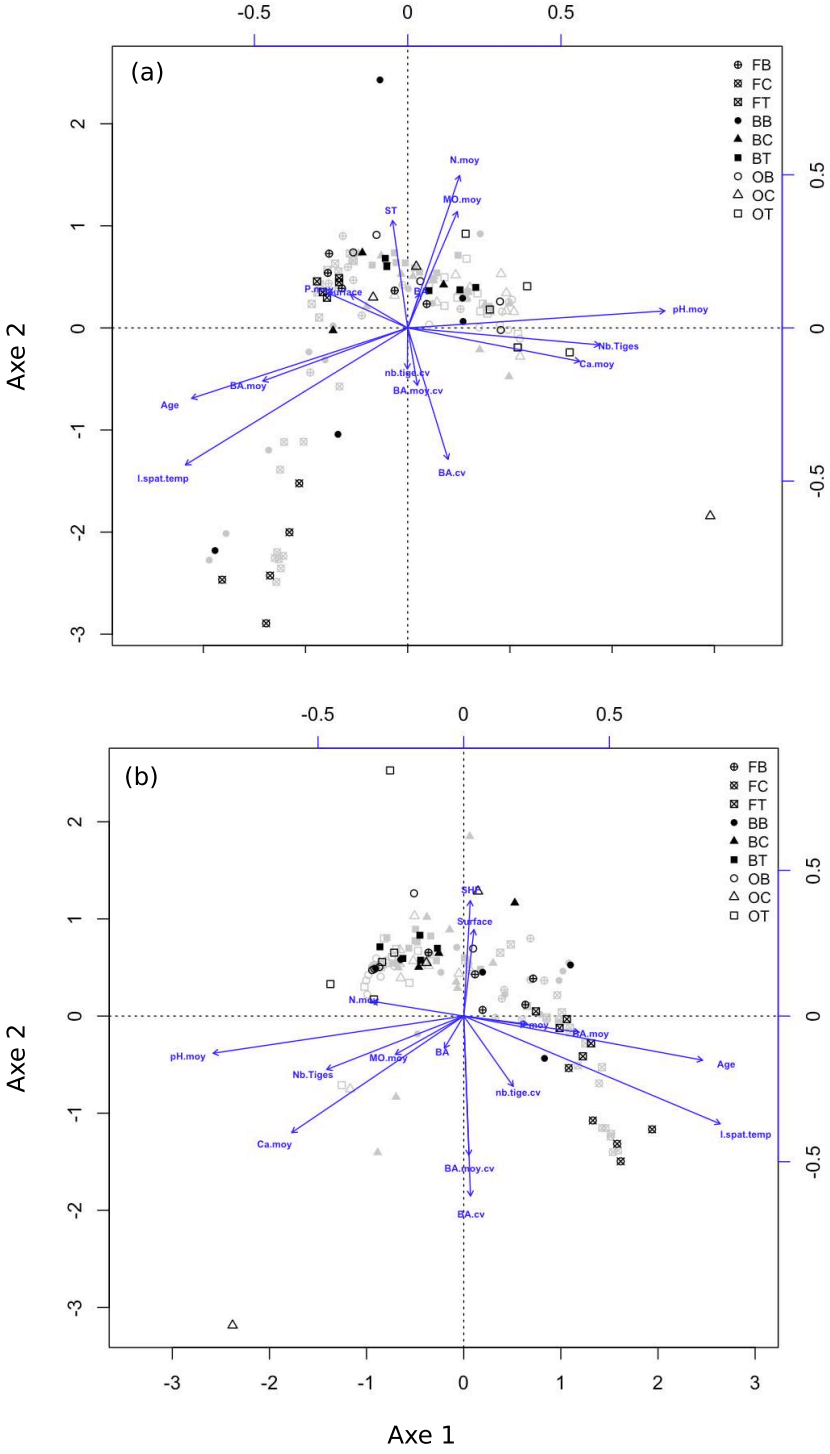


FIG. 7.11 — Résultats de l'analyse canonique des correspondances (CCA) des matrices carrés de 1000 m^2 x espèces et carrés de 1000 m^2 x variables explicatives, pour l'ensemble des espèces de la strate herbacée (a) et pour les herbacées forestières seules (b). Les signes noirs sont les relevés utilisés pour la CCA et les grisés sont les relevés qui ont été positionnés a posteriori. Les deux premiers axes des CCA expliquent respectivement 15 et 19% de la variance pour la totalité des espèces (a) et pour les herbacées forestières (b).

7.4 Discussion

Relations entre diversité α et diversité γ aux différentes échelles spatiales

L'échelle spatiale à laquelle l'organisation de la diversité est mesurée est primordiale dans la quantification de la relation entre les diversités α et γ (Caley & Schluter, 1997 ; Bartha & Ittzés, 2001 ; Hillebrand & Blenckner, 2002). Une relation linéaire entre α et γ ne s'observe que pour des échelles spatiales intermédiaires et trouve une explication dans l'examen des courbes aire – espèces (Bartha & Ittzés, 2001) : sur les aires d'étude réduites (quelques m^2) ou au contraire très étendues (plusieurs km^2), aucune relation entre les diversités α et γ n'est observée. Cette absence de corrélation entre α et γ est généralement interprétée comme une preuve de la saturation des communautés en espèces, qui est générée soit par la compétition inter-spécifique (Ricklefs, 1987 ; Lawton, 1999), soit par la limitation physique de l'espace disponible (Loreau, 2000). Nos résultats montrent une corrélation entre α et γ pour les faibles surfaces (1-10, 10-100, 100-1000m^2), suggérant que ces communautés ne sont pas saturées à cette échelle spatiale, que les processus régionaux sont d'une grande importance et qu'ils minimisent probablement les effets locaux tels que l'hétérogénéité écologique locale, la prédation ou la compétition (Gaston, 2000).

En revanche, à une échelle spatiale plus large (1000m^2- fragment), l'absence de relation entre α et γ (ou relation très faible pour les herbacées forestières) tend à indiquer une saturation des communautés. On retrouve une relation significative quand la taille du fragment (échelle de mesure γ) est très supérieure aux 1000m^2 (échelle de mesure α). Mais pour des fragments de petite taille, la richesse spécifique α se rapproche de la richesse spécifique γ, car les surfaces dans lesquelles elles sont mesurées sont proches. Dès que les surfaces sont suffisamment différentes, la relation entre les deux mesures de diversité disparaît. Selon Lawton (1999), cette absence de relation serait liée au fait que la diversité α est gouvernée par des processus locaux, tandis que la diversité γ dépendrait de processus régionaux.

De manière inattendue nous avons trouvé une relation négative entre les diversités α et γ pour les plus gros fragments. Une telle relation a rarement été rapportée (mais voir Koleff & Gaston, 2002 ; Rivadeneira *et al.*, 2002 ; Bini *et al.*, 2003) et aucune explication claire n'en a été donnée. Dans Koleff & Gaston (2002), comme dans notre cas, cette relation est observée après avoir retiré du réservoir régional (fragment) les espèces présentes dans la communauté locale (carré de 1000 m^2). Cette relation peut donc être assimilée à la relation entre la diversité α et une mesure de diversité β additive. Or, la relation entre la richesse locale et le turn-over des espèces (autre mesure de diversité β, multiplicative) apparaît être négative dans de nombreuses études (Lennon *et al.*, 2001 ; Koleff & Gaston, 2002). Bien que la diversité additive β ne permette pas de quantifier le turn-over des espèces (qui d'après Vellend (2001) doit être mesuré à partir de matrices de similarité), cette relation montre que plus un écosystème est riche localement, plus la diversité β est faible. Paradoxalement, cette relation n'est valable que lorsque le rapport entre l'échelle spatiale de mesure de γ et celle de α est grand, i.e. quand α s'éloigne de γ d'après

la relation aire – espèces. Cette régression doit par ailleurs être prise avec précaution, car sur nos graphiques, l'ensemble des quadrats des différentes fenêtres paysagères a été utilisé, ce qui nous place dans un cas de pseudo-réplication spatiale sensu Srivastava (1999) et peut influencer la validité de cette relation. Cependant, la dispersion des différentes fenêtres sur le graphique (Fig. 7.1 et 7.2) laisse penser que la pseudo-réplication spatiale n'a que peu d'influence sur ces relations. En outre, les corrections spatiales ne changent pas fondamentalement la nature de la relation mais seulement son intensité (Srivastava, 1999).

Diversité β aux différentes échelles spatiales

La partition additive de la richesse spécifique montre que la diversité végétale des blocs forestiers est surtout portée par β_3 ($\alpha_{1000} - \alpha_{100}$), alors que dans les systèmes fragmentés (bocage et champs ouverts) α_1 présente une valeur plus élevée, en particulier pour les herbacées forestières. En d'autres termes, le grain de l'hétérogénéité de la végétation est beaucoup plus fin en système fragmenté qu'en système continu. Si la dépendance d'échelle dans l'organisation de la diversité des communautés végétales est bien documentée (Wiens, 1989 ; Carlile *et al.*, 1989 ; Levin, 1992 ; Lennon *et al.*, 2001 ; Gabriel *et al.*, 2006 ; Dumbrell *et al.*, 2008), nos résultats montrent que, de plus, la fragmentation forestière réduit le grain auquel la diversité est maximale. Plus que le rôle du paysage lui-même, l'histoire de la métacommunauté forestière joue probablement le principal rôle. Dans les fragments virtuels, situés pour la plupart dans des forêts anciennes et gérées de manière relativement intensive (futaie régulière ou irrégulière), la végétation est assez homogène sur de grandes surfaces ; d'après nos résultats, c'est en passant d'une surface de 100 m^2 à une surface de 1000 m^2 que l'hétérogénéité apparaît de manière marquée. Au contraire, les bois clairsemés des paysages agricoles, sont souvent plus récents, non ou sporadiquement gérés ; l'hétérogénéité se manifeste à une beaucoup plus fine échelle (échelle du m^2 pour l'ensemble des espèces à la centaine de m^2 pour les herbacées forestières), d'autant plus que l'effet lisière est très important. Ce résultat est aussi compatible avec l'hypothèse selon laquelle l'exclusion compétitive agirait essentiellement à un niveau très local (Wilson *et al.*, 1987 ; van der Maarel *et al.*, 1995) ; elle serait alors mieux développée en forêt ancienne qu'en forêt récente, parce que le temps de mise en œuvre est plus long.

Relations aire – temps – espèces et abondances relatives

A l'échelle locale (intra-fragment) étudiée dans ce travail, nous ne retrouvons pas d'influence significative du type de paysage sur les indices de diversité classiquement utilisés pour la description des communautés : richesse spécifique et indice de Shannon. En revanche, la pente de la courbe aire – espèces diminue significativement le long de gradient de fragmentation, ce qui indique que le taux d'accumulation local des espèces est déterminé par des facteurs supra-locaux, en relation avec les caractéristiques du paysage environnant les fragments. La nature du

paysage ne permet donc pas de prédire précisément la diversité des communautés locales à l'échelle d'observation des 1000 m^2, mais détermine l'organisation de cette diversité sur cette surface.

De manière surprenante, la pente de la courbe aire – espèces ne présente de relation significative avec aucune des variables environnementales locales (i.e. à l'échelle de la surface relevée), mais est positivement corrélée à l'indice d'isolement spatio-temporel et l'âge du fragment dans le cas des espèces herbacées forestières. Une relation entre la pente de la courbe aire – espèces et l'âge de fragments forestiers avait déjà été rapportée par Jacquemyn *et al.* (2001*b*), qu'ils avaient expliquée par une limitation de la dispersion des espèces dans le paysage. Nos résultats confirment leur interprétation puisque, non seulement l'âge, mais aussi l'isolement spatio-temporel sont associés à la durée d'accumulation des espèces, conformément à la relation temps – aire – espèces (Adler *et al.*, 2005). Ainsi, plus les fragments sont isolés dans le temps (i.e., plus ils sont récents et ont été historiquement éloignés de sources de diaspores) et/ou dans l'espace (i.e., plus ils sont distants des sources de diaspores), plus l'accumulation des espèces aura été lente (faible pente de la courbe aire – espèces). Ceci explique la tendance observée à l'échelle paysagère : la pente de la courbe aire – espèces est le seul indice répondant au gradient de connectivité formé par les 9 fenêtres paysagères, avec une valeur élevée pour les forêts non fragmentées, une valeur intermédiaire pour les bocages et une valeur faible en champs ouverts.

En revanche, dans les paysages de forêt non fragmentée, l'ordonnée à l'origine est particulièrement faible par rapport aux paysages de forêt fragmentée, ce qui indique une faible diversité à fine échelle spatiale dans les grands massifs forestiers (résultats confirmés par α_1 dans la partition additive). La compétition inter-spécifique peut expliquer cette observation (Butaye *et al.*, 2002), puisque les grandes forêts sont aussi les plus anciennes ; le couvert forestier y est d'apparence plus homogène et, théoriquement, il y a moins de limites à la migration ou la dispersion des espèces forestières entre les fragments virtuels. Les espèces ont donc eu davantage de temps pour s'y accumuler et ont pu potentiellement se disperser dans l'ensemble du massif. Mais les processus d'exclusion compétitive ont aussi eu le temps de se mettre en place, le cas échéant, et de contrôler en partie la diversité à un niveau très local (de l'ordre de 1 m^2 d'après nos résultats). A cette échelle du mètre carré, le faible nombre d'espèces, ainsi que la présence d'espèces dominantes, caractérisent les fragments de forêt ancienne. Les contraintes exercées par la permanence de la canopée ont sélectionné les espèces forestières spécialistes, aptes à survire aux conditions de sous-bois ; la diversité α s'en trouve réduite et l'extension des espèces clonales formant des populations denses (ou « tapis » herbacés) est favorisée. Par exemple, *Lamium galeobdolon* est l'une des espèces les plus abondantes dans FB et FT ; *Holcus mollis*, dans FC). Le mode de gestion des grands massifs forestiers peut aussi promouvoir quelques espèces très dominantes (Decocq *et al.*, 2004*a* ; Decocq *et al.*, 2005) ; par exemple, dans la fenêtre FT, la gestion du massif en futaie irrégulière a pour conséquence un recouvrement arborescent relativement faible, d'où

une strate herbacée très luxuriante, dominée par des espèces semi-héliophiles très compétitrices comme *Rubus fruticosus* agg., *Senecio ovatus* et *Athyrium filix-femina*.

Les phénomènes de dominance existent également en système fragmenté, mais, semble-t-il, à une échelle plus large, parfois celle du fragment pour les plus petits d'entre eux. Par exemple, dans certains fragments forestiers des paysages de champs ouverts, les communautés locales sont dominées par des espèces compétitrices tolérantes au stress et rudérales, telles qu'*Hedera helix* ou *Mercurialis perennis* (Grime *et al.*, 2007), voire même la thérophyte *Galium aparine*, qui répond à l'enrichissement en éléments nutritifs du sol (engrais lessivés à partir des champs adjacents), et occupent rapidement l'espace après des perturbations. On peut penser dans ce cas, que les bois récents sont colonisés précocement par ces espèces pionnières à bonnes capacités de dispersion, qui ont eu le temps d'y établir de vastes populations, très recouvrantes, qui, du coup, inhiberaient l'établissement d'autres espèces arrivant plus tard. Cette vision est d'ailleurs en accord avec les prédictions de la théorie neutraliste (Hubbell, 2001). C'est dans les bocages, où les espèces des fragments forestiers sont supposées être moins limitées dans leur dispersion que les communautés forestières sont à la fois riches et présentent une plus grande équitabilité des espèces.

Les résultats des courbes d'accumulation des espèces, des courbes de rang – abondance et de la partition additive de la richesse spécifique confirment la dépendance d'échelle de l'organisation locale de la diversité. La comparaison des courbes d'accumulation des espèces et de rang – abondance aux échelles des carrés de $1m^2$ et des carrés de $1000m^2$ montre que les fenêtres sont ordonnées différemment. Les communautés des forêts non fragmentées (FB, FT et FC) se distinguent des autres uniquement à l'échelle des $1m^2$.

Processus locaux expliquant la diversité locale : productivité vs. hétérogénéité

Les facteurs écologiques locaux liés à la chimie du sol influencent significativement la nature et la structure de la végétation, mesurées à la même échelle spatiale. Que ce soit pour l'ensemble des espèces herbacées ou seulement les spécialistes forestières, nous avons retrouvé une relation très significative entre la diversité locale et le pH moyen du sol, de type unimodal, avec une diversité maximale pour des valeurs intermédiaires de pH. Le pH est aussi l'un des facteurs corrélés au gradient floristique extrait par le premier axe des deux CCA, avec, entre autres, l'âge des fragments et la surface terrière. Ce résultat a été rapporté par d'autres auteurs, qui ont trouvé que les forêts récentes avaient des valeurs de pH supérieures à celles des vieilles forêts (Koerner *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Bossuyt *et al.*, 1999*a* ; Verheyen & Hermy, 2001*b* ; Flinn *et al.*, 2005). L'acidité du sol est souvent liée, en milieu forestier, à la teneur en matière organique et à la quantité d'humus dans le sol (relation positive entre le pH et la matière organique, Tab. 7.1). Plus une forêt est âgée, plus sa litière est importante et plus les acides humiques se concentrent et acidifient le sol.

La réponse des espèces herbacées forestières aux facteurs édaphiques locaux diffère de celle de l'ensemble des espèces. De manière remarquable, nos résultats montre que la richesse en espèces herbacées forestières est la plus

importante pour de faibles teneurs en azote total, en phosphore assimilable, en matière organique et en calcaire actif. Ces différents paramètres édaphiques peuvent être rattachés au niveau trophique du sol et, par conséquent, à la relation entre diversité et productivité. De nombreux auteurs ont montré que la composition chimique actuelle du sol est fortement dépendante de l'occupation et des utilisations passées du sol (par exemple la présence de cultures avant la reforestation d'une parcelle) ainsi que de l'âge des fragments forestiers (Falkengren-Grerup *et al.*, 2006 ; Flinn *et al.*, 2005 ; Koerner *et al.*, 1997 ; Plue *et al.*, 2008 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; mais voir Graae *et al.*, 2003). Par exemple, les teneurs élevées en azote et en phosphore sont caractéristiques des sols agricoles ; le fragment dans lequel le quadrat a été disposé est soit un bois récent établi sur des sols antérieurement cultivés (Verheyen *et al.*, 1999 ; Honnay *et al.*, 1999*b* ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006), soit un petit fragment recevant des apports latéraux de fertilisants par lessivage depuis les champs voisins, intensément cultivés (Kleijn & Snoeijing, 1997 ; Boutin & Jobin, 1998 ; Willi *et al.*, 2005). Deux mécanismes ont été invoqués pour expliquer les faibles richesses en herbacées forestières dans de tels fragments : un mécanisme direct, via le phosphore du sol, qui inhiberait leur établissement (Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999*b*) ; un mécanisme indirect, via la dominance de quelques espèces eutrophiques très compétitives, de haute stature, qui excluraient les spécialistes forestières, de petite taille et peu compétitives (Honnay *et al.*, 1999*b* ; Verheyen & Hermy, 2001*b*, 2004 ; Willi *et al.*, 2005).

Les sols calcaires sont généralement associés à une diversité floristique élevée, la flore calcicole d'Europe occidentale étant particulièrement riche (Pärtel, 2002 ; Wohlgemuth & Gigon, 2003). Les forêts sur sol calcaire ne font pas exception (Ewald, 2003), mais de nombreuses espèces participant aux communautés végétales ne sont pas strictement forestières, mais plutôt des espèces de lisières, voire de pelouses, en particulier dans les bois clairs récemment installés sur d'anciens terrains agricoles, comme les larris. Dans les forêts plus anciennes et/ou à canopée plus fermée, quelques espèces herbacées forestières sont typiquement calcaricoles (e.g. *Mercurialis perennis*, *Melica uniflora*), mais elles sont aussi clonales, avec une tendance à former des « tapis » plus ou moins continus.

La structure du peuplement influence peu la diversité en herbacées forestières, mais significativement la diversité totale. Logiquement, la diversité est maximale pour des faibles valeurs de surface terrière et de recouvrement de la strate arborescente, puisque davantage de lumière parvient au sol et contribue à des niveaux de productivité localement plus élevés (Ehrenreich & Crosby, 1960 ; Decocq *et al.*, 2004*a*). La réponse de la strate herbacée aux niveaux élevés d'irradiation est souvent contemporaine de celle des strates arbustives (davantage de plantules de ligneux peuvent croître en strate arbustive), ce qui peut expliquer la corrélation positive avec la densité des tiges et le recouvrement de la strate arbustive. Au niveau de la strate herbacée, nos résultats montrent que ce sont des espèces non forestières qui sont responsables de la relation significative : l'ouverture de la canopée permet l'établissement et la persistance d'espèces semi-héliophiles, notamment de lisières ou de coupes forestières. L'axe 2 des CCA révèle

une association significative entre la composition floristique et l'hétérogénéité structurelle des peuplements, mais sans relation évidente avec la richesse spécifique.

Conclusion

La richesse spécifique locale est donc déterminée à la fois par des processus régionaux et locaux, chacun agissant différemment en fonction de l'échelle spatiale. La richesse γ influence la richesse α uniquement quand la différence entre les deux échelles spatiales auxquelles elles sont mesurées est faible (relation positive) ou forte (relation négative), mais n'a aucun effet pour des valeurs intermédiaires. A cette échelle intermédiaire, les interactions écologiques prennent donc davantage d'importance dans l'organisation de la diversité. Ainsi, à l'échelle des $1000m^2$, la diversité locale se montre sensible à la disponibilité en ressource, et en particulier l'acidité du sol (pH). En revanche, l'hétérogénéité locale n'a que peu d'influence dans notre étude. A l'échelle des $1m^2$, la répartition des espèces est aussi déterminée par la compétition inter-spécifique, qui agit essentiellement dans les environnements forestiers anciens où la partition des niches a eu le temps nécessaire pour se mettre en place. La considération de l'échelle spatiale dans l'étude de la diversité est donc primordiale car elle conditionne le sens et l'intensité des relations permettant d'expliquer l'organisation des espèces.

CHAPITRE

8 L'importance de la qualité de l'habitat dans la dynamique des métacommunautés forestières : une approche expérimentale.

8.1 Introduction

La répartition des espèces végétales dépend à la fois de la disponibilité des ressources locales (e.g. lumière, azote), de la capacité de dispersion des espèces et de leur propension à s'installer et à persister dans une localité donnée (Ehrlén & Eriksson, 2000). La qualité de l'habitat et son taux de colonisation par les espèces végétales sont tous deux contrôlés par l'histoire, donc par l'âge dudit habitat. Par exemple, certaines espèces végétales forestières sont davantage représentées dans des fragments forestiers anciens que dans des fragments récents. Cette observation a conduit certains auteurs à distinguer des espèces dites de « forêts anciennes » (*ancient forest species*), d'autres dites de « forêts récentes » (Hermy & Stieperaere, 1981 ; Peterken & Game, 1984). Depuis cette classification, de nombreuses études ont confirmé l'absence (au sens statistique du terme) des espèces de forêts anciennes dans les forêts tempérées récentes, en Europe (Dzwonko, 1993 ; Bossuyt *et al.*, 1999*b* ; Graae, 2000 ; Graae *et al.*, 2003 ; Wulf, 2004), ou en Amérique du Nord (Matlack, 1994 ; Motzkin *et al.*, 1996 ; Singleton *et al.*, 2001 ; Bellemare *et al.*, 2002).

Trois processus ont été avancés pour expliquer cette dichotomie de répartition des espèces forestières (forêts anciennes vs. récentes) : la limitation par la dispersion, la limitation par le recrutement et la limitation par l'établissement. Etant donné qu'il semble exister quelques confusions dans la littérature sur la définition des termes recrutement et établissement, nous attribuerons dans notre étude le recrutement à la capacité de germination des graines, et l'établissement à la survie des individus adultes.

Les espèces de forêts anciennes présentent de faibles capacités de dispersion (Hermy *et al.*, 1999 ; Verheyen *et al.*, 2003*c*) et des taux de migration généralement inférieurs à 1 m par an (Matlack, 1994 ; Brunet & Von Oheimb, 1998 ; Bossuyt *et al.*, 1999*b* : Honnay *et al.*, 1999*b*). Elles sont notamment caractérisées par une multiplication végétative importante (Dupré & Ehrlén, 2002), de grosses et lourdes graines (Graae & Sunde, 2000 ; Verheyen *et al.*,

2003*c*), qui sont morphologiquement peu adaptées à une dispersion lointaine (Grashof-Bokdam, 1997 ; Brunet & Von Oheimb, 1998 ; Kolb & Diekmann, 2005). Ces caractères biologiques font de ces espèces de piètres colonisatrices, qui requièrent un délai particulièrement long pour migrer d'une tache d'habitat à l'autre.

La taille des graines peut aussi influencer la limitation par le recrutement, car les réserves qu'elles contiennent rendent les espèces de forêts anciennes plus compétitives dans les forêts anciennes, qui sont des milieux pauvres en éléments nutritifs, peu ensoleillés et avec une litière épaisse (Ehrlén & Eriksson, 2000). Les forêts récentes, établies sur d'anciennes terres arables, se caractérisent par des sols aux concentrations en nitrates, en phosphates et une basicité beaucoup plus importantes (Koerner *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Honnay *et al.*, 1999*b* ; Prévosto *et al.*, 2004 ; Flinn *et al.*, 2005 ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006). La concentration en phosphates, en particulier, stimule la croissance d'espèces hautement compétitives telles que *Urtica dioica* (Pigott & Taylor, 1964 ; Pigott, 1971), qui deviennent alors extrêmement abondantes et limitent la colonisation des espèces dites de forêts anciennes (Hermy *et al.*, 1993).

La compétition inter-spécifique agit également sur l'établissement des espèces, en affectant la survie des individus adultes (Verheyen & Hermy, 2004). En revanche, pour les espèces de forêt ancienne, la qualité de l'habitat semble avoir une influence variée sur l'établissement des espèces. Staaf (1992) et Falkengren-Grerup (1995) ont en effet observé une limitation de l'établissement par les conditions écologiques locales (sols pauvres de type mor, sols acides) alors que les résultats de Verheyen & Hermy (2004) ne permettaient pas de conclure sur un effet limitant de la qualité de l'habitat. En règle générale, l'influence de la qualité de l'habitat apparaît être relativement dépendant de l'espèce considérée (Falkengren-Grerup, 1995 ; Verheyen & Hermy, 2004).

De nombreuses expérimentations ont déjà testé l'effet de la limitation du recrutement (Petersen & Philipp, 2001 ; Graae *et al.*, 2004 ; Heinken, 2004 ; Baeten *et al.*, 2009) et de l'établissement des espèces herbacées forestières en Europe, sur de plus ou moins longues périodes (Ehrlén & Eriksson, 2000 ; Verheyen & Hermy, 2004 ; van der Veken *et al.*, 2007). Cependant, les études analysant l'établissement des espèces ne portent que sur un nombre limité d'espèces transplantées (maximum 4 pour Verheyen & Hermy, 2004) et les expériences qui testent un nombre d'espèces plus conséquent se limitent à tester le recrutement (expériences de semis de graines) (Graae *et al.*, 2004 ; Baeten *et al.*, 2009). De plus, l'abondance et l'auto-écologie des espèces spécialistes varient d'une région géographique à l'autre (Diekmann & Lawesson, 1999 ; Hermy & Verheyen, 2007), et aucune étude n'a encore été réalisée en France (au sud de toutes les expérimentations préalablement citées). Enfin, les performances des espèces dites « de forêts récentes » introduites dans les forêts anciennes n'ont jamais été analysées expérimentalement, alors qu'elles peuvent potentiellement expliquer l'organisation de la diversité observée dans les forêts anciennes.

L'objectif de cette étude est de rechercher expérimentalement l'importance relative des limitations par la dispersion, par le recrutement et par l'établissement de 14 espèces forestières, dont 8 sont associées aux forêts anciennes et 6 autres aux forêts récentes. Les espèces ont été semées et transplantées ; le taux de germination des graines et le taux de survie des plantules ont été comparés entre une forêt ancienne, une forêt récente et un terrain agricole très récemment boisé. Quatre hypothèses et leurs prédictions sont testées :

1. *En forêt récente, les espèces de forêts anciennes sont limitées uniquement par leur dispersion*. Dans ce cas, les semis de ces espèces, comme les transplants, doivent présenter les mêmes performances en forêt récente qu'en forêt ancienne, quelles que soient les conditions de leur mise en place ;
2. *En forêt récente, les espèces de forêts anciennes sont limitées uniquement par leur recrutement*. Si le recrutement échoue à cause des conditions édaphiques, la germination de ces espèces doit être nulle, mais les transplants doivent présenter les mêmes performances en forêt récente qu'en forêt ancienne. S'il échoue à cause de la végétation résidente, les semis doivent réussir lorsque cette dernière est éliminée ;
3. *En forêt récente, les espèces de forêts anciennes sont limitées uniquement par leur établissement*. Si l'établissement est empêché par les conditions d'habitat, les semis comme les transplants de ces espèces doivent échouer quelles que soient les modalités de mise en place. S'il est empêché par la végétation résidente (exclusion compétitive), les semis et les transplants doivent s'établir si celle-ci est éliminée.
4. *En forêt ancienne, les espèces de forêts récentes sont limitées par leur établissement*. Si elles ne peuvent survivre à cause d'un recrutement devenu impossible (e.g. litière trop épaisse), les semis doivent échouer sauf si la végétation résidente et la litière sont éliminées, mais les transplants doivent réussir. Si elles ne peuvent survivre parce qu'elles sont excluent par la végétation résidente, les semis et les transplants doivent échouer quand cette dernière est laissée intacte.

8.2 Matériels et Méthodes

8.2.1 Localisation des sites

Les sites expérimentaux, tous situés en Picardie, consistent en trois parcelles boisées d'âge différent : une forêt ancienne (AF), un bois récent (RF) et une jeune plantation sur terrain agricole (OF) (Fig. 8.1).

Le site de forêt ancienne (AF) est localisé dans la forêt de Crécy-en-Ponthieu (N50°15'45, E1°46'22 ; au moins 1400 ans de continuité forestière ; Lengagne, 2005), dominée par le hêtre (*Fagus sylvatica*). Les sols bruns forestiers se sont développés sur des limons à silex ($pH = 3.71$). Le site de forêt récente (RF) correspond aux terrains boisés situés sur le campus de l'Université de Picardie Jules Verne, près d'Amiens (N 49°53'33, E 2°15'41). C'est une plantation âgée d'une cinquantaine d'année, dont les principales essences sont le merisier (*Prunus avium*), le frêne (*Fraxinus excelsior*) et l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*). Les sols sont des anthroposols en partie

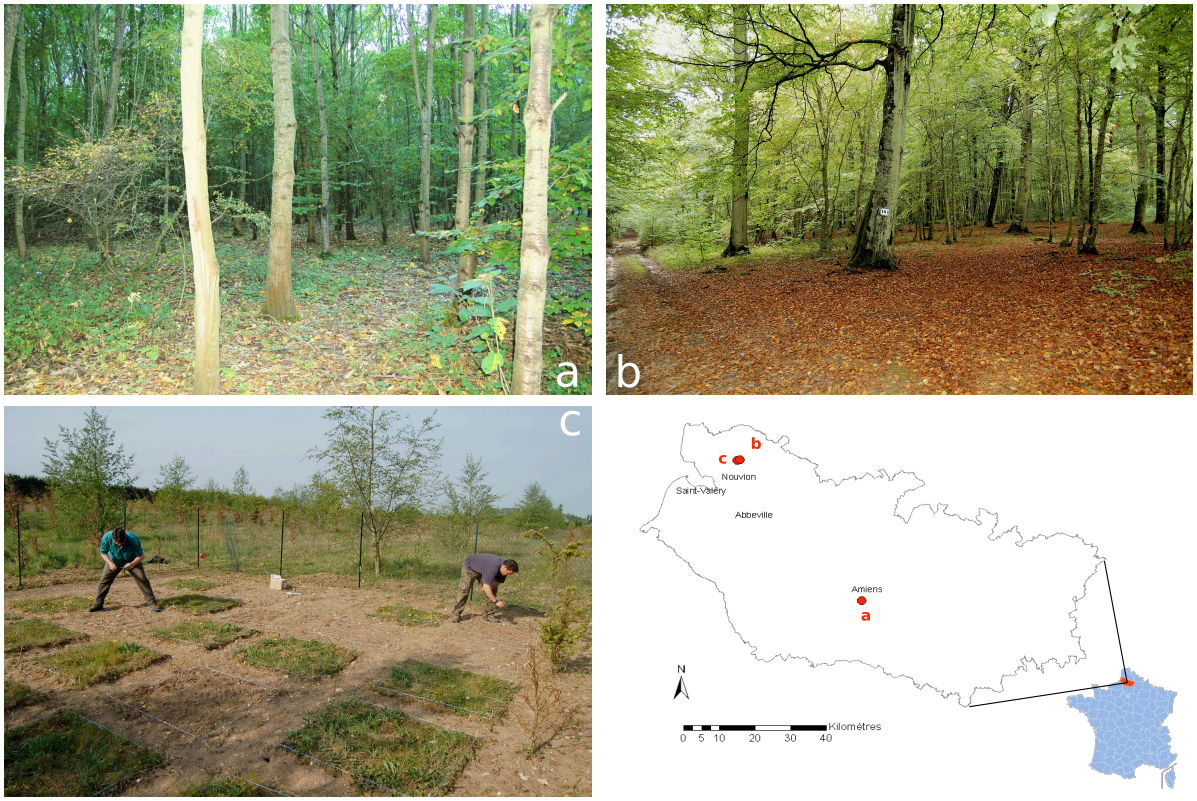


FIG. 8.1 — Localisation des trois sites expérimentaux dans le département de la Somme, en Picardie : le site de forêt récente RF sur le campus de l'Université (a), le site de forêt ancienne AF en forêt de Crécy-en-Ponthieu (b) et le terrain agricole très récemment boisé OF adjacent à la forêt de Crécy (c).

développés sur des remblais crayeux ($pH = 6.96$). Enfin, le dernier site expérimental, OF, se trouve sur un ancien terrain agricole adjacent à la forêt de Crécy (N 50°15'43, E 1°45'57), qui a longtemps servi de pépinière pour l'Office national des Forêts, dont le sol a été souvent remanié (labour), amendé, fertilisé et traité chimiquement (pesticides). Le terrain a été planté de chênes (*Quercus spp.*) et de hêtres (*Fagus sylvatica*) depuis quelques années. Le substrat est aussi constitué de limons à silex ($pH = 6.34$).

