



HAL
open science

Influence de la connectivité et de sa dynamique sur les patrons de diversité actuels des communautés végétales boisées exprimées et potentielles

Maxime Planes

► **To cite this version:**

Maxime Planes. Influence de la connectivité et de sa dynamique sur les patrons de diversité actuels des communautés végétales boisées exprimées et potentielles. [Stage] France. Université de Rennes 1 (UR1), FRA. 2019, 41 p. hal-02787508

HAL Id: hal-02787508

<https://hal.inrae.fr/hal-02787508v1>

Submitted on 5 Jun 2020

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Master 2 PNB : Patrimoine Naturel et Biodiversité
- Année 2018/2019 -



RAPPORT DE STAGE – mars-août 2019

PLANES MAXIME



**Influence de la connectivité et de sa dynamique sur les patrons
de diversité actuels des communautés végétales boisées
exprimées et potentielles**

Maître de stage : Léa UROY

Référent Universitaire : F. YSNEL

Encadrement : L. UROY, C. MONY, A. ERNOULT & A. ALIGNIER

Structure d'accueil : UMR ECOBIO

Co-responsables Master PNB :

Maryvonne Charrier, Anne-Marie Cortesero, Sébastien Dugravot, Frédéric Ysnel

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes quatre encadrantes Léa Uroy, Aude Ernoult, Cendrine Mony et Audrey Alignier pour leur aide tout au long de ce stage, leur disponibilité, leurs conseils avisés ainsi que leurs corrections. Merci beaucoup à Léa pour le temps que tu m'as consacré pour que mon stage se déroule au mieux. J'ai vraiment apprécié ces 6 mois et c'est en grande partie grâce à vous. Je voudrais aussi remercier toutes les personnes qui m'ont aidé dès le début du stage pour l'étape de tamisage, merci à : Léa, Benoît, Arnaud (RIP Johnny), Kévin, Clément, Aude, Cendrine, Olivier et Rémi. Merci aussi à mes deux petits stagiaires Kévin et Clément qui m'ont beaucoup aidé à identifier les (nombreuses) plantules, j'espère avoir réussi à vous transmettre la passion de la botanique et des *Juncus* (j'ai toujours la chanson du *Juncus* dans la tête)! Merci à Olivier Jambon pour avoir compté et retiré des centaines de joncs, merci à Benoît Dujol et toutes les autres personnes qui m'ont aidé à identifier certaines espèces. Merci aussi à Thierry et Rémi pour l'entretien de la serre. Je souhaite aussi remercier Benjamin Bergerot pour avoir partagé son bureau avec moi. Merci aussi à mes collègues de PNB Justine, Clarisse, Vincent et Loïc pour les pauses du midi bien sympathiques (merci de ne pas avoir spoilé les épisodes de GoT). Et merci à Bertrand Di-Cesare pour ma prise en charge administrative. Enfin, je souhaite remercier Joan Van Baaren la directrice de l'UMR ECOBIO, ainsi que le personnel, les stagiaires, les chercheurs et tous ceux qui participent au fonctionnement de l'unité de recherche.

SOMMAIRE

Introduction	1
Matériel et méthodes	5
Site d'étude	5
Caractérisation de la connectivité passée et actuelle des bois	6
<i>Sélection des sources d'habitat</i>	6
<i>Réalisation des cartes de résistance</i>	7
<i>Calcul de l'indice de connectivité</i>	8
<i>Caractérisation de la dynamique de connectivité</i>	9
Caractérisation de la structure des communautés végétales	10
<i>Sélection des bois échantillonnés</i>	10
<i>Echantillonnage et étude du couvert végétal</i>	10
<i>Echantillonnage et étude de la banque de graines du sol</i>	10
<i>Caractérisation des communautés végétales</i>	11
Analyses statistiques	13
Résultats	14
Caractéristique de la connectivité des bois étudiés et de leur dynamique	14
Caractéristiques des communautés végétales étudiées	16
Influence de la connectivité paysagère passée et actuelle et de sa dynamique sur les communautés boisées : étude comparative des communautés exprimées et potentielles	17
Influence de la connectivité paysagère passée et actuelle et de sa dynamique selon les groupes fonctionnels : le cas des communautés boisées exprimées	18
Influence de la connectivité paysagère passée et actuelle et de sa dynamique selon les groupes fonctionnels : le cas des communautés boisées potentielles	18
Discussion	21
Les communautés exprimées, une absence de réponse à la connectivité paysagère et sa dynamique	21
Les communautés végétales boisées exprimées et potentielles, deux compartiments aux compositions taxonomiques très différentes	22
Les communautés potentielles, des témoins des effets de la connectivité paysagère.....	23
L'approche fonctionnelle, des réponses contrastées selon la spécialisation et la persistance des espèces	24
Conclusions et perspectives	25

Introduction

Depuis la seconde moitié du 20^{ème} siècle, l'intensification agricole a provoqué une fragmentation importante des habitats semi-naturels au sein des paysages agricoles (Honnay *et al.*, 2002 ; Tillmann, 2005). Cette fragmentation a pour conséquences une réduction de la taille des habitats disponibles et un isolement accru de ces tâches d'habitat (Young *et al.*, 1996 ; Fischer & Lindenmayer, 2007). Les plantes vasculaires, en raison de leur mode de vie sessile, sont particulièrement impactées par ces effets. De nombreuses études ont, ainsi, reporté une modification de la composition et une diminution de la diversité des communautés végétales (Lida & Nakashizuka, 1995 ; Young *et al.*, 1996 ; Kleijn *et al.*, 2008), notamment pour les espèces boisées spécialistes (Honnay *et al.*, 2002) en raison de leur faible tolérance aux perturbations anthropiques (Hermy *et al.*, 1999 ; Verheyen, 2003 ; Lohmus *et al.*, 2014).

De nombreux pays soulignent désormais la nécessité de maintenir et de rétablir la connectivité entre tâches d'habitat isolées (Jäger *et al.*, 2011). Ainsi, certaines politiques environnementales ont été mises en place notamment en Europe avec la création du réseau écologique pan-Européen (Conseil de l'Europe, 1996), décliné en France par l'instauration de la Trame Verte et Bleue (TVB, Loi Grenelle I [1] et Grenelle II [2]). La connectivité paysagère se définit comme le degré auquel un paysage facilite la dispersion entre les tâches d'habitat (Taylor *et al.*, 1993). Chez les plantes, la dispersion (*i.e.* tout mouvement d'individu ou de propagule ayant un impact potentiel sur les flux de gènes à travers l'espace ; Ronce, 2007) est un mécanisme passif impliquant le transfert de propagules (*e.g.* graines, bulbes, spores) ou de pollen. La structuration de la diversité locale, aussi bien à court terme qu'à long terme, est régie par la dispersion des graines (Fagan *et al.*, 2002 ; Cadotte, 2006 ; Ozinga *et al.*, 2009). Diverses études ont montré des effets délétères de la réduction de la taille des habitats disponibles et de l'isolement des tâches d'habitat sur la richesse et la composition des communautés végétales (Krauss *et al.*, 2004 ; Lindborg *et al.*, 2012). Ainsi, la connectivité devrait pallier les effets négatifs de la fragmentation, en favorisant les flux de gènes au sein des populations connectées (Coulon *et al.*, 2004 ; Sork & Smouse, 2006). A l'échelle des communautés, une forte connectivité devrait favoriser la dispersion entre communautés, et ainsi, augmenter la diversité. Néanmoins, les résultats contrastés des études réalisées *in situ* ne permettent pas de dégager un consensus solide s'agissant de l'influence de la connectivité sur les communautés végétales (Uroy *et al.*, 2019).