8.2.2 Plan expérimental

Sur chacun des 3 sites, une surface de 9 x 9m a été clôturée afin d'éviter les dégradations du dispositif par les grands mammifères. Dans l'enclos, 24 carrés de 1m^2 ont été délimités (Fig. 8.2). Chaque carré a été soumis à l'un des 8 traitements suivants, chaque traitement étant répliqué 3 fois :

1. semis de graines d'espèces focales (espèces de forêts anciennes pour RF et OF, et espèces de forêts récentes pour AF) avec retrait préalable de la végétation
2. idem que 1., mais sans retrait préalable de la végétation,

3. transplantation des espèces focales avec retrait préalable de la végétation,
4. idem que 3., mais sans retrait de la végétation,
5. retrait de la végétation existante,
6. aucun traitement,
7. transplantation des espèces focales (espèces de forêts récentes pour RF et OF et de forêts anciennes pour AF) avec retrait préalable de la végétation,
8. idem que 7., mais sans retrait préalable de la végétation.

Les traitements ont été répartis aléatoirement parmi les 24 unités, mais la disposition est conservée sur chacun des 3 sites expérimentaux (Fig. 8.2). Dans les traitements incluant une élimination de la végétation en place, celle-ci a été effectuée avant le semis des graines et la plantation des transplants, et la végétation a ensuite évolué naturellement pendant toute la durée de l'expérience.

Les espèces focales consistaient en 8 espèces de forêt ancienne (*Anemone nemorosa, Carex sylvatica, Hyacinthoides non-scripta, Lamium galeobdolon, Melica uniflora, Paris quadrifolia, Polygonatum multiflorum* et *Viola reichenbachiana*) et 6 espèces de forêt récente (*Geranium robertianum, Milium effusum, Poa trivialis, Silene dioica, Stachys sylvatica* et *Urtica dioica*).

Les graines ont été récoltées en 2006 dans diverses populations situées aux alentours d'Amiens. Elles ont ensuite été préparées pour la levée de dormance, par un passage de 3 mois au réfrigérateur (ca. 3-5°C) dans un milieu humide, traitées régulièrement par un anti-fongique (Pomarsol® à 0.35g/100ml pour le premier traitement et 0.25g/100ml pour les 4 suivants). Le nombre de graines semées par traitement dépendait de l'espèce : 150 graines pour toutes les espèces de forêts récentes, et pour *H. non-scripta* et *C. sylvatica*, 200 graines pour *A. nemorosa* et *P. quadrifolia*, 165 graines pour *P. multiflorum*, 60 graines pour *V. reichenbachiana* et *M. uniflora*, et 19 graines pour *L. galeobdolon*. Un traitement témoin (mêmes quantités de graines pour les différentes espèces) en laboratoire a également été effectué. Un total de 19 352 graines a ainsi été semé fin mai 2007 (sites expérimentaux + traitement laboratoire).

Les plants ont été prélevés en Thiérache fin mai 2007, dans le bois de Leschelles (N 49°56'53, E 3°46'14) et ont été transplantés sur les 3 sites dans les 2 jours qui ont suivi. Cinq plants de chaque espèce ont été transplantés sur la même unité expérimentale de 1 m^2, soit un total de 40 transplants pour les espèces de forêts anciennes et de 30 transplants pour les espèces de forêts récentes (Fig. 8.2). Un nombre total de 1 260 individus a ainsi été transplanté.

La germination/survie des espèces semées/transplantées a été suivie selon une fréquence de trois relevés par an : printemps (avril), été (juillet) et automne (octobre). Le premier relevé a été effectué en octobre 2007 et le dernier en octobre 2009, totalisant 7 campagnes d'observation (notées t0 à t6). A chaque relevé, le nombre de graines ayant germé a été comptabilisé ; pour chaque transplant ayant survécu, la hauteur, le nombre de feuilles, le nombre de

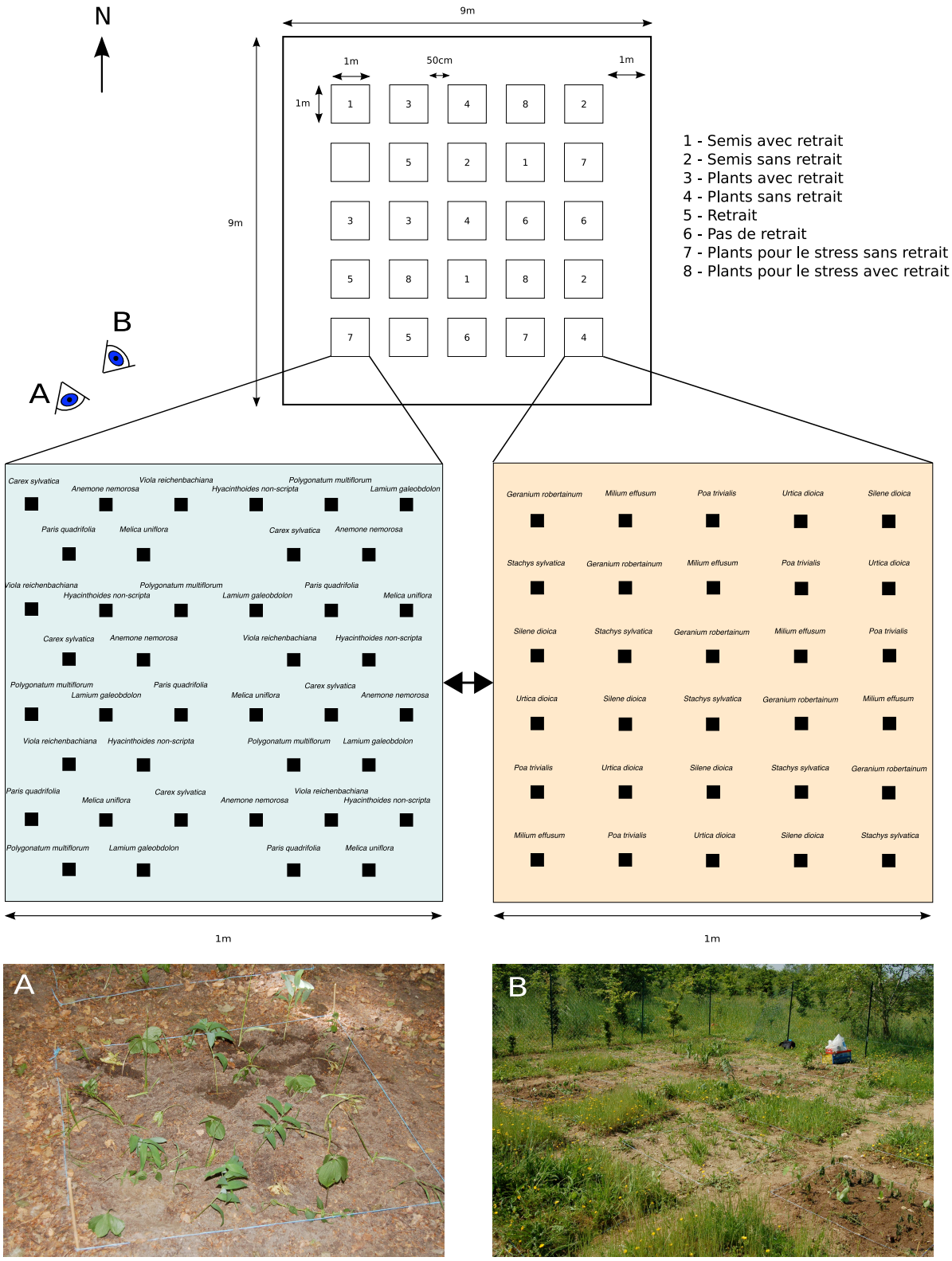


FIG. 8.2 — Schéma du dispositif expérimental (exemple pris pour le site AF sauf la vue B qui est celle du site OF).

tiges et, le cas échéant, le nombre de fleurs/fruits ont été enregistrés. La hauteur mesurée était celle de la tige ; quand un individu en possèdait plusieurs, c'est la hauteur maximale qui a été conservée pour les analyses. En raison de la rare fructification des Cypéracées et des Poacées (*C. sylvatica*, *M. uniflora*, *M. effusum* et *P. trivialis*), la hauteur utilisée pour ces individus est celle qui sépare le collet de la pointe de la plus longue feuille. Pour *H. non-scripta*, la hauteur utilisée était nécessairement celle de la tige florifère.

8.2.3 Analyses des données

Le taux de germination des graines a été comparé entre les sites pour chaque période d'observation, en regroupant le nombre total de graines ayant germé par site. L'influence de la végétation résidente a été évaluée en comparant le taux de germination dans les sites où celle-ci avait préalablement été éliminée à celui des sites où elle avait été laissée en place.

Le taux de survie des plantules a été comparé entre les différents sites et entre les différents traitements (avec ou sans retrait préalable de la végétation) grâce à la construction de courbes de survie ajustées à un modèle de Kaplan-Meier. Pour chaque espèce, l'effet site, l'effet traitement et leur interaction ont été testés, par un modèle de régression de Cox (méthode des hasards proportionnels ; Falissard, 1996).

Afin de tester si chaque carré de $1m^2$ peut être considéré comme réplique au sein de chaque site, les variations de la hauteur, du nombre de feuilles et du nombre d'individus entre chaque carré sont préalablement testés pour chaque espèce par une ANOVA (effet bloc). Dans l'affirmative, les variables définissant la hauteur, le nombre de feuilles, le nombre de tiges et le nombre de fleurs/fruits ont été comparées par des ANOVA à deux facteurs avec l'objectif de mettre en évidence un effet site, un effet traitement et/ou un effet interaction entre ces deux facteurs.

Les analyses de survie ont été effectuées avec la librairie 'survival' (Therneau & Lumley, 2009), du logiciel R (R Development Core Team, 2007) et les ANOVA avec le logiciel Statistica® (Statsoft).

8.3 Résultats

8.3.1 Taux de germination des graines

Le nombre d'espèces observé à l'issu des tests de germination est faible, quel que soit le site expérimental (4 espèces sur chacun des sites AF, RF et OF ; Fig. 8.3). Sur le site OF, la germination des espèces n'est pas continue dans le temps, contrairement aux sites AF et RF. Les espèces qui n'ont germé sur aucun des sites sont : *A. nemorosa, P. quadrifolia, S. sylvatica* et *U. dioica*. La proportion de graines ayant germé est, elle aussi, très faible ; les espèces qui montrent le plus fort taux de germination sont *H. non-scripta* (20.9%) et *M. uniflora* (9.6%). Les autres espèces présentent des taux de germination environ égaux ou inférieurs à 1% (Tab. 8.1). Pour *H. non-scripta* (espèce vernale) les taux de germination les plus importants sont observés en avril de la première et de la seconde année (t1 et t4). Le pourcentage de germination de *M. uniflora* augmente, quant à lui, au cours du temps. Ces

espèces, semées à la fois sur le site RF et OF, ont presque exclusivement germé sur le site RF (Fig. 8.3). Un très faible taux de germination est en effet observé sur le site OF, mais la germination sur ce site de quelques graines de *P. multiflorum* et *V. reichenbachiana* doit être soulignée (Fig. 8.3).

Sur le site AF, où ont été semées les espèces de forêts récentes, la germination des graines est apparue peu de temps après leur semis (de octobre 2007 à octobre 2008 ; t0 à t3), mais les taux de germination restent faibles (< 0.015 ; Fig. 8.3). Le retrait préalable de la végétation résidente a des effets contrastés sur la germination, selon les espèces étudiées. Ainsi, l'influence est plutôt négative pour *H. non-scripta*, qui présente des taux de germination supérieurs lorsque la végétation résidente est laissée en place (en avril 2008 et 2009, 24 et 23% respectivement sans retrait et 18 et 13% respectivement avec retrait), alors que *M. uniflora* présente de meilleurs taux de germination quand la végétation résidente a préalablement été retirée (octobre 2009, 5% sans retrait et 13% avec retrait) (Fig. 8.3). L'expérience menée en laboratoire sur ces mêmes espèces montre également de très faibles taux de germination, parfois inférieurs à ceux trouvés sur les sites expérimentaux (Tab. 8.1).

8.3.2 Analyses de survie des plantules

L'analyse de survie des transplants révèle que certaines espèces, telles que *C. sylvatica, L. galeobdolon, S. sylvatica, V. reichenbachiana*, ont convenablement survécu au cours du temps sur les sites expérimentaux, alors que d'autres espèces, telles que *G. robertianum* ou *U. dioica*, présentent des taux de survie beaucoup moins importants (Fig. 8.4). La moitié des espèces de forêts anciennes transplantées présentent des taux de survie significativement supérieurs en RF qu'en AF (*C. sylvatica, L. galeobdolon, M. uniflora* et *V. reichenbachiana*) (Fig. 8.4 et Tab. 8.2) et 3 d'entre elles présentent aussi des meilleurs taux de survie en RF qu'en OF (*L. galeobdolon, M. uniflora* et *V. reichenbachiana*) (Tab. 8.2). Pour les espèces de forêts récentes, deux d'entre elles présentent un taux de survie significativement plus important sur le site RF par rapport à AF et OF (*M. effusum* et *S. sylvatica*) (Fig. 8.4 et Tab. 8.2). Seul *P. trivialis* possède un taux de survie significativement moindre sur le site OF (Tab. 8.2), mais ce résultat est probablement biaisé par le fait que sur ce site, il a été très difficile de repérer les *P. trivialis* survivants, en raison de l'abondante végétation résidente en place. Six espèces présentent le même taux de survie quel que soit le site expérimental (*A. nemorosa, G. robertianum, Hyacinthoides non-scripta, P. quadrifolia, S. dioica* et *U. dioica*) (Tab. 8.2).

Ni l'effet traitement et ni l'interaction entre l'effet site et l'effet traitement modifient fortement le taux de survie des espèces (Tab. 8.2 et Fig. 8.5).

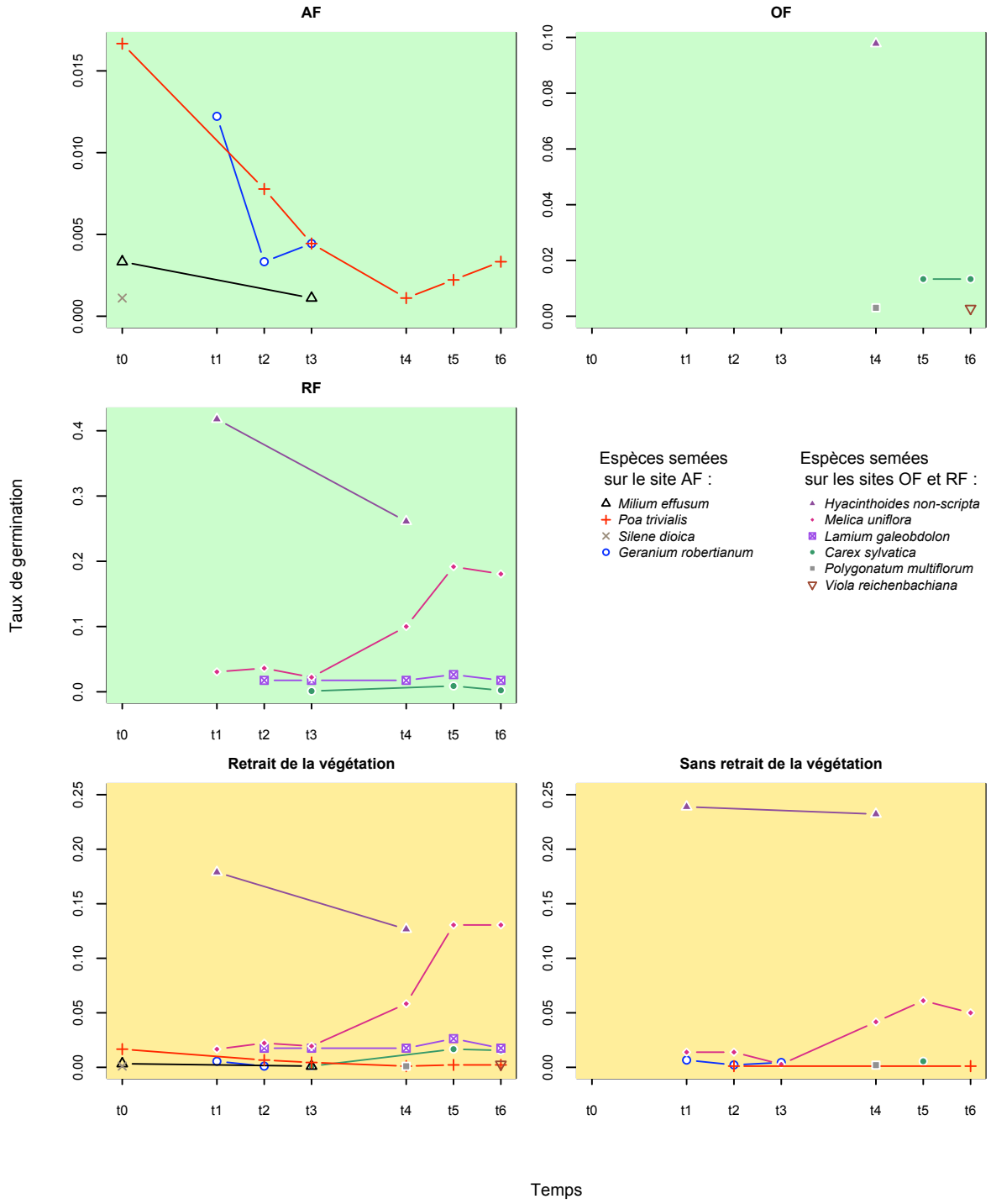


FIG. 8.3 — Taux de germination des espèces semées par site (AF, OF et RF) et par traitement (avec et sans retrait de la végétation locale).

TAB. 8.1 — Pourcentage de germination des espèces étudiées pour l'ensemble des fenêtres d'étude à chaque temps. Les observations ont été effectuées en octobre 2007 (t0), avril 2008 (t1), juillet 2008 (t2), octobre 2008 (t3), avril 2009 (t4), juillet 2009 (t5) et octobre 2009 (t6).

	t0	t1	t2	t3	t4	t5	t6
Sites expérimentaux							
Anemone nemorosa	0	0	0	0	0	0	0
Carex sylvatica	0	0	0	0.06	0	1.11	0.78
Geranium robertianum	0	1.22	0.33	0.44	0	0	0
Hyacinthoides non-scripta	0	20.89	0	0	17.94	0	0
Lamium galeobdolon	0	0	0.88	0.88	0.88	1.32	0.88
Melica uniflora	0	1.53	1.81	1.11	5	9.58	9.03
Milium effusum	0.33	0	0	0.11	0	0	0
Paris quadrifolia	0	0	0	0	0	0	0
Poa trivialis	1.67	0	0.78	0.44	0.11	0.22	0.33
Polygonatum multiflorum	0	0	0	0	0.15	0	0
Silene dioica	0.11	0	0	0	0	0	0
Stachys sylvatica	0	0	0	0	0	0	0
Urtica dioica	0	0	0	0	0	0	0
Viola reichenbachiana	0	0	0	0	0	0	0.14
Témoins							
Anemone nemorosa	0	0	0	0	0	0	0
Carex sylvatica	0	0	0	0	0	0	0
Geranium robertianum	0	0	3.33	3.33	0	0	0
Hyacinthoides non-scripta	0	0	0	0	0	0	0
Lamium galeobdolon	0	0	0	0	0	0	0
Melica uniflora	0	0	0	0	0	0	0
Milium effusum	5.33	0	0	0	0	0	0
Paris quadrifolia	0	0	0	0	0	0	0
Poa trivialis	17.33	0	36.67	1.33	0	0	0
Polygonatum multiflorum	0	0	0	0	0	0	0
Silene dioica	6	0	1.33	0	0	0	0
Stachys sylvatica	0	0	0	0	0	0	0
Urtica dioica	6	0	0	0	0	0	0
Viola reichenbachiana	0	0	0	0	0	0	0

8.3.3 Analyses de la vitalité

Les ANOVA testant l'effet bloc ne montrent pas de différence significative entre les carrés au sein de chaque site expérimental (tests effectués sur les variables présentant un nombre de répliques suffisant pour permettre de tester cet effet). Par conséquent, chaque carré peut être considéré comme réplique pour la suite des analyses.

Les variables mesurées varient dans le même sens que les analyses de survie puisque les espèces de forêts anciennes hémicryptophytes et chaméphytes présentent une hauteur moyenne, un nombre moyen de feuilles et un nombre de tige significativement supérieurs sur le site RF par rapport à AF et OF : nombre de feuilles et nombre de tiges plus importantes pour *C. sylvatica* (Fig. 8.7 et 8.8 ; Tab. 8.3) ; hauteur, nombre de feuille et nombre de tiges pour *L. galeobdolon* (Fig. 8.6, 8.7, 8.8) ; nombre de feuilles et nombre de tiges pour *M. uniflora* (Fig. 8.7 et 8.8) ; et

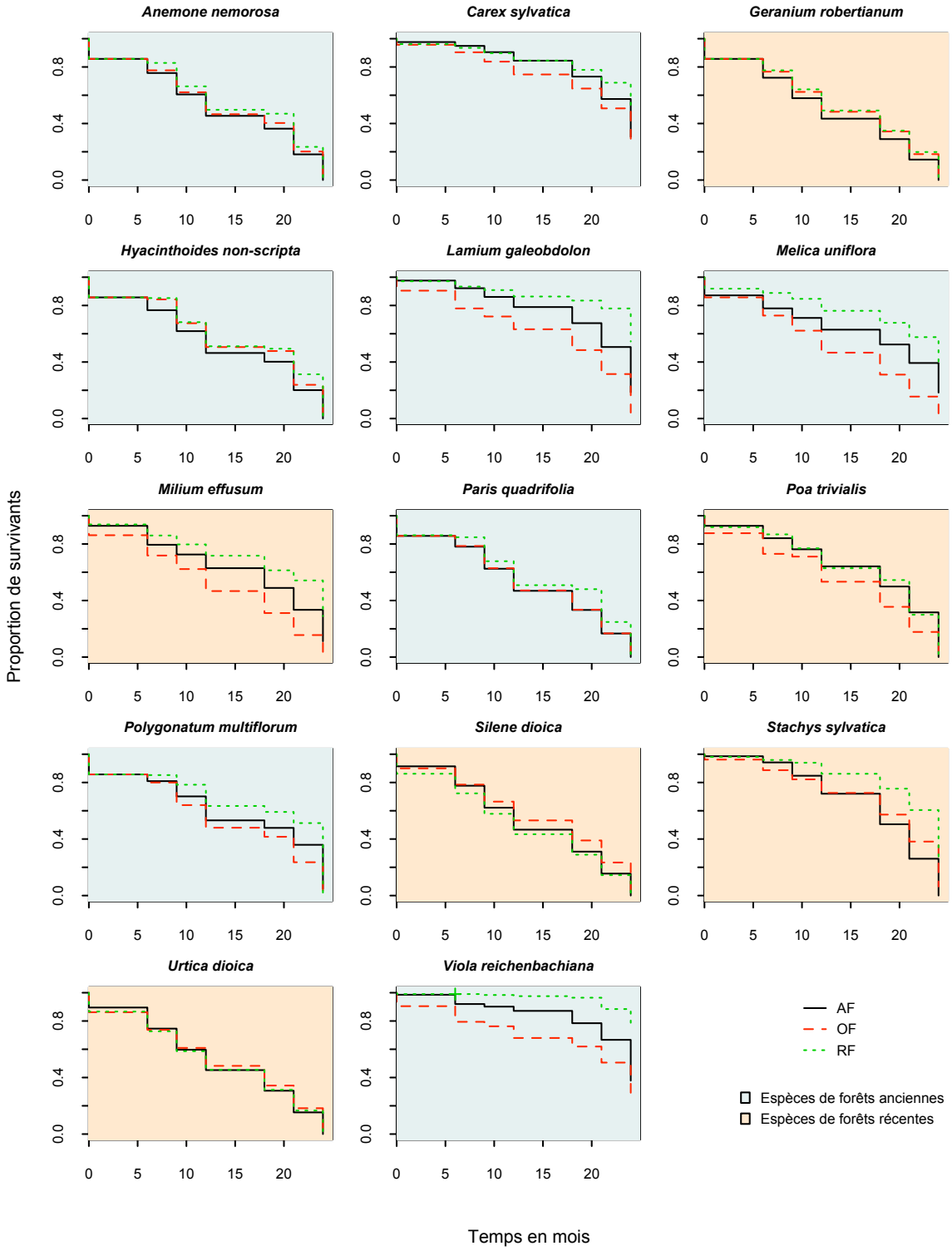


FIG. 8.4 — Courbes de survie de Kaplan-Meier des 14 espèces étudiées pour chaque site d'étude.

TAB. 8.2 — Résultats des comparaisons des courbes de survie par un modèle de Cox, dans lequel l'effet site, l'effet traitement et leur interaction sont testés pour les 14 espèces étudiées. Les valeurs représentées sont les coefficients z, i.e. la valeur du ratio du coefficient de régression sur son erreur standard (statistique de Wald), * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$. Chaque site (première ligne du tableau : AF, RF, OF) est comparé avec : i) tous les autres sites (seconde ligne du tableau : OF, RF et OF) ; ii) avec le traitement (avec et sans retrait préalable de la végétation : S) ; iii) avec l'interaction entre effet site et effet traitement (e.g. le site AF avec retrait de la végétation est comparé aux sites et RF sans retrait de la végétation : OF : S, RF : S).

	AF					**RF**			**OF**
Espèces	OF	RF	S	OF :S	RF :S	OF	S	OF :S	S
A. nemorosa	-1,02	-1,28	-0,38	0,88	0,22	0,26	-0,05	0,63	0,86
C. sylvatica	-1,68	-2,14*	-1,60	3,54***	1,20	0,48	0,2	2,04*	3,47***
G. robertianum	-1,12	-1,62	0,00	0,45	0,66	0,49	0,9	-0,2	0,63
H. non-scripta	-0,88	-1,09	0,47	0,04	-0,51	0,21	-0,26	0,53	0,49
L. galeobdolon	2,40	-2,90**	-0,30	0,88	-0,42	4,98***	-0,71	1,12	1,05
M. uniflora	4,30***	-4,08***	0,89	-0,65	2,43*	7,35***	3,61***	-3,13**	0,08
M. effusum	3,49***	-2,74**	0,43	-0,19	0,52	5,89***	1,01	-0,72	0,23
P. quadrifolia	-0,32	-1,58	-0,18	0,40	0,13	1,27	0,02	0,25	0,39
P. trivialis	2,80**	0,28	1,99*	-1,30	-0,46	2,52*	1,34	-0,81	0,32
P. multiflorum	1,63	-1,72	-0,26	0,18	0,95	3,27**	1,05	0,83	-0,02
S. dioica	-0,28	0,68	0,54	-1,94	-0,28	-0,97	0,15	-1,70	-2,14*
S. sylvatica	-2,76**	-4,50***	0,00	2,01**	0,42	1,89**	0,51	1,24	2,69**
U. dioica	-1,35	0,07	-0,32	1,30	-0,41	-1,42	-0,89	1,70	1,50
V. reichenbachiana	2,31*	-3,36***	0,11	0,33	0,40	4,81***	0,50	-0,22	0,70

nombre de feuilles pour *V. reichenbachiana* (espèce possédant une multiplication végétative quasi nulle) (Fig. 8.7). Les géophytes vernales ne faisant qu'une seule tige par an, le nombre de tiges ne varie pas d'une année à l'autre (Fig. 8.8 ; une faible variation peut néanmoins être observée en raison d'une éventuelle ramification du rhizome) et aucun test statistique ne peut donc être effectué sur ces valeurs (variance égale à 1, Tab. 8.3). *H. non scripta* et *P. multiflorum* montrent en revanche une hauteur moyenne et un nombre de feuilles moyen qui augmentent significativement avec le temps sur les sites RF (Fig. 8.6, 8.7 et Tab. 8.3). Pour *A. nemorosa* et *P. quadrifolia*, le nombre de feuilles est généralement constant chez tous les individus (3 et 4 feuilles respectivement), ce qui se traduit par une très faible variation de cette valeur entre les sites expérimentaux (Fig. 8.7). En revanche pour ces 4 géophytes vernales, la hauteur est significativement supérieure pour les sites RF, traduisant une meilleure croissance sur ces sites (Fig. 8.6, Tab. 8.3).

La floraison des géophytes est variable : celle de *A. nemorosa* et *P. quadrifolia* n'a été observée que très rarement (5 et 3 fois respectivement) alors que celle de *H. non-scripta* et *P. multiflorum* est plus importante sur le site RF (Fig. 8.9). Les autres espèces (*C. sylvatica, L. galeobdolon, M. uniflora* et *V. reichenbachiana*) ont, elles aussi, eu des floraisons plus importantes sur le site RF (Fig. 8.9), et cette variable est généralement significativement différente entre les sites expérimentaux (Tab. 8.3).

Pour les espèces de forêts récentes, celles qui avaient un taux de survie significativement plus important sur le site RF (*M. effusum* et *S. sylvatica*) présentent également une hauteur, un nombre de feuilles et un nombre de

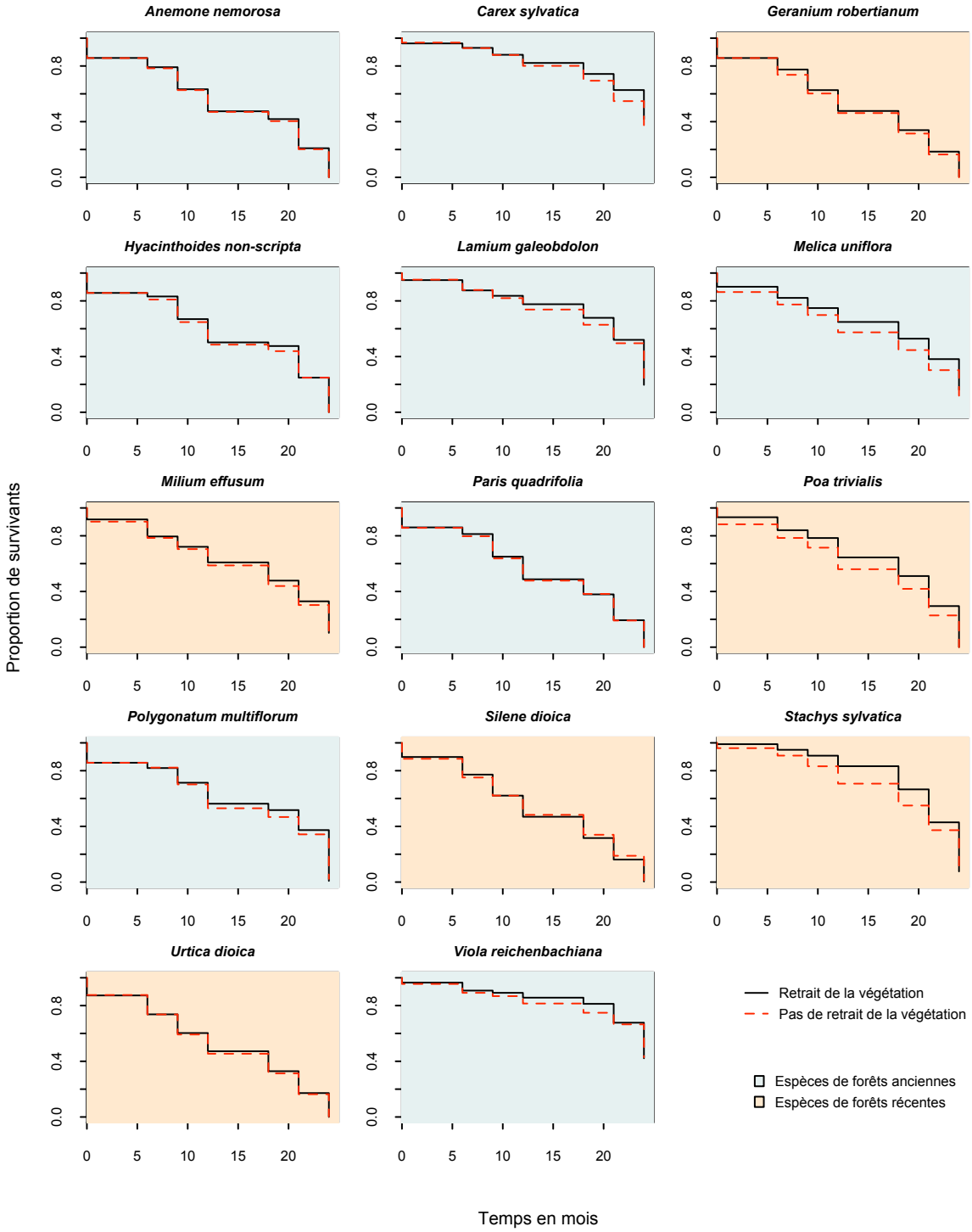


FIG. 8.5 — Courbes de survie de Kaplan-Meier des 14 espèces étudiées en fonction du traitement imposé sur les sites d'étude : avec retrait vs. sans retrait de la végétation résidente.

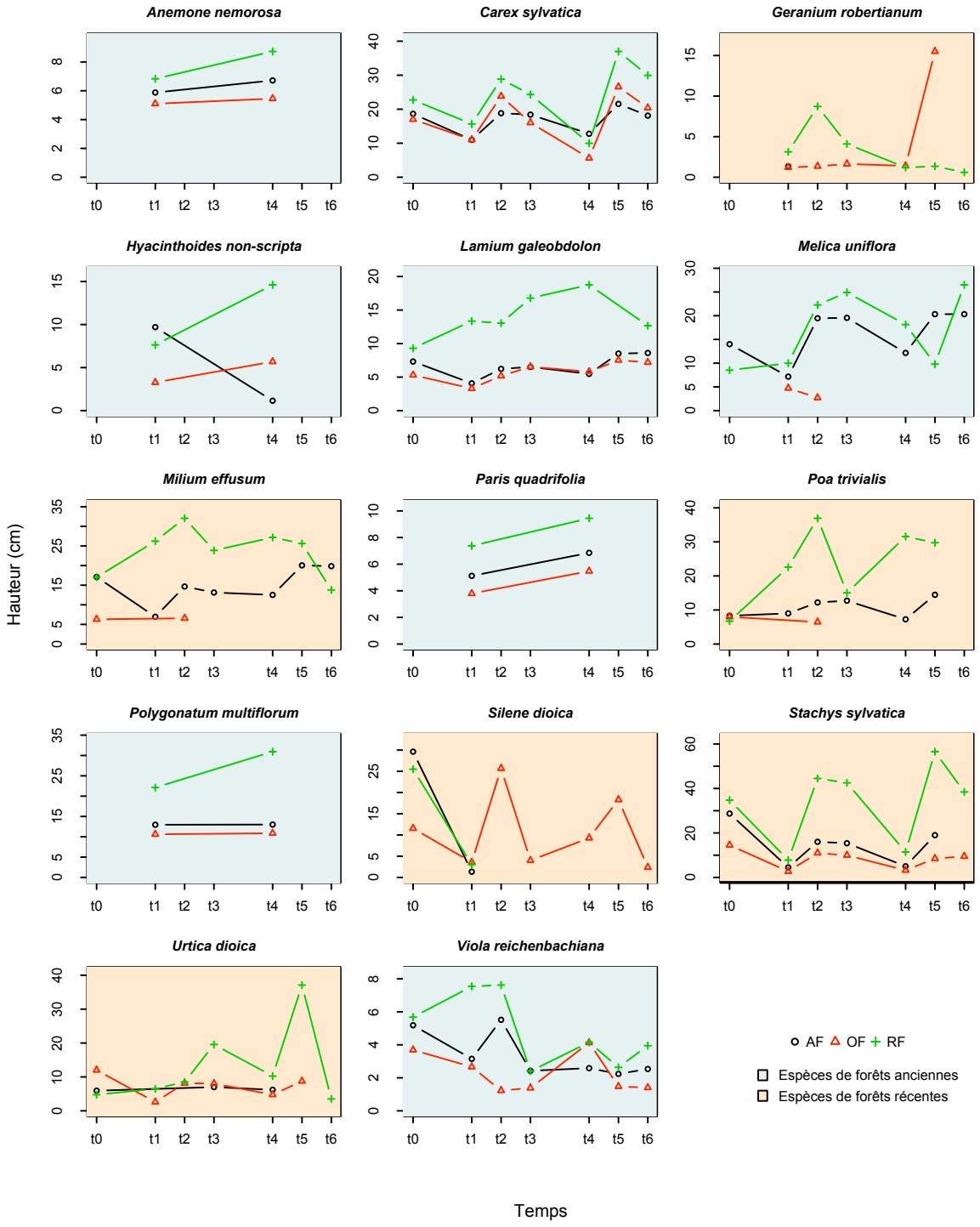


FIG. 8.6 — Evolution de la hauteur moyenne en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site.

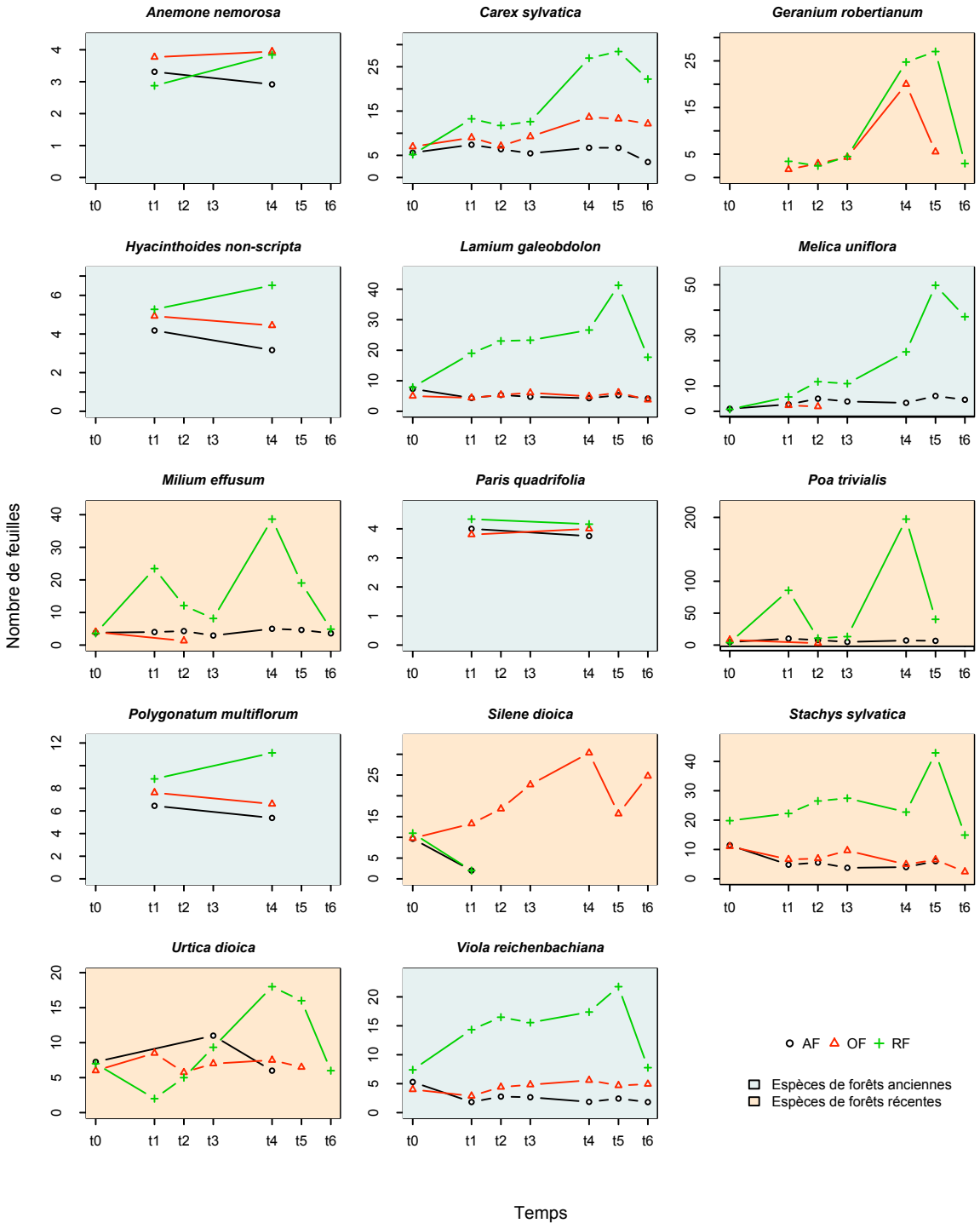


FIG. 8.7 — Evolution du nombre moyen de feuilles en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site.

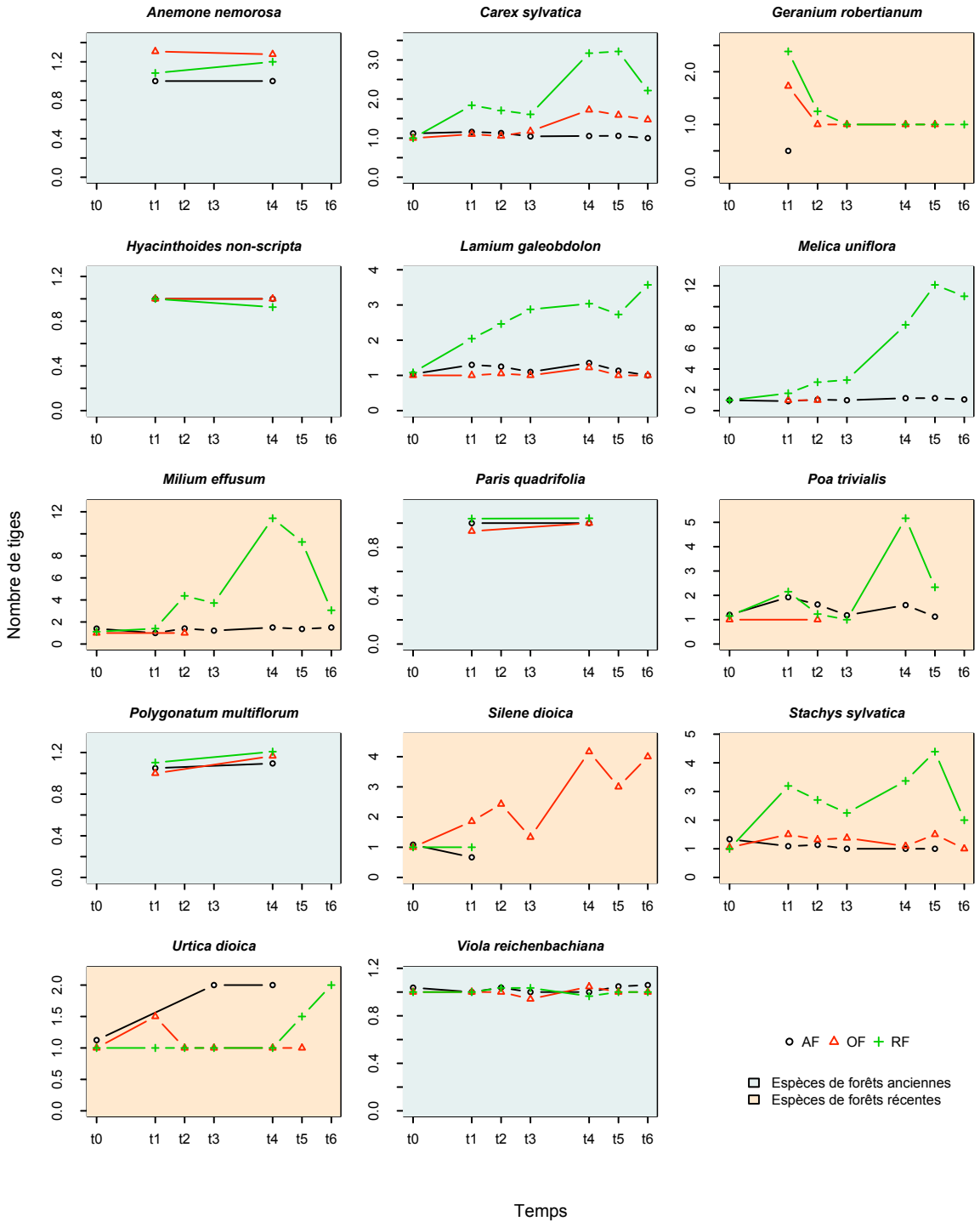


FIG. 8.8 — Evolution du nombre moyen de tiges en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site.

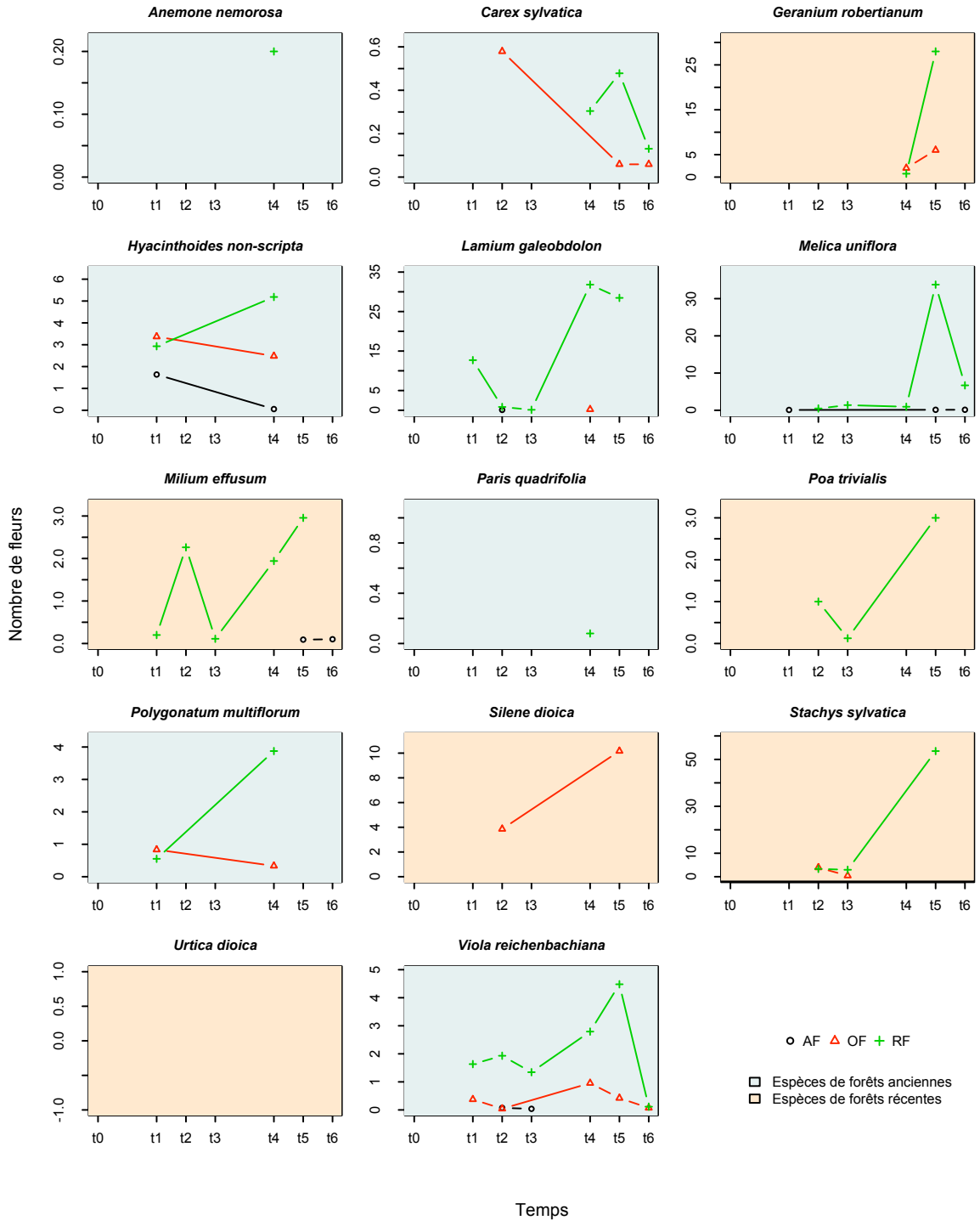


FIG. 8.9 — Evolution du nombre moyen de fleurs en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site.

tiges significativement plus importants sur ce site (Fig. 8.6, 8.7 et 8.8, Tab. 8.3). C'est également le cas pour *P. trivialis*, surtout à la saison printanière (t1 et t4), bien que ce dernier n'ait pas un taux de survie plus important sur le site RF par rapport au site AF (Fig. 8.6, 8.7 et 8.8, Tab. 8.3). Les autres espèces ont moins bien survécu, à l'exception de *S. dioica* sur le site OF, où toutes les variables mesurées (hauteur, nombre de feuilles, nombre de tiges et nombre de fleurs) traduisent de bien meilleures performances sur ce site (Fig. 8.6, 8.7, 8.8 et 8.9). *G. robertianum* et *U. doica* ont une hauteur moyenne et un nombre de feuilles moyen supérieur sur les sites RF, bien qu'un faible nombre d'individus survivants ne permette pas de vérifier statistiquement cette tendance (Tab. 8.3). La floraison des espèces de forêts récentes est apparue principalement sur les sites RF pour *G. robertianum, M. effusum, P. trivalis* et *S. sylvatica*, sur le site OF pour *S. dioica*, alors que *U. dioica* n'a jamais développé d'inflorescence (Fig. 8.9).

Le retrait de la végétation résidente n'a qu'un effet très localisé et espèce-dépendant sur les performances des espèces et cet effet est beaucoup plus marginal (valeurs des probabilités proches du seuil de significativité de 0,05) (Tab. 8.3). L'interaction entre l'effet site et l'effet traitement est encore plus rarement significatif (Tab. 8.3).

TAB. 8.3 — Résultats des analyses de variance (ANOVA) sur les caractéristiques végétatives et reproductrices de chaque espèce étudiée à chaque temps de mesure. Les espèces vernales ne sont étudiées que pour les temps 1 et 4 (avril 2008 et avril 2009). L'absence de valeur indique qu'il n'y a pas de données suffisantes pour faire un test. Une transformation logarithmique (log) a été appliquée si nécessaire, afin d'améliorer la distribution des variables. Tous les tests présentés respectent la condition d'homogénéité des variances. Les valeurs présentées sont les probabilités de rejet de l'hypothèse nulle (p) et celles en gras sont celles qui sont significatives à α=0.05.

	Anemone nemorosa	*Carex sylvatica*	*Geranium robertianum*	*Hyacinthoides non-scripta*	*Lamium galeobdolon*	*Melica uniflora*	*Milium effusum*	*Paris quadrifolia*	*Poa trivialis*	*Polygonatum multiflorum*	*Silene dioica*	*Stachys sylvatica*	*Urtica dioica*	*Viola reichenbachiana*
t0														
Hauteur					*(log)*									
site		**0.01**			0.07		0.85[2]				**0.04**[3]	**<0.001**		**0.03**
traitement		0.13			0.85		0.12[2]				0.72[3]	0.10		0.77
site x traitement		0.64			0.20		0.29[2]				0.84[3]	**0.01**		0.70
Nombre de feuilles					*(log)*		*(log)*					log		
site		0.07			0.08		0.99[2]				0.08[3]	**<0.01**		**0.04**
traitement		0.28			0.32		0.15[2]				0.57[3]	**0.04**		**0.04**
site x traitement		0.85			0.12		0.16[2]				0.56[3]	0.72		0.67
Nombre de tiges														
site		0.09												
traitement		0.73												
site x traitement		0.88												
Nombre de fleurs														
site														
traitement														
site x traitement														
t1														
Hauteur	*(log)*	*(log)*			*(log)*			*(log)*	*(log)*	*(log)*		*(log)*		*(log)*
site	0.52	**<0.01**	**<0.001**		**<0.001**	**0.01**		**<0.001**	**<0.001**[2]	**<0.001**		**<0.001**		**<0.001**
traitement	0.08	0.31	0.65		0.51	0.58		0.08	0.60[2]	0.93		**<0.01**		0.07
site x traitement	0.06	0.67	0.23		0.79	0.61		0.17	0.41[2]	0.72		**0.01**		0.25
Nombre de feuilles	*(log)*	*(log)*	*(log)*			*(log)*			*(log)*			*(log)*		*(log)*
site	0.34	**0.01**	0.09	**0.01**		**<0.01**		0.52	**<0.001**[2]	0.07		**<0.001**		**<0.001**
traitement	0.46	0.26	0.31	0.07		0.71		0.96	0.42[2]	0.66		**0.05**		0.38
site x traitement	0.97	0.85	0.82	0.08		0.70		0.93	0.49[2]	0.88		0.55		0.41
Nombre de tiges		*(log)*												
site	0,25	**<0.01**	0.35[1]			0.14			0.90[2]					
traitement	0,63	0.26	0.58[1]			0.97			0.37[2]					
site x traitement	0,82	**0.04**	0.8[1]			0.99			0.45[2]					
Nombre de fleurs														
site														0.07[1]
traitement														0.85[1]
site x traitement														0.85[1]
t2														
Hauteur					*(log)*							*(log)*		
site		**<0.001**			**<0.001**		**<0.001**[2]		**<0.001**			**<0.001**		
traitement		0.74			0.09		0.93[2]		0.06			0.14		
site x traitement		0.91			0.25		0.57[2]		0.09			**0.01**		
Nombre de feuilles		*(log)*					*(log)*		*(log)*			*(log)*		*(log)*
site		**<0.001**					**<0.001**		**<0.001**			**<0.001**		**<0.001**
traitement		0.08					0.59		0.40			0.58		0.08
site x traitement		0.98					0.58		0.90			0.17		0.38
Nombre de tiges							*(log)*					*(log)*		
site		**<0.001**					**<0.001**					**<0.001**		
traitement		0.87					0.45					0.25		
site x traitement		0.07					0.11					0.41		
Nombre de fleurs														
site						**0.03**								
traitement						0.71								
site x traitement						0.82								

Tab. 8.3 — suite

	Anemone nemorosa	*Carex sylvatica*	*Geranium robertianum*	*Hyacinthoides non-scripta*	*Lamium galeobdolon*	*Melica uniflora*	*Milium effusum*	*Paris quadrifolia*	*Poa trivialis*	*Polygonatum multiflorum*	*Silene dioica*	*Stachys sylvatica*	*Urtica dioica*	*Viola reichenbachiana*
t3														
Hauteur														
site		**<0.001**			**<0.001**		**<0.001**[2]		0.47[2]					
traitement		0.36			0.26		0.57[2]		0.12[2]					
site x traitement		0.48			0.60		0.66[2]		0.10[2]					
Nombre de feuilles		*(log)*					*(log)*		*(log)*					*(log)*
site		**<0.001**					**<0.001**[2]		0.07[2]					**<0.001**
traitement		0.65					0.32[2]		**0.01**[2]					0.07
site x traitement		0.72					0.42[2]		0.11[2]					0.76
Nombre de tiges							*(log)*							
site		**<0.01**					**<0.001**[2]							
traitement		0.91					0.32[2]							
site x traitement		0.84					0.73[2]							
Nombre de fleurs														
site														
traitement														
site x traitement														
t4														
Hauteur	*(log)*		*(log)*		*(log)*					*(log)*		*(log)*		
site	**0.04**	0.07	0.50[1]	**<0.001**[1]	**<0.001**	**<0.001**[2]	**<0.001**[2]		**<0.001**[2]	**<0.001**		**<0.001**		
traitement	0.37	0.66	0.09[1]	0.07[1]	0.25	**0.004**[2]	0.59[2]		0.28[2]	0.09		0.08		
site x traitement	0.66	0.89	0.82[1]	**<0.001**[1]	0.75	0.29[2]	0.05[2]		**0.03**[2]	0.06		0.52		
Nombre de feuilles		*(log)*		*(log)*			*(log)*		*(log)*			*(log)*		*(log)*
site	0.13	**<0.001**	0.56[1]	**<0.001**			**<0.001**[2]		**<0.001**[2]	**<0.001**		**<0.001**		**<0.001**
traitement	0.14	0.31	0.99[1]	0.06			0.25[2]		**0.01**[2]	0.18		0.95		**0.02**
site x traitement	0.19	0.86	0.32[1]	0.14			0.87[2]		**0.04**[2]	0.06		0.37		0.64
Nombre de tiges		*(log)*				*(log)*	*(log)*		*(log)*			*(log)*		
site	0.31	**<0.001**				**<0.001**[2]	**<0.001**[2]		**<0.001**[2]			**<0.01**		
traitement	0.13	0.23				**0.03**[2]	0.43[2]		0.05[2]			0.60		
site x traitement	0.28	0.11				0.23[2]	0.78[2]		0.26[2]			0.45		
Nombre de fleurs														
site				**<0.01**[1]		**0.02**[2]	0.08[2]							0.18[1]
traitement				0.58[1]		0.67[2]	0.45[2]							0.66[1]
site x traitement				0.12[1]		0.67[2]	0.45[2]							0.31[1]
t5														
Hauteur					*(log)*							*(log)*		
site		**<0.001**			**<0.001**		0.13[2]		**<0.01**[2]			**<0.001**[1]		
traitement		0.72			0.68		0.14[2]		0.11[2]			0.64[1]		
site x traitement		0.11			0.86		0.18[2]		0.52[2]			0.41[1]		
Nombre de feuilles		*(log)*					*(log)*		*(log)*			*(log)*		*(log)*
site		**<0.001**					**<0.001**[2]		**0.02**[2]			**<0.001**[1]		**<0.001**
traitement		0.09					0.69[2]		0.39[2]			0.82[1]		0.16
site x traitement		0.79					0.53[2]		0.74[2]			0.24[1]		0.84
Nombre de tiges		log			*(log)*	*(log)*	*(log)*							
site		**<0.001**			**<0.001**	**<0.001**[2]	**<0.001**[2]							
traitement		0.44			0.81	**0.02**[2]	0.86[2]							
site x traitement		0.49			0.90	0.17[2]	0.91[2]							
Nombre de fleurs														
site							0.06[2]							0.13[1]
traitement							0.56[2]							0.88[1]
site x traitement							0.66[2]							0.46[1]

TAB. 8.3 — suite

	Anemone nemorosa	*Carex sylvatica*	*Geranium robertianum*	*Hyacinthoides non-scripta*	*Lamium galeobdolon*	*Melica uniflora*	*Milium effusum*	*Paris quadrifolia*	*Poa trivialis*	*Polygonatum multiflorum*	*Silene dioica*	*Stachys sylvatica*	*Urtica dioica*	*Viola reichenbachiana*
t6														
Hauteur														
site		**<0.001**					**0.01**[2]					**<0.001**		**<0.001**
traitement		0.61					0.36[2]					0.60		0.52
site x traitement		0.05					0.22[2]					0.94		0.52
Nombre de feuilles		log				*(log)*						*(log)*		*(log)*
site		**<0.001**				**<0.001**[2]	0.54[2]					**<0.01**		**<0.001**
traitement		0.35				**<0.01**[2]	0.73[2]					0.73		0.21
site x traitement		0.38				0.42[2]	0.73[2]					0.38		0.65
Nombre de tiges						*(log)*								
site						**<0.001**[2]	**0.03**[2]							
traitement						**0.03**[2]	0.19[2]							
site x traitement						0.09[2]	0.19[2]							
Nombre de fleurs														
site						**<0.001**[2]								
traitement						**0.04**[2]								
site x traitement						0.07[2]								

[1] analyse effectuée entre RF et OF uniquement car nombre de répétitions insuffisant dans AF

[2] analyse effectuée entre AF et RF uniquement car nombre de répétitions insuffisant dans OF

[3] analyse effectuée entre AF et OF uniquement car nombre de répétitions insuffisant dans RF

8.4 Discussion

Influence de la qualité de l'habitat sur le recrutement des espèces

Nos résultats montrent que le recrutement des espèces de forêts anciennes est possible sur le site de forêt récente, en particulier pour trois d'entre elles : *C. sylvatica, H. non-scripta* et *M. uniflora*. Les taux de germination restent cependant faibles, mais de même ordre de grandeur qu'un certain nombre d'autres études expérimentales utilisant des semis (Ehrlén & Eriksson, 2000 ; Heinken, 2004 ; Verheyen & Hermy, 2004). Dans notre étude, la mise en stratification des graines est peut être responsable du faible taux de germination, car malgré les précautions prises et l'utilisation d'un anti-fongique, une assez forte contamination fut observée par des moisissures sur les graines. Cependant, si cette contamination a entravé la germination des graines, son effet doit être modéré, car l'une des espèces les plus touchées par cette contamination était *M. uniflora*, soit une des espèces qui montre les plus forts taux de germination ; parallèlement l'une des espèces à ne pas avoir été contaminée est *A. nemorosa*, dont aucune germination n'a été observée dans notre étude. Sur les mêmes populations d'*A. nemorosa*, De Frenne *et al.* (2010) ont observé des pourcentages de germination relativement élevés en suivant un protocole expérimental différent. Nos résultats suggèrent donc que, au moins pour cette espèce, il existerait une limitation du recrutement par les facteurs environnementaux locaux.

Les faibles taux de germination ou l'absence de germination de plusieurs espèces (*A. nemorosa, P. quadrifolia*) peuvent être dus au fait que pour certaines d'entre elles (e.g. *P. quadrifolia*) la partie visible de la plante n'apparaît que deux ans après le semis (Ehrlén *et al.*, 2006). Cependant, pour *A. nemorosa*, Verheyen & Hermy (2004) ont observé une germination maximale dès la première année. Parallèlement, ces auteurs interprètent le faible taux de germination par le phénomène de compétition. En effet, en contrôlant ce paramètre, ils observent des taux de germination bien supérieurs (50% pour *A. nemorosa*). Nos résultats ne permettent donc pas de trancher clairement en faveur d'une limitation du recrutement, qui serait, de toute façon, espèce-dépendante (conformément aux résultats de Baeten *et al.*, 2009), puisque certaines espèces de forêts anciennes sont capables de recruter sur le site de forêt récente.

Les espèces de forêts récentes sont, elles aussi, capables de recruter sur des sites de forêts anciennes, mais leur établissement à long terme semble beaucoup plus incertain (présence principalement observée jusqu'au temps 3, Fig. 8.3). Ces résultats confirment les interprétations de Turnbull *et al.* (2000), qui soutiennent que les conditions favorables à l'établissement sont plus contraignantes que les conditions pour le recrutement.

Influence de la qualité de l'habitat sur l'établissement des espèces

Pour les espèces de forêts récentes qui ont été transplantées, les taux de survie et la biométrie de l'appareil végétatif confirment que ces espèces ont davantage de difficultés à persister sur le site de forêt ancienne que sur

le site de forêt récente. Ces espèces n'étant généralement pas limitées par leurs capacités de dispersion (espèces anémochores pour la plupart), les conditions environnementales locales doivent alors jouer un rôle important.

La quantité de lumière disponible au sol pourrait être responsable des moindres performances des espèces de forêts récentes sur le site de forêt ancienne, si l'on suppose que la disponibilité en lumière est inférieure dans le sous-bois de forêt ancienne par rapport au sous-bois de la forêt récente. Cette supposition mériterait cependant d'être vérifiée car la forte densité de tiges du site RF assure également une faible luminosité. De plus, sur le site OF, les espèces de forêts récentes ne possèdent pas de meilleures performances que sur le site de forêt ancienne, ce qui laisse suggérer que dans notre étude, la disponibilité en lumière n'aurait que peu d'effet sur la survie et croissance des espèces de forêt récente.

Les sols des forêts anciennes présentent une acidité plus importante et des concentrations en nitrates et en phosphates moins importantes que les sites récemment recolonisés par la forêt (Koerner *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Prévosto *et al.*, 2004 ; Flinn *et al.*, 2005 ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006). Les espèces de forêts récentes étudiées ici croissent généralement sur des sites riches d'un point de vue trophique et possédant des valeurs de pH relativement élevées (> 5) (Grime *et al.*, 2007). Seul *M. effusum* se différencie des autres espèces par sa préférence des milieux plus acides et moins riches. Dans notre étude, cette espèce (classée parmi les espèces de forêts récentes) montre de meilleures performances sur les sites de forêts anciennes par rapport aux autres espèces de forêts récentes (i.e. c'est une des rares espèces à survivre sur ces sites, Fig. 8.4). Ceci suggère que le millet pourrait être intégré au groupe des espèces dites de forêts anciennes, conformément aux recommandations de Hermy *et al.* (1999).

A l'opposé, les espèces de forêts anciennes montrent des taux de survie et des caractéristiques biométriques supérieures en forêt récente à ce qui a été trouvé sur le site de forêt ancienne. Nos résultats viennent confirmer des travaux antérieurs qui ont mis en évidence un succès d'établissement des espèces de forêts anciennes dans les forêts récentes (Petersen & Philipp, 2001 ; Heinken, 2004 ; Verheyen & Hermy, 2004 ; Graae *et al.*, 2004 ; mais voir Hermy & Verheyen, 2007). Il faut remarquer cependant que la majorité de ces études ont été effectuées sur une courte durée et toutes soulignent la nécessité de prolonger l'expérience sur un pas de temps plus long étant donné que les espèces forestières spécialistes (i.e. espèces de forêts anciennes) sont des espèces ayant une très longue durée de vie (50 à 100 ans d'après Ehrlén *et al.*, 2006). Endels *et al.* (2004) ont également observé une meilleure performance des plantes dans les forêts récentes par rapport aux forêts anciennes et interprètent ces résultats en évoquant : i) la présence d'une forte densité d'arbres et d'une fermeture de la canopée dans les sites de forêts anciennes, d'où une croissance des espèces limitée en raison d'une plus faible disponibilité de lumière au sol et/ou ii) une forte compétition inter-spécifique au printemps avec les espèces vernales telles que *A. nemorosa* et *Ranunculus ficaria*. Dans notre étude, aucune des deux interprétations ne permet d'expliquer les meilleures performances des espèces de forêts anciennes dans les forêts récentes. D'abord, la disponibilité en lumière était bien supérieure sur le site très

récemment reboisé (OF) et les performances des espèces de forêt ancienne ne sont pas meilleures que sur le site de forêts récentes. Ensuite, nous avons effectué des relevés au printemps et aucun tapis végétal susceptible d'entrer en compétition avec les espèces plantées n'a été observé (à l'exception de quelques rares taches éparses de *Holcus mollis*).

Influence de la compétition

Le maintien en place de la végétation résidente ne nuit ni à la croissance des espèces, ni à leur survie, puisque très peu de différences ont été observées entre les carrés ayant subi ou non un retrait préalable de la végétation. Les espèces transplantées sur le site où le recouvrement par les espèces indigènes est extrêmement important (OF, voir Fig. 8.1) ont des taux de survie et des performances identiques à celles transplantées sur le site de forêt ancienne, qui présente un très faible recouvrement de la végétation native. Ces conclusions s'opposent à celles de Verheyen & Hermy (2004) qui trouvaient un effet de la compétition sur la survie des espèces aux différents stades de vie : adulte (transplant) et plantule (germination des graines). Nos résultats confirment davantage les observations de Gustafsson & Ehrlén (2003), qui montraient que l'influence de la compétition dépendait du stade de développement : effet négatif plus important sur la germination des graines que sur la survie des transplants. Dans notre étude, la germination des espèces semble en effet être légèrement affectée par la compétition, même si le retrait de la végétation affecte différemment la germination des espèces, conformément aux résultats de Baeten *et al*. (2009).

Conclusion

Dans les forêts récentes, les espèces dites de forêts anciennes paraissent principalement limitées par leurs capacités de dispersion puisqu'à la fois les semis et les transplants sont capables de se développer sur le site RF. Ces résultats confirment donc notre première hypothèse d'une limitation par la dispersion tout en réfutant la seconde (limitation par le recrutement) et la troisième (limitation par l'établissement). La majorité des études de la littérature s'accorde aujourd'hui sur ce point et considère désormais que les espèces de forêts anciennes sont très faiblement limitées par les filtres environnementaux locaux, biotiques ou abiotiques (voir Flinn & Vellend, 2005 ; Hermy & Verheyen, 2007).

Dans les forêts anciennes, le recrutement et surtout l'établissement des espèces de forêt récente semblent fortement limités par la qualité du milieu et non par la compétition inter-spécifique, infirmant ainsi notre quatrième hypothèse (i.e. germination des graines nulle et survie des transplants réussie en l'absence de compétition). A notre connaissance, aucune étude expérimentale n'avait encore été menée sur ces espèces dans le but de tester l'effet de la compétition et de la qualité de l'habitat (mais voir Graae *et al*. (2004) pour une expérience d'addition de graines dans les forêts anciennes). La forte mortalité des espèces de forêts récentes en forêt ancienne revêt une importance

particulière dans la compréhension des mécanismes qui déterminent la diversité des fragments forestiers le long d'un gradient successionnel.