Jusqu'à présent, la majeure partie des études sur les relations entre paysages et biodiversité se sont focalisées sur l'effet des paysages actuels, négligeant ainsi la dimension dynamique des paysages, pourtant reconnue comme un facteur important en écologie du paysage (Williams, 1989 ; Pedrolí & Borger, 1990 ; Poudevigne & Baudry, 2003). Pourtant, les paysages agricoles soumis à de nombreuses perturbations anthropiques (*e.g.* changements d'occupation et d'utilisation des terres), constituent des paysages particulièrement dynamiques (Zeigler & Fagan, 2014). Face à ce constat, plusieurs études ont souligné le besoin d'analyser les patrons de connectivité passés pour mieux comprendre les impacts de la perte de connectivité. Ceci est d'autant plus pertinent pour les espèces végétales, qui peuvent présenter une réponse parfois lente face aux changements de connectivité (Eriksson & Ehrlén, 2001 ; Hanski & Ovaskainen, 2002 ; Foster, 2002 ; Ernoult *et al.*, 2006 ; Cousins *et al.*, 2007). En effet, si certaines espèces végétales ne répondent pas toutes instantanément aux changements de connectivité, d'autres présentent un délai de réponse (*i.e.* un décalage temporel entre changement de connectivité et réponse des communautés). Ce délai de réponse est un mécanisme important pour faire face aux variations environnementales et peut s'expliquer par leur mode de vie sessile, impliquant, le plus souvent, de faibles distances de dispersion, mais également par leur capacité à persister localement *via* la reproduction clonale ou bien par leur une forte persistance dans la banque de graines du sol. Une des formes de réponse retardée, notamment dans un contexte de diminution de connectivité, est le délai d'extinction (*i.e.* le temps écoulé entre une perte de connectivité et l'établissement d'un nouvel équilibre au sein des assemblages ; Diamond, 1972 ; Kuussaari *et al.*, 2009) et son extension la dette d'extinction (*i.e.* le nombre ou l'abondance des espèces amenées à disparaître à mesure que les assemblages atteignent un nouvel équilibre à la suite d'une perte de connectivité ; Tilman *et al.*, 1994 ; Ovaskainen & Hanski, 2002 ; Kuussaari *et al.*, 2009). Plusieurs études ont rapporté des réponses retardées à la connectivité chez les espèces végétales, en démontrant que les communautés végétales actuelles (*e.g.* diversité, composition) sont plus expliquées par la connectivité paysagère passée que par la connectivité présente (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006 ; Gustavsson *et al.*, 2007), et cela notamment chez les espèces de milieux boisés (Verheyen *et al.*, 2004). En effet, les espèces évoluant au sein d'habitats stables tels que les bois réagissent plus lentement aux changements que les espèces localisées dans des habitats régulièrement perturbés (Ernoult *et al.*, 2006). Ainsi, une forte connectivité passée devrait entraîner une diversité actuelle élevée au sein des communautés boisées. *A contrario*, une faible connectivité passée devrait entraîner une faible diversité actuelle. Cependant, certaines études n'ont pas démontré de réponses retardées des communautés végétales à la connectivité (*i.e.* pas de relation entre la connectivité passée et la structuration actuelle des communautés végétales),

notamment suite à des modifications de connectivité trop lentes et/ou faibles dans le temps (Adriaens *et al.*, 2006).

Ainsi, il est préférable de tenir compte de la dynamique temporelle de connectivité du paysage afin de mieux comprendre son influence (Metzger *et al.*, 2009 ; Saura *et al.*, 2011 ; Claudino *et al.*, 2015). Jusqu'ici, l'effet de la connectivité paysagère sur les communautés végétales, mais également sur le reste de la biodiversité (*e.g.* invertébrés, vertébrés ; Bommarco *et al.*, 2014 ; Metzger *et al.*, 2009) a majoritairement été étudié en testant l'effet relatif de la connectivité passée et présente (*i.e.* avant et après un changement de connectivité supposé, le plus souvent à partir de 2 dates ; Lindborg & Eriksson, 2004 ; Helm *et al.*, 2006) sur la structuration actuelle des communautés végétales. Néanmoins, ces études ont négligé les potentielles variations temporelles de connectivité entre tâches (*i.e.* la dynamique temporelle de la connectivité paysagère) pouvant impacter les communautés (Hanski, 2011 ; Ruiz *et al.*, 2014). Mais caractériser la dynamique temporelle de connectivité paysagère reste difficile (Kool *et al.*, 2013). Jusqu'ici, une seule étude (Metzger *et al.*, 2009) a étudié simultanément le rôle de la connectivité passée, présente, mais également de sa dynamique temporelle sur les communautés végétales ; démontrant ainsi que les communautés végétales ne répondaient pas seulement à la connectivité passée et présente, mais également à la magnitude des changements de connectivité au cours du temps. Plus la connectivité diminue au cours du temps (dynamique descendante), plus la dispersion devrait diminuer, plus les communautés actuelles devraient être caractérisées par une faible diversité. *A contrario*, plus la connectivité augmente au cours du temps (dynamique ascendante), plus la dispersion devrait augmenter, et plus les communautés actuelles devraient être caractérisées par une diversité élevée. De plus, certains modèles ont mis en évidence le fait qu'une forte variabilité temporelle environnementale favorise la diversité en espèces d'autant plus lorsque celles-ci peuvent persister dans le temps (Chesson, 1985 ; Levine & Rees, 2004). La réponse des communautés végétales pourrait alors aussi dépendre de la variabilité temporelle de connectivité paysagère (*i.e.* fortes fluctuations de connectivité au cours du temps). La prise en compte de la dynamique temporelle de connectivité, en plus de la connectivité présente et passée, devrait ainsi permettre de mieux comprendre la réponse de la diversité végétale actuelle à la connectivité. De plus, il est intéressant d'étudier les communautés végétales potentielles (issues de la banque de graine) en complément des communautés exprimées (couvert végétal).

Des études récentes ont démontré qu'évaluer l'impact de la connectivité sur les communautés exprimées dans les tâches d'habitat est sujet à des biais (Hiiesalu *et al.*, 2012 ; Partel *et al.*, 2012). En effet, la capacité des propagules à s'établir dépend de facteurs locaux

liés à la qualité de l'habitat (pratiques de gestion, utilisations passées du sol, Brudvig, 2016) et des interactions biotiques (interactions plante-plante, plante-animal, plante-sol, Pyke & Archer, 1991 ; Fukami & Nakajima, 2013). Ainsi, des études basées sur la pluie de graine (« seed rain ») ont été menées récemment (Herrmann *et al.*, 2016 ; Parejo-Farnés *et al.*, 2017 ; Mony *et al.*, soumis). Mais étudier la pluie de graines est complexe (dispositif lourd, tri des graines fastidieux). L'étude de la banque de graines du sol représente alors une bonne alternative. Effectivement, étudier la banque de graines permet de s'affranchir des facteurs locaux et de se concentrer sur la dispersion (*i.e.* les flux de graines). La banque de graines et le couvert végétal interagissent constamment (dissémination de graines, sélection, inhibition allélopathique) (Kalamees & Zobel, 2002 ; Prati & Bossdorf, 2004). La banque de graines contribue donc à structurer les communautés de plantes (Leckie *et al.*, 2017) et son rôle est important, en particulier, pour le maintien des espèces et de la diversité génétique dans les communautés en permettant aux individus de persister dans des conditions défavorables (Thompson, 1992 ; Rees, 1996 ; Royo & Ristau, 2013). Les recherches sur les banques de graines des milieux boisés tempérés se sont développées depuis une 20^{aine} d'années (Jankowska-Blaszczuk *et al.*, 1998 ; Leckie *et al.*, 2000 ; Plue *et al.*, 2016). Cependant, la majorité des connaissances se rapporte aux jeunes forêts gérées (Leckie *et al.*, 2017), et rares sont les études traitant de l'effet du paysage sur les communautés issues de la banque de graines (Graae, 2000 ; Kolb & Diekmann, 2005). Enfin, en plus d'être moins influencées par les facteurs locaux que les communautés exprimées, les communautés de la banque de graines constituent un témoin de la dispersion dans le temps. En effet, lorsqu'un individu atteint une tâche d'habitat, il peut être « stocké » dans la banque de graine dans l'attente de conditions favorables à sa germination. Certaines espèces ont ainsi la capacité de persister plusieurs dizaines d'années dans le sol (jusqu'à plus d'une centaine d'années, Thompson *et al.*, 1997). Ce stockage *via* la banque de graines est un mécanisme-clé permettant la coexistence d'espèces en réponse aux variations environnementales (effet de stockage, Chesson, 2000 ; Plue *et al.*, 2016). Les communautés végétales issues de la banque de graines devraient donc particulièrement bien répondre à la connectivité passée. Ainsi, l'analyse de la banque de graines en complément du couvert végétal peut permettre de mieux appréhender les réponses des communautés à des échelles de temps plus longues (Plue *et al.*, 2017).

La présente étude a pour objectif d'analyser l'influence de la connectivité actuelle et passée, mais également la dynamique temporelle de connectivité (*i.e.* magnitude et variabilité des changements temporels de connectivité) sur les patrons de diversité actuels des communautés végétales boisées en paysage agricoles. Les patrons de diversité actuels ont été analysés au niveau du couvert végétal (communautés exprimées) et de la banque de graines du

sol (communautés potentielles). La connectivité a été évaluée par le biais de méthodes de modélisation issues de l'écologie des paysages. Nous avons testé en particulier les hypothèses suivantes :

- (1) Les communautés exprimées (couvert végétal) et potentielles (banque de graines) répondent à la connectivité paysagère : une forte connectivité des tâches de bois entraîne une diversité actuelle élevée des communautés végétales boisées.
- (2) Les communautés potentielles répondent mieux à la connectivité paysagère que les communautés exprimées, puisqu'elles sont moins soumises aux facteurs locaux.
- (3) Les communautés potentielles répondent mieux à la connectivité passée alors que les communautés exprimées répondent mieux à la connectivité actuelle.
- (4) Une dynamique de connectivité ascendante entraîne une forte diversité des communautés végétales boisées actuelle.
- (5) Une forte variabilité temporelle de connectivité paysagère entraîne une forte diversité des communautés végétales boisées actuelles.

Matériel & Méthodes

Site d'étude

Cette étude a été réalisée au sein de la « Zone Atelier Armorique » (ZAA, 13 000ha), plus précisément au niveau du site atelier de Pleine-Fougères (Figure 1). Le site est localisé au Nord du département de l'Ille-et-Vilaine (Bretagne ; 48°36'N, 1°32'W) et fait partie du réseau international LTSER (Long-Term Socio-Ecological Research). Ce site est caractérisé par un paysage bocager (réseau de haies développé), et dominé par des agrosystèmes de type polycultures-élevage. Il est structuré par un gradient de densité du réseau de haies (un bocage ouvert au Nord de la ZAA et un bocage dense au Sud). Les habitats boisés représentent environ 15% de la zone étudiée et sont, pour la plupart, d'anciens bois plantés puis recolonisés par la végétation spontanée. D'importantes modifications paysagères, induites par des changements de pratiques agricoles sous le contrôle de la Politique Agricole Commune (PAC) ont eu lieu depuis les années 1960. Ces modifications telles l'augmentation de la taille des parcelles, l'arasement des haies et arbres isolés ont accentué l'isolement des parcelles.

La cartographie de l'occupation du sol de la zone d'étude a été réalisée par photo-interprétation de photographies aériennes (Base de données Zone Atelier Armorique). Six catégories d'occupation du sol ont été identifiées à une résolution de 5m : bois, prairies, cultures, surfaces urbanisées, étendues d'eau et routes. Le réseau des éléments boisés (forêts, bois et haies) a été identifié à partir de la base de données Kermap. Afin d'étudier l'évolution de la structure paysagère, 6 dates ont été choisies en lien avec les différentes phases de la PAC :

1952 (avant la mise en place de la 1^{ère} PAC, en 1962), 1974, 1985 (impacts de la PAC), 2000, 2006 et 2016 (paysage actuel).

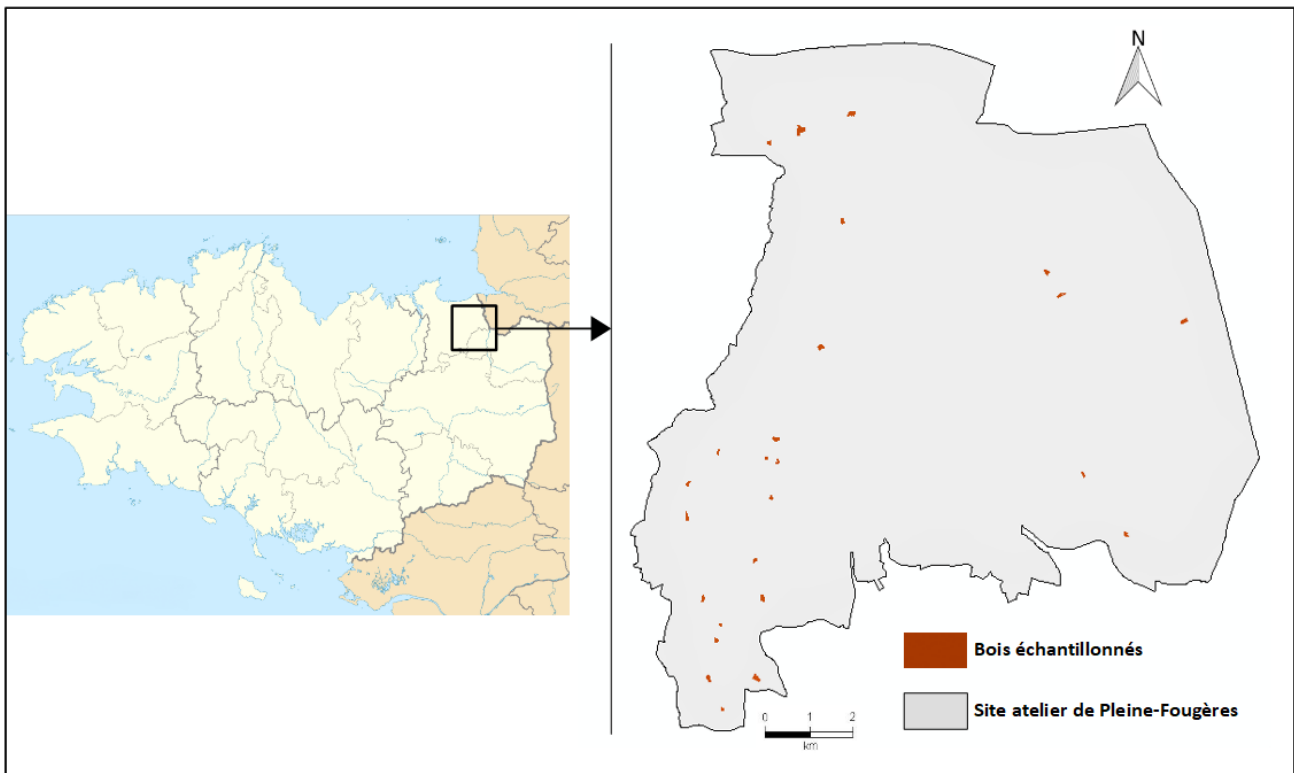


Figure 1. Localisation géographique du Site atelier de Pleine-Fougères et des 25 parcelles de bois étudiées.

Caractérisation de la connectivité passée et actuelle des bois

Afin de mesurer la connectivité entre bois, la connectivité a été modélisée selon la théorie des circuits (McRae, 2006 ; McRae & Beier, 2007 ; McRae *et al.*, 2008). Un circuit est composé de nœuds (représentant les sources d'habitat) reliés par des liens (représentant le flux d'individus). La force de connexion entre 2 nœuds (*i.e.* les liens) est appelée résistance. La mesure d'isolation qui en résulte est appelée distance de résistance et est exprimée en ohm (Ω). Plus la résistance entre 2 sources d'habitat est faible, plus la connectivité est forte ; et *vice versa*. La distance de résistance intègre l'ensemble des chemins de dispersion possibles entre deux sources (*i.e.* la distance de résistance mesurée entre paire de sources d'habitat diminue à mesure que de nouveaux chemins sont possibles entre paire de sources d'habitat) et suppose une marche aléatoire de l'individu lors de son déplacement entre sources d'habitat.