Nos résultats nous permettent donc de présumer d'un modèle de succession au sein des écosystèmes forestiers. Les espèces forestières occupant les jeunes fragments forestiers seraient essentiellement composées des espèces dites de forêt récente, car elles possèdent : i) de fortes capacités de dispersion et sont donc les premières à coloniser le fragment et ii) des préférences pour une qualité du milieu associée aux fragments récents (pH plus élevé, concentration en azote et en phosphore plus élevée, litière moins épaisse ; Koerner *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Honnay *et al.*, 1999*b* ; Ehrlén & Eriksson, 2000 ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006). Au fil du temps, la qualité du milieu forestier change pour devenir davantage caractéristique des forêts anciennes : augmentation de l'épaisseur de litière, augmentation de l'acidité du sol et diminution des concentrations en phosphore et en azote. Les espèces de forêt récente, semblant être fortement dépendantes de la qualité de l'habitat, ne seraient pas capables de supporter de telles conditions écologiques locales. Elles disparaîtraient donc petit à petit au profit des espèces de forêt ancienne, qui, en raison de leurs faibles capacités de dispersion (Hermy *et al.*, 1999 ; Verheyen *et al.*, 2003*c*), commencent seulement à coloniser ces fragments. La niche écologique en tant qu'habitat préférentiel n'a en revanche que peu d'importance pour ces espèces. Ainsi dans le cadre de la *théorie des niches* et de la *théorie neutraliste*, il semblerait que la nature des espèces forestières, i.e. espèces de forêt récente ou ancienne, déterminent le cadre théorique dans lequel elles se situent. Les espèces de forêt récente répondent en effet davantage à une partition des niches (*théorie des niches*) alors que les espèces de forêt ancienne sont principalement limitées par leurs capacités de dispersion et non par la qualité du milieu (*théorie neutraliste*).

CHAPITRE

9 Synthèse des résultats, conclusion générale et perspectives

Bien que dominée par des territoires de grandes cultures, la Picardie offre une certaine diversité paysagère, les vastes plaines façonnées par l'agriculture intensive étant entrecoupées de petites régions bocagères et de gros blocs forestiers, qui occupent les secteurs les plus accidentés et/ou les moins fertiles (*Chapitre 2*). Mais le paysage actuel n'est pas figé, comme l'a montré notre analyse régressive, qui a permis de quantifier les variations du couvert forestier du XVIIIe siècle à nos jours (*Chapitre 3*). La conversion des forêts en terres cultivées et, inversement, la reforestation de terres agricoles en déprise, ont façonné les paysages picards durant les derniers siècles, mais probablement depuis plus de deux millénaires (Fossier, 1968 ; Doyen, 2003). Contrairement à la tendance nationale qui est plutôt à l'augmentation de la surface boisée, la surface forestière des fenêtres agricoles étudiées en Picardie est plutôt caractérisée par une fragmentation croissante depuis le XVIIIe siècle. La relative stabilité de la surface boisée est trompeuse : la proportion de forêt ancienne n'a fait que décroître et le ratio lisière : intérieur forestier qu'augmenter, ce qui vient partiellement réfuter notre première hypothèse (H_1) d'une stabilité du paysage forestier picard sur les 250 dernières années. Le morcellement des habitats forestiers qui en résulte, constitue une menace majeure pour la survie des espèces spécialistes de ces habitats (Wilcox & Murphy, 1985 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Tilman *et al.*, 1994), bien que nous n'ayons pas objectivé d'impact réellement néfaste sur la diversité végétale dans notre étude, ni à l'échelle locale des fragments forestiers, ni à l'échelle paysagère. Notre seconde hypothèse de recherche (H_2) n'est donc que partiellement vérifiée : la fragmentation s'accompagne d'une augmentation de l'hétérogénéité écologique, favorable à de nombreuses espèces non forestières, sans que la richesse en spécialistes forestières ne soit réduite.

Cette dynamique spatio-temporelle du paysage est essentielle à prendre en compte pour comprendre la diversité végétale actuelle des fragments forestiers, puisque notre analyse des facteurs contrôlant les assemblages locaux d'espèces a démontré que, non seulement la taille des fragments était le principal déterminant de leur richesse spécifique, mais que l'âge des fragments et la composition du paysage environnant contrôlaient la composition et

la richesse des espèces forestières (spécialistes) et non forestières (généralistes et spécialistes d'habitats associés), respectivement (*Chapitre 4*). Nos résultats apportent ainsi une démonstration empirique de la relation aire – temps – espèces (*Species-Time-Area Relationship*) postulée par Adler & Lauenroth (2003). Mais ils révèlent aussi toute la complexité du déterminisme des communautés végétales locales (diversité α), que nous avons tenté de démêler à l'aide d'une méthode statistique multivariables rarement utilisée en écologie : la modélisation par équations structurales. On s'aperçoit ainsi que des variables dépendantes peuvent très bien être corrélées à des variables explicatives sans qu'il y ait de relation directe, a fortiori de causalité, entre elles. Il existe un lien inextricable entre les déterminants locaux, paysagers et historiques, qui opèrent à de multiples échelles spatiales et temporelles pour déterminer le nombre et l'identité des espèces coexistant localement dans une communauté végétale. De ce fait, notre hypothèse selon laquelle la composition floristique des fragments serait principalement influencée par la nature des conditions abiotiques et biotiques (H_3) doit être nuancée.

L'échelle de la métacommunauté se révèle donc pertinente pour prédire la diversité spécifique en système forestier fragmenté. L'importance des facteurs géographiques et historiques montre enfin que chaque fragment est un cas particulier, qui suit sa propre trajectoire dynamique, puisque chaque combinaison de facteurs est pour ainsi dire unique. Il apparaît clairement que les fragments forestiers des paysages bocagers sont les plus diversifiés en espèces tant forestières que non forestières, sans que l'on puisse séparer l'effet des haies, susceptibles de servir de corridors écologiques entre les fragments, de celui des autres éléments paysagers et des pratiques qui y sont associées, à l'origine d'un réservoir régional d'espèces (diversité γ) plus important qu'en système de champs ouverts. Globalement, les assertions de notre quatrième hypothèse de recherche (H_4) sont donc vérifiées : la richesse spécifique totale des fragments est proportionnelle à leur taille et à leur hétérogénéité écologique ; le nombre d'espèces herbacées forestières est d'autant plus important que le fragment est ancien ; le nombre d'espèces herbacées non forestières est directement influencé par la nature du paysage environnant (plus élevé en bocage qu'en champs ouverts).

Les mêmes facteurs géographico-historiques influencent l'ensemble de la métacommunauté formée par les fragments locaux, en contrôlant la diversité β inter-fragments (*Chapitre 5*). Dans les paysages de forêt ancienne non fragmentée, les variations des facteurs environnementaux locaux sont les principaux déterminants des différences de composition spécifique, probablement du fait de la mise en place des processus d'exclusion compétitive et, donc, d'une partition des niches. Les facteurs purement spatiaux prennent davantage d'importance avec la fragmentation forestière, la diversité locale étant alors limitée par l'isolement spatio-temporel des fragments forestiers, ce qui suggère que les processus neutralistes prennent de l'importance. Il semble cependant que, quand l'isolement spatio-temporel devient trop important, ni la dispersion, ni les variables environnementales ne permettent d'expliquer les variations de diversité β, ce qui suggère qu'il n'y aurait plus de fonctionnement en métacommunauté ; si ce dernier point était vérifié, l'indice d'isolement spatio-temporel que nous avons élaboré prendrait une réelle

valeur opérationnelle, puisqu'il permettrait de déterminer le seuil à partir duquel une communauté végétale locale serait vouée à l'extinction. Notre hypothèse de recherche (H_5) est vérifiée : l'importance des facteurs spatiaux augmente avec le degré de fragmentation forestière ; la diversité β des espèces herbacées forestières décroît en fin de succession ; la similarité floristique entre les fragments forestiers est d'autant plus importante que les conditions écologiques locales sont semblables. Ici encore, c'est l'utilisation d'une technique innovante, l'analyse en coordonnées principales de matrices de voisinage couplée à une analyse de redondance avec partition de la variance, qui nous a permis de démêler les structures spatiales expliquées par les facteurs écologiques classiques (e.g. sols, aménagements) de celles « non expliquées » reflétant a priori les processus de dispersion. Ces derniers correspondent à des structures spatiales beaucoup plus fines que les premiers, ce qui tend à indiquer que neutralisme et partition des niches n'agissent pas aux mêmes échelles spatiales.

Les rôles respectifs des mécanismes déterministes (théorie des niches) et stochastiques (théorie neutraliste) semblent donc étroitement liés au degré de fragmentation et à l'âge des habitats. C'est d'ailleurs ce que confirme notre approche « pseudo-diachronique » : si les mécanismes neutralistes et de partition des niches n'agissent pas à la même échelle spatiale, ils n'agissent pas non plus aux mêmes échelles temporelles (*Chapitre 6*). La dispersion limitée (neutralisme) semble en effet contrôler les assemblages locaux surtout en début de succession (dans les trois premiers siècles d'après nos résultats) et, donc, sur des pas de temps relativement courts ; la partition des niches paraît intervenir plus tard dans la succession (au-delà de 300 ans dans notre étude) et se manifester surtout par une spécialisation de la flore en fonction des habitats, qui s'étale sur des temps probablement plus longs. Notre hypothèse de recherche (H_6) est, là encore, complètement validée. La configuration du paysage (densité et connexité des fragments, nature de la matrice) et son histoire (dynamique spatio-temporelle) influencent grandement cette séquence d'événements, de même que la nature des espèces considérées (amplitude d'habitat et capacités intrinsèques de dispersion), influencent grandement ce schéma général et le délai de sa mise en œuvre. Notre étude montre également que les résultats obtenus sont très sensibles à la métrique utilisée pour quantifier la diversité β, un indice indépendant de la richesse spécifique, tel que celui de Raup & Crick, étant plus robuste que les indices classiques, tel que celui de Sørensen ; cet artéfact « technique » est peut-être à l'origine de nombreuses controverses trouvées dans la littérature traitant de la dualité niche-neutralisme…

Toutefois, ces résultats ne sont valides qu'aux échelles spatiale et temporelle auxquelles ils ont été obtenus, c'est-à-dire pour des fenêtres paysagères de 25 km^2 comportant des fragments forestiers d'une taille variant de moins de un à plus d'une centaine d'hectares, et pour les 300 dernières années environ. Les facteurs expliquant les assemblages d'espèces dépendent effectivement de l'échelle spatiale d'observation (*Chapitre 7*). À une échelle assez large (1000 m^2), la diversité herbacée végétale est surtout dépendante de l'arrivée des espèces provenant du réservoir local (lui-même dépendant du réservoir régional) et de la productivité de l'habitat (pour laquelle le pH

du sol et le degré d'ouverture de la canopée sont de bons proxys), plus que de l'hétérogénéité de ce dernier. À une échelle plus fine (1 m^2 ; échelle se rapprochant de celle de l'individu), la compétition interspécifique semble jouer un rôle plus important dans la structuration des assemblages d'espèces herbacées. L'échelle spatiale conditionne aussi la relation entre la richesse locale (α) et la richesse régionale (γ). Nous avons montré que le rapport entre les surfaces utilisées pour mesurer les diversités α et γ conditionnait la significativité et le sens de la relation reliant α à (γ–α) : positive lorsque la surface d'échantillonnage de la diversité α est proche de celle de la diversité γ, non significative à mesure que l'écart entre les deux surfaces d'échantillonnage devient plus important, négative quand elles sont très éloignées l'une de l'autre. Nous n'avons retrouvé d'argument en faveur d'une saturation en espèces des communautés locales (diversité α) qu'à une très fine échelle ($\leq$ 100 m^2). Nos résultats ont également suggéré que le grain de l'hétérogénéité de la végétation était plus fin en système fragmenté (champs ouverts et bocage) qu'en système non fragmenté (bloc forestier), ce qui constitue une preuve supplémentaire du rôle majeur des facteurs paysagers et historiques sur la diversité locale, mais qui suggère aussi que l'exclusion compétitive, à l'origine des phénomènes de dominance, serait objectivable uniquement à l'échelle de quelques mètres carrés. Globalement, nos résultats confirment notre hypothèse de départ (H_7), selon laquelle la diversité intra-habitat est sous la double dépendance de facteurs locaux agissant sur la quantité des ressources et de facteurs supra-locaux déterminant la taille du réservoir d'espèces et la facilité pour les espèces du réservoir à coloniser ledit habitat.

L'ensemble des résultats acquis dans ces différentes études empiriques convergent vers les mêmes inférences en terme de mécanismes. La colonisation des fragments forestiers reposerait essentiellement sur des processus neutralistes, conditionnés par les capacités intrinsèque (vélocité des diaspores) et extrinsèque (configuration spatio-temporelle de la métacommunauté) de dispersion des espèces ; la qualité de l'habitat interviendrait de manière marginale, en filtrant les espèces du réservoir régional en fonction de leur auto-écologie (e.g. espèces calcicoles *vs.* calcifuges, espèces héliophiles *vs.* sciaphiles). Ce n'est qu'au bout d'un laps de temps excédant plusieurs siècles, lors de la maturation de la forêt, lorsque toutes les espèces ont eu le temps de se disperser dans l'ensemble de la métacommunauté, que la partition des niches pourrait se mettre en œuvre, via l'exclusion compétitive des espèces les moins adaptées par les plus aptes à exploiter les ressources du milieu (les « spécialistes » de l'habitat forestier ou espèces de « forêt ancienne »), ces dernières devenant dominantes ; mais les phénomènes de dominance induits par l'exclusion compétitive peuvent être largement contrecarrés par la récurrence des perturbations liées à l'exploitation forestière. Ces hypothèses mécanistiques sont en grande partie validées par notre étude expérimentale (*Chapitre 8*). Le recrutement des espèces de forêt ancienne semble en effet n'être que très faiblement limité par les conditions écologiques locales et leur établissement n'apparait absolument pas être contraint par la qualité du milieu, conformément à notre hypothèse de recherche (H_8). En revanche, les conditions locales des habitats forestiers anciens contraignent davantage la présence des espèces dites de forêt récente, puisque ces dernières montrent

des performances moindres dans ces environnements où l'épaisseur de la litière et où la faible luminosité au sol empêchent vraisemblablement leur établissement, en accord avec notre dernière hypothèse (H_9).

La déforestation, les changements d'usage des terres et la fragmentation des habitats sont considérées comme des causes majeures de l'érosion de la biodiversité à l'échelle planétaire (Wilcox & Murphy, 1985 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Tilman *et al.*, 1994). Il est donc urgent de comprendre quels sont les mécanismes à l'œuvre derrière ces phénomènes, afin de pouvoir prédire leurs effets sur la biodiversité à moyen et long termes, pour, éventuellement, tenter de les contrecarrer. Les travaux entrepris dans cette thèse y contribuent modestement, en ayant aidé à la compréhension des relations entre les diversités α, β et γ des espèces végétales vasculaires dans les fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles contrastés de Picardie. Un certain nombre de résultats ont d'ores-et-déjà été acquis tout au long de ces travaux, mais les nouvelles questions qu'ils soulèvent et les perspectives qu'ils ouvrent sont peut-être encore plus nombreuses.

Nous avons montré que la dynamique spatio-temporelle du paysage, telle qu'elle a été reconstruite à l'aide d'une approche empruntée à la biogéographie historique, était le principal moteur de la dynamique des métacommunautés forestières (*Chapitre 3*). A l'avenir, il est donc souhaitable d'accorder une attention particulière à ces facteurs historiques et paysagers dans toute étude macroécologique visant à comprendre la répartition actuelle des espèces et le fonctionnement des métacommunautés qu'elles constituent. Dans certains cas, il existe des archives floristiques disponibles pour les zones d'étude (e.g. herbiers, catalogues floristiques, articles descriptifs) ; il est alors possible de se livrer à des reconstitutions historiques plus précises de la flore (Van Calster *et al.*, 2008), voire de la végétation via une approche archéophytosociologique (Decocq *et al.*, 2004*b*), puis de les comparer à la flore/végétation actuelle pour en objectiver les changements et, éventuellement, de déduire les mécanismes sous-tendant ces changements (Van Calster *et al.*, 2008). Par ailleurs, dans la mesure où la dynamique des territoires est sous la double dépendance de facteurs physiques (e.g. climat, sols, relief) et humains (e.g. démographie, filières économiques), elle est au moins partiellement déterministe et doit donc pouvoir être prédite à l'aide de modèles, tels que des chaines de Markov par exemple (Mildén *et al.*, 2006). Une telle approche pourrait être entreprise à l'aide de nos données, pour peu que l'on puisse colliger les données relatives à la démographie humaine et aux facteurs socio-économiques dans les archives et/ou la littérature. La mise en relation des changements floristiques avec les changements paysagers pourrait alors être formalisée, ce qui faciliterait les comparaisons ultérieures entre différents secteurs géographiques et autoriserait des prédictions et des simulations.

De la même manière, les modèles statistiques construits pour expliquer la composition et la richesse spécifiques des communautés locales (*Chapitre 4*) sont prêts à être mis à l'épreuve sur d'autres terrains d'étude. C'est à cette condition qu'ils acquerront une valeur supra-régionale, que nous espérons au moins continentale. Nous aurions alors la démonstration que la modélisation par équations structurales est une méthode de choix pour l'analyse

fonctionnelle des systèmes complexes, donc pour implémenter une approche systémique quantitative des métacommunautés. A cet égard, l'application de ces modèles à des jeux de données provenant d'autres régions d'Europe tempérée dans le cadre du projet METAFOR et des travaux du réseau FLEUR (*Forest Loss EURope*) sera une première étape.

Toujours en matière de modélisation, mais cette fois-ci à l'échelle de la métacommunauté, nos résultats pourraient être utilisés pour paramétrer des modèles de dynamique des métapopulations/métacommunautés végétales, afin de tester si les communautés locales des fragments fonctionnent réellement en métacommunauté. Une telle approche permettrait de dépasser le stade empirique et de vérifier un certain nombre des hypothèses mécanistiques émises. Jusqu'ici, la recherche en macroécologie a surtout consisté à construire des modèles théoriques, à étudier leur sensibilité aux différents paramètres et à analyser différents scénarios plus ou moins proches de conditions réelles. Il existe très peu d'études empiriques cherchant à valider ces modèles théoriques (Dupré & Ehrlén, 2002 ; Leibold *et al.*, 2004). Dans cette thèse, nous avons délibérément suivi une voie opposée, en partant d'une analyse empirique pour permettre, ultérieurement, l'élaboration, la calibration et le paramétrage d'un modèle qui pourra quantifier les contributions relatives des capacités de dispersion des espèces et de la qualité de l'habitat dans la répartition des espèces forestières. En suivant une telle stratégie, nous espérons contribuer à l'obtention d'un modèle flexible qui puisse être un véritable outil de gestion et d'aménagement du territoire, en permettant d'analyser le fonctionnement effectif d'une métacommunauté et de simuler son fonctionnement potentiel, par exemple dans le cas où on ajouterait/supprimerait des fragments et/ou des corridors. Dans le contexte actuel du Grenelle de l'environnement et de la mise en place de trames vertes, un tel modèle constituerait un véritable outil d'aide à la décision. De même, en matière de gestion conservatoire et/ou restauratrice, appliqué aux métapopulations d'espèces rares et/ou en danger, ce type de modèle contribuerait efficacement à la conception de plan de gestion à une échelle paysagère. D'un point de vue plus fondamental, ces modèles pourraient permettre de revisiter certains problèmes d'écologie appliquée, comme la controverse SLOSS (*Single Large Or Several Small* ; Simberloff & Abele, 1976 ; Honnay *et al.*, 1999*a*) ou la notion, plus récente, de « dette d'extinction » (*Extinction debt* ; Tilman *et al.*, 1994 ; Vellend *et al.*, 2006 ; Cousins, 2009). Un questionnement qui est apparu au cours de nos travaux est celui de la relation structure – fonction des haies au sein des paysages bocagers (*Chapitres 4, 5, 6*). En effet, nos résultats ne permettent pas d'affirmer avec certitude que les haies servent effectivement de corridors écologiques pour les espèces forestières (Endels *et al.*, 2004 ; Wehling & Diekmann, 2009*a* ; 2009*b*) ; nous suspectons au contraire l'existence d'un délai non négligeable entre la création de la structure « haie » et les effets d'une fonction « corridor ». Si cette hypothèse était confirmée, par exemple en comparant les données empiriques aux prédictions d'un modèle correctement calibré, les conséquences seraient majeures pour l'implémentation des trames vertes...

Pour revenir aux conséquences de la fragmentation, nous avons montré que l' « effet lisière » était à l'origine d'un enrichissement considérable des fragments forestiers en espèces non forestières, ce dernier étant d'autant plus important que le système agricole est extensif (*Chapitres 4, 5, 6, 7*). Une perspective ouverte par ce travail serait de caractériser plus précisément la nature et l'intensité de cet effet lisière en fonction du type d'agriculture mené dans les parcelles agricoles connexes, mais aussi en fonction du type de gestion forestière dont bénéficie le fragment, ainsi que de l'âge et de l'isolement spatio-temporel de ce dernier. Sachant que dans nos paysages agricoles les lisières forestières sont aussi des habitats fortement menacés, une meilleure connaissance de leur fonctionnement est vivement souhaitable.

En conclusion, nos travaux démontrent la pertinence du concept de métacommunauté pour appréhender la dynamique de la biodiversité en environnement changeant, telle que la diversité de la flore vasculaire des fragments forestiers qui parsèment les paysages agricoles d'Europe occidentale. Nous avons pu préciser la nature des relations entre les diversités α (intra-fragment), β (inter-fragments) et γ (paysagère), tout en hiérarchisant les facteurs qui les régissent dans le temps et dans l'espace, et, ainsi, révéler la dualité entre processus déterministes (théorie des niches écologiques) et processus stochastiques (théorie neutralistes). L'échelle d'appréhension, tant spatiale que temporelle, des phénomènes écologiques est d'une importance cruciale dans la compréhension des mécanismes à l'œuvre, tout comme le sont le groupe d'espèces étudié (spécialistes *vs.* généralistes) et les métriques utilisées. La nature est complexe et l'application de ses lois est souvent biaisée par l'anthropisation généralisée des écosystèmes et des paysages ; c'est en mettant en œuvre des techniques adaptées à cette complexité multiscalaire (e.g. SEM et PCNM dans notre cas) que nous aurons une chance d'en démêler les mécanismes intimes. Espérons que cette thèse sera un encouragement à suivre cette voie.

Bibliographie

ABRAMS, P. A. 1995 Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* **76** (7), 2019–2027.

ADLER, P. B., HILLERISLAMBERS, J. & LEVINE, J. M. 2007 A niche for neutrality. *Ecology Letters* **10** (2), 95–104.

ADLER, P. B. & LAUENROTH, W. K. 2003 The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* **6** (8), 749–756.

ADLER, P. B., WHITE, E. P., LAUENROTH, W. K., KAUFMAN, D. M., RASSWEILER, A. & RUSAK, J. A. 2005 Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology* **86** (8), 2032–2039.

ADRIAENS, D., HONNAY, O. & HERMY, M. 2006 No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* **133** (2), 212–224.

AERTS, R. 1999 Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.* **50** (330), 29–37.

AGRESTE 2008 Mémento de la statistique agricole.

ALONSO, D., ETIENNE, R. S. & MCKANE, A. J. 2006 The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution* **21** (8), 451–457.

ARHONDITSIS, G., STOW, C., STEINBERG, L., KENNEY, M., LATHROP, R., MCBRIDE, S. & RECKHOW, K. 2006 Exploring ecological patterns with structural equation modeling and Bayesian analysis. *Ecological Modelling* **192** (3-4), 385–409.

ARRHENIUS, O. 1921 Species and area. *Journal of Ecology* **9**, 95–99.

BAETEN, L., JACQUEMYN, H., CALSTER, H. V., BEEK, E. V., DEVLAEMINCK, R., VERHEYEN, K. & HERMY, M. 2009 Low recruitment across life stages partly accounts for the slow colonization of forest herbs. *Journal of Ecology* **97** (1), 109–117.

BAIOCCHI, V. & LELO, K. 2005 Géoréférencement des plans historiques (du XVIIIe au XIXe siècle) de la ville de Rome, et leur comparaison avec les cartes actuelles. *Géomatique Expert* **45**, 42–47.

BALMFORD, A. & BOND, W. 2005 Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters* **8** (11), 1218–1234.

BARTHA, S. & ITTZÉS, P. 2001 Local richness-species pool ratio: a consequence of the species-area relationships. *Folia Geobotanica* **36** (1), 9–23.

BELL, G. 2000 The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist* **155** (5), 606–617.

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), 1401–1420.

BENTON, T. G., VICKERY, J. A. & WILSON, J. D. 2003 Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* **18** (4), 182–188.

BINI, L. M., VELHO, L. F. M. & LANSAC-TÔHA, F. A. 2003 The effect of connectivity on the relationship between local and regional species richness of testate amoebae (protozoa, rhizopoda) in floodplain lagoons of the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Oecologica* **24** (Supplement 1), S145–S151.

BLANCHET, F. G., LEGENDRE, P. & BORCARD, D. 2008 Forward selection of explanatory variables. *Ecology* **89** (9), 2623–2632.

DE BLOIS, S., DOMON, G. & BOUCHARD, A. 2002 Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* **105** (3), 355–367.

BOLLEN, K. A. 1989 *Structural Equations with Latent Variables*. Wiley-Interscience.

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), 51–68.

BORCARD, D., LEGENDRE, P., AVOIS-JACQUET, C. & TUOMISTO, H. 2004 Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85** (7), 1826–1832.

BOSSUYT, B., DECKERS, J. & HERMY, M. 1999*a* A field methodology for assessing man-made disturbance in forest soils developed in loess. *Soil Use and Management* **15** (1), 14–20.

BOSSUYT, B., HERMY, M. & DECKERS, J. 1999*b* Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* **87** (4), 629–638.

BOULLET, V. 1986 Les pelouses calcicoles (Festuco-Brometea) du domaine atlantique français et ses abords au nord de la Gironde et du Lot. PhD thesis, Université des Sciences et Techniques de Lille.

BOUTIN, C. & JOBIN, B. 1998 Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecological Applications* **8** (2), 544–557.

BRAUN-BLANQUET, J. 1964 *Pflanzensoziologische. Grundzüg der Vegetationskunde.*, 3rd edn. Springer, Wien-New York.

BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. 1977 Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58** (2), 445–449.

BRUNET, J. & VON OHEIMB, G. 1998 Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* **86** (3), 429–438.

BUREL, F. & BAUDRY, J. 2000 *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Editions Tec & Doc.

BUTAYE, J., JACQUEMYN, H. & HERMY, M. 2002 The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation. *Journal of Vegetation Science* **13**, 27–34.

CADENASSO, M., PICKETT, S. & GROVE, J. 2006 Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity* **3** (1), 1–12.

CADENASSO, M. L. & PICKETT, S. T. A. 2001 Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* **15** (1), 91–97.

CALEY, M. J. & SCHLUTER, D. 1997 The relationship between local and regional diversity. *Ecology* **78** (1), 70–80.

CAREY, S., OSTLING, A., HARTE, J. & MORAL, R. D. 2007 Impact of curve construction and community dynamics on the species-time relationship. *Ecology* **88** (9), 2145–2153.

CARLILE, D. W., SKALSKI, J. R., BATKER, J. E., THOMAS, J. M. & CULLINAN, V. I. 1989 Determination of ecological scale. *Landscape Ecology* **2** (4), 203–213.

CHALCRAFT, D. R., WILLIAMS, J. W., SMITH, M. D. & WILLIG, M. R. 2004 Scale dependence in the species-richness-productivity relationship: the role of species turnover. *Ecology* **85** (10), 2701–2708.

CHANDY, S., GIBSON, D. J. & ROBERTSON, P. A. 2006 Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology* **43** (4), 792–801.

CHASE, J. M. 2003 Community assembly: when should history matter? *Oecologia* **136** (4), 489–498.

CHASE, J. M. & LEIBOLD, M. A. 2003 *Ecological Niches: Linking classical and contempory approaches*. University of Chicago Press.

CHAVE, J. 2004 Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* **7** (3), 241–253.

CHAVE, J. & LEIGH, E. G. J. 2002 A spacially explicit neutral model of β-diversity in tropical forests. *Theorical Population Biology* **62**, 153–168.

CHESSON, P. 2000*a* General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology* **58** (3), 211–237.

CHESSON, P. 2000*b* Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31** (1), 343–366.

CHRISTENSEN, N. L. & PEET, R. K. 1984 Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* **72**, 25–36.

CLOUT, H. D. 1969 The increase in the grassland area of the Pays-de-Bray. *Erdkunde* **1**, 20–29.

COGBILL, C. V., BURK, J. & MOTZKIN, G. 2002 The forests of presettlement New England, USA: spatial and compositional patterns based on town proprietor surveys. *Journal of Biogeography* **29** (10-11), 1279–1304.

COLLINS, S. L., GLENN, S. M. & ROBERTS, D. W. 1993 The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science* **4** (2), 149–156.

COLWELL, R. K., MAO, C. X. & CHANG, J. 2004 Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* **85** (10), 2717–2727.

CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E. G. J., CHAVE, J., TERBORGH, J., FOSTER, R. B., PERCY NÚÑEZ, V., AGUILAR, S., R., V., VILLA, G., MULLER-LANDAU, H. C., LOSOS, E. & HUBBELL, S. P. 2002 Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**, 666–669.

CONNELL, J. H. 1978 Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** (4335), 1302–1310.

COOK, W. M., LANE, K. T., FOSTER, B. L. & HOLT, R. D. 2002 Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* **5** (5), 619–623.

CORBIT, M., MARKS, P. L. & GARDESCU, S. 1999 Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology* **87** (2), 220–232.

CORNELL, H. V. 1985 Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology* **66** (4), 1247–1260.

CORNELL, H. V. & LAWTON, J. H. 1992 Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* **61** (1), 1–12.

COTTENIE, K. 2005 Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* **8** (11), 1175–1182.

COUSINS, S. A. 2009 Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science* **20** (1), 3–7.

COUSINS, S. A. & AGGEMYR, E. 2008 The influence of field shape, area and surrounding landscape on plant species richness in grazed ex-fields. *Biological Conservation* **141** (1), 126–135.

COUSINS, S. A. & ERIKSSON, O. 2002 The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecology* **17** (6), 517–529.

COUSINS, S. A. O. & ERIKSSON, O. 2001 Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil. *Ecography* **24** (4), 461–469.

CRIST, T., VEECH, J., GERING, J. & SUMMERVILLE, K. 2003 Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α, β, and γ diversity. *The American Naturalist* **162** (6), 734–743.

DAMSCHEN, E. I., HADDAD, N. M., ORROCK, J. L., TEWKSBURY, J. J. & LEVEY, D. J. 2006 Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* **313** (5791), 1284–1286.

DE FRENNE, P., GRAAE, B., KOLB, A., BRUNET, J., CHABRERIE, O., COUSINS, S., DECOCQ, G., DHONDT, R., DIEKMANN, M., ERIKSSON, O., HEINKEN, T., HERMY, M., JÕGAR, Ü., SAGUEZ, R., SHEVTSOVA, A., STANTON, S., ZINDEL, R., ZOBEL, M. & VERHEYEN, K. 2010 Significant effects of temperature on the reproductive output of the forest herb *Anemone nemorosa* L. *Forest Ecology and Management* **259** (4), 809–817.

DECOCQ, G. 1997 Contribution à l'étude phytosociologique de l'actuelle Theoracia sylva (Thiérache, Aisne, France). Essai d'analyse systémique des phénomènes phytodynamiques. PhD thesis, Université de Lille 2.

DECOCQ, G., AUBERT, M., DUPONT, F., ALARD, D., SAGUEZ, R., WATTEZ-FRANGER, A., DE FOUCAULT, B., DELELIS-DUSOLLIER, A. & BARDAT, J. 2004*a* Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* **41** (6), 1065–1079.

DECOCQ, G., AUBERT, M., DUPONT, F., BARDAT, J., WATTEZ-FRANGER, A., SAGUEZ, R., DE FOUCAULT, B., ALARD, D. & DELELIS-DUSOLLIER, A. 2005 Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science* **62**, 313–323.

DECOCQ, G., DOYEN, B. & THUILLIER, P. 2004*b* Archéologie des milieux boisés en Picardie. *Revue archéologique de Picardie* **1** (1), 149–164.

DEMANGEON, A. 1973 *La Picardie et les régions voisines Artois - Cambrésis - Beauvaisis*. Librairie Guénégaud S.A.

DIAS, P. C. 1996 Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* **11** (8), 326–330.

DIEKMANN, M. & LAWESSON, J. 1999 Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern central to North Europe. *Folia Geobotanica* **34** (1), 127–141.

DORNELAS, M., CONNOLLY, S. R. & HUGHES, T. P. 2006 Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature* **440** (7080), 80–82.

DOYEN, B. 2003 Structuration d'un paysage. L'occupation du sol en Thiérache du XIe au XVIe siècle. PhD thesis, Université de Reims Champagne Ardennes.

DRAY, S. 2008 *spacemakeR: Spatial modelling*. R package version 0.0-3.

DRAY, S., LEGENDRE, P. & BLANCHET, G. 2009 *packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46)*. R package version 0.0-7.

DUBOIS, J.-J. 1986 L'utilisation des archives forestières et l'étude rétrospective des peuplements : un essai de cartographie statistique dans la forêt du Nouvion (Thiérache) au XVIIIe siècle. *Hommes et Terres du Nord* **2-3**, 214–220.

DUBOIS, J.-J. 1996 *L'uomo et la foresta*, chap. Espaces et paysages forestiers du Nord-Ouest de la France du XIIIe au XVIIIe siècles : l'apport de la biogéographie historique, pp. 253–296. Instituto F. Datini, Prato.

DUMBRELL, A. J., CLARK, E. J., FROST, G. A., RANDELL, T. E., PITCHFORD, J. W. & HILL, J. K. 2008 Changes in species diversity following habitat disturbance are dependent on spatial scale: theoretical and empirical evidence. *Journal of Applied Ecology* **45** (5), 1531–1539.

DUNCAN, R. P., BUCKLEY, H. L., URLICH, S. C., STEWART, G. H. & GERITZLEHNER, J. 1998 Small-scale species richness in forest canopy gaps: the role of niche limitation versus the size of the species pool. *Journal of Vegetation Science* **9** (3), 455–460.

DUPOUEY, J.-L., BACHACOU, J., COSSERAT, R., ABERDAM, S., VALLAURI, D., CHAPPART, G. & CORVISIER DE VILLÈLE, M.-A. 2007 Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Comité Français de Cartographie* **191**, 85–98.

DUPOUEY, J. L., DAMBRINE, E., LAFFITE, J. D. & MOARES, C. 2002 Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83** (11), 2978–2984.

DUPRÉ, C. 2000 How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions. *Oikos* **89** (1), 128–136.

DUPRÉ, C. & EHRLÉN, J. 2002 Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* **90** (5), 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), 693–698.

DÉSILETS, P. & HOULE, G. 2005 Effects of resource availability and heterogeneity on the slope of the species-area curve along a floodplain-upland gradient. *Journal of Vegetation Science* **16** (5), 487–496.

DÉSIRÉ, J.-P. & DÉSIRÉ-MARCHAND, J. 1989 *Picardie - Atlas*. Conseil Régional de Picardie.

EHRENREICH, H. & CROSBY, J. 1960 Herbage production is related to hardwood crown cover. *Journal of forestry* **58**, 564–565.

EHRLÉN, J. & ERIKSSON, O. 2000 Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* **81** (6), 1667–1674.

EHRLÉN, J., MUNZBERGOVÁ, Z., DIEKMANN, M. & ERIKSSON, O. 2006 Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment. *Journal of Ecology* **94** (6), 1224–1232.

ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. 1991 *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, , vol. 18. Scripta Geobotanica.

ELTON, C. 1927 *Animal Ecology*. London: Sigwick and Jackson.

ENDELS, P., ADRIAENS, D., VERHEYEN, K. & HERMY, M. 2004 Population structure and adult plant performance of forest herbs in three contrasting habitats. *Ecography* **27** (2), 225–241.

ETIENNE, R. & ALONSO, D. 2007 Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *Journal of Statistical Physics* **128** (1), 485–510.

ETIENNE, R. S. 2005 A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters* **8** (3), 253–260.

ETIENNE, R. S. 2007 A neutral sampling formula for multiple samples and an 'exact' test of neutrality. *Ecology Letters* **10** (7), 608–618.

ETIENNE, R. S. & ALONSO, D. 2005 A dispersal-limited sampling theory for species and alleles. *Ecology Letters* **8** (11), 1147–1156.

EWALD, J. 2003 The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? *Folia Geobotanica* **38** (4), 357–366.

FAHRIG, L. 2003 Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34** (1), 487–515.

FALISSARD, B. 1996 *Comprendre et utiliser les statistiques dans les sciences de la vie*. Masson, Paris.

FALKENGREN-GRERUP, U. 1995 Replacement of nutrient losses caused by acidification of a beech forest soil and its effects on transplanted field-layer species. *Plant and Soil* **168-169** (1), 187–193.

FALKENGREN-GRERUP, U., BRINK, D.-J. T. & BRUNET, J. 2006 Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40-80 years of forest growth on agricultural soils. *Forest Ecology and Management* **225** (1-3), 74–81.

FIETTE, A. 1960 *Le département de l'Aisne*. Bordas.

FIETTE, A. 1995 *L'Aisne des terroirs aux territoires*. La compagnie européenne de reportage et d'édition.

FLINN, K. M. & MARKS, P. L. 2007 Agricultural legacies in forest environments: tree communities, soil properties, and light availability. *Ecological Applications* **17** (2), 452–463.

FLINN, K. M. & VELLEND, M. 2005 Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3** (5), 243–250.

FLINN, K. M., VELLEND, M. & MARKS, P. 2005 Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA. *Journal of Biogeography* **32** (3), 439–452.

FORMAN, R. T. T. & BAUDRY, J. 1984 Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management* **8** (6), 495–510.

FORMAN, R. T. T. & GODRON 1986 *Landscape Ecology*. John Wiley, New York.

FOSSIER, R. 1968 *La terre et les hommes en Picardie - Tome II*. Faculté des Lettres et Sciences Humaines de Paris-Sorbonne.

FOX, J. 2008 *car: Companion to Applied Regression*. R package version 1.2-8.

FRECKLETON, R. & WATKINSON, A. 2002 Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology* **90** (3), 419–434.

FREEMARK, K. E., BOUTIN, C. & KEDDY, C. J. 2002 Importance of farmland habitats for conservation of plant species. *Conservation Biology* **16** (2), 399–412.

FREESTONE, A. L. & HARRISON, S. 2006 Regional enrichment of local assemblages is robust to variation in local productivity, abiotic gradients, and heterogeneity. *Ecology Letters* **9** (2), 95–102.

FREESTONE, A. L. & INOUYE, B. D. 2006 Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology* **87** (10), 2425–2432.

FRIDLEY, J., PEET, R., VAN DER MAAREL, E. & WILLEMS, J. 2006 Integration of local and regional species-area relationships from space-time species accumulation. *The American Naturalist* **168** (2), 133–143.

FRILEUX, P.-N. 1977 Les groupements végétaux du Pays-de-Bray. PhD thesis, Université de Rouen.

GABRIEL, D., ROSCHEWITZ, I., TSCHARNTKE, T. & THIES, C. 2006 Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications* **16** (5), 2011–2021.

GASTON, K. J. 2000 Global pattern in biodiversity. *Nature* **405**, 220–227.

GASTON, K. J. & CHOWN, S. L. 2005 Neutrality and the niche. *Functional Ecology* **19** (1), 1–6.

GERHARDT, F. & FOSTER, D. R. 2002 Physiographical and historical effects on forest vegetation in central New England, USA. *Journal of Biogeography* **29** (10-11), 1421–1437.

GERING, J. C. & CRIST, T. O. 2002 The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters* **5** (3), 433–444.

GILBERT, B. & LECHOWICZ, M. J. 2004 Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *PNAS* **101** (20), 7651–7656.

GILPIN, M. E. & SOULÉ, M. E. 1986 *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, chap. Minimum Viable Populations: the processes of species extinctions, pp. 19–34. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachussetts USA.

GOWER, J. C. 1971 A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* **27**, 857–871.

GRAAE, B. 2000 The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. *Journal of Vegetation Science* **11** (6), 881–892.

GRAAE, B. J., HANSEN, T. & SUNDE, P. B. 2004 The importance of recruitment limitation in forest plant species colonization: a seed sowing experiment. *Flora* **199**, 263–270&.

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), 720–731.

GRAAE, B. J., SUNDE, P. B. & FRITZBØGER, B. 2003 Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *Forest Ecology and Management* **177** (1-3), 179–190.

GRACE, J. 1999 The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **2**, 1–28.

GRACE, J. B. 2006 *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press.

GRACE, J. B. & KEELEY, J. E. 2006 A Structural Equation Model Analysis Of Postfire Plant Diversity In California Shrublands. *Ecological Applications* **16** (2), 503–514.

GRACE, J. B. & PUGESEK, B. H. 1997 A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *The American Naturalist* **149** (3), 436–460.

GRASHOF-BOKDAM, C. 1997 Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science* **8** (1), 21–28.

GRAVEL, D., CANHAM, C. D., BEAUDET, M. & MESSIER, C. 2006 Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* **9** (4), 399–409.

GRIME, J. 1973 Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* **242**, 344–347.

GRIME, J., HODGSON, J. & HUNT, R. 2007 *Comparative Plant Ecology, a functional approach to common British species*, 2nd edn. Castlepoint Press, Colvend, Dalbeattie, Kirkcudbrightshire.

GRIME, J. P. 1977 Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111** (982), 1169.

GRINNELL, J. 1917 The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* **34**, 427–433.

GUSTAFSSON, C. & EHRLÉN, J. 2003 Effects of intraspecific and interspecific density on the demography of a perennial herb, *Sanicula europaea*. *Oikos* **100** (2), 317–324.

HAILA, Y. 1999 *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, chap. Islands and fragments, pp. 283–306. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

HANSKI, I. 1994 Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **9** (4), 131–135.

HANSKI, I. 1998 Metapopulations dynamics. *Nature* **396**, 41–49.

HANSKI, I. 1999 *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.

HARRISON, S. & BRUNA, E. 1999 Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22** (3), 225–232.

HARRISON, S., SAFFORD, H. D., GRACE, J. B., VIERS, J. H. & DAVIES, K. F. 2006 Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in california. *Ecological Monographs* **76** (1), 41–56.

HE, F. 2005 Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology* **19** (1), 187–193.

HEINKEN, T. 2004 Migration of an annual myrmecochore: a four year experiment with *Melampyrum pratense* L. *Plant Ecology* **170** (1), 55–72.

HELM, A., HANSKI, I. & PÄRTEL, M. 2006 Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* **9** (1), 72–77.

HELMS, J. & MUNZEL, U. 2007 npmc: Nonparametric Multiple Comparisons. R package version 1.0-7. .

HERBÉN, T. 2000 Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect. *Journal of Vegetation Science* **11**, 123–126.

HERMY, M. 1994 *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change*, chap. Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands, pp. 134–141. Berlin, Germany: Springer-Verlaglandscapes.

HERMY, 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), 9–22.

HERMY, M. & STIEPERAERE, H. 1981 An indirect gradient analysis of the ecological relationships between ancient and recent reiverine woodlands to the south of Bruges (Flanders, Belgium). *Plant Ecology* **44** (1), 43–49.

HERMY, M., VANDEN BREMT, P. & TACK, G. 1993 *European Forest Reserves*, chap. Effects of site history on woodland vegetation, pp. 219–233. Pudoc, Wageningen, NL.

HERMY, 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), 361–371.

HILLEBRAND, H. & BLENCKNER, T. 2002 Regional and local impact on species diversity - from pattern to processes. *Oecologia* **132** (4), 479–491.

HOLT, R. D., LAWTON, J. H., POLIS, G. A. & MARTINEZ, N. D. 1999 Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80** (5), 1495–1504.

HOLYOAK, M., LEIBOLD, M. & HOLT, R. D. 2005 *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press.

HOLYOAK, M. & RAY, C. 1999 A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters* **2** (5), 273–275.

HONNAY, O., HERMY, M. & COPPIN, P. 1999*a* 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), 73–84.

HONNAY, O., HERMY, M. & COPPIN, P. 1999*b* Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* **115** (2-3), 157–170.

HONNAY, O., JACQUEMYN, H., BOSSUYT, B. & HERMY, M. 2005 Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* **166** (3), 723–736.

HONNAY, O., VERHEYEN, K., BUTAYE, J., JACQUEMYN, H., BOSSUYT, B. & HERMY, M. 2002 Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* **5** (4), 525–530.

HUBBELL, S. P. 2001 *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

HUSTON, M. A. 1994 *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press.

HUSTON, M. A. 1999 Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* **86** (3), 393–401.

HUTCHINSON, G. E. 1957 Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**, 415–427.

HÉRAULT, B. 2007 Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9** (2), 71–78.

JACKSON, S. T. & SAX, D. F. 2009 Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* **In Press, Corrected Proof**, –.

JACQUEMYN, H., BRYS, R. & HERMY, M. 2002 Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscapes. *Oecologia* **130** (4), 617–625.

JACQUEMYN, H., BUTAYE, J., DUMORTIER, M., HERMY, M. & LUST, N. 2001*a* Effects of age and distance on the composition of mixed deciduous forest fragments in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* **12**, 635–642.

JACQUEMYN, H., BUTAYE, J. & HERMY, M. 2001*b* Forest Plant Species Richness in Small, Fragmented Mixed Deciduous Forest Patches: The Role of Area, Time and Dispersal Limitation. *Journal of Biogeography* **28**, 801–812.

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), 768–776.

JANZEN, D. H. 1983 No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* **41**, 402–410.

JONES, M., TUOMISTO, H., BORCARD, D., LEGENDRE, P., CLARK, D. & OLIVAS, P. 2008 Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia* **155** (3), 593–604.

JÖRESKOG, K. & SÖRBOM, D. 1993 *LISREL 8: User's Reference Guide*. Scientific Software International.

KARST, J., GILBERT, B. & LECHOWICZ, M. J. 2005 Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* **86** (9), 2473–2486.

KEDDY, P. A. 1992 Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157–164.

KELLY, C. K., BOWLER, M. G., PYBUS, O. & HARVEY, P. H. 2008 Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. *Ecology* **89** (4), 962–970.

KIRBY, K. & WATKINS, C. 1998 *The ecological history of European forests*. CAB International, Wallingford.

KIRBY, K. J., BINES, T., BURN, A., MACKINTOSH, J., PITKIN, P. & SMITH, I. 1986 Seasonal and observer differences in vascular plant records from British woodlands. *Journal of Ecology* **74**, 123–131.

KLEIJN, D. & SNOEIJING, G. I. J. 1997 Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology* **34**, 1413–1425.

KOERNER, W., DUPOUEY, J. L., DAMBRINE, E. & BENOIT, M. 1997 Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology* **85**, 351–358.

KOLB, A. & DIEKMANN, M. 2005 Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* **19** (3), 929–938.

KOLEFF, P. & GASTON, K. J. 2002 The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology & Biogeography* **11** (5), 363–375.

KOLEFF, P., GASTON, K. J. & LENNON, J. J. 2003 Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**, 367–382.

KRAUSS, J., KLEIN, A.-M., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2004 Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation* **13** (8), 1427–1439.

KRAUSS, J., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2003 How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* **30** (6), 889–900.

KREBS, C. J. 2000 *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Benjamin-Cummings Publishing Company.

KUUSSAARI, M., BOMMARCO, R., HEIKKINEN, R. K., HELM, A., KRAUSS, J., LINDBORG, R., ÖCKINGER, E., PÄRTEL, M., PINO, J., RODÀ, F., STEFANESCU, C., TEDER, T., ZOBEL, M. & STEFFAN-DEWENTER, I. 2009 Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **24** (10), 564–571.

LACK, D. 1976 *Island biology: illustrated by the land birds of Jamaica*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.

LALIBERTÉ, E., PAQUETTE, A., LEGENDRE, P. & BOUCHARD, A. 2009 Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* **159** (2), 377–388.

LANDE, R. 1987 Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *The American Naturalist* **130** (4), 624.

LANDE, R. 1988 Genetics and demography in biological conservation. *Science* **241** (4872), 1455–1460.

LAUGHLIN, D. C. & ABELLA, S. R. 2007 Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological Modelling* **205** (1-2), 231–240.

LAURANCE, W. F. 2008 Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* **141** (7), 1731–1744.

LAURANCE, W. F., NASCIMENTO, H. E. M., LAURANCE, S. G., ANDRADE, A., EWERS, R. M., HARMS, K. E., LUIZÃO, R. C. C. & RIBEIRO, J. E. 2007 Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE* **2** (10), e1017.

LAWESSON, J. E., DE BLUST, G., GRASHOF, C., FIRBANK, L., HONNAY, O., HERMY, M., HOBITZ, P. & JENSEN, L. M. 1998 Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* **106** (2-3), 235–245.

LAWTON, J. H. 1999 Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**, 177–192.

LEGENDRE, P., BORCARD, D. & PERES-NETO, P. R. 2005 Analysing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75** (4), 435–450.

LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. 2001 Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129** (2), 271–280.

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998 *Numerical Ecology (second English Edition)*. Elsevier.

LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. 2004 The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7** (7), 601–613.

LEIBOLD, M. A. & MCPEEK, M. A. 2006 Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* **87** (6), 1399–1410.

LENGAGNE, J. 2005 *La forêt de Crécy-en-Ponthieu. 1400 ans d'histoire*. La vague verte.

LENNON, J. J., KOLEFF, P., GREENWOOD, J. J. D. & GASTON, K. J. 2001 The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**, 966–979.

LEPŠ, J. & HADINCOVÁ, V. 1992 How reliable are our vegetation analyses? *Journal of Vegetation Science* **3** (1), 119–124.

LEVEY, D. J., BOLKER, B. M., TEWKSBURY, J. J., SARGENT, S. & HADDAD, N. M. 2005 Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* **309** (5731), 146–148.

LEVIN, S. A. 1992 The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. Macarthur award lecture. *Ecology* **73** (6), 1943–1967.

LEVINS, R. 1969 Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**, 237–240.

LINDBORG, R. & EHRLÉN, J. 2002 Evaluating the Extinction Risk of a Perennial Herb: Demographic Data versus Historical Records. *Conservation Biology* **16** (3), 683–690.

LINDBORG, R. & ERIKSSON, O. 2004 Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* **85** (7), 1840–1845.

LINDO, Z. & WINCHESTER, N. 2009 Spatial and environmental factors contributing to patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite diversity across spatial scales. *Oecologia* **160** (4), 817–825.

LOEHLE, C. & LI, B.-L. 1996 Habitat destruction and the extinction debt revisited. *Ecological Applications* **6** (3), 784–789.

LOREAU, M. 2000 Are communities saturated ? On the relationship between, α, β and γ diversity. *Ecology Letters* **3**, 73–76.

LOREAU, M., MOUQUET, N. & GONZALEZ, A. 2003 Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proc Natl Acad Sci U S A* **100** (22), 12765–12770.

LÉVÊQUE, C. & MOUNOLOU, J.-C. 1999 *Biodiversity*. Wiley.

VAN DER MAAREL, E., NOEST, V. & PALMER, M. W. 1995 Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? *Journal of Vegetation Science* **6** (5), 741–752.

MACARTHUR, R., RECHER, H. & CODY, M. 1966 On the relation between habitat selection and species diversity. *The American Naturalist* **100** (913), 319–332.

MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. . 1967 *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1963 An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**, 373–387.

MALAEB, Z. A., SUMMERS, J. K. & PUGESEK, B. H. 2000 Using structural equation modeling to investigate relationships among ecological variables. *Environmental and Ecological Statistics* **7** (1), 93–111.

MANN, C. C. & PLUMMER, M. L. 1995 Conservation biology: are wildlife corridors the right path? *Science* **270** (5241), 1428–1430.

MARRS, R. H. 1993 Soil fertility and nature conservation in Europe: theoretical consideration and practical management solutions. *Advanced in Ecological Research* **24**, 241–300.

MARSHALL, E. J. P. & MOONEN, A. C. 2002 Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **89** (1-2), 5–21.

MATLACK, G. R. 1994 Plant species migration in a mixed-history forest landscape in Eastern North America. *Ecology* **75** (5), 1491–1502.

MATTHIES, D., BRÄUER, I., MAIBOM, W. & TSCHARNTKE, T. 2004 Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* **105** (3), 481–488.

MAURY, A. 1994 *Les forêts de la Gaule et de l'ancienne France*. Jean De Bonnot.

MCCOLLIN, D., JACKSON, J. I., BUNCE, R. G. H., BARR, C. J. & STUART, R. 2000 Hedgerows as habitat for woodland plants. *Journal of Environmental Management* **60** (1), 77–90.

MCCUNE, B. & GRACE, J. B. 2002 *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design.

MCGILL, B. J., ETIENNE, R. S., GRAY, J. S., ALONSO, D., ANDERSON, M. J., BENECHA, H. K., DORNELAS, M., ENQUIST, B. J., GREEN, J. L., HE, F., HURLBERT, A. H., MAGURRAN, A. E., MARQUET, P. A., MAURER, B. A., OSTLING, A., SOYKAN, C. U., UGLAND, K. I. & WHITE, E. P. 2007 Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* **10** (10), 995–1015.

MCGILL, B. J., MAURER, B. A. & WEISER, M. D. 2006 Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* **87** (6), 1411–1423.

MELS, G. 2004 *LISREL for Windows: Getting Started Guide*. SSI Scientific Software International.

MILDÉN, M., MÜNZBERGOVÁ, Z., HERBEN, T. & EHRLÉN, J. 2006 Metapopulation dynamics of a perennial plant, *Succisa pratensis*, in an agricultural landscape. *Ecological Modelling* **199** (4), 464–475.

MOSER, D., ZECHMEISTER, H. G., PLUTZAR, C., SAUBERER, N., WRBKA, T. & GRABHERR, G. 2002 Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology* **17** (7), 657–669.

MOTZKIN, G., EBERHARDT, R., HALL, B., FOSTER, D. R., HARROD, J. & MACDONALD, D. 2002 Vegetation variation across Cape Cod, Massachusetts: environmental and historical determinants. *Journal of Biogeography* **29** (10-11), 1439–1454.

MOTZKIN, G., FOSTER, D., ALLEN, A., HARROD, J. & BOONE, R. 1996 Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. *Ecological Monographs* **66** (3), 345–365.

MOUQUET, N. & LOREAU, M. 2002 Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* **159** (4), 420–426.

MOUQUET, N. & LOREAU, M. 2003 Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist* **162**, 544–557.

MOUQUET, N., MILLER, T. E., DAUFRESNE, T. & KNEITEL, J. M. 2006 Consequences of varying regional heterogeneity in source-sink metacommunities. *Oikos* **113** (3), 481–488.

MUNEEPEERAKUL, R., BERTUZZO, E., LYNCH, H. J., FAGAN, W. F., RINALDO, A. & RODRIGUEZ-ITURBE, I. 2008 Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi-Missouri basin. *Nature* **453** (7192), 220–222.

MURPHY, H. T. & LOVETT-DOUST, J. 2004 Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* **105** (1), 3–14.

MURRELL, D. J., PURVES, D. W. & LAW, R. 2001 Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **16** (10), 529–530.

NEKOLA, J. C. & WHITE, P. S. 1999 The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* **26**, 867–878.

NESS, J. & MORIN, D. 2008 Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation* **141** (3), 838–847.

NICHOLSON, S. A. & MONK, C. D. 1974 Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology* **55**, 1075–1085.

OBERDORFER, E., MÜLLER, T., KORNECK, D., LIPPERT, W., MARKGRAF-DANNENBERG, I., PATZKE, E. & WEBER, H. 1990 *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*, 6th edn. Ulmer, Stuttgart.

OKSANEN, J., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, B. & STEVENS, M. H. H. 2007 *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.8-8.

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), 153–166.

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), 2614–2625.

PETERKEN, G. & GAME, M. 1981 Historical factors affecting the distribution of *Mercurialis perennis* in central Lincolnshire. *Journal of Ecology* **69**, 781–796.

PETERKEN, G. F. & GAME, M. 1984 Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodland of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* **72**, 155–182.

PETERSEN, P. M. & PHILIPP, M. 2001 Implantation of forest plants in a wood on former arable land: a ten year experiment. *Flora* **196**, 286–291.

PIESSENS, K. & HERMY, M. 2006 Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation* **132** (3), 382–394.

PIGOTT, C. D. 1971 Analysis of the response of *urtica dioica* to phosphate. *New Phytologist* **70** (5), 953–966.

PIGOTT, C. D. & TAYLOR, K. 1964 The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorus in the soil. *Journal of Ecology* **33**, 175–185.

PIMM, S. L., JONES, H. L. & DIAMOND, J. 1988 On the risk of extinction. *The American Naturalist* **132** (6), 757–785.

PLUE, J., HERMY, M., VERHEYEN, K., THUILLIER, P., SAGUEZ, R. & DECOCQ, G. 2008 Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecology* **23** (6), 673–688.

PRESTON, F. W. 1960 Time and space and the variation of species. *Ecology* **41** (4), 611–627.

PRÉVOSTO, B., DAMBRINE, E., MOARES, C. & CURT, T. 2004 Effects of volcanic ash chemistry and former agricultural use on the soils and vegetation of naturally regenerated woodlands in the Massif Central, France. *CATENA* **56** (1-3), 239–261.

PULLIAM, H. R. 1988 Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* **132** (5), 652.

PÄRTEL, M. 2002 Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scales. *Ecology* **83** (9), 2361–2366.

PÄRTEL, M., MÄNDLA, R. & ZOBEL, M. 1999 Landscape history of a calcareous (alvar) grassland in Hanila, western Estonia, during the last three hundred years. *Landscape Ecology* **14** (2), 187–196.

PÄRTEL, M., ZOBEL, M., LIIRA, J. & ZOBEL, K. 2000 Species richness limitations in productive and oligotrophic plant communities. *Oikos* **90** (1), 191–193.

PÄRTEL, M., ZOBEL, M., ZOBEL, K. & VAN DER MAAREL, E. 1996 The species pool and its relation to species richness: evidence from estonian plant communities. *Oikos* **75**, 111–117.

R DEVELOPMENT CORE TEAM 2007 *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0.

RAUP, D. M. & CRICK, R. E. 1979 Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* **53**, 1213–1227.

RICKLEFS, R. E. 1987 Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science* **235** (4785), 167–171.

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 and Systematics* **35** (1), 491–522.

RIVADENEIRA, M. M., FERNANDEZ, M. & NAVARRETE, S. A. 2002 Latitudinal trends of species diversity in rocky intertidal herbivore assemblages: spatial scale and the relationship between local and regional species richness. *Mar Ecol Prog Ser* **245**, 123–131.

ROBINSON, R. A. & SUTHERLAND, W. J. 2002 Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* **39** (1), 157–176.

ROGERS, D. A., ROONEY, T. P., HAWBAKER, T. J., RADELOFF, V. C. & WALLER, D. M. 2009 Paying the extinction debt in southern wisconsin forest understories. *Conservation Biology* **23** (6), 1497–1506.

ROSENZWEIG, M. L. 1995 *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.

ROY, V. & BLOIS, S. D. 2006 Using functional traits to assess the role of hedgerow corridors as environmental filters for forest herbs. *Biological Conservation* **130** (4), 592–603.

SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. 1991 Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5** (1), 18–32.

SCHEINER, S. M. 2003 Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* **12** (6), 441–447.

SCHMIDA, A. & WILSON, M. V. 1985 Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12** (1), 1–20.

SCHULZE, E.-D., MISCHI, G., ASCHE, G. & BORNER, A. 2007 Land-use history and succession of *Larix decidua* in the Southern Alps of Italy-an essay based on a cultural history study of Roswitha Asche. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **202** (8), 705–713.

SEABLOOM, E. W., BJORNSTAD, O. N., BOLKER, B. M. & REICHMAN, O. J. 2005 Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* **75** (2), 199–214.

SIMBERLOFF, D., FARR, J. A., COX, J. & MEHLMAN, D. W. 1992 Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* **6** (4), 493–504.

SIMBERLOFF, D. S. & ABELE, L. G. 1976 Island biogeography theory and conservation practice. *Science* **191** (4224), 285–286.

SINGLETON, R., GARDESCU, S., MARKS, P. L. & GEBER, M. A. 2001 Forest herb colonization of postagricultural forests in central New York State, USA. *Journal of Ecology* **89** (3), 325–338.

SRIVASTAVA, D. S. 1999 Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* **68** (1), 1–16.

STAAF, H. 1992 Performance of some field-layer vegetation species introduced into an acid beech forest with mor soil. *Acta Oecologica* **13**, 753–765.

STOLL, P. & PRATI, D. 2001 Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* **82** (2), 319–327.

THERNEAU, T. & LUMLEY, T. 2009 *survival: Survival analysis, including penalised likelihood*. R package version 2.35-4.

THUILLER, W., SLINGSBY, J. A., PRIVETT, S. D. J. & COWLING, R. M. 2007 Stochastic species turnover and stable coexistence in a species-rich, fire-prone plant community. *PLoS ONE* **2** (9), e938–.

TILMAN, D. 1982 *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

TILMAN, D. 1994 Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* **75** (1), 2–16.

TILMAN, D., MAY, R. M., LEHMAN, C. L. & NOWAK, M. A. 1994 Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**, 65–66.

TILMAN, D. & PACALA, S. 1993 The maintenance of species richness in plant communities. *Species Diversity in Ecological Communities*, chap. 2, pp. 13–25. The university of Chicago press.

TURNBULL, L. A., CRAWLEY, M. J. & REES, M. 2000 Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* **88**, 225–238.

TURNER, M. G., GARDNER, R. H. & O'NEILL, R. V. 2001 *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer Science.

UGLAND, K. I., GRAY, J. S. & ELLINGSEN, K. E. 2003 The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* **72** (5), 888–897.

URIARTE, M. & REEVE, H. K. 2003 Matchmaking and species marriage: a game-theory model of community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100** (4), 1787–1792.

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** (5), 927–936.

VANDERMEER, J. & CARVAJAL, R. 2001 Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* **158** (3), 211–220.

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), 222–227.

VEECH, J. A., SUMMERVILLE, K. S., CRIST, T. O. & GERING, J. C. 2002 The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* **99** (1), 3–9.

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** (2), 343–351.

VELLEND, M. 2001 Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* **12** (4), 545–552.

VELLEND, M. 2003 Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* **84**, 1158–1164.

VELLEND, M. 2004 Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology* **85** (11), 3043–3055.

VELLEND, M. 2005 Land-use history and plant performance in populations of *Trillium grandiflorum*. *Biological Conservation* **124** (2), 217–224.

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), 565–573.

VELLEND, M., VERHEYEN, K., JACQUEMYN, H., KOLB, A., VAN CALSTER, H., PETERKEN, G. & HERMY, M. 2006 Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* **87** (3), 542–548.

VERHEYEN, K., BOSSUYT, B., HERMY, M. & TACK, G. 1999 The land use history (1278-1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography* **26** (5), 1115–1128.

VERHEYEN, K., BOSSUYT, B., HONNAY, O. & HERMY, M. 2003*a* Herbaceous plant community structure of ancient and recent forests in two contrasting forest types. *Basic and Applied Ecology* **4** (6), 537–546.

VERHEYEN, K., FASTENAEKELS, I., VELLEND, M., DE KEERSMAEKER, L. & HERMY, M. 2006 Landscape factors and regional differences in recovery rates of herb layer richness in Flanders (Belgium). *Landscape Ecology* **21** (7), 1109–1118.

VERHEYEN, K., GUNTENSPERGEN, G. R., BIESBROUCK, B. & HERMY, M. 2003*b* An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* **91** (5), 731–742.

VERHEYEN, K. & HERMY, M. 2001*a* The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *Journal of Ecology* **89** (5), 829–840.

VERHEYEN, K. & HERMY, M. 2001*b* Spatio-temporal colonization patterns of forest plant species in a mixed deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **12** (4), 567–578.

VERHEYEN, K. & HERMY, M. 2004 Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science* **15**, 125–134.

VERHEYEN, K., HONNAY, O., MOTZKIN, G., HERMY, M. & FOSTER, D. R. 2003*c* Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* **91** (4), 563–577.

VOLKOV, I., BANAVAR, J. R., HE, F., HUBBELL, S. P. & MARITAN, A. 2005 Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* **438** (7068), 658–661.

VOLKOV, I., BANAVAR, J. R., HUBBELL, S. P. & MARITAN, A. 2003 Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* **424** (6952), 1035–1037.

WAIDE, R. B., WILLIG, M. R., STEINER, C. F., MITTELBACH, G., GOUGH, L., DODSON, S. I., JUDAY, G. P. & PARMENTER, R. 1999 The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30** (1), 257–300.

WEHLING, S. & DIEKMANN, M. 2009*a* Hedgerows as an environment for forest plants: a comparative case study of five species. *Plant Ecology* **204** (1), 11–20.

WEHLING, S. & DIEKMANN, M. 2009*b* Importance of hedgerows as habitat corridors for forest plants in agricultural landscapes. *Biological Conservation* **142** (11), 2522–2530.

WHITTAKER, R. H. 1960 Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30** (3), 279–338.

WHITTAKER, R. H. 1972 Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21** (2/3), 213–251.

WIENS, J. A. 1989 Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3** (4), 385–397.

WILCOX, B. A. & MURPHY, D. D. 1985 Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* **125** (6), 879.

WILLI, J., MOUNTFORD, J. & SPARKS, T. 2005 The modification of ancient woodland ground flora at arable edges. *Biodiversity and Conservation* **14** (13), 3215–3233.

WILSON, J. B., GITAY, H. & AGNEW, A. D. Q. 1987 Does niche limitation exist? *Functional Ecology* **1**, 391–397.

WOHLGEMUTH, T. & GIGON, A. 2003 Calcicole plant diversity in Switzerland may reflect a variety of habitat templets. *Folia Geobotanica* **38** (4), 443–452.

WOOTON, J. T. 2005 Field parameterization and experimental test of neutral theory of biodiversity. *Nature* **433**, 309–312.

WRIGHT, J. P., FLECKER, A. S. & JONES, C. G. 2003 Local vs. landscape controls on plant species richness in beaver meadows. *Ecology* **84** (12), 3162–3173.

WUERTZ, D. 2007 *fBasics: Rmetrics - Markets and Basic Statistics*. R package version 260.72.

WULF, M. 1994 Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel "historisch alter Wälder". *NNA-Berichte* **7** (3), 3–14.

WULF, M. 2004 Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management* **195** (1-2), 191–204.

ZHANG, Q.-G., BUCKLING, A. & GODFRAY, H. C. J. 2009 Quantifying the relative importance of niches and neutrality for coexistence in a model microbial system. *Functional Ecology* **23** (6), 1139–1147.

ZOBEL, M. 1997 The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* **12** (7), 266–269.

ZOBEL, M., OTSUS, M., LIIRA, J., MOORA, M. & MOLS, T. 2000 Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* **81** (12), 3274–3282.