Sélection des sources d'habitat

Dans le cadre de cette étude, les sources d'habitat sont les parcelles de bois. Pour chacune des dates étudiées, les parcelles de bois séparées par une distance inférieure à 20m ont été considérées comme une même entité (*i.e.* comme une même parcelle). Les parcelles traversées

par une route goudronnée ont été, quant à elles, considérées comme deux entités différentes. Les sources d'habitat retenues correspondent à l'ensemble des parcelles de bois stables depuis 1952 (*i.e.* l'ensemble des parcelles présentes pour les 6 dates). Au total, 255 sources boisées ont été identifiées.

Réalisation des cartes de résistance

Les cartes de résistance ont été réalisées pour chacune des 6 dates à partir du réseau des éléments boisés (*i.e.* forêts, bois et haies ; BDD Kermap) (Figure 2). La résistance de chaque pixel de la carte a été calculée à partir de la proportion d'éléments boisés dans une fenêtre circulaire donnée. Cette proportion a été calculée selon le nombre de pixels dans une fenêtre glissante circulaire de 11 pixels de diamètre (55m) avec un pas de déplacement de 1 pixel (5m). Ensuite, la proportion d'éléments boisés au sein de chaque pixel a été transformée en valeur de résistance : un pixel dont la proportion d'éléments boisés au sein de sa fenêtre circulaire est de 100% a obtenu une valeur de 1. A l'inverse, un pixel dont la proportion d'éléments boisés au sein de sa fenêtre est de 0% a obtenu une valeur de 101. Cette méthode d'attribution de valeurs de résistance selon la proportion d'éléments boisés a été choisie afin d'éviter un choix subjectif (*i.e.* avis d'expert) dans l'attribution de valeurs de résistance selon les différents types d'occupation du sol. Les cartes de résistances ont été produites à l'aide du logiciel Chloé v4 (Boussard & Baudry, 2014).

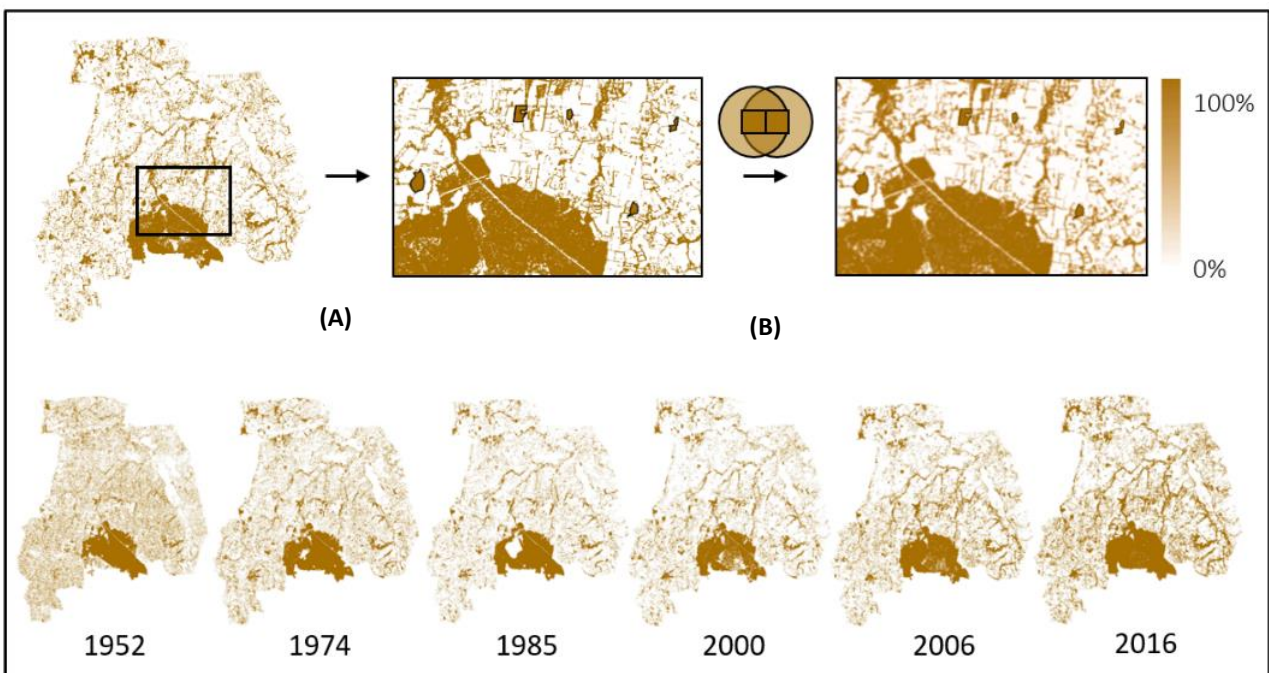


Figure 2. Illustration de la méthode de réalisation des cartes de résistance par fenêtre circulaire glissante. Les éléments boisés sont représentés en marron. (A) Extraction des éléments boisés à partir de la carte d'occupation du sol. (B) Calcul de la proportion d'éléments boisés effectué à partir du nombre de pixels dans une fenêtre glissante. Les cartes brutes des réseaux d'éléments boisés correspondant au 6 années étudiées sont représentées en bas.

Calcul de l'indice de connectivité

A partir des cartes de résistance obtenues, les distances de résistance entre chaque source d'habitat ont été calculées à l'aide du package « GDistance » (van Etten, 2018 ; R package version 1.2-2) du logiciel R.3.6.0 (R Core Team). Le logiciel Graphab 2.2.6 (Foltête *et al.*, 2012) a également été utilisé pour générer des liens euclidiens et leurs distances (DistEucli) entre chaque paire de sources d'habitat. Les paires de sources d'habitat pour lesquelles les liens euclidiens ne faisaient pas partie de la base de données considérée n'ont pas été incluses dans les analyses ultérieures.

L'indice de connectivité dF_k^* (Saura & Rubio, 2010 ; Gil-Tena *et al.*, 2014 ; Mony *et al.*, 2018) a ensuite été calculé pour chaque source k tel que :

$$dF_k^* = \frac{\sum_{i=1, i \neq k}^{n-1} p_{ik}^*}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1, i \neq j}^n p_{ij}^*}$$

où P_{ij}^* est la probabilité maximale du produit de toutes les dispersions possibles entre paires de sources d'habitat i et j, incluant la dispersion directe et non directe (facilitée par d'autres sources d'habitat intermédiaires servant de « stepping-stones » ; Saura & Pascual-Hortal, 2007). La probabilité de dispersion directe P_{ij} ($P_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$) a été modélisée selon une fonction exponentielle négative des distances potentielles de dispersion maximale (d_{ij}) (Bunn *et al.*, 2000; Urban & Keitt, 2001 ; Saura & Pascual-Hortal, 2007 ; Gurrutxaga *et al.*, 2011). L'indice dF_k^* a été calculé à partir de trois distances de dispersion maximale potentielles, correspondant aux échelles spatiales étudiées : 500m, 750m et 1000m. Ces distances de dispersion maximales potentielles correspondant aux distances de dispersion maximales observées chez les plantes de milieux forestiers (quelques centaines de mètres, Nathan *et al.*, 2002). Ces distances de dispersion maximales potentielles (exprimées en m) ont été converties en distances de résistance (DistR, exprimées en Ω) à l'aide de la transformation suivante $DistR_{ij} = \max(DistR_{ij}) \in DistEucli_{ij}$ (*i.e.* la distance de résistance maximale observée entre deux sources i et j, lorsque i et j sont séparés par une distance euclidienne inférieure à la distance de dispersion maximales potentielle considérée). Chaque distance de dispersion maximale potentielle « transformée » a été utilisée pour définir le taux de décroissance de la fonction exponentielle négative à $P_i = 0,01$. Les probabilités de dispersion maximale entre chaque paire de sources i et j ont été calculées sur le logiciel Conefor (Saura & Torné, 2009).

Ainsi, pour chacune des 6 dates (1952, 1974, 1985, 2000, 2006 et 2016) et pour les 3 échelles spatiales testées (500m, 750m et 1000m), cet indice de connectivité a été calculé. Les indices de connectivités dF_k^* calculés pour chaque date sont significativement corrélés pour des distances de dispersion maximales potentielles de 500m (Spearman ; $\rho > 0,77$, $p < 0,001$),

750m (Spearman ; rho > 0,71, p < 0,001) et 1000m [Spearman ; rho > 0,59, p < 0,01 ; excepté entre 1952 et 2006 (Spearman ; rho = 0,33, p = 0,11)].

Caractérisation de la dynamique de connectivité

Afin de caractériser la dynamique de connectivité entre 1952 et 2016, la (i) magnitude et la (ii) variabilité des changements de connectivité au cours du temps ont été évaluées au travers de deux approches. La première est une approche descriptive, la seconde est une approche dite « statistique ».

Concernant l'approche descriptive, la magnitude des changements de connectivité au cours du temps (Magn_Des) est définie comme la pente entre les valeurs de connectivité en 1952 et en 2016 (Figure 3). La variabilité des changements de connectivité au cours du temps (Var_Des), est définie comme la somme des valeurs absolues des différences de connectivité entre années prises deux à deux : $Var_Des = (|\alpha_{52-74}| + |\alpha_{74-85}| + |\alpha_{85-00}| + |\alpha_{00-06}| + |\alpha_{06-16}|)$

Concernant l'approche statistique, la magnitude des changements de connectivité au cours du temps (Magn_Stat) est définie comme la pente estimée par le modèle global (*i.e.* en prenant en compte les valeurs de connectivité des 6 dates). La variabilité des changements de connectivité au cours du temps (Var_Stat) correspond au coefficient de variation (rapport entre l'écart-type σ et la moyenne μ) des valeurs de connectivité des 6 dates.

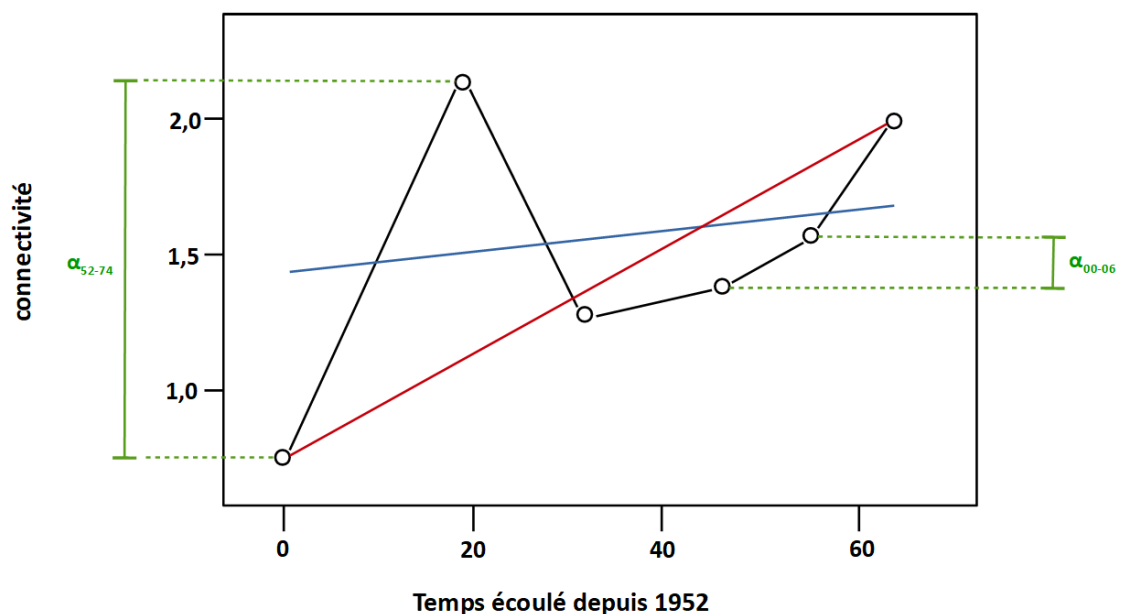


Figure 3. Schéma explicatif de la définition des indices de dynamique de connectivité. La ligne bleue représente la pente estimée par le modèle global (Magn_Stat). La ligne rouge représente la pente entre les valeurs de connectivité de 1952 et 2016 (Magn_Des). La valeur α_{52-74} correspond à l'intensité de changements de connectivité entre 1952 et 1974. On observe une plus forte intensité de changements de connectivité entre 1952 et 1974 (α_{52-74}) en comparaison avec 2000 et 2006 (α_{00-06}).

Caractérisation de la structure des communautés végétales

Sélection des bois échantillonnés

A partir des 255 sources d'habitat identifiées, 25 parcelles de bois ont été sélectionnées pour l'échantillonnage (Figure 1). Les parcelles de bois retenues ont une surface similaire (environ 2ha, correspondant à la taille moyenne des bois dans la zone d'étude). Ils sont séparés par une distance minimale de 150m pour limiter l'autocorrélation spatiale. Les bois sélectionnés sont composés de feuillus, principalement *Fagus sylvatica*, *Corylus avellana*, *Quercus robur* et *Castanea sativa*. Ils sont établis depuis la première moitié du 20^{ème} siècle et sont gérés de manière extensive.

Echantillonnage et étude du couvert végétal

Afin d'étudier les communautés végétales boisées exprimées, des relevés floristiques ont été réalisés entre avril et juillet 2018 au sein des parcelles sélectionnées. Les espèces végétales ont été échantillonnées en utilisant 8 quadrats de 10 x 5m dans chaque parcelle, conformément à la surface d'échantillonnage minimale recommandée (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Ces relevés ont été réalisés en évaluant la composition ainsi que l'abondance (en pourcentage de recouvrement) des espèces herbacées. Ainsi, 42 espèces herbacées ont été recensées sur l'ensemble des bois sélectionnés.

Echantillonnage et étude de la banque de graines du sol

Afin d'étudier les communautés végétales boisées potentielles, des prélèvements de sol ont été effectués en février 2019 à l'aide d'une carotteuse d'environ 0,2L (20cm de profondeur) au sein des parcelles sélectionnées. Quarante carottes ont été réalisées dans chaque bois conformément au volume minimal recommandé (Hutchings, 1986 dans Thompson *et al.*, 1997) et ont été positionnés au même endroit que les relevés de végétation (5 carottes / quadrat de végétation). Les échantillons de sol obtenus ont été placés en chambre froide pendant une durée minimale de 3 semaines, dans le but de lever la dormance des graines (Pellissier, 2006).

L'étude de germination a ensuite été réalisée selon la méthode de ter Heerdt *et al.*, (1996). Dans un premier temps les échantillons de sol ont été tamisés à 4mm (afin de retirer les racines et éléments minéraux) puis à 0,22mm (afin de réduire le volume de sol) sous colonne d'eau. Les échantillons tamisés ont ensuite été disposés dans des barquettes plastiques (19 x 14cm) percées et composées d'une couche de 3cm de terreau de semis recouverte par une couche de 0,5cm de sable (les 2 substrats étant préalablement stérilisés 3 jours en étuve à 65°C). Ces barquettes ont été placées sous serre en conditions contrôlées pour favoriser la germination. Quinze barquettes témoins ont été également placées sous serre avec les autres échantillons de façon aléatoire afin de détecter une potentielle contamination par des graines possiblement

présentes dans la serre. Les plantules issues de la germination ont été identifiées, comptées et retirées des barquettes pour éviter toute compétition. Les plantules non-identifiés ont été replantés individuellement dans des pots pour une identification ultérieure au stade adulte. Ce protocole s'est étendu sur 4 mois (de mars à juin 2019) et a permis de recenser un total de 71 espèces herbacées (9078 individus).