Table des figures

1.1 Illustration de l'isolement des fragments dans le paysage agricole de champs ouverts (en haut à gauche et en bas) ; dans un paysage de bocage (en haut à droite), où les fragments sont connectés entre eux par des haies. 2

1.2 Représentation schématique des niches écologiques sous la forme d'hypervolumes ou chaque couleur représente la niche écologique d'une espèce. 6

1.3 Photographies illustrant l'hétérogénéité dans les forêts picardes : layons forestiers (en haut à gauche), coupes forestières (en haut à droite), rivières (en bas à gauche), mares (au centre), tourbière bombée à sphaignes (en bas à droite). 7

1.4 Photographies de trois espèces herbacées « spécialistes forestières ». En haut à gauche, *Anemone nemorosa* ; en bas à gauche, *Hyacinthoides non-scripta* ; à droite *Primula elatior*. 9

2.1 Localisation des neuf fenêtres d'étude dans la région Picardie (a) et représentation des fragments forestiers (pour les fenêtres de bocage et de champs ouverts) et des fragments virtuels (pour les fenêtres de forêt non fragmentée) dans chaque fenêtre paysagère (b). Les haies sont également figurées. Les fenêtres de l'Oise sont localisées dans le Pays-de-Bray (B), celles de la Somme aux alentours de la forêt de Crécy (C) pour FC et OC et dans le Vimeu pour BC, et celles de l'Aisne en Thiérache (T) pour FT et BT et dans le Vermandois pour OT. 17

2.2 Images satellites des neuf fenêtres d'étude de 5x5 km (Google Earth 2009). La première ligne est le département de l'Oise, la seconde celui de la Somme et la dernière celui de l'Aisne. La première colonne sont les forêts non fragmentées, la deuxième les paysages de bocage et la dernière les paysages de champs ouverts. 18

2.3 Cartes géologiques des neuf fenêtres d'études, scannées, géoréférencées et digitalisées d'après les cartes au 1/50 000e du Bureau de Recherche Géologiques et Minières. 20

2.4 Image satellite de la forêt du Nouvion, Thiérache. (Google Earth, 2009). 24

3.1 Représentation des 6 fenêtres d'étude de 20x20 km en Picardie. Trois fenêtres sont centrées sur un paysage de champs ouverts (les fenêtres O) et trois autres sur un paysage de bocage (les fenêtres B). . 27

3.2 Localisation des fenêtres d'étude floristique de 5x5 km au Nord de l'Aisne. 29

3.3 Dynamique du paysage forestier des 6 fenêtres paysagères entre la fin du XVIIIe siècle et 2002 pour le nombre de fragments forestiers (a), la superficie forestière totale (b), le périmètre forestier total (c) et le rapport surface/périmètre moyen (d). 31

3.4 Dynamique du paysage forestier pour chacune des fenêtres paysagères avec le nombre de fragments forestiers total (a), la surface forestière totale (b), le périmètre forestier total (c) et le ratio surface/périmètre moyen (d). Pour chaque fenêtre, les 4 dates successives sont représentées de gauche à droite de 1760 (en noir), 1880, 1950 et 2002 (en gris clair). Les fenêtres O correspondant aux fenêtres de champs ouverts et les fenêtres B aux fenêtres bocagères, et les chiffres suivants correspondent en 1 au département de la Somme, 2 au département de l'Oise et 3 à celui de l'Aisne. 33

3.5 Représentation des deux premiers axes de l'analyse en composante principale. Chaque ligne correspondant à la trajectoire de chacune de nos fenêtres paysagères. Les fenêtres O correspondant aux fenêtres de champs ouverts et les fenêtres B aux fenêtres bocagères, et les chiffres suivants correspondent en 1 au département de la Somme, 2 au département de l'Oise et 3 à celui de l'Aisne. Nb est le nombre de fragments forestiers, P le périmètre total, S la surface totale, Pm le périmètre moyen de chaque fragment et Sm leur surface moyenne, R le ratio surface/périmètre moyen, F la fragmentation (nombre de fragments/surface) et Fo l'indice de forme. 34

4.1 Diagrammes définis par les trois premiers axes de la NMS. a-c sont les projections des fragments forestiers dont la taille des points est proportionnelle à leur richesse ; les symboles correspondent aux fenêtres paysagères : ronds blancs = Beauvaisis, carrés blancs = Vermandois, triangles blancs = Ponthieu, triangles noirs = Vimeu, cercles noirs = Pays-de-Bray, carrés noirs = Thiérache (Voir aussi Tab. 4.1). b-d sont les projections des espèces. a-b sont les diagrammes des axes 1 et 2 et c-d sont les diagrammes des axes 2 et 3. Pour des raisons évidentes de clarté, les espèces présentées sont : *Adomos : Adoxa moschatellina, Agrcan : Agrostis canina, Agreup : Agrimonia eupatoria, Alnglu : Alnus glutinosa, Antodo : Anthoxanthum odoratum, Antsyl : Anthriscus sylvestris, Arcnem : Arctium nemorosum, Arrela : Arrhenatherum elatius, Betpub : Betula pubescens, Brasyl : Brachypodium sylvaticum, Brydio : Bryonia dioica, Carama : Cardamine amara, Carhir : Cardamine hirsuta, Carpra : Cardamine pratensis, Carrip : Carex riparia, Cassat : Castanea sativa, Cirole : Cirsium oleraceum, Cormas : Cornus mas, Cytsco : Cytisus scoparius, Dacglo : Dactylis glomerata, Desfle : Deschampsia flexuosa, Digpur : Digitalis purpurea, Filulm : Filipendula ulmaria, Fraaln : Frangula alnus, Galmol : Galium mollugo, Galodo : Galium odoratum, Hersph : Heracleum sphondyllium, Holmol : Holcus mollis, Humlup : Humulus lupulus, Hyascr : Hyacintoides non-scripta, Hyphir : Hypericum hirsutum, Ileaqu : Ilex aquifolium, Iripse : Iris pseudacorus, Labana : Laburnum anagyroides, Lamalb : Lamium album, Lamgal : Lamium galeobdolon, Ligvul : Ligustrum vulgare, Lisova : Listera ovata, Luzmul : Luzula multiflora, Luzpil : Luzula pilosa, Lytsal : Lythrum salicaria, Merper : Mercurialis perennis, Myoaqu : Myosoton aquaticum, Orcpur : Orchis purpurea, Ornumb : Ornithogallum umbellatum, Oxaace : Oxalis acetosella, Perhyd : Persicaria hydropiper, Phaaru : Phalaris arundinacea, Plabif : Platanthera bifolia, Pteaqu : Pteridium aquilinum, Rhacat : Rhamnus cathartica, Rumace : Rumex acetosella, Salalb : Salix alba, Salcin : Salix cinerea, Salfra : Salix fragilis, Sillat : Silene latifolia, Solvir : Solidago virgaurea, Sorauc : Sorbus aucuparia, Sortor : Sorbus torminalis, Teusco : Teucrium scorodonia, Uleeur : Ulex europaeus, Ulmgla : Ulmus glabra, Urtdio : Urtica dioica, Viblan : Viburnum lantana, Viohir : Viola hirta, Vioriv : Viola riviniana.* . . . 46

4.2 Modèle final expliquant la composition spécifique. Les ellipses sont les variables latentes alors que les rectangles représentent les variables indicatrices. Les valeurs associées aux relations entre les variables latentes et les variables indicatrices représentent la force de la relation, alors que les valeurs associées aux relations entre les latentes variables sont les coefficients standardisés. L'épaisseur de la flèche est proportionnelle à la valeur du coefficient. Les flèches en pointillés indiquent des relations non significatives. 48

4.3 Modèles finaux expliquant a) la richesse spécifique totale, b) la richesse spécifique en espèces ligneuses, c) la richesse en espèces herbacées forestières, d) la richesse spécifique en espèces herbacées non forestières. Les ellipses sont les variables latentes alors que les rectangles représentent les variables indicatrices. Les valeurs associées aux relations entre les variables latentes et les variables indicatrices représentent la force de la relation, alors que les valeurs associées aux relations entre les latentes variables sont les coefficients standardisés. Pour les relations où deux nombres sont présentés et séparés par une barre oblique, le premier correspond au coefficient de régression semi-partiel (représentant l'effet unique), alors que le second représente le coefficient standardisé conventionnel (représentant l'effet total). L'épaisseur de la flèche est proportionnelle à la valeur du coefficient. Les flèches en pointillé indiquent des relations non significatives. 50

5.1 Partition additive de la richesse spécifique totale (a) et herbacée forestière (b). La richesse gamma est ramenée à 100%. 66

5.2 Résultats de la partition de variance de la composition floristique totale. Le pourcentage en haut de chaque camembert indique la proportion de variance expliquée dans la fenêtre paysagère. LOC, PAYS, HIST et SPAT indiquent la proportion totale de variance expliquée par l'ensemble des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux, respectivement. 71

5.3 Résultats de la partition de variance de la composition floristique en herbacées forestières. Le pourcentage en haut de chaque camembert indique la proportion de variance expliquée dans la fenêtre paysagère. LOC, PAYS, HIST et SPAT indiquent la proportion totale de variance expliquée par l'ensemble des facteurs locaux, paysagers, historiques et spatiaux, respectivement. 72

6.1 Représentations schématiques des prédictions relatives aux variations temporelles de la diversité végétale dans des métacommunautés forestières d'après la *théorie des niches* (a, c, e, g) et la *théorie neutraliste* (b, d, f, h). Les figures (a) et (b) représentent la courbe temps – espèces (STR) pour la totalité des espèces des fragments (noté T sur les courbes) et pour les herbacées forestières (HF, en rouge) ; les figures (c) et (d) montrent les courbes aire – espèces en fonction des classes d'âge ; les figures (e) et (f) représentent la variation de la diversité β (dissimilarité floristique entre fragments) en fonction de leur âge ; les figures (g) et (h) représentent les courbes de rang - fréquence des espèces dans les fenêtres paysagères en fonction de leur âge. 84

6.2 Variations de la diversité spécifique totale (a, c, e) et en herbacées forestières (b, d, f) des fragments en fonction de leur âge dans les 9 fenêtres de paysage. Les mesures de diversité présentées sont la richesse spécifique totale de la métacommunauté (a et b) ; la richesse spécifique moyenne des fragments (c et d) ; la densité spécifique (rapport entre nombre d'espèces et surface des fragments) moyenne (e et f). . 94

6.3 Variation du nombre total d'espèces (a) et herbacées forestières (b) dans chaque fragment forestier en fonction de leur indice d'âge. Les droites représentées sont les courbes d'ajustement des régressions linéaires ; les droites en pointillées sont non significatives ($\alpha = 0.05$). 95

6.4 Courbes aire – espèces (log - log) construites à partir de la totalité des espèces présentes dans les fragments forestiers, pour les 4 classes d'âge et les 9 fenêtres paysagères. Les pentes des droites de régression sont reportées chaque fois qu'il était possible de tester la relation (nombre de fragments > 3), mais seules les droites significatives ont été figurées. *NA* indique l'impossibilité de calculer une droite de régression en raison d'un trop faible nombre de points ($N < 3$). 97

6.5 Courbes aire – espèces (log-log) construites pour les espèces herbacées forestières présentes dans les fragments pour les 4 classes d'âge et les 9 fenêtres paysagères. Les pentes des droites de régression sont reportées chaque fois qu'il était possible de tester la relation (nombre de fragments > 3), mais seules les droites significatives ont été figurées. *NA* indique l'impossibilité de calculer une droite de régression en raison d'un trop faible nombre de points ($N < 3$). 99

6.6 Courbes ajustées (modèles linéaires ou non linéaires) de la diversité β moyenne (dissimilarité floristique inter-fragments) calculée grâce à l'indice de Raup & Crick (a et b) et l'indice de Sørensen (c et d) en fonction de l'âge des fragments dans les fenêtres de bocage (BB, BC et BT) et de champs ouverts (OB, OC et OT), pour la totalité des espèces des fragments (a et c) et pour les espèces herbacées forestières (b et d). Les courbes en pointillées indiquent des relations non linéaires non significatives. Les droites de régression linéaire sont celles de la fenêtre BT pour la totalité des espèces des fragments (a ; dissimilarité de Raup & Crick) et des fenêtres BB et OC pour les herbacées forestières (d ; dissimilarité de Sørensen). 100

6.7 Courbes de rang – fréquence construites pour la totalité des espèces (a) et les espèces herbacées forestières (b) dans les paysages de forêts fragmentées (bocage et champs ouverts) et non fragmentée, en fonction des classes d'âge des fragments. Les points sont les valeurs observées (non représentés pour les paysages de forêt non fragmentée) et les courbes représentent les ajustements logistiques ou logarithmiques. 102

7.1 Relations entre la richesse spécifique totale de la strate herbacée de la surface i (α_i) et la richesse spécifique de la strate herbacée de la surface supérieure $i+1$ (α_{i+1}). Seules les droites de régression significatives sont représentées. 117

7.2 Relations entre la richesse en espèces herbacées forestières de la surface i (α_i) et la richesse spécifique de la strate herbacée de la surface supérieure $i+1$ (α_{i+1}). Seules les droites de régression significatives sont représentées. 118

7.3 Relation entre la richesse spécifique totale de la strate herbacée du carré de 1000m^2 et la richesse totale du fragment, en fonction de la taille des fragments forestiers. Seules les droites de régression significatives sont représentées. 119

7.4 Relation entre la richesse en espèces herbacées forestières du carré de 1000m^2 et celle du fragment entier, en fonction de la taille des fragments forestiers. Seules les droites de régression significatives sont représentées. 120

7.5 Résultat de la partition additive de la diversité herbacée totale (a) et de la diversité en herbacées forestières (b). α_1 est la diversité sur 1m^2, β_1 la béta diversité additive entre 1 et 10m^2, β_2 entre 10 et 100m^2 et β_3 entre 100 et 1000m^2. 121

7.6 Courbes d'accumulation des espèces pour la totalité des espèces de la strate herbacée, par fenêtre, en fonction de la taille des relevés, 1m^2 (a), 10m^2 (b), 100m^2 (c) et 1000m^2 (d). 122

7.7 Courbes d'accumulation des espèces pour les espèces herbacées forestières, par fenêtre, en fonction de la taille des relevés, 1m^2 (a), 10m^2 (b), 100m^2 (c) et 1000m^2 (d). 123

7.8 Courbes moyennes de rang – abondance (log) de la totalité des espèces de la strate herbacée par fenêtre en fonction de la taille des relevés, 1m^2 (a), 10m^2 (b), 100m^2 (c) et 1000m^2 (d). Les courbes sont lissées sur une distribution log-normale. 124

7.9 Courbes moyennes de rang-abondance (log) des espèces herbacées forestières par fenêtre en fonction de la taille des relevés, 1m^2 (a), 10m^2 (b), 100m^2 (c) et 1000m^2 (d). Les courbes sont lissées sur une distribution log-normale. 125

7.10 Valeurs moyennes (± 1 erreur standard) des différents indices de diversité pour la totalité des espèces de la strate herbacée (gris clair) et les herbacées forestières (gris foncé) : *S* = richesse spécifique, *H* = indice de Shannon, *SAR* = pente de la courbe aire – espèces, *ORIGINE* = ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces, *ECDF* = pente de la courbe des abondances cumulées. Les tests de Kruskal-Wallis montrent des différences significatives entre les groupes (sauf pour *SAR* de toutes les espèces) : pour l'ensemble des espèces $W = 25^{**}$, 27^{**}, 14ns, 22^{**} et 25^{**} pour *S, H, SAR, ORIGINE* et *ECDF* respectivement ; pour les herbacées forestières, $W = 32^{***}$, 46^{***}, 25^{**}, 24^{**} et 42^{***} pour *S, H, SAR, ORIGINE* et *ECDF* respectivement ($^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$). Les lettres indiquent les différences après les tests post-hoc de Behrens-Fisher (deux lettres identiques ne révèlent aucune différence significative). . . . 127

7.11 Résultats de l'analyse canonique des correspondances (CCA) des matrices carrés de 1000 m^2 x espèces et carrés de 1000 m^2 x variables explicatives, pour l'ensemble des espèces de la strate herbacée (a) et pour les herbacées forestières seules (b). Les signes noirs sont les relevés utilisés pour la CCA et les grisés sont les relevés qui ont été positionnés a posteriori. Les deux premiers axes des CCA expliquent respectivement 15 et 19% de la variance pour la totalité des espèces (a) et pour les herbacées forestières (b). 130

8.1 Localisation des trois sites expérimentaux dans le département de la Somme, en Picardie : le site de forêt récente RF sur le campus de l'Université (a), le site de forêt ancienne AF en forêt de Crécy-en-Ponthieu (b) et le terrain agricole très récemment boisé OF adjacent à la forêt de Crécy (c). 140

8.2 Schéma du dispositif expérimental (exemple pris pour le site AF sauf la vue B qui est celle du site OF). 142

8.3 Taux de germination des espèces semées par site (AF, OF et RF) et par traitement (avec et sans retrait de la végétation locale). 145

8.4 Courbes de survie de Kaplan-Meier des 14 espèces étudiées pour chaque site d'étude. 147

8.5 Courbes de survie de Kaplan-Meier des 14 espèces étudiées en fonction du traitement imposé sur les sites d'étude : avec retrait vs. sans retrait de la végétation résidente. 149

8.6 Evolution de la hauteur moyenne en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site. 150

8.7 Evolution du nombre moyen de feuilles en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site. 151

8.8 Evolution du nombre moyen de tiges en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site. . 152

8.9 Evolution du nombre moyen de fleurs en fonction du temps pour chaque espèce et pour chaque site. . 153

Liste des tableaux

2.1 Les valeurs climatiques de nos différentes fenêtres d'étude d'après les données de Météo France sur les statistiques de 1971 à 2000. Les stations météo ont été sélectionnées de façon à se situer le plus proche géographiquement des fenêtres paysagères : station de Beauvais-Tillé (FB-BB-OB), station de Morvillers-St-Saturnin et de Songeons (BC), station de Fontaine les Vervins (FT-BT), station d'Abbeville (FC-OC-BC) et station de Saint-Quentin (OT). 19

3.1 Tableau récapitulatif des sources bibliographiques. Erreur RMS étant l'erreur quadratique moyenne du géoréférencement. 28

3.2 Résultats des analyses floristiques à l'échelle de la fenêtre paysagère et à l'échelle du fragment. P est la probabilité issue des tests de Kruskal-Wallis entre les fragments des différentes fenêtres. Les comparaisons post-hoc ont été effectuées avec le test de Behrens-Fisher : deux lettres identiques indiquent que les groupes ne diffèrent pas significativement. S_p est le rapport du logarithme du nombre d'espèces sur le logarithme de la surface. Les valeurs entre-parenthèses représentent les erreurs standard des moyennes calculées. A l'échelle du fragment et pour la fenêtre de forêt fermée les valeurs ont été calculées sur 90 relevés (surface moyenne du relevé de 0,07ha). 35

4.1 Principales caractéristiques des six fenêtres paysagères. 41

5.1 Valeurs moyennes (± écarts types) et extrêmes (min-max) des mesures de diversité α, β et γ et des variables locales, paysagères et historiques pour les neuf fenêtres d'étude (HF pour herbacées forestières, I.SPAT.TEMP pour indice spatio-temporel). 68

5.2 Distances seuils utilisées dans les PCNM et nombre d'axes de PCNM retenus après la sélection ascendante ($\alpha = 0.1$) pour les diversités totale et en herbacées forestières. 70

5.3 Résultats des tests de Mantel et des tests partiels de Mantel, après 1000 permutations. Seuls les résultats significatifs sont présentés, avec * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ et *** $p < 0.001$. 74

6.1 Prédictions de la théorie des niches et de la théorie neutraliste concernant les variations de la diversité et de la structure des métacommunautés forestières en fonction de l'âge des fragments constitutifs. S_T et S_{HF} sont respectivement la richesse spécifique totale et herbacée forestière. α et γ sont respectivement la diversité locale et régionale (mesurées en nombre d'espèces). z et c sont respectivement la pente et l'ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces ($S = cA^z$). β représente la dissimilarité floristique entre deux fragments et la pente RAD la valeur de la pente de la courbe de distribution des abondances. 86

6.2 Nombre de fragments forestiers par classe d'âge observés dans les 9 fenêtres paysagères. 90

6.3 Corrélations de Spearman entre la richesse /densité et l'hétérogénéité locales et la connectivité spatiale par tranche d'âge, pour chaque fenêtre paysagère, pour l'ensemble des espèces et pour les herbacées forestières. Les cellules grisées représentent les corrélations significatives ($\alpha = 0.05$). 96

6.4 Corrélations de Spearman entre la diversité β moyenne (indice de Raup & Crick et indice de Sørensen) et, d'une part, les valeurs moyennes de dissimilarité (indice de Gower) des variables environnementales locales, paysagères et historiques, et, d'autre part, la distance de lisière à lisière entre les fragments, pour chaque classe d'âge et chaque fenêtre paysagère. Les cellules grisées représentent les relations significatives ($\alpha = 0.05$). 101

7.1 Corrélations de Spearman entre les valeurs moyennes des variables chimiques du sol, pH, calcaire actif (Ca), phosphore actif (P), teneur en matière organique (MO) et en azote (N). 128

7.2 Synthèse des résultats des tests d'ajustement à une relation linéaire et non linéaire entre les variables de diversité de la strate herbacée et les différentes variables explicatives. Seules les relations significatives sont reportées : relations linéaires positives (+), relations linéaires négatives (-), relations non linéaires unimodales en forme de cloche ($\bigcap$) et relations non linéaires unimodales en forme de U ($\bigcup$). *S* = richesse spécifique, *H* = indice de Shannon, *SAR* = pente de la courbe aire – espèces, *ORIGINE* = ordonnée à l'origine de la courbe aire – espèces, *ECDF* = pente de la courbe des abondances cumulées. pH, Ca, P, MO, N, Nb.tiges, BA, BA.moy représentent respectivement les valeurs moyennes de pH, de calcaire actif, de phosphore assimilable, de matière organique, d'azote total, la densité de tiges, la surface terrière et le ratio surface terrière : densité de tiges, alors que pH.cv, Ca.cv, P.cv, MO.cv, N.cv, Nb.tiges.cv, BA.cv, BA.moy.cv représentent les valeurs des coefficients de variation de ces mêmes variables. Surf et I.spat.temp représentent respectivement la surface du fragment et son indice spatio-temporel. Recvt.Arbre, Recvt.Arbuste et Recvt.Tot représentent le pourcentage de recouvrement de la strate arborescente, arbustive et de la somme des deux. Dans le but d'améliorer la distribution des données, certaines variables ont été transformées en logarithme (log) et les relevés présentant des valeurs extrêmes ont été retirés. 129

8.1 Pourcentage de germination des espèces étudiées pour l'ensemble des fenêtres d'étude à chaque temps. Les observations ont été effectuées en octobre 2007 (t0), avril 2008 (t1), juillet 2008 (t2), octobre 2008 (t3), avril 2009 (t4), juillet 2009 (t5) et octobre 2009 (t6). 146

8.2 Résultats des comparaisons des courbes de survie par un modèle de Cox, dans lequel l'effet site, l'effet traitement et leur interaction sont testés pour les 14 espèces étudiées. Les valeurs représentées sont les coefficients z, i.e. la valeur du ratio du coefficient de régression sur son erreur standard (statistique de Wald), * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$. Chaque site (première ligne du tableau : AF, RF, OF) est comparé avec : i) tous les autres sites (seconde ligne du tableau : OF, RF et OF) ; ii) avec le traitement (avec et sans retrait préalable de la végétation : S) ; iii) avec l'interaction entre effet site et effet traitement (e.g. le site AF avec retrait de la végétation est comparé aux sites et RF sans retrait de la végétation : OF : S, RF : S). 148

8.3 Résultats des analyses de variance (ANOVA) sur les caractéristiques végétatives et reproductrices de chaque espèce étudiée à chaque temps de mesure. Les espèces vernales ne sont étudiées que pour les temps 1 et 4 (avril 2008 et avril 2009). L'absence de valeur indique qu'il n'y a pas de données suffisantes pour faire un test. Une transformation logarithmique (log) a été appliquée si nécessaire, afin d'améliorer la distribution des variables. Tous les tests présentés respectent la condition d'homogénéité des variances. Les valeurs présentées sont les probabilités de rejet de l'hypothèse nulle (p) et celles en gras sont celles qui sont significatives à α=0.05. 155

1 Corrélations de Spearman entre les variables explicatives retenues pour expliquer la diversité totale. Les cellules grisées représentent les relations significatives. 212

2 Corrélations de Spearman entre les variables explicatives retenues pour expliquer la diversité herbacée forestière. Les cellules grisées représentent les relations significatives. 215

ANNEXES

Annexe A : Description des 58 variables explicatives utlisées pour les analyses.

Nom des variables	Description	Transformation Box-cox
VARIABLES LOCALES		
AREA	Surface du fragment dans la fenêtre paysagère de 5x5 km.	-0.19
PERIMETER	Périmètre du fragment dans la fenêtre paysagère de 5x5 km.	-0.41
AREA_PER	Rapport de la surface sur le périmètre dans la fenêtre paysagère de 5x5km.	-0.31
PATTON	Indice de forme de Patton (1975) calculé suivant la formule : $Périmètre/2 * \sqrt{\pi * Surface}$.	-2.15
NSCP	Nombre de points caractéristique de la forme du fragment (pas plus de 160° entre les points) (Moser et al. 2002).	-0.37
ANTHRO	Indice d'hétérogénéité anthropique défini par le nombre de milieux artificialisés = présence de feuillus + présence de résineux + présence de coupes forestières + présence de plantation de peupliers + présence de chemins intra-forestiers.	no
GEOL	Indice d'hétérogénéité abiotique défini comme le nombre de substrats géologiques. Huit différentes classes de substrats ont été identifiées : sables calcaire, alluvions modernes, argiles, craie, limons, limons à silex, colluvions limono-crayeux, sables acides.	no
PATH_LEN	Longueur cumulée de chemins intra-forestiers.	-0.44 [a]
RIV_LEN	Longueur cumulée de rivières dans le fragment forestier.	-1.29 [a]
VARIABLES HISTORIQUES		
AGE	Age des fragments forestiers. Quatre valeurs ont été définies : 300, 172, 87 ou 26 ans.	no
IND_AGE	Indice d'âge calculé suivant la formule $A_j = \sum p_i ln(age_i)$ où p_i est la proportion de surface du fragment *j* qui était présent au temps *i*.	0.94
HIST_CAS	Surface forestière cumulée présente sur les cartes de Cassini (ca. 1780) dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	-0.71 [a]
- 100m	- 100m	-0.57 [a]
- 500m	- 500m	-0.10 [a]
- 1000m	- 1000m	0.10 [a]
- 5000m	- 5000m	-0.02

Nom des variables	Description	Transformation Box-cox
HIST_EM	Surface forestière cumulée présente sur les cartes d'Etat Majors (ca. 1880) dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	-0.17 [a]
- 100m	- 100m	-0.08 [a]
- 500m	- 500m	0.18 [a]
- 1000m	- 1000m	0.28 [a]
- 5000m	- 5000m	0.23
HIST_50	Surface forestière cumulée présente en 1950-60 dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	0.15 [a]
- 100m	- 100m	0.17 [a]
- 500m	- 500m	0.26 [a]
- 1000m	- 1000m	0.25 [a]
- 5000m	- 5000m	0.21
VARIABLES PAYSAGÈRES		
NEAREST	Distance du fragment le plus proche.	0.02
I	Indice d'isolement calculé dans un rayon de 5000m autour du fragment avec la formule : $I_i = \sum e^{-d_{ij}} A_j$, où A_j est la surface du fragment j et d_{ij} est la distance entre la lisière du fragment i et j (Krauss et al. 2004).	0.01
HEDGE	Longueur cumulée de haies dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	0.16 [a]
- 100m	- 100m	0.23 [a]
- 500m	- 500m	0.31 [a]
- 1000m	- 1000m	0.31 [a]
- 5000m	- 5000m	0.22
FOREST	Surface forestière cumulée dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	-0.32 [a]
- 100m	- 100m	-0.02 [a]
- 500m	- 500m	0.30 [a]
- 1000m	- 1000m	0.29 [a]
- 5000m	- 5000m	0.06
DENS_ROA	Longueur cumulée de routes (seulement les autoroutes, les routes nationales et départementales) dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	-1.32 [a]
- 100m	- 100m	-0.86 [a]
- 500m	- 500m	0.09 [a]
- 1000m	- 1000m	0.52 [a]
- 5000m	- 5000m	-0.28
CROP	Surface cumulée de cultures dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	0.07 [a]
- 100m	- 100m	0.12 [a]
- 500m	- 500m	0.29 [a]
- 1000m	- 1000m	0.33 [a]
- 5000m	- 5000m	0.52

Nom des variables	Description	Transformation Box-cox
BUILT	Surface cumulée de zones bâties dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	-0.35 [a]
- 100m	- 100m	-0.16 [a]
- 500m	- 500m	0.19 [a]
- 1000m	- 1000m	0.30 [a]
- 5000m	- 5000m	0.40
GRASS	Surface cumulée de prairies dans un rayon de :	
- 50m	- 50m	0.26 [a]
- 100m	- 100m	0.28 [a]
- 500m	- 500m	0.33 [a]
- 1000m	- 1000m	0.38 [a]
- 5000m	- 5000m	0.34
VARIABLES DE DIVERSITÉ		
S_T	Richesse spécifique totale du fragment.	-0.41
S_W	Richesse spécifique en ligneux, incluant les phanérophytes, les nanophanérophytes et les espèces classées entre ces deux classes dans la base de données Ellenberg (Ellenberg et al. 1991).	0.24
S_{FH}	Richesse spécifique en herbacées forestières, i.e. toutes les espèces herbacées présentes dans les classes 8.2, 8.3 et 8.4 d'après la classification phytosociologique d'Oberdorfer (Oberdorfer et al. 1990).	0.34
S_{NFH}	Richesse spécifique en herbacées non forestières, i.e. toutes les espèces herbacées qui ne sont pas incluent dans les classes 8.2, 8.3 et 8.4 d'après la classification phytosociologique d'Oberdorfer (Oberdorfer et al. 1990).	-0.14

Note : [a] *transformations box-cox effectuées sur x+1 car la variable pouvait prendre une valeur nulle.*

Références

Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, and D. Paulissen. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*. **18** :1–166.

Krauss, J., A.-M. Klein, I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2004. Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation,* **13** :1427–1439.

Moser, D., H. G. Zechmeister, C. Plutzar, N. Sauberer, T. Wrbka, and G. Grabherr. 2002. Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology*, **17** :657–669.

Oberdorfer, E., T. Müller, D. Korneck, W. Lippert, I. Markgraf-Dannenberg, E. Patzke, and H. Weber. 1990. Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Sixth edition. Ulmer, Stuttgart, D.

Patton, D. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin,* **3** :171–173.

‘

Annexe B : Liste des espèces incluses dans les analyses (i.e. espèces présentes dans plus de 5% des sites).

Nomenclature d'après Lambinon et al. *(2004).*

Espèces ligneuses

Acer campestre
Acer pseudoplatanus
Alnus glutinosa
Betula pendula
Betula pubescens
Carpinus betulus
Castanea sativa
Cornus mas
Cornus sanguinea
Corylus avellana
Crataegus laevigata
Crataegus monogyna
Cytisus scoparius
Euonymus europaeus
Fagus sylvatica
Frangula alnus
Fraxinus excelsior
Ilex aquifolium
Juglans regia
Ligustrum vulgare
Malus sylvestris
Mespilus germanica
Picea abies
Pinus sylvestris
Populus nigra
Populus tremula
Prunus spinosa
Prunus avium
Pyrus communis
Quercus petraea
Quercus robur
Rhamnus cathartica
Ribes rubrum
Ribes uva-crispa
Robinia pseudoacacia
Rosa canina
Salix caprea
Salix cinerea
Salix alba
Salix fragilis
Sambucus nigra
Sorbus aucuparia
Sorbus torminalis
Taxus baccata
Tilia cordata
Tilia platyphyllos
Ulex europaeus
Ulmus glabra
Ulmus minor
Viburnum lantana
Viburnum opulus

Espèces herbacées forestières

Adoxa moschatellina
Anemone nemorosa
Arum maculatum
Athyrium filix-femina
Brachypodium sylvaticum
Campanula trachelium
Carex remota
Carex sylvatica
Circaea lutetiana
Clematis vitalba
Dryopteris carthusiana
Dryopteris dilatata
Dryopteris filix-mas
Epilobium montanum
Epipactis helleborine
Euphorbia amygdaloides
Festuca gigantea
Galanthus nivalis
Galium odoratum
Galium palustre
Geum urbanum

Hedera helix
Holcus mollis
Humulus lupulus
Hyacinthoides non-scripta
Hypericum pulchrum
Laburnum anagyroides
Lamium galeobdolon
Listera ovata
Lonicera periclymenum
Luzula pilosa
Melica uniflora
Mercurialis perennis
Milium effusum
Moehringia trinervia
Orchis purpurea
Oxalis acetosella
Paris quadrifolia
Poa nemoralis
Polygonatum multiflorum
Potentilla sterilis
Primula elatior
Pteridium aquilinum
Ranunculus auricomus
Ranunculus ficaria
Rosa arvensis
Rumex sanguineus
Sanicula europaea
Scrophularia nodosa
Stachys sylvatica
Stellaria holostea
Tamus communis
Teucrium scorodonia
Veronica montana
Veronica officinalis
Vinca minor
Viola reichenbachiana
Viola riviniana

Espèces herbacées non forestières

Achillea millefolium
Aegopodium podagraria
Agrimonia eupatoria
Agrostis canina
Agrostis capillaris
Agrostis stolonifera
Ajuga reptans
Alliaria petiolata
Angelica sylvestris
Anthoxanthum odoratum
Anthriscus sylvestris
Arctium lappa
Arctium nemorosum
Arrhenatherum elatius
Artemisia vulgaris
Asplenium scolopendrium
Brachypodium pinnatum
Bromus ramosus
Bromus sterilis
Bryonia dioica
Caltha palustris
Calystegia sepium
Cardamine amara
Cardamine hirsuta
Cardamine pratensis
Carex flacca
Carex pilulifera
Carex riparia
Carex spicata.agg
Cerastium fontanum
Chaerophyllum temulum
Chelidonium majus
Cirsium arvense
Cirsium oleraceum
Cirsium palustre
Cirsium vulgare
Conyza canadensis
Cruciata laevipes
Dactylis glomerata
Daucus carota
Deschampsia cespitosa
Deschampsia flexuosa
Digitalis purpurea
Dipsacus fullonum

Elymus caninus
Epilobium angustifolium
Epilobium hirsutum
Epilobium parviflorum
Epilobium tetragonum
Equisetum arvense
Eupatorium cannabinum
Fallopia japonica
Festuca lemanii
Filipendula ulmaria
Fragaria vesca
Galeopsis tetrahit
Galium aparine
Galium mollugo
Geranium robertianum
Glechoma hederacea
Glyceria declinata
Heracleum sphondylium
Holcus lanatus
Hypericum hirsutum
Hypericum perforatum
Iris pseudacorus
Juncus conglomeratus
Juncus effusus
Lamium album
Lapsana communis
Leucanthemum vulgare
Lolium perenne
Luzula forsteri
Luzula multiflora
Lycopus europaeus
Lysimachia nummularia
Lythrum salicaria
Mentha aquatica
Myosotis arvensis
Myosoton aquaticum
Narcissus pseudonarcissus
Origanum vulgare
Ornithogalum umbellatum
Persicaria hydropiper
Phalaris arundinacea
Phleum pratense
Pimpinella major
Plantago lanceolata
Plantago major
Platanthera bifolia
Poa annua
Poa pratensis
Poa trivialis
Potentilla reptans
Primula veris
Prunella vulgaris
Ranunculus acris
Ranunculus repens
Rubus idaeus
Rumex acetosa
Rumex obtusifolius
Scrophularia auriculata
Senecio jacobaea
Silene dioica
Silene latifolia
Solanum dulcamara
Solidago virgaurea
Sonchus asper
Sonchus oleraceus
Stellaria media
Symphytum officinale
Torilis japonica
Trifolium repens
Urtica dioica
Valeriana repens
Veronica beccabunga
Veronica chamaedrys
Veronica hederifolia
Vicia sepium
Viola hirta
Viola odorata
Viscum album

Références

LAMBINON, J., DELVOSALLE, L. & DUVIGNEAUD, J. 2004 *Nouvelle Flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions Voisines*. Jardin botanique national de Belgique, Meise, Belgium (5ème).

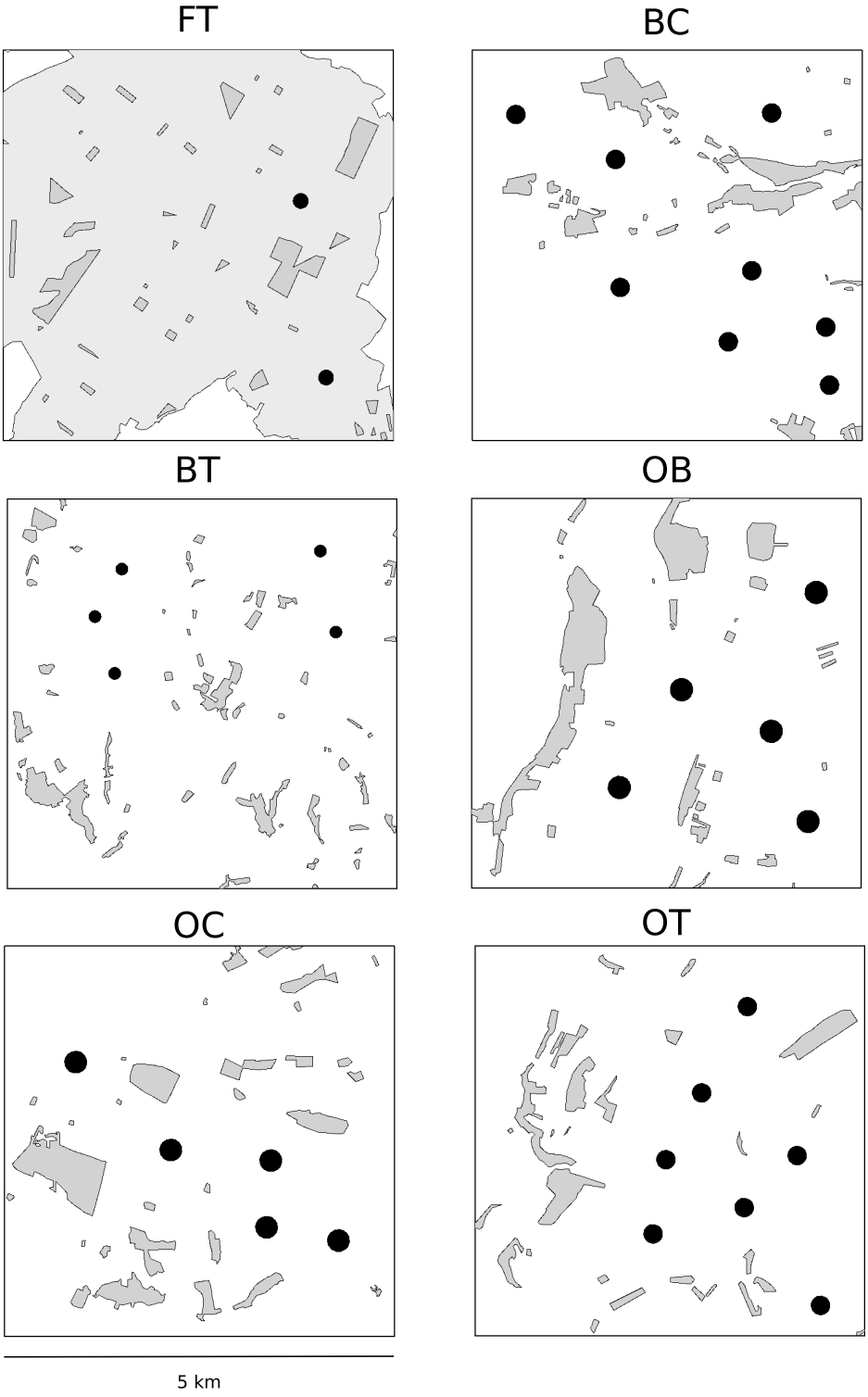
Annexe C : Corrélations bivariées entre les variables dépendantes et indépendantes.

	S_T	S_W	S_{HF}	S_{HNF}	NMS1	NMS2	NMS3
S_T	1 ***						
S_W	0.62 ***	1 ***					
S_{HF}	0.79 ***	0.49 ***	1 ***				
S_{HNF}	0.67 ***	0.19 ***	0.34 ***	1 ***			
NMS1	0.27 ***	0.00 ns	0.15 ***	0.49 ***	1 ***		
NMS2	0.56 ***	0.63 ***	0.46 ***	0.15 ***	0.00 ns	1 ***	
NMS3	0.03 **	0.07 ***	0.08 ***	0.00 ns	0.00 ns	0.00 ns	1 ***
AREA	0.56 ***	0.51 ***	0.56 ***	0.26 ***	0.06 ***	0.45 ***	0.11 ***
PERIMETER	0.58 ***	0.53 ***	0.56 ***	0.28 ***	0.06 ***	0.46 ***	0.08 ***
AREA_PER	0.47 ***	0.43 ***	0.48 ***	0.20 ***	0.05 ***	0.39 ***	0.12 ***
PATTON	0.25 ***	0.23 ***	0.21 ***	0.17 ***	0.02 **	0.18 ***	0.00 ns
NSCP	0.44 ***	0.24 ***	0.42 ***	0.35 ***	0.17 ***	0.19 ***	0.03 **
ANTHRO	0.31 ***	0.31 ***	0.23 ***	0.23 ***	0.06 ***	0.17 ***	0.03 **
GEOL	0.20 ***	0.17 ***	0.21 ***	0.10 ***	0.02 *	0.16 ***	0.00 ns
PATH-LEN	0.24 ***	0.25 ***	0.22 ***	0.14 ***	0.04 ***	0.13 ***	0.03 **
RIV-LEN	0.11 ***	0.03 **	0.06 ***	0.16 ***	0.15 ***	0.03 **	0.02 **
AGE	0.15 ***	0.18 ***	0.17 ***	0.06 ***	0.00 ns	0.10 ***	0.06 ***
IND_AGE	0.15 ***	0.25 ***	0.19 ***	0.01 *	0.00 ns	0.17 ***	0.14 ***
HIST_CAS							
- 50 m	0.09 ***	0.06 ***	0.10 ***	0.07 ***	0.01 *	0.03 **	0.02 *
- 100 m	0.09 ***	0.06 ***	0.12 ***	0.06 ***	0.01 ns	0.04 **	0.03 **
- 500 m	0.04 **	0.03 **	0.06 ***	0.00 ns	0.00 ns	0.03 **	0.04 **
- 1000 m	0.05 ***	0.04 ***	0.04 ***	0.03 **	0.00 ns	0.05 ***	0.00 ns
- 5000 m	0.03 **	0.00 ns	0.06 ***	0.06 ***	0.08 ***	0.00 ns	0.02 *
HIST_EM							
- 50 m	0.12 ***	0.19 ***	0.10 ***	0.06 ***	0.00 ns	0.07 ***	0.05 ***
- 100 m	0.12 ***	0.19 ***	0.09 ***	0.06 ***	0.00 ns	0.08 ***	0.03 **
- 500 m	0.13 ***	0.20 ***	0.12 ***	0.05 ***	0.03 **	0.06 ***	0.13 ***
- 1000 m	0.08 ***	0.11 ***	0.06 ***	0.06 ***	0.06 ***	0.01 ns	0.14 ***
- 5000 m	0.01 ns	0.00 ns	0.01 ns	0.06 ***	0.17 ***	0.05 ***	0.04 **
HIST_50							
- 50 m	0.33 ***	0.43 ***	0.37 ***	0.10 ***	0.00 ns	0.33 ***	0.13 ***
- 100 m	0.33 ***	0.43 ***	0.35 ***	0.12 ***	0.01 ns	0.30 ***	0.13 ***
- 500 m	0.22 ***	0.27 ***	0.23 ***	0.11 ***	0.05 ***	0.09 ***	0.24 ***
- 1000 m	0.09 ***	0.11 ***	0.08 ***	0.06 ***	0.06 ***	0.00 ns	0.25 ***
- 5000 m	0.01 ns	0.00 ns	0.01 ns	0.05 ***	0.12 ***	0.04 ***	0.07 ***
NEAREST	0.01 ns	0.00 ns	0.01 *	0.01 *	0.03 **	0.00 ns	0.03 **
I	0.03 **	0.00 ns	0.03 **	0.07 ***	0.13 ***	0.02 *	0.09 ***
HEDGE							
- 50 m	0.14 ***	0.02 *	0.19 ***	0.13 ***	0.19 ***	0.01 ns	0.00 ns
- 100 m	0.15 ***	0.01 *	0.19 ***	0.16 ***	0.28 ***	0.00 ns	0.00 ns
- 500 m	0.14 ***	0.00 ns	0.18 ***	0.16 ***	0.40 ***	0.00 ns	0.01 ns
- 1000 m	0.09 ***	0.00 ns	0.13 ***	0.13 ***	0.42 ***	0.00 ns	0.02 *
- 5000 m	0.04 ***	0.02 *	0.08 ***	0.08 ***	0.41 ***	0.01 ns	0.03 **
FOREST							
- 50 m	0.01 *	0.01 ns	0.01 ns	0.02 *	0.02 **	0.00 ns	0.02 *
- 100 m	0.02 *	0.02 *	0.02 *	0.02 *	0.02 **	0.00 ns	0.02 *

	S_T	S_W	S_{HF}	S_{HNF}	NMS1	NMS2	NMS3
- 500 m	0.05 ***	0.07 ***	0.06 ***	0.02 *	0.05 ***	0.00 ns	0.19 ***
- 1000 m	0.02 *	0.02 *	0.02 *	0.02 *	0.07 ***	0.00 ns	0.17 ***
- 5000 m	0.01 *	0.00 ns	0.01 *	0.06 ***	0.15 ***	0.04 ***	0.06 ***
DENS_ROA							
- 50 m	0.11 ***	0.09 ***	0.07 ***	0.10 ***	0.08 ***	0.03 **	0.03 **
- 100 m	0.10 ***	0.06 ***	0.07 ***	0.10 ***	0.08 ***	0.02 *	0.01 *
- 500 m	0.03 **	0.02 *	0.01 *	0.05 ***	0.03 **	0.00 ns	0.01 ns
- 1000 m	0.10 ***	0.06 ***	0.06 ***	0.12 ***	0.06 ***	0.02 *	0.01 ns
- 5000 m	0.08 ***	0.08 ***	0.10 ***	0.03 **	0.03 **	0.05 ***	0.00 ns
CROP							
- 50 m	0.01 ns	0.11 ***	0.00 ns	0.00 ns	0.18 ***	0.11 ***	0.02 *
- 100 m	0.00 ns	0.10 ***	0.00 ns	0.00 ns	0.17 ***	0.09 ***	0.02 *
- 500 m	0.00 ns	0.11 ***	0.00 ns	0.00 ns	0.24 ***	0.10 ***	0.03 **
- 1000 m	0.00 ns	0.09 ***	0.00 ns	0.01 *	0.30 ***	0.08 ***	0.03 **
- 5000 m	0.01 ns	0.04 **	0.02 *	0.02 *	0.22 ***	0.00 ns	0.09 ***
BUILT							
- 50 m	0.06 ***	0.03 **	0.03 **	0.11 ***	0.09 ***	0.00 ns	0.01 *
- 100 m	0.06 ***	0.02 **	0.04 **	0.08 ***	0.09 ***	0.00 ns	0.01 *
- 500 m	0.07 ***	0.00 ns	0.05 ***	0.13 ***	0.24 ***	0.01 ns	0.05 ***
- 1000 m	0.04 ***	0.00 ns	0.02 *	0.11 ***	0.23 ***	0.01 *	0.04 ***
- 5000 m	0.01 *	0.00 ns	0.00 ns	0.05 ***	0.10 ***	0.01 *	0.05 ***
GRASS							
- 50 m	0.19 ***	0.02 *	0.21 ***	0.26 ***	0.36 ***	0.00 ns	0.01 ns
- 100 m	0.17 ***	0.01 ns	0.18 ***	0.25 ***	0.39 ***	0.00 ns	0.00 ns
- 500 m	0.09 ***	0.00 ns	0.12 ***	0.16 ***	0.44 ***	0.00 ns	0.00 ns
- 1000 m	0.06 ***	0.01 ns	0.08 ***	0.13 ***	0.44 ***	0.01 *	0.00 ns
- 5000 m	0.03 **	0.02 *	0.05 ***	0.08 ***	0.44 ***	0.02 *	0.01 ns

*Notes : Les valeurs présentées sont les R^2 ajustés des régressions linéaires. *** significatif à 0.001, ** significatif à 0.01, * significatif à 0.05 et ns non-significatif.*

Annexe D : Localisation des objets supplémentaires ajoutés dans la procédure de PCNM pour 6 fenêtres d'étude.



Annexe E : Corrélations de Spearman entre les variables explicatives

Les variables explicatives utlisées dans les tableaux qui suivent sont :

- PER : le périmètre des fragments forestiers dans la fenêtre paysagère de 5x5 km.
- RTE : la longueur cumulée de routes/chemins forestiers à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- RIV : la longueur cumulée de rivière à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- P.RES : la surface estimée de résineux à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- P.CUT : la surface estimée de coupe à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- P.POP : la surface estimée de peupliers à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- SABL.CALC : la surface de sables-calcaires à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- ARG.PAN : la surface d'argiles panachées à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- CRAIE : la surface de craie à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- LIMON : la surface de limons à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- SABL.ACI : la surface de sables acides à l'intérieur de chaque fragment forestier.
- RTE.LAND : la longueur de routes cumulée dans un rayon de 5000m autour de chaque fragment forestier.
- HEDG : la longueur de haies cumulée dans un rayon de 500m autour de chaque fragment forestier.
- BUILT : la surface de bâtis dans un rayon de 1000m autour de chaque fragment forestier.
- CROP : la surface de cultures dans un rayon de 500m autour de chaque fragment forestier.
- MEADOW : la surface de prairies dans un rayon de 500m autour de chaque fragment forestier.
- AGE : l'indice d'âge estimé de chaque fragment forestier.
- I.SPAT.TEMP : l'indice spatio-temporel estimé de chaque fragment forestier.
- PCNM : les scores des axes de PCNM.
- x : la coordonnée x du barycentre du fragment forestier.
- y : la coordonnée y du barycentre du fragment forestier.

TAB. 1 — Corrélations de Spearman entre les variables explicatives retenues pour expliquer la diversité totale. Les cellules grisées représentent les relations significatives.

FB	RTE	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 4	PCNM 5	PCNM 7	PCNM 8	PCNM 10	PCNM 12	PCNM 20	PCNM 27	x	y
RTE	1																					
P.RES	-0.25	1																				
P.CUT	-0.19	0.09	1																			
CRAIE	-0.43	0.08	0.2	1																		
LIMON	-0.65	0.36	0.36	0.21	1																	
RTE.LAND	-0.24	-0.05	0.15	0.22	0.26	1																
HEDG	-0.35	-0.01	0.04	0.02	0.25	0.59	1															
BUILT	0.51	0.05	-0.09	-0.14	-0.32	-0.75	-0.65	1														
CROP	0.4	-0.18	-0.2	0.04	-0.35	0.05	-0.41	0.22	1													
MEADOW	-0.5	0.1	-0.01	0.15	0.24	0.63	0.77	-0.73	-0.4	1												
AGE	0.12	-0.28	0.1	-0.16	-0.17	0.07	0.15	0.08	-0.39	0.18	1											
I.SPAT.TEMP	0.4	-0.32	-0.37	-0.26	-0.62	0.01	-0.15	0.13	0.21	-0.03	0.54	1										
PCNM 4	-0.2	0.07	0.05	0.38	0.1	-0.01	-0.28	0.12	0.25	-0.22	-0.05	0.02	1									
PCNM 5	-0.35	0.2	-0.06	0.4	0.3	0.19	0.35	-0.19	0.08	0.25	-0.42	-0.54	0.05	1								
PCNM 7	-0.1	0.12	0.22	-0.05	0.27	0.18	-0.05	-0.01	-0.03	0.01	0.18	0.05	0.05	0.16	1							
PCNM 8	-0.12	-0.21	-0.23	-0.21	0.04	0.14	0.11	-0.38	0.07	0.07	-0.14	0.2	-0.09	-0.1	-0.04	1						
PCNM 10	-0.01	-0.04	0.35	-0.06	0.3	0.16	0.05	0.07	-0.04	-0.05	0.07	-0.25	0.01	0.01	0.01	0	1					
PCNM 12	0.03	0.08	0.16	0.2	0.04	0.23	0.04	-0.29	-0.19	0.16	0.12	0.06	-0.06	-0.16	0.02	0.01	0.02	1				
PCNM 20	0.01	0.27	0.03	0	0.22	0.16	0.12	0.05	0.05	-0.03	0.01	-0.07	0.1	-0.03	0.06	-0.15	-0.11	0.08	1			
PCNM 27	-0.12	0.02	0.27	-0.02	0.01	0.09	0.04	-0.1	-0.12	0.11	0.2	0.12	0.01	0	0.03	-0.02	0.02	0.02	-0.17	1		
x	0.05	0.22	0.05	-0.06	0.06	-0.8	-0.38	0.62	-0.24	-0.5	-0.22	-0.5	0.05	0.08	-0.19	-0.42	0.01	-0.2	-0.04	-0.1	1	
y	0.11	-0.22	0.07	-0.1	0.09	0.72	0.54	-0.54	0.12	0.39	-0.1	-0.18	-0.28	0.13	0	-0.03	0.16	0.06	0.12	0	-0.42	1

FC	RTE	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	x	y
RTE	1													
P.RES	0.06	1												
P.CUT	0.09	-0.32	1											
CRAIE	0.05	-0.12	0.29	1										
LIMON	0.93	0	0.12	0.01	1									
RTE.LAND	0.68	0.12	0	-0.01	0.61	1								
HEDG	0.08	-0.12	-0.09	-0.03	0.03	-0.14	1							
BUILT	-0.14	0	0.15	0.41	-0.17	-0.16	-0.09	1						
CROP	-0.23	-0.17	0.25	-0.13	-0.32	-0.3	0.29	0.5	1					
MEADOW	0.03	-0.13	0.21	-0.08	-0.07	-0.07	0.48	0.48	0.63	1				
AGE	0.06	0	0.08	-0.18	-0.14	-0.1	0.29	0.07	0.55	0.42	1			
I.SPAT.TEMP	-0.26	0.2	-0.22	0.1	-0.35	0.1	0.29	-0.06	-0.11	0.03	0.13	1		
x	0.17	-0.12	0.23	-0.03	0.18	0.01	-0.29	0.01	-0.01	-0.11	-0.16	-0.55	1	
y	0.06	-0.03	0.04	0.29	-0.01	0.34	-0.23	0.26	-0.02	0.18	0.02	0.01	-0.03	1

FT	RTE	RIV	P.RES	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 3	PCNM 5	PCNM 8	PCNM 10	PCNM 26	x	y
RTE	1																			
RIV	-0.4	1																		
P.RES	-0.39	0.32	1																	
CRAIE	-0.38	0.43	0.35	1																
LIMON	-0.81	0.48	0.58	0.36	1															
RTE.LAND	0.33	-0.06	-0.2	-0.37	-0.18	1														
HEDG	-0.33	-0.21	-0.26	0.01	0.06	-0.13	1													
BUILT	-0.38	0.06	-0.2	0.11	0.1	0.12	0.78	1												
CROP	-0.27	-0.28	-0.22	-0.11	-0.03	-0.19	0.81	0.6	1											
MEADOW	-0.34	-0.13	-0.2	-0.01	0.09	-0.06	0.95	0.83	0.75	1										
AGE	-0.1	-0.22	-0.14	0.01	-0.06	-0.25	0.6	0.34	0.57	0.57	1									
I.SPAT.TEMP	0.22	-0.34	-0.48	-0.22	-0.25	-0.21	0.09	-0.11	0.25	0.01	0.25	1								
PCNM 1	0.07	0.12	0.48	0.06	0.07	-0.19	-0.54	-0.59	-0.6	-0.49	-0.35	-0.51	1							
PCNM 3	-0.1	-0.03	0.17	-0.18	0.2	0.46	-0.07	0.04	-0.05	0	-0.24	-0.14	-0.11	1						
PCNM 5	0.42	-0.32	0	-0.33	-0.22	0.17	-0.33	-0.44	-0.07	-0.29	-0.12	0.25	0.23	0.08	1					
PCNM 8	0.22	0.05	0.32	0	0.04	0.13	-0.2	-0.1	-0.07	-0.24	0.02	-0.17	0.08	-0.05	0.02	1				
PCNM 10	-0.13	0	0.17	0.26	0.2	-0.19	0.19	0.09	0.03	0.15	0.09	0.08	-0.06	-0.11	-0.1	0.1	1			
PCNM 26	0.15	-0.14	0.11	-0.16	-0.09	-0.11	-0.01	-0.04	-0.03	0.02	0.29	0.09	-0.01	-0.02	-0.03	0.05	0.12	1		
x	0	0.16	0.4	0.03	0.03	-0.06	-0.32	-0.31	-0.42	-0.24	-0.35	-0.79	0.82	0	0.01	0	-0.17	-0.05	1	
y	-0.13	-0.12	-0.23	0.02	-0.19	-0.46	0.63	0.42	0.68	0.54	0.5	0.14	-0.31	-0.59	-0.31	-0.11	0.16	0.11	-0.16	1

TAB. 1 — suite

BB	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	P.POP	SABL.CALC	ARG.PAN	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 3	PCNM 4	PCNM 5	PCNM 6	PCNM 8	PCNM 9	PCNM 11	PCNM 18	x	y
PER	1																												
RTE	0.57	1																											
RIV	0.41	0.34	1																										
P.RES	0.41	0.52	0.25	1																									
P.CUT	0.4	0.45	0.37	0.53	1																								
P.POP	0.15	0.14	0.33	0.03	0.04	1																							
SABL.CALC	0.67	0.35	0.14	0.25	0.09	-0.02	1																						
ARG.PAN	0.33	0.42	0.3	0.19	0.46	0.03	0.09	1																					
CRAIE	-0.08	0.09	0.01	0.1	0.07	0.14	-0.36	-0.18	1																				
LIMON	0	0.12	-0.11	0.3	0.26	-0.08	-0.27	-0.09	0.26	1																			
RTE.LAND	0.64	0.57	0.17	0.41	0.33	0.13	0.51	0.41	-0.2	0.11	1																		
HEDG	0.49	0.33	0.39	0.24	0.2	0.11	0.3	-0.01	0.04	0.18	0.29	1																	
BUILT	-0.41	-0.39	-0.3	-0.27	-0.26	0.02	-0.27	-0.28	0.31	-0.06	-0.12	-0.16	1																
CROP	-0.32	-0.15	-0.34	-0.3	-0.17	-0.24	-0.15	0.15	-0.32	-0.08	-0.08	-0.29	0.06	1															
MEADOW	0.48	0.35	0.39	0.02	0.15	0.13	0.42	0.27	-0.16	-0.15	0.5	0.66	-0.03	0.14	1														
AGE	0.61	0.31	0.14	0.25	0.28	0.11	0.47	0.46	-0.36	-0.12	0.6	0.17	-0.16	-0.09	0.31	1													
I.SPAT.TEMP	0.7	0.41	0.2	0.38	0.35	0.11	0.5	0.46	-0.29	0.02	0.58	0.26	-0.44	-0.26	0.26	0.82	1												
PCNM 1	-0.09	-0.06	-0.15	-0.11	-0.32	-0.13	0.07	-0.31	0.05	0.05	-0.21	0.22	-0.04	-0.34	-0.17	-0.27	-0.13	1											
PCNM 2	0.14	0.11	0.28	0.26	0.26	0.22	-0.09	0.14	-0.02	0.01	-0.25	0.05	-0.43	-0.18	-0.3	0.11	0.2	-0.03	1										
PCNM 3	0.08	0.19	0	0.05	0.11	-0.14	0.02	0.51	-0.29	-0.03	0.19	-0.07	-0.31	0.3	0.01	0.19	0.13	0.08	0.08	1									
PCNM 4	0.02	-0.05	0.08	-0.01	0.15	0.12	-0.06	0.26	-0.08	0.01	0.29	0.09	0.47	0.06	0.25	0.31	0.09	-0.07	-0.05	0.12	1								
PCNM 5	0.14	0.21	0.14	-0.01	0.13	0.02	0.05	0.09	0.12	0.14	0.09	0.23	0.04	0.11	0.18	0.08	-0.15	-0.17	0.11	0.12	0.2	1							
PCNM 6	-0.16	-0.21	0.22	-0.05	-0.03	-0.04	-0.43	0.16	0.26	0.04	-0.34	0.07	0.06	-0.03	-0.01	-0.2	-0.17	-0.02	0.05	0.03	-0.02	-0.01	1						
PCNM 8	0	-0.04	-0.01	0.09	0.14	0.1	-0.11	-0.1	0.27	0.19	-0.05	0.07	0.3	-0.03	-0.08	0.01	-0.15	-0.1	0.12	0.29	0.15	0.13	-0.12	1					
PCNM 9	0.02	-0.05	0.11	-0.01	0	-0.02	0.07	0.05	-0.26	0.11	0.05	0.36	-0.08	0.29	0.27	0.09	0.1	-0.06	-0.01	0.11	0.12	-0.04	-0.06	0.19	1				
PCNM 11	0.09	0.21	0.08	0.11	0.14	0.03	0.02	0.16	-0.19	0.15	0.07	0.04	-0.19	0.07	0.14	0.16	0.14	-0.07	0.01	0.08	-0.01	-0.08	-0.1	0.01	0.01	1			
PCNM 18	-0.26	-0.05	-0.09	0.04	-0.01	0.18	-0.11	-0.13	0.17	-0.02	-0.24	-0.11	0.04	-0.02	-0.19	-0.34	-0.34	0.05	-0.06	-0.05	-0.04	0.02	-0.01	-0.02	-0.06	-0.05	1		
x	0.15	0.23	-0.04	0.12	0.22	-0.08	0.12	0.19	0	0.11	0.42	0.01	0.18	0.24	0.24	0.22	0.02	-0.64	-0.34	0.08	0.03	0.48	-0.06	0.22	0.05	-0.02	-0.03	1	
y	-0.21	-0.14	-0.21	-0.14	-0.19	-0.05	-0.2	-0.28	0.48	0.26	-0.04	0.09	0.53	-0.25	0.02	-0.32	-0.35	0.48	-0.56	-0.09	0.17	-0.01	0.25	0.17	-0.28	-0.07	0.06	-0.08	1

BC	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	SABL.ACI	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	x	y
PER	1																
RTE	0.68	1															
RIV	0.26	0.29	1														
P.RES	0.39	0.27	-0.06	1													
P.CUT	0.12	0.17	-0.1	0.13	1												
CRAIE	0.9	0.7	0.28	0.37	-0.02	1											
LIMON	0.49	0.33	0.22	0.29	0.28	0.31	1										
SABL.ACI	0.28	0.33	-0.03	0.6	0.4	0.26	0.3	1									
RTE.LAND	-0.5	-0.43	-0.26	-0.17	-0.06	-0.63	-0.05	-0.28	1								
HEDG	-0.32	-0.48	-0.28	0.11	-0.08	-0.28	-0.23	0.15	0.05	1							
BUILT	-0.19	-0.47	-0.2	-0.04	-0.43	-0.15	-0.42	-0.11	0.07	0.72	1						
CROP	0.43	0.04	0.01	0.34	-0.05	0.45	0.36	0.3	-0.37	0.29	0.25	1					
MEADOW	0.39	0.59	0.3	-0.04	0.24	0.34	0.23	0.03	-0.09	-0.8	-0.64	-0.41	1				
AGE	-0.37	-0.28	-0.26	-0.23	-0.3	-0.25	-0.44	-0.18	0.21	-0.09	0.19	-0.09	-0.07	1			
I.SPAT.TEMP	0.45	0.22	0.22	0.21	0.28	0.22	0.44	0.05	0.12	-0.1	-0.09	0.23	0.14	-0.59	1		
x	0.09	0.13	-0.11	0.02	-0.19	0.24	-0.24	0.15	-0.67	0.1	0.11	0.02	-0.13	-0.04	-0.5	1	
y	0.04	0.13	-0.01	-0.13	-0.27	-0.02	0.15	-0.26	0.47	-0.28	-0.09	-0.17	0.11	0.05	0.17	-0.11	1

BT	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	P.POP	CRAIE	LIMON	SABL.ACI	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 7	PCNM 8	PCNM 9	PCNM 10	PCNM 11	PCNM 12	PCNM 13	PCNM 16	PCNM 18	x	y
PER	1																												
RTE	0.19	1																											
RIV	0.4	0.23	1																										
P.RES	0.03	0.17	0.12	1																									
P.CUT	0.33	0.09	0.18	0.27	1																								
P.POP	0.1	0.22	0.32	-0.05	0.13	1																							
CRAIE	0.49	0.17	0.05	0.05	0.37	-0.03	1																						
LIMON	0.34	0.14	0.12	0.19	-0.01	-0.07	-0.3	1																					
SABL.ACI	0	0.13	-0.11	-0.03	-0.06	-0.05	-0.02	0.1	1																				
RTE.LAND	-0.39	0.09	-0.22	-0.28	-0.29	0.12	-0.17	-0.1	0.2	1																			
HEDG	0.68	0.05	0.15	0.04	0.31	-0.02	0.56	0.17	0.21	-0.38	1																		
BUILT	-0.15	-0.16	-0.12	-0.05	0.07	-0.21	-0.1	-0.08	0.03	-0.12	-0.22	1																	
CROP	0.19	-0.19	-0.04	0.05	0.02	-0.31	0.37	0.05	0.04	-0.25	0.25	0.08	1																
MEADOW	0.82	0.18	0.35	0.1	0.34	0.05	0.35	0.34	0.05	-0.49	0.79	-0.17	0.02	1															
AGE	-0.35	0.05	-0.07	-0.1	-0.35	0.18	-0.34	-0.09	0.03	0.36	-0.31	-0.12	-0.21	-0.35	1														
I.SPAT.TEMP	0.34	-0.08	0.33	0.04	0.23	-0.12	0.24	0.17	-0.09	-0.27	0.24	-0.12	0.28	0.25	-0.6	1													
PCNM 1	0.08	-0.19	-0.12	-0.02	0.26	-0.12	0.39	-0.22	0.17	-0.08	0.32	0.03	0.2	0.09	-0.19	0.26	1												
PCNM 2	-0.17	0.06	-0.24	-0.13	-0.09	0.17	-0.03	-0.13	-0.06	0.16	-0.15	-0.09	-0.42	-0.09	0.04	-0.34	-0.01	1											
PCNM 7	-0.04	0.01	0.14	0.16	0.08	0.06	-0.18	-0.2	-0.13	-0.32	-0.06	-0.03	-0.26	0.02	-0.04	-0.02	-0.02	0.1	1										
PCNM 8	0.14	-0.03	0.17	0.14	-0.02	0.09	-0.06	0.01	-0.14	-0.14	-0.07	-0.19	-0.2	0.15	0.11	-0.11	0.03	0.04	0.22	1									
PCNM 9	0.17	0.17	0.17	0.05	0.21	0.01	0.23	0.02	-0.14	-0.15	0.17	-0.17	-0.15	0.12	-0.25	0.37	0.11	-0.09	-0.03	-0.01	1								
PCNM 10	0.17	0.09	0.2	0.04	0.25	0.1	-0.1	0.05	0.22	0.08	0.01	0.32	-0.16	0.23	-0.15	0.1	0.13	-0.16	-0.05	0.02	-0.24	1							
PCNM 11	-0.03	-0.07	-0.06	-0.03	-0.13	-0.03	-0.26	0.25	-0.16	0.02	-0.2	-0.05	0.14	0	0.16	-0.06	-0.13	0.11	-0.04	0.06	-0.27	0.07	1						
PCNM 12	0.26	-0.01	-0.08	-0.08	0.04	-0.12	0.21	-0.04	-0.09	-0.08	0.18	-0.07	0.07	0.3	-0.22	0.04	-0.06	0.03	0.13	0.13	-0.23	0.02	0.2	1					
PCNM 13	0.01	0.05	0.1	0.06	0.07	-0.01	-0.07	-0.04	-0.16	0.03	-0.04	0.23	-0.21	0.02	0.03	-0.19	0.01	0.05	0.08	-0.04	0.1	0.13	-0.19	0.1	1				
PCNM 16	0.14	0.03	0.12	-0.13	0.08	0.09	0.04	0.13	-0.05	-0.07	0.07	-0.14	0.15	0.19	-0.1	0.14	-0.03	-0.05	0.01	0.05	0.11	0.12	-0.06	0.13	0.16	1			
PCNM 18	-0.31	0.14	-0.18	0.14	0.09	0.03	0	-0.37	-0.04	0.07	-0.27	0.2	-0.07	-0.25	0.04	-0.03	-0.04	0.01	0.06	-0.01	0.08	0.04	-0.06	0.01	0	-0.06	1		
x	0.18	-0.03	0.24	-0.02	0.21	-0.11	0.21	0.06	0.04	-0.07	0.2	-0.18	0.28	0.06	-0.21	0.77	0.44	-0.58	-0.06	-0.16	0.38	0.16	-0.05	-0.08	-0.2	0.05	0.02	1	
y	0.03	0.2	0.09	0.11	-0.08	0.17	-0.24	0.37	-0.24	0.41	-0.35	-0.07	-0.26	-0.13	0.24	-0.14	-0.48	0.22	-0.08	0.05	0.02	-0.03	0.4	-0.03	0.04	-0.03	0.05	-0.23	1

TAB. 1 — suite

OB	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	P.POP	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 5	PCNM 7	PCNM 8	x	y
PER	1																					
RTE	0.52	1																				
RIV	0.2	0.32	1																			
P.RES	0.35	-0.16	-0.05	1																		
P.CUT	0.11	-0.01	-0.1	0.22	1																	
P.POP	0.23	0.42	0.72	-0.07	-0.15	1																
CRAIE	0.59	0.26	-0.08	0.39	0.29	0.03	1															
LIMON	0.58	0.32	0.01	-0.03	0.01	-0.01	-0.04	1														
RTE.LAND	-0.3	0.13	0.12	-0.35	-0.26	0.05	-0.4	-0.12	1													
HEDG	0.32	0.48	0.28	0.2	0.09	0.42	0.42	-0.17	-0.05	1												
BUILT	-0.09	0.12	-0.25	-0.09	-0.11	-0.1	0.14	-0.06	0.47	0.17	1											
CROP	0.87	0.36	0.16	0.35	0.02	0.14	0.36	0.68	-0.39	0	-0.17	1										
MEADOW	0.3	0.47	0.2	-0.05	-0.28	0.32	0.36	-0.09	0.19	0.51	0.32	-0.02	1									
AGE	-0.56	-0.39	-0.23	0.04	0.19	0	0.01	-0.63	-0.03	0.05	0.22	-0.58	-0.06	1								
I.SPAT.TEMP	-0.81	-0.51	-0.23	-0.06	-0.03	-0.13	-0.34	-0.57	0.17	-0.2	0.05	-0.74	-0.27	0.64	1							
PCNM 1	-0.06	-0.41	0.03	0.43	0.27	0.14	0.14	-0.35	-0.62	0.25	-0.45	-0.06	-0.27	0.35	0.16	1						
PCNM 2	-0.03	-0.11	-0.2	0.05	-0.07	-0.17	0.03	0.04	0.18	-0.43	-0.08	0.1	-0.38	-0.06	0.06	-0.21	1					
PCNM 5	0.41	0.45	-0.01	0.1	-0.14	0.19	0.3	-0.02	0.2	0.38	0.08	0.2	0.54	-0.14	-0.43	-0.09	0.01	1				
PCNM 7	0.3	0.28	0.25	0.05	0.07	0.25	-0.13	0.44	-0.31	-0.08	-0.31	0.47	-0.07	-0.29	-0.43	-0.02	-0.12	0.14	1			
PCNM 8	-0.1	-0.29	0.03	0.06	-0.27	0.12	-0.23	-0.08	0.37	-0.2	0.4	0.02	0.05	-0.02	0.04	-0.08	0.03	0.09	-0.08	1		
x	0.11	0.34	0.31	0.03	-0.16	0.3	0.26	-0.16	0.26	0.55	0.23	-0.14	0.63	-0.07	-0.17	-0.21	-0.3	0.2	0.04	-0.07	1	
y	0.02	-0.33	0.14	0.2	0.14	0.29	0.08	-0.15	-0.71	0.1	-0.49	0.16	-0.18	0.19	-0.03	0.78	-0.22	-0.07	0.27	0	-0.16	1