Caractérisation des communautés végétales exprimées et potentielles

I – A l'échelle de l'ensemble de la communauté

Afin de caractériser les communautés végétales exprimées (couvert végétal) et potentielles (banque de graines), 3 indices ont été calculés au sein de chaque bois : la richesse spécifique (S ; le nombre d'espèces par bois), l'abondance en individus (recouvrement total pour les communautés exprimées et le nombre total d'individus pour les communautés potentielles) et la diversité de Shannon (H' ; Shannon, 1948) dont la formule est :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

où i désigne une espèce, S désigne la richesse spécifique et P_i désigne la proportion du nombre d'individus de l'espèce i par rapport au nombre d'individus total.

Pour les communautés exprimées, seule la richesse est corrélée à l'abondance (Pearson ; $\rho = 0,62$, $p < 0,001$) et à la diversité ($\rho = 0,87$, $p < 0,001$). Pour les communautés potentielles, seule l'abondance est corrélée à la richesse ($\rho = 0,71$, $p < 0,001$) et à la diversité ($\rho = -0,63$, $p < 0,001$).

Afin d'obtenir des informations supplémentaires sur la similarité entre l'ensemble des espèces rencontrées au sein des communautés exprimées et l'ensemble des espèces rencontrées au sein des communautés potentielles, l'indice de similarité de Jaccard (Jaccard, 1901) a été calculé en utilisant le package « jaccard » (Chung *et al.*, 2018 ; R package version 0.1.1.) tel que :

$$J(A, B) = \frac{|A \cap B|}{|A \cup B|}$$

Pour 2 communautés A et B, l'indice de Jaccard calcule le rapport entre la taille de l'intersection des communautés et la taille de l'union des communautés (*i.e.* le nombre de cas de présence simultanée de deux espèces considérées divisé par le nombre de cas où au moins l'une des deux espèces est présente). Cet indice varie entre 0 et 1, lorsqu'il est proche de 1 les communautés

A et B sont très similaires ; *a contrario*, lorsqu'il est proche de 0 les communautés A et B sont très différentes.

II – Approche fonctionnelle au sein des communautés exprimées et potentielles

Afin de détecter si les réponses des communautés (exprimées et potentielles) à la dynamique de connectivité diffèrent en fonction de la spécialisation des espèces à l'habitat et la persistance de leurs graines, des groupements d'espèces ont été effectués selon :

(i) leur préférence d'habitat : les espèces spécialistes des bois (*i.e.* habitat préférentiel de type bois) et les espèces généralistes. Cette dichotomie a été établie selon les données décrites dans la Flore descriptive et illustrée de la France (Coste, 1937 ; données accessibles sur Tela Botanica, eFlore).

(ii) leur persistance dans le sol : les espèces persistantes (*i.e.* les espèces dont les graines persistent au moins une année dans le sol (souvent quelques années) et les espèces transitoires (*i.e.* les espèces dont les graines persistent moins d'une année dans le sol (souvent quelques semaines seulement) (Bakker 1989 ; Bakker *et al.*, 1991 ; Thompson 1992 ; Poschlod & Jackel 1993 ; Thompson 1993 ; Thompson *et al.*, 1997).

Pour chacun de ces groupements, l'indice de diversité de Shannon a été calculé (Diversité_spé, Diversité_gén, Diversité_pers, Diversité_trans) pour chaque bois étudié. L'indice de spécialisation des communautés (CSI, Devictor *et al.*, 2008a) a également été calculé, soit en fonction de la richesse, soit en fonction de l'abondance des espèces. Ainsi, l'indice $CSI_{Rspé/gén}$ exprime la richesse relative des espèces spécialistes des bois par rapport aux espèces généralistes et est calculé tel que $(\Sigma G + 3\Sigma S) / (\Sigma G + \Sigma S)$, où ΣG correspond à la somme des valeurs de richesse des espèces généralistes et ΣS correspond à la somme des valeurs de richesse des espèces spécialistes des bois. L'indice $CSI_{Aaspé/gén}$ exprime l'abondance relative des espèces spécialistes des bois par rapport aux généralistes et est calculé comme précédemment, mais à partir des valeurs d'abondance des espèces. L'indice $CSI_{Rpers/trans}$ exprime la richesse relative des espèces persistantes par rapport aux espèces transitoires et est calculé tel que $(\Sigma T + 3\Sigma P) / (\Sigma T + \Sigma P)$, où ΣT correspond à la somme des valeurs de richesse des espèces transitoires et ΣP correspond à la somme des valeurs de richesse des espèces persistantes. L'indice $CSI_{Apers/trans}$ exprime l'abondance relative des espèces persistantes par rapport aux transitoires et est calculé comme précédemment, mais à partir des valeurs d'abondance des espèces.

Au total, 4 indices ont été calculés par groupement.

Pour le groupement des espèces selon leur habitat préférentiel, ont été calculés : l'indice de diversité des spécialistes des bois (Diversité_spé), l'indice de diversité des espèces généralistes (Diversité_gén), la richesse relative des spécialistes des bois par rapport aux généralistes ($CSI_{Rspé/gén}$) et l'abondance relative des spécialistes des bois par rapport aux généralistes ($CSI_{Aspé/gén}$).

Pour le groupement des espèces selon leur persistance, ont été calculés : l'indice de diversité des espèces persistantes (Diversité_pers), l'indice de diversité des espèces transitoires (Diversité_trans), la richesse relative des spécialistes persistantes par rapport aux transitoires ($CSI_{Rpers/trans}$) et l'abondance relative des espèces persistantes par rapport aux transitoires ($CSI_{Apers/trans}$).

Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques présentées dans cette étude a été réalisé à l'aide du logiciel R.3.6.0 (R Core Team).

Tout d'abord, afin de rendre compte de l'évolution temporelle de la connectivité, les valeurs de connectivité dF^*_k moyennes des 6 dates ont été comparées à l'aide d'une ANOVAR.

Les relations entre la connectivité à chaque date (1952, 1974, 1985, 2000, 2006 et 2016) et les communautés végétales boisées exprimées et potentielles, ont été étudiées à partir de modèles linéaires indépendants. Les valeurs-p et les AICc (critère d'information d'Akaike corrigé pour échantillons de petite taille, Akaike, 1974) de chaque modèle ont été obtenues à partir du package « car » (Fox & Weisberg, 2019 ; R package version 3.0-3.) et « MuMIn » (Barton, 2019 ; R package version 1.43.6.), respectivement.

Les relations entre la dynamique de connectivité (*i.e.* magnitude de la dynamique de connectivité et variabilité des changements de connectivité) et les communautés végétales boisées exprimées et potentielles, ont été étudiées à partir de différents modèles linéaires avec la magnitude et la variabilité en effets fixes. Dans un premier temps, l'effet additif de la magnitude (Magn_Des) et de la variabilité (Var_Des) issues de l'approche descriptive sur les communautés végétales boisées a été étudié. Dans un second temps, l'effet additif de la magnitude (Magn_Stat) et de la variabilité (Var_Stat) issues de l'approche statistique sur les communautés végétales boisées a été étudié. Pour chaque approche, tous les modèles possibles ont été créés, puis sélectionnés selon leur AICc. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 2$ ont été

conservés. Ensuite, un modèle moyen a été calculé à partir des paramètres moyens estimés (ordonnée à l'origine et pentes de chaque variable). Les packages « car » et « MuMIn » ont été utilisés. Le package « AICcmodavg » (Mazerolle, 2019 ; R package version 2.2-2.) a été utilisé pour opérer les sélections des modèles sur la base des AICc.