OC	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	x	y
PER	1															
RTE	0.76	1														
RIV	0.16	-0.2	1													
P.RES	0.53	0.55	-0.1	1												
P.CUT	0.35	0.52	-0.12	0.44	1											
CRAIE	0.37	0.18	0.17	0.26	-0.17	1										
LIMON	0.8	0.71	0.15	0.36	0.49	-0.02	1									
RTE.LAND	-0.52	-0.51	-0.39	-0.17	-0.28	0.06	-0.63	1								
HEDG	-0.61	-0.44	-0.3	-0.14	-0.1	-0.14	-0.54	0.78	1							
BUILT	-0.59	-0.52	-0.16	-0.23	-0.25	0.16	-0.62	0.72	0.82	1						
CROP	-0.54	-0.42	-0.06	-0.47	-0.11	-0.49	-0.32	-0.02	-0.1	-0.16	1					
MEADOW	-0.52	-0.41	-0.19	-0.18	-0.22	0.06	-0.48	0.58	0.8	0.86	-0.33	1				
AGE	-0.4	-0.59	0.1	-0.33	-0.53	0.03	-0.61	0.16	0.05	0.14	0.35	0.01	1			
I.SPAT.TEMP	-0.24	-0.35	0.29	-0.49	-0.34	-0.21	-0.16	-0.31	-0.28	-0.23	0.5	-0.26	0.59	1		
x	-0.27	0.03	-0.01	0.12	0.26	-0.55	0.07	-0.17	0.1	-0.24	0.39	-0.16	-0.22	0.09	1	
y	0.18	0.17	0.34	-0.05	0.16	-0.29	0.38	-0.7	-0.45	-0.53	0.28	-0.43	0.01	0.7	0.4	1

OT	PER	RTE	P.CUT	P.POP	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 6	PCNM 7	PCNM 10	PCNM 12	PCNM 17	x	y
PER	1																					
RTE	0.5	1																				
P.CUT	0.49	0.51	1																			
P.POP	-0.02	-0.12	-0.11	1																		
CRAIE	0.82	0.54	0.5	-0.25	1																	
LIMON	0.75	0.5	0.39	0.07	0.38	1																
RTE.LAND	0.69	0.38	0.53	-0.2	0.51	0.62	1															
HEDG	-0.4	-0.15	-0.29	0.14	-0.43	-0.21	-0.51	1														
BUILT	0.11	0	0.15	-0.09	-0.01	0.2	0.25	-0.07	1													
CROP	-0.97	-0.51	-0.43	-0.02	-0.82	-0.75	-0.6	0.35	-0.08	1												
MEADOW	0.33	0.13	0.25	-0.02	0.34	0.16	0.43	-0.41	-0.12	-0.23	1											
AGE	-0.52	-0.43	-0.18	0	-0.33	-0.58	-0.29	0.1	0.15	0.49	-0.1	1										
I.SPAT.TEMP	0.4	0.37	0.16	0.02	0.2	0.52	0.22	0.23	-0.18	-0.38	-0.13	-0.82	1									
PCNM 1	0.19	0.16	0.33	-0.11	0.2	0.16	0.18	-0.3	0.22	-0.18	0.25	0.08	-0.02	1								
PCNM 2	-0.14	-0.07	-0.05	0.32	-0.08	-0.1	-0.19	-0.1	-0.55	0.04	0.21	0.27	-0.27	0.16	1							
PCNM 6	0.2	0.03	0.14	0.32	-0.18	0.5	0.06	0.11	-0.07	-0.22	-0.04	-0.26	0.26	-0.07	0.19	1						
PCNM 7	-0.32	-0.04	-0.07	-0.32	-0.06	-0.38	-0.28	0.06	-0.56	0.29	-0.05	0.02	0.14	-0.02	0.13	-0.35	1					
PCNM 10	0.17	-0.25	0.01	-0.18	0.17	-0.02	0.14	-0.19	0.13	-0.13	0.24	0.08	-0.17	0.21	-0.15	-0.05	-0.1	1				
PCNM 12	0.12	0.07	0.23	0.25	-0.05	0.19	0.29	-0.24	-0.08	-0.09	0.1	-0.04	0.02	0.19	0.07	0.11	-0.08	0.28	1			
PCNM 17	0.19	0.21	0.05	-0.23	0.14	0.18	0.07	-0.06	-0.21	-0.21	-0.06	-0.16	0.21	-0.22	-0.07	0.25	0.29	-0.07	-0.07	1		
x	0.06	-0.05	0.2	-0.18	-0.01	0.12	0.16	-0.22	0.2	-0.1	-0.13	0.19	-0.12	0.69	0.19	0.22	-0.19	-0.05	0.03	-0.06	1	
y	-0.26	-0.19	-0.3	0	-0.3	-0.13	-0.19	0.27	-0.37	0.27	-0.45	-0.29	0.35	-0.59	-0.21	0.12	0.21	-0.26	-0.29	0.09	-0.22	1

TAB. 2 — Corrélations de Spearman entre les variables explicatives retenues pour expliquer la diversité herbacée forestière. Les cellules grisées représentent les relations significatives.

FB	RTE	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 4	PCNM 5	PCNM 6	PCNM 8	PCNM 11	PCNM 18	PCNM 20	PCNM 27	x	y
RTE	1																						
P.RES	-0.25	1																					
P.CUT	-0.19	0.09	1																				
CRAIE	-0.43	0.08	0.2	1																			
LIMON	-0.65	0.36	0.36	0.21	1																		
RTE.LAND	-0.24	-0.05	0.15	0.22	0.26	1																	
HEDG	-0.35	-0.01	0.04	0.02	0.25	0.59	1																
BUILT	0.51	0.05	-0.09	-0.14	-0.32	-0.75	-0.65	1															
CROP	0.4	-0.18	-0.2	0.04	-0.35	0.05	-0.41	0.22	1														
MEADOW	-0.5	0.1	-0.01	0.15	0.24	0.63	0.77	-0.73	-0.4	1													
AGE	0.12	-0.28	0.1	-0.16	-0.17	0.07	0.15	0.08	-0.39	0.18	1												
I.SPAT.TEMP	0.4	-0.32	-0.37	-0.26	-0.62	0.01	-0.15	0.13	0.21	-0.03	0.54	1											
PCNM 1	-0.13	0.09	-0.1	0.05	-0.11	-0.53	-0.09	0.41	-0.32	-0.03	0.24	0.14	1										
PCNM 4	-0.2	0.07	0.05	0.38	0.1	-0.01	-0.28	0.12	0.25	-0.22	-0.05	0.02	0.07	1									
PCNM 5	-0.35	0.2	-0.06	0.4	0.3	0.19	0.35	-0.19	0.08	0.25	-0.42	-0.54	0.06	0.05	1								
PCNM 6	0.14	0.03	0.1	0.09	0.01	-0.24	-0.33	0.29	-0.07	-0.47	-0.09	-0.22	0	0.1	0.1	1							
PCNM 8	-0.12	-0.21	-0.23	-0.21	0.04	0.14	0.11	-0.38	0.07	0.07	-0.14	0.2	-0.04	-0.09	-0.1	-0.08	1						
PCNM 11	0.11	-0.18	0.12	0.03	0.11	-0.15	-0.21	0.23	0.13	-0.16	0.15	0.03	0.1	0.15	0	0.18	0.06	1					
PCNM 18	0.07	-0.03	-0.05	0.06	-0.24	-0.06	-0.12	0.11	0.33	-0.12	-0.07	0.18	0.06	-0.01	0.04	0.08	0.14	-0.03	1				
PCNM 20	0.01	0.27	0.03	0	0.22	0.16	0.12	0.05	0.05	-0.03	0.01	-0.07	-0.12	0.1	-0.03	0.02	-0.15	-0.14	-0.17	1			
PCNM 27	-0.12	0.02	0.27	-0.02	0.01	0.09	0.04	-0.1	-0.12	0.11	0.2	0.12	-0.03	0.01	0	-0.04	-0.02	0.09	0.1	-0.17	1		
x	0.05	0.22	0.05	-0.06	0.06	-0.8	-0.38	0.62	-0.24	-0.5	-0.22	-0.5	0.36	0.05	0.08	0.35	-0.42	0.02	-0.05	-0.04	-0.1	1	
y	0.11	-0.22	0.07	-0.1	0.09	0.72	0.54	-0.54	0.12	0.39	-0.1	-0.18	-0.72	-0.28	0.13	-0.28	-0.03	-0.19	-0.14	0.12	0	-0.42	1

FC	RTE	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	x	y
RTE	1													
P.RES	0.06	1												
P.CUT	0.09	-0.32	1											
CRAIE	0.05	-0.12	0.29	1										
LIMON	0.93	0	0.12	0.01	1									
RTE.LAND	0.68	0.12	0	-0.01	0.61	1								
HEDG	0.08	-0.12	-0.09	-0.03	0.03	-0.14	1							
BUILT	-0.14	0	0.15	0.41	-0.17	-0.16	-0.09	1						
CROP	-0.23	-0.17	0.25	-0.13	-0.32	-0.3	0.29	0.5	1					
MEADOW	0.03	-0.13	0.21	-0.08	-0.07	-0.07	0.48	0.48	0.63	1				
AGE	0.06	0	0.08	-0.18	-0.14	-0.1	0.29	0.07	0.55	0.42	1			
I.SPAT.TEMP	-0.26	0.2	-0.22	0.1	-0.35	0.1	0.29	-0.06	-0.11	0.03	0.13	1		
x	0.17	-0.12	0.23	-0.03	0.18	0.01	-0.29	0.01	-0.01	-0.11	-0.16	-0.55	1	
y	0.06	-0.03	0.04	0.29	-0.01	0.34	-0.23	0.26	-0.02	0.18	0.02	0.01	-0.03	1

FT	RTE	RIV	P.RES	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 5	PCNM 8	PCNM 10	x	y
RTE	1																		
RIV	-0.4	1																	
P.RES	-0.39	0.32	1																
CRAIE	-0.38	0.43	0.35	1															
LIMON	-0.81	0.48	0.58	0.36	1														
RTE.LAND	0.33	-0.06	-0.2	-0.37	-0.18	1													
HEDG	-0.33	-0.21	-0.26	0.01	0.06	-0.13	1												
BUILT	-0.38	0.06	-0.2	0.11	0.1	0.12	0.78	1											
CROP	-0.27	-0.28	-0.22	-0.11	-0.03	-0.19	0.81	0.6	1										
MEADOW	-0.34	-0.13	-0.2	-0.01	0.09	-0.06	0.95	0.83	0.75	1									
AGE	-0.1	-0.22	-0.14	0.01	-0.06	-0.25	0.6	0.34	0.57	0.57	1								
I.SPAT.TEMP	0.22	-0.34	-0.48	-0.22	-0.25	-0.21	0.09	-0.11	0.25	0.01	0.25	1							
PCNM 1	0.07	0.12	0.48	0.06	0.07	-0.19	-0.54	-0.59	-0.6	-0.49	-0.35	-0.51	1						
PCNM 2	-0.14	-0.01	0.24	0	0.01	-0.49	0.15	0	0.16	0.19	0.05	-0.36	0.46	1					
PCNM 5	0.42	-0.32	0	-0.33	-0.22	0.17	-0.33	-0.44	-0.07	-0.29	-0.12	0.25	0.23	-0.06	1				
PCNM 8	0.22	0.05	0.32	0	0.04	0.13	-0.2	-0.1	-0.07	-0.24	0.02	-0.17	0.08	-0.01	0.02	1			
PCNM 10	-0.13	0	0.17	0.26	0.2	-0.19	0.19	0.09	0.03	0.15	0.09	0.08	-0.06	0.03	-0.1	0.1	1		
x	0	0.16	0.4	0.03	0.03	-0.06	-0.32	-0.31	-0.42	-0.24	-0.35	-0.79	0.82	0.56	0.01	0	-0.17	1	
y	-0.13	-0.12	-0.23	0.02	-0.19	-0.46	0.63	0.42	0.68	0.54	0.5	0.14	-0.31	0.22	-0.31	-0.11	0.16	-0.16	1

TAB. 2 — suite

BB	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	P.POP	SABL.CALC	ARG.PAN	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 3	PCNM 4	PCNM 6	PCNM 8	PCNM 31	x	y
PER	1																									
RTE	0.57	1																								
RIV	0.41	0.34	1																							
P.RES	0.41	0.52	0.25	1																						
P.CUT	0.4	0.45	0.37	0.53	1																					
P.POP	0.15	0.14	0.33	0.03	0.04	1																				
SABL.CALC	0.67	0.35	0.14	0.25	0.09	-0.02	1																			
ARG.PAN	0.33	0.42	0.3	0.19	0.46	0.03	0.09	1																		
CRAIE	-0.08	0.09	0.01	0.1	0.07	0.14	-0.36	-0.18	1																	
LIMON	0	0.12	-0.11	0.3	0.26	-0.08	-0.27	-0.09	0.26	1																
RTE.LAND	0.64	0.57	0.17	0.41	0.33	0.13	0.51	0.41	-0.2	0.11	1															
HEDG	0.49	0.33	0.39	0.24	0.2	0.11	0.3	-0.01	0.04	0.18	0.29	1														
BUILT	-0.41	-0.39	-0.3	-0.27	-0.26	0.02	-0.27	-0.28	0.31	-0.06	-0.12	-0.16	1													
CROP	-0.32	-0.15	-0.34	-0.3	-0.17	-0.24	-0.15	0.15	-0.32	-0.08	-0.08	-0.29	0.06	1												
MEADOW	0.48	0.35	0.39	0.02	0.15	0.13	0.42	0.27	-0.16	-0.15	0.5	0.66	-0.03	0.14	1											
AGE	0.61	0.31	0.14	0.25	0.28	0.11	0.47	0.46	-0.36	-0.12	0.6	0.17	-0.16	-0.09	0.31	1										
I.SPAT.TEMP	0.7	0.41	0.2	0.38	0.35	0.11	0.5	0.46	-0.29	0.02	0.58	0.26	-0.44	-0.26	0.26	0.82	1									
PCNM 1	-0.09	-0.06	-0.15	-0.11	-0.32	-0.13	0.07	-0.31	0.05	0.05	-0.21	0.22	-0.04	-0.34	-0.17	-0.27	-0.13	1								
PCNM 2	0.14	0.11	0.28	0.26	0.26	0.22	-0.09	0.14	-0.02	0.01	-0.25	0.05	-0.43	-0.18	-0.3	0.11	0.2	-0.03	1							
PCNM 3	0.08	0.19	0	0.05	0.11	-0.14	0.02	0.51	-0.29	-0.03	0.19	-0.07	-0.31	0.3	0.01	0.19	0.13	0.08	0.08	1						
PCNM 4	0.02	-0.05	0.08	-0.01	0.15	0.12	-0.06	0.26	-0.08	0.01	0.29	0.09	0.47	0.06	0.25	0.31	0.09	-0.07	-0.05	0.12	1					
PCNM 6	-0.16	-0.21	0.22	-0.05	-0.03	-0.04	-0.43	0.16	0.26	0.04	-0.34	0.07	0.06	-0.03	-0.01	-0.2	-0.17	-0.02	0.05	0.03	-0.02	1				
PCNM 8	0	-0.04	-0.01	0.09	0.14	0.1	-0.11	-0.1	0.27	0.19	-0.05	0.07	0.3	-0.03	-0.08	0.01	-0.15	-0.1	0.12	0.29	0.15	-0.12	1			
PCNM 31	0.08	0.14	0.2	0.32	0.1	0.03	0.18	-0.04	-0.02	-0.02	0.08	0.18	-0.16	-0.06	0.1	-0.06	0.03	0.09	0.09	-0.06	-0.05	0.07	-0.12	1		
x	0.15	0.23	-0.04	0.12	0.22	-0.08	0.12	0.19	0	0.11	0.42	0.01	0.18	0.24	0.24	0.22	0.02	-0.64	-0.34	0.08	0.03	-0.06	0.22	-0.06	1	
y	-0.21	-0.14	-0.21	-0.14	-0.19	-0.05	-0.2	-0.28	0.48	0.26	-0.04	0.09	0.53	-0.25	0.02	-0.32	-0.35	0.48	-0.56	-0.09	0.17	0.25	0.17	0.07	-0.08	1

BC	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	SABL.ACI	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 5	PCNM 8	PCNM 12	PCNM 19	PCNM 20	x	y
PER	1																							
RTE	0.68	1																						
RIV	0.26	0.29	1																					
P.RES	0.39	0.27	-0.06	1																				
P.CUT	0.12	0.17	-0.1	0.13	1																			
CRAIE	0.9	0.7	0.28	0.37	-0.02	1																		
LIMON	0.49	0.33	0.22	0.29	0.28	0.31	1																	
SABL.ACI	0.28	0.33	-0.03	0.6	0.4	0.26	0.3	1																
RTE.LAND	-0.5	-0.43	-0.26	-0.17	-0.06	-0.63	-0.05	-0.28	1															
HEDG	-0.32	-0.48	-0.28	0.11	-0.08	-0.28	-0.23	0.15	0.05	1														
BUILT	-0.19	-0.47	-0.2	-0.04	-0.43	-0.15	-0.42	-0.11	0.07	0.72	1													
CROP	0.43	0.04	0.01	0.34	-0.05	0.45	0.36	0.3	-0.37	0.29	0.25	1												
MEADOW	0.39	0.59	0.3	-0.04	0.24	0.34	0.23	0.03	-0.09	-0.8	-0.64	-0.41	1											
AGE	-0.37	-0.28	-0.26	-0.23	-0.3	-0.25	-0.44	-0.18	0.21	-0.09	0.19	-0.09	-0.07	1										
I.SPAT.TEMP	0.45	0.22	0.22	0.21	0.28	0.22	0.44	0.05	0.12	-0.1	-0.09	0.23	0.14	-0.59	1									
PCNM 1	-0.02	0.14	-0.15	-0.08	-0.26	0.06	0.13	-0.09	-0.08	-0.15	-0.13	-0.1	-0.12	-0.05	-0.18	1								
PCNM 2	0.1	0.1	-0.07	0.06	-0.11	0.19	-0.44	0.09	-0.72	0.3	0.31	0.09	-0.23	-0.08	-0.22	0	1							
PCNM 5	-0.03	0.14	-0.22	-0.02	0.12	0	0.19	-0.2	0.19	-0.36	-0.54	-0.27	0.31	-0.21	0.12	0.12	-0.25	1						
PCNM 8	-0.44	-0.24	-0.09	-0.13	0.06	-0.48	-0.15	-0.26	0.14	-0.01	-0.16	-0.3	-0.19	0.13	-0.07	0.1	0.09	0.07	1					
PCNM 12	0.29	0.29	0.18	0.27	0.17	0.16	0.33	0.24	-0.23	-0.04	-0.13	0.22	0.11	-0.25	0.27	-0.04	0.01	-0.14	-0.09	1				
PCNM 19	0.17	0.23	-0.01	-0.09	0.2	0.06	-0.16	0.17	-0.12	0.07	-0.02	-0.16	0.09	-0.16	0.08	0.01	0.26	-0.26	0.15	-0.14	1			
PCNM 20	-0.15	-0.31	-0.2	0.2	-0.09	-0.14	-0.14	0.13	0.03	0.17	0.06	-0.01	-0.14	0.17	-0.22	0.02	0.12	-0.03	0.16	-0.1	0.05	1		
x	0.09	0.13	-0.11	0.02	-0.19	0.24	-0.24	0.15	-0.67	0.1	0.11	0.02	-0.13	-0.04	-0.5	0.47	0.72	-0.14	-0.14	-0.01	0.07	0.12	1	
y	0.04	0.13	-0.01	-0.13	-0.27	-0.02	0.15	-0.26	0.47	-0.28	-0.09	-0.17	0.11	0.05	0.17	0.5	-0.51	0.05	-0.2	-0.01	-0.14	-0.02	-0.11	1

BT	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	P.POP	CRAIE	LIMON	SABL.ACI	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 4	PCNM 9	PCNM 10	PCNM 11	PCNM 12	PCNM 16	PCNM 18	PCNM 24	PCNM 29	PCNM 35	x	y
PER	1																													
RTE	0.19	1																												
RIV	0.4	0.23	1																											
P.RES	0.03	0.17	0.12	1																										
P.CUT	0.33	0.09	0.18	0.27	1																									
P.POP	0.1	0.22	0.32	-0.05	0.13	1																								
CRAIE	0.49	0.17	0.05	0.05	0.37	-0.03	1																							
LIMON	0.34	0.14	0.12	0.19	-0.01	-0.07	-0.3	1																						
SABL.ACI	0	0.13	-0.11	-0.03	-0.06	-0.05	-0.02	0.1	1																					
RTE.LAND	-0.39	0.09	-0.22	-0.28	-0.29	0.12	-0.17	-0.1	0.2	1																				
HEDG	0.68	0.05	0.15	0.04	0.31	-0.02	0.56	0.17	0.21	-0.38	1																			
BUILT	-0.15	-0.16	-0.12	-0.05	0.07	-0.21	-0.1	-0.08	0.03	-0.12	-0.22	1																		
CROP	0.19	-0.19	-0.04	0.05	0.02	-0.31	0.37	0.05	0.04	-0.25	0.25	0.08	1																	
MEADOW	0.82	0.18	0.35	0.1	0.34	0.05	0.35	0.34	0.05	-0.49	0.79	-0.17	0.02	1																
AGE	-0.35	0.05	-0.07	-0.1	-0.35	0.18	-0.34	-0.09	0.03	0.36	-0.31	-0.12	-0.21	-0.35	1															
I.SPAT.TEMP	0.34	-0.08	0.33	0.04	0.23	-0.12	0.24	0.17	-0.09	-0.27	0.24	-0.12	0.28	0.25	-0.6	1														
PCNM 1	0.08	-0.19	-0.12	-0.02	0.26	-0.12	0.39	-0.22	0.17	-0.08	0.32	0.03	0.2	0.09	-0.19	0.26	1													
PCNM 2	-0.17	0.06	-0.24	-0.13	-0.09	0.17	-0.03	-0.13	-0.06	0.16	-0.15	-0.09	-0.42	-0.09	0.04	-0.34	-0.01	1												
PCNM 4	0.17	-0.12	0.05	0.05	0.03	-0.17	0.07	0.09	-0.18	-0.62	0.08	0.4	0.34	0.21	-0.32	0.27	-0.08	-0.05	1											
PCNM 9	0.17	0.17	0.17	0.05	0.21	0.01	0.23	0.02	-0.14	-0.15	0.17	-0.17	-0.15	0.12	-0.25	0.37	0.11	-0.09	-0.1	1										
PCNM 10	0.17	0.09	0.2	0.04	0.25	0.1	-0.1	0.05	0.22	0.08	0.01	0.32	-0.16	0.23	-0.15	0.1	0.13	-0.16	0.05	-0.24	1									
PCNM 11	-0.03	-0.07	-0.06	-0.03	-0.13	-0.03	-0.26	0.25	-0.16	0.02	-0.2	-0.05	0.14	0	0.16	-0.06	-0.13	0.11	0.08	-0.27	0.07	1								
PCNM 12	0.26	-0.01	-0.08	-0.08	0.04	-0.12	0.21	-0.04	-0.09	-0.08	0.18	-0.07	0.07	0.3	-0.22	0.04	-0.06	0.03	0.15	-0.23	0.02	0.2	1							
PCNM 16	0.14	0.03	0.12	-0.13	0.08	0.09	0.04	0.13	-0.05	-0.07	0.07	-0.14	0.15	0.19	-0.1	0.14	-0.03	-0.05	0.01	0.11	0.12	-0.06	0.13	1						
PCNM 18	-0.31	0.14	-0.18	0.14	0.09	0.03	0	-0.37	-0.04	0.07	-0.27	0.2	-0.07	-0.25	0.04	-0.03	-0.04	0.01	0.02	0.08	0.04	-0.06	0.01	-0.06	1					
PCNM 24	0.09	0.17	-0.15	0.11	0	-0.09	-0.05	0.07	0.03	0.03	-0.15	-0.05	-0.12	-0.05	-0.01	-0.16	0.02	0.05	0.05	-0.05	-0.07	-0.01	0.2	-0.16	-0.06	1				
PCNM 29	0.02	0.19	0.13	0.07	0.03	-0.06	0.16	-0.14	-0.17	-0.1	-0.11	0.04	-0.11	0.07	-0.13	0.11	-0.09	0.05	0.08	0.1	-0.03	-0.06	0.08	-0.11	-0.01	-0.03	1			
PCNM 35	0.13	0.21	0.2	-0.03	0.05	0.23	0.16	-0.08	-0.02	-0.14	0.13	-0.14	-0.06	0.19	0.1	-0.03	0.03	0.05	0.03	0.01	-0.03	-0.01	0.06	-0.07	-0.04	-0.1	0.15	1		
x	0.18	-0.03	0.24	-0.02	0.21	-0.11	0.21	0.06	0.04	-0.07	0.2	-0.18	0.28	0.06	-0.21	0.77	0.44	-0.58	-0.02	0.38	0.16	-0.05	-0.08	0.05	0.02	-0.09	-0.04	-0.02	1	
y	0.03	0.2	0.09	0.11	-0.08	0.17	-0.24	0.37	-0.24	0.41	-0.35	-0.07	-0.26	-0.13	0.24	-0.14	-0.48	0.22	-0.26	0.02	-0.03	0.4	-0.03	-0.03	0.05	0.01	-0.05	-0.01	-0.23	1

TAB. 2 — suite

OB	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	P.POP	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 3	PCNM 4	PCNM 8	x	y
PER	1																				
RTE	0.52	1																			
RIV	0.2	0.32	1																		
P.RES	0.35	-0.16	-0.05	1																	
P.CUT	0.11	-0.01	-0.1	0.22	1																
P.POP	0.23	0.42	0.72	-0.07	-0.15	1															
CRAIE	0.59	0.26	-0.08	0.39	0.29	0.03	1														
LIMON	0.58	0.32	0.01	-0.03	0.01	-0.01	-0.04	1													
RTE.LAND	-0.3	0.13	0.12	-0.35	-0.26	0.05	-0.4	-0.12	1												
HEDG	0.32	0.48	0.28	0.2	0.09	0.42	0.42	-0.17	-0.05	1											
BUILT	-0.09	0.12	-0.25	-0.09	-0.11	-0.1	0.14	-0.06	0.47	0.17	1										
CROP	0.87	0.36	0.16	0.35	0.02	0.14	0.36	0.68	-0.39	0	-0.17	1									
MEADOW	0.3	0.47	0.2	-0.05	-0.28	0.32	0.36	-0.09	0.19	0.51	0.32	-0.02	1								
AGE	-0.56	-0.39	-0.23	0.04	0.19	0	0.01	-0.63	-0.03	0.05	0.22	-0.58	-0.06	1							
I.SPAT.TEMP	-0.81	-0.51	-0.23	-0.06	-0.03	-0.13	-0.34	-0.57	0.17	-0.2	0.05	-0.74	-0.27	0.64	1						
PCNM 1	-0.06	-0.41	0.03	0.43	0.27	0.14	0.14	-0.35	-0.62	0.25	-0.45	-0.06	-0.27	0.35	0.16	1					
PCNM 3	0.01	0.12	-0.03	0.12	-0.06	-0.08	0.41	-0.13	0.19	0.22	0.42	-0.17	0.4	0.08	0.04	-0.34	1				
PCNM 4	-0.01	0.11	-0.05	0.03	0.1	-0.18	-0.18	0.24	0.16	0.18	0.13	-0.05	-0.29	-0.19	0.05	-0.01	-0.06	1			
PCNM 8	-0.1	-0.29	0.03	0.06	-0.27	0.12	-0.23	-0.08	0.37	-0.2	0.4	0.02	0.05	-0.02	0.04	-0.08	-0.13	0.04	1		
x	0.11	0.34	0.31	0.03	-0.16	0.3	0.26	-0.16	0.26	0.55	0.23	-0.14	0.63	-0.07	-0.17	-0.21	0.7	-0.15	-0.07	1	
y	0.02	-0.33	0.14	0.2	0.14	0.29	0.08	-0.15	-0.71	0.1	-0.49	0.16	-0.18	0.19	-0.03	0.78	-0.36	-0.39	0	-0.16	1

OC	PER	RTE	RIV	P.RES	P.CUT	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 7	x	y
PER	1																	
RTE	0.76	1																
RIV	0.16	-0.2	1															
P.RES	0.53	0.55	-0.1	1														
P.CUT	0.35	0.52	-0.12	0.44	1													
CRAIE	0.37	0.18	0.17	0.26	-0.17	1												
LIMON	0.8	0.71	0.15	0.36	0.49	-0.02	1											
RTE.LAND	-0.52	-0.51	-0.39	-0.17	-0.28	0.06	-0.63	1										
HEDG	-0.61	-0.44	-0.3	-0.14	-0.1	-0.14	-0.54	0.78	1									
BUILT	-0.59	-0.52	-0.16	-0.23	-0.25	0.16	-0.62	0.72	0.82	1								
CROP	-0.54	-0.42	-0.06	-0.47	-0.11	-0.49	-0.32	-0.02	-0.1	-0.16	1							
MEADOW	-0.52	-0.41	-0.19	-0.18	-0.22	0.06	-0.48	0.58	0.8	0.86	-0.33	1						
AGE	-0.4	-0.59	0.1	-0.33	-0.53	0.03	-0.61	0.16	0.05	0.14	0.35	0.01	1					
I.SPAT.TEMP	-0.24	-0.35	0.29	-0.49	-0.34	-0.21	-0.16	-0.31	-0.28	-0.23	0.5	-0.26	0.59	1				
PCNM 1	-0.07	-0.06	-0.23	-0.1	-0.18	0.54	-0.24	0.47	0.34	0.65	-0.43	0.56	-0.09	-0.47	1			
PCNM 7	0.18	-0.13	0.43	0.07	-0.17	0.21	0.06	0.14	0.17	0.16	-0.4	0.13	-0.16	-0.12	0.08	1		
x	-0.27	0.03	-0.01	0.12	0.26	-0.55	0.07	-0.17	0.1	-0.24	0.39	-0.16	-0.22	0.09	-0.58	-0.23	1	
y	0.18	0.17	0.34	-0.05	0.16	-0.29	0.38	-0.7	-0.45	-0.53	0.28	-0.43	0.01	0.7	-0.69	-0.13	0.4	1

OT	PER	RTE	P.CUT	P.POP	CRAIE	LIMON	RTE.LAND	HEDG	BUILT	CROP	MEADOW	AGE	I.SPAT.TEMP	PCNM 1	PCNM 2	PCNM 6	PCNM 10	PCNM 12	PCNM 17	x	y
PER	1																				
RTE	0.5	1																			
P.CUT	0.49	0.51	1																		
P.POP	-0.02	-0.12	-0.11	1																	
CRAIE	0.82	0.54	0.5	-0.25	1																
LIMON	0.75	0.5	0.39	0.07	0.38	1															
RTE.LAND	0.69	0.38	0.53	-0.2	0.51	0.62	1														
HEDG	-0.4	-0.15	-0.29	0.14	-0.43	-0.21	-0.51	1													
BUILT	0.11	0	0.15	-0.09	-0.01	0.2	0.25	-0.07	1												
CROP	-0.97	-0.51	-0.43	-0.02	-0.82	-0.75	-0.6	0.35	-0.08	1											
MEADOW	0.33	0.13	0.25	-0.02	0.34	0.16	0.43	-0.41	-0.12	-0.23	1										
AGE	-0.52	-0.43	-0.18	0	-0.33	-0.58	-0.29	0.1	0.15	0.49	-0.1	1									
I.SPAT.TEMP	0.4	0.37	0.16	0.02	0.2	0.52	0.22	0.23	-0.18	-0.38	-0.13	-0.82	1								
PCNM 1	0.19	0.16	0.33	-0.11	0.2	0.16	0.18	-0.3	0.22	-0.18	0.25	0.08	-0.02	1							
PCNM 2	-0.14	-0.07	-0.05	0.32	-0.08	-0.1	-0.19	-0.1	-0.55	0.04	0.21	0.27	-0.27	0.16	1						
PCNM 6	0.2	0.03	0.14	0.32	-0.18	0.5	0.06	0.11	-0.07	-0.22	-0.04	-0.26	0.26	-0.07	0.19	1					
PCNM 10	0.17	-0.25	0.01	-0.18	0.17	-0.02	0.14	-0.19	0.13	-0.13	0.24	0.08	-0.17	0.21	-0.15	-0.05	1				
PCNM 12	0.12	0.07	0.23	0.25	-0.05	0.19	0.29	-0.24	-0.08	-0.09	0.1	-0.04	0.02	0.19	0.07	0.11	0.28	1			
PCNM 17	0.19	0.21	0.05	-0.23	0.14	0.18	0.07	-0.06	-0.21	-0.21	-0.06	-0.16	0.21	-0.22	-0.07	0.25	-0.07	-0.07	1		
x	0.06	-0.05	0.2	-0.18	-0.01	0.12	0.16	-0.22	0.2	-0.1	-0.13	0.19	-0.12	0.69	0.19	0.22	-0.05	0.03	-0.06	1	
y	-0.26	-0.19	-0.3	0	-0.3	-0.13	-0.19	0.27	-0.37	0.27	-0.45	-0.29	0.35	-0.59	-0.21	0.12	-0.26	-0.29	0.09	-0.22	1