Les modèles réalisés à partir de la connectivité calculée pour une échelle spatiale de 500m (connectivité pour chaque date et variable de dynamique) présentaient systématiquement des AICc plus faibles (modèles plus vraisemblables) que ceux réalisés à partir de la connectivité calculée pour une échelle spatiale de 750m et 1000m. Ainsi, seuls les résultats issus des modèles considérant la connectivité à une échelle spatiale de 500m sont présentés dans cette étude. Seuls les résultats obtenus par l'approche descriptive (dynamique de connectivité caractérisée par sa magnitude Magn_Des et sa variabilité Var_Des) sont présentés dans cette étude, puisque les modèles moyens issus de l'approche descriptive étaient plus vraisemblables (AICc plus faibles que ceux issus de l'approche statistique).

Résultats

Caractéristiques de la connectivité des bois étudiés et de leur dynamique

Pour une date donnée, la connectivité du paysage (indice dF^*_k) varie au sein des bois étudiés (Tableau 1).

Tableau 1. Variabilité de l'indice de connectivité dF^*_k des bois pour chaque année étudiée. Les écarts-types sont indiqués entre parenthèses (ET). N = 25

Connectivité dF^*_k	1952	1974	1985	2000	2006	2016
Moyenne (ET)	0,57 (0,59)	0,62 (0,87)	0,52 (0,66)	0,60 (0,59)	0,46 (0,52)	0,65 (0,64)
Min-Max	0-2,63	0-3,67	0-3,21	0-2,28	0-2,14	0-2,26

Il n'existe aucune différence significative entre les connectivités moyennes dF^*_k pour chaque année étudiée (ANOVAR, $F = 1,65$, $p = 0,156$) (Figure 4).

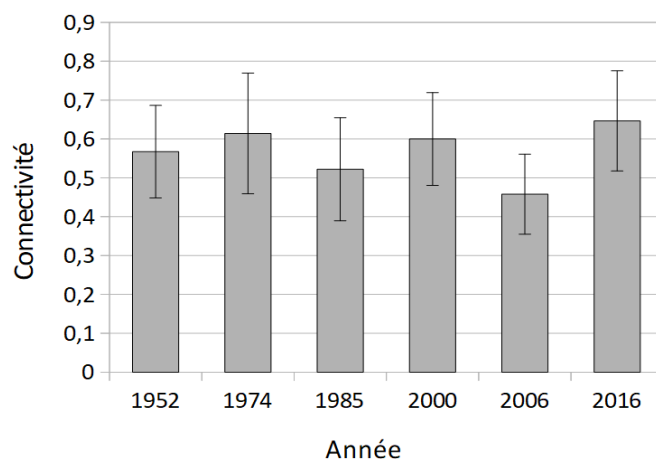


Figure 4. Connectivités moyennes (indice $dF*_k$) de l'ensemble des bois pour chaque année étudiée. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard de la moyenne. $N = 25$.

Les bois étudiés présentent des patrons de dynamique de connectivité très différents les uns des autres. Les bois étudiés peuvent aussi bien présenter une dynamique stagnante (Figure 5, gauche), qu'une dynamique descendante (Figure 5, milieu) ou ascendante (Figure 5, droite).

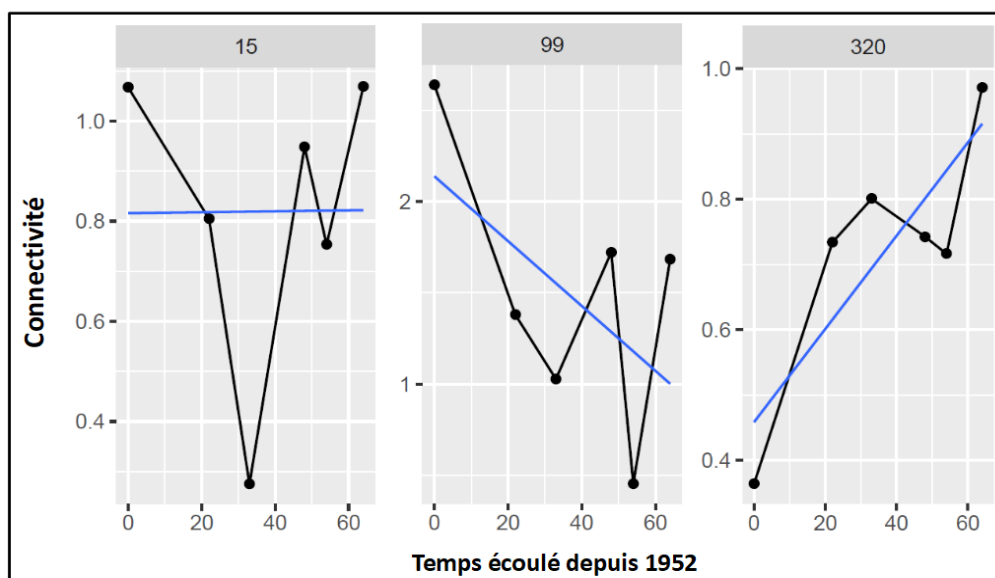


Figure 5. Représentation graphique de la dynamique de connectivité de 3 bois. La ligne bleue représente la pente estimée par le modèle global. On observe respectivement une dynamique stagnante (bois n°15), descendante (bois n°99) et ascendante (bois n°320).

Caractéristiques des communautés végétales étudiées

Le pool régional des bois (*i.e.* nombre total d'espèces rencontrées au sein des 25 bois étudiés, aussi bien au sein des communautés exprimées que potentielles) est composé de 95 espèces herbacées, tandis que celui des communautés exprimées et potentielles contiennent respectivement 42 et 71 espèces. L'indice de Jaccard, calculé pour déterminer la similarité entre le pool des communautés exprimées et celui des communautés potentielles, est égal à 0,073, indiquant une faible similarité entre ceux-ci. Seules 18 espèces sont, en effet, à la fois rencontrées au sein des pools régionaux des communautés exprimées et potentielles.

Tableau 2. Caractéristiques des communautés végétales boisées exprimées et potentielles. Richesse spécifique, abondance et diversité de Shannon ont été calculées pour chaque bois (N = 25). Les écarts-type sont indiqués entre parenthèses (ET).

	Communautés exprimées		Communautés potentielles	
	Moyenne (ET)	Min-Max	Moyenne (ET)	Min-Max
Richesse	6,72 (3,56)	0-17	13,76 (4,96)	6-28
Abondance	69,84 (104,89)	0-354	363,12 (289,83)	16-1120
Shannon	1,29 (0,65)	0-2,39	1,18 (0,67)	0,49-2,27

Les communautés exprimées contiennent entre 0 et 17 espèces herbacées (Tableau 2). Elles présentent une richesse spécifique de 6,72 espèces en moyenne ainsi qu'un indice de Shannon moyen de 1,29 (Tableau 2). Elles sont principalement composées d'espèces spécialistes des bois (69% des espèces du pool) et d'espèces transitoires (69% des espèces du pool). Les espèces les plus abondantes (représentant plus de 50% de l'abondance totale) en communautés exprimées sont les suivantes : *Anemone nemorosa*, *Circaea lutetiana*, *Euphorbia amygdaloides*, *Holcus mollis*, *Hyacinthoides non-scripta* et *Polygonatum multiflorum* (la liste complète des espèces présentes en communautés exprimées est consultable en annexe 1).

Les communautés potentielles contiennent entre 6 et 28 espèces herbacées (Tableau 2). Elles présentent une richesse spécifique de 13,76 espèces en moyenne ainsi qu'un indice de Shannon moyen de 1.18 (Tableau 2). Elles sont seulement composées de 24 espèces spécialistes des bois (33,8% du pool). Elles contiennent 40 espèces transitoires (56,4% du pool). Les espèces les plus abondantes (représentant plus de 50% de l'abondance totale) en communautés potentielles sont les suivantes : *Carex* sp., *Digitalis purpurea*, *Hypericum humifusum*, *Hypericum pulchrum*, *Juncus bufonius* et *Lipandra polysperma* (la liste complète des espèces présentes en communautés potentielles est consultable en annexe 2).

Influence de la connectivité paysagère passée et actuelle et de sa dynamique sur les communautés boisées : étude comparative des communautés exprimées et potentielles

Quelle que soit la date étudiée, aucune relation entre la connectivité et la richesse ainsi que l'abondance n'a été mise en évidence au sein des communautés exprimées et potentielles (Tableau 3). La connectivité passée et actuelle n'a pas d'influence significative sur la diversité de Shannon des communautés exprimées, tandis que la connectivité en 1952, 2000 et 2016 influence significativement la diversité de Shannon des communautés potentielles (Tableau 3). Plus précisément, la diversité de Shannon des communautés potentielles augmente lorsque la connectivité en 1952, 2000 et 2013 augmente.

Tableau 3. Résumé des modèles linéaires expliquant l'influence de la connectivité (à chacune des 6 dates) sur la richesse spécifique, l'abondance et la diversité des communautés boisées actuelles (exprimées, à gauche et potentielles, à droite). Seules les relations significatives sont présentées en gras. AICc : critère d'information d'Akaike corrigé pour échantillons de petite taille, R² : pourcentage de variation expliquée, ddl : degré de liberté, F : valeur du test F. N.S. : non-significatif. N = 25.

Année	Communautés Exprimées							Communautés Potentielles						
	AICc	R ²	ddl	F	Valeur-p	Pente	Intercept	AICc	R ²	ddl	F	Valeur-p	Pente	Intercept
Richesse														
1952, 1974, 1985, 2000, 2006, 2016 : N.S.												N.S.		
Abondance														
1952, 1974, 1985, 2000, 2006, 2016 : N.S.												N.S.		
Shannon														
1952	-	-	-	-	N.S.	-	-	36,98	0,25	1	7,74	0,011*	0,43	0,94
1974	-	-	-	-	N.S.	-	-	-	-	-	-	N.S.	-	-
1985	-	-	-	-	N.S.	-	-	-	-	-	-	N.S.	-	-
2000	-	-	-	-	N.S.	-	-	38,94	0,17	1	4,52	0,044*	0,46	0,98
2006	-	-	-	-	N.S.	-	-	-	-	-	-	N.S.	-	-
2016	-	-	-	-	N.S.	-	-	38,77	0,18	1	4,71	0,040*	0,49	0,84

Que ce soit pour la magnitude (Magn_Des) ou pour la variabilité (Var_Des) de connectivité au cours du temps, aucune relation entre la richesse ou l'abondance et la dynamique de connectivité n'a été mise en évidence, aussi bien au sein des communautés exprimées que des communautés potentielles (Tableau 4). De manière similaire, au sein des communautés exprimées, aucune relation significative entre la dynamique de connectivité et la diversité de Shannon n'a été démontré. En revanche, il existe une relation entre la diversité des communautés potentielles et la dynamique de connectivité. Plus précisément, plus l'intensité de changement de connectivité (Var_Des) est forte, plus la diversité de Shannon des communautés potentielles est élevée (Tableau 4).

Tableau 4. Résumé des modèles linéaires les plus vraisemblables selon le critère d'information d'Akaike expliquant l'influence de la magnitude (Magn_Des) et de la variabilité (Var_Des) de la dynamique de connectivité sur les communautés exprimées et potentielles. Le signe "-" indique les variables non-sélectionnées dans les modèles les plus vraisemblables. Les relations significatives (*i.e.* dont l'Intervalle de Confiance à 95% ne contient pas 0) sont présentées en gras. AICc : critère d'information d'Akaike corrigé pour échantillons de petite taille, R² : pourcentage de variation expliquée, IC : Intervalle de Confiance à 95%. N = 25.

	Modèle			Intercept	Magn_Des		Var_Des	
	AICc	R ²	Valeur-p		Pente	IC	Pente	IC
Communautés Exprimées								
Richesse	148,57	0,11	0,09	-3,89	0,63	(-2,42 ; 3,69)	-0,88	(-2,51 ; 0,74)
Abondance	307,01	0,10	0,12	-234,18	7,96	(-47,81 ; 63,73)	-5,63	(-30,32 ; 19,04)
Shannon	52,38	0,13	0,07	-0,63	0,14	(-0,39 ; 0,67)	-0,13	(-0,38 ; 0,10)
Communautés potentielles								
Richesse	156,80	0,13	0,06	0,98	-	-	-2,27	(-12,35 ; 3,69)
Abondance	359,60	0,09	0,14	-395,22	-	-	-32,67	(-125,02 ; 59,67)
Shannon	37,19	0,24	0,018*	0,05	-0,07	(-0,41 ; 0,26)	0,19	(0,03 ; 0,32)

Influence de la connectivité paysagère passée et actuelle et de sa dynamique selon les groupes fonctionnels : le cas des communautés boisées exprimées

Que ce soit selon la spécialisation des espèces à l'habitat ou selon leur persistance dans la banque de graines, aucune relation significative n'a été démontré entre la connectivité passée et actuelle et les richesses relatives ($CSI_{Rspé/gén}$, $CSI_{Rpers/trans}$), les abondances relatives ($CSI_{Aaspé/gén}$, $CSI_{Apers/trans}$) ou les diversités de Shannon ($Diversité_{spé}$, $Diversité_{gén}$, $Diversité_{pers}$, $Diversité_{trans}$).

De manière similaire, les mêmes résultats sont obtenus lorsqu'on s'intéresse à la dynamique de la connectivité : aucune relation significative n'a été mise en évidence entre la magnitude (Magn_Des) ou la variabilité (Var_Des) de connectivité au cours du temps et les indices précédemment cités.

Influence de la connectivité paysagère passée et actuelle et de sa dynamique selon les groupes fonctionnels : le cas des communautés boisées potentielles

I – Selon la spécialisation des espèces à l'habitat

Pour ce qui est des espèces spécialistes de milieux boisés, ni leur richesse relative ($CSI_{Rspé/gén}$), ni leur abondance relative ($CSI_{Aaspé/gén}$) n'est expliquée par la connectivité des bois aux différentes dates (Tableau 5). En revanche, la diversité des espèces spécialistes des bois ($Diversité_{spé}$) est expliquée par la connectivité et ce quelle que soit la date. Plus la connectivité passée et présente est élevée, plus la diversité des espèces spécialistes de milieux boisés est

importante au sein de la banque de graines (Tableau 5). La diversité des espèces généralistes (Diversité_gén) n'est pas influencée par la connectivité des bois.

Tableau 5. Résumé des modèles linéaires expliquant l'influence de la connectivité (à chacune des 6 dates) sur les richesses relatives, les abondances relatives et les diversités selon la spécialisation des espèces à l'habitat (à gauche) et la persistance des espèces dans le sol (à droite). Seules les relations significatives sont présentées en gras. AICc : critère d'information d'Akaike corrigé pour échantillons de petite taille, R² : pourcentage de variation expliquée, ddl : degré de liberté, F : valeur du test F. N = 25.

Année	Spécialisation à l'habitat							Persistance des graines							
	AICc	R ²	ddl	F	Valeur-p	Pente	Intercept	AICc	R ²	ddl	F	Valeur-p	Pente	Intercept	
CSI_{Rspé/gén}								CSI_{Rpers/trans}							
1952, 1974, 1985, 2000, 2006, 2016 : N.S.								N.S.							
CSI_{Aspé/gén}								CSI_{Apers/trans}							
1952, 1974, 1985, 2000, 2006, 2016 : N.S.								N.S.							
Diversité_gén								Diversité_trans							
1952, 1974, 1985, 2000, 2006, 2016 : N.S.								N.S.							
Diversité_spé								Diversité_pers							
1952	21,92	0,28	1	8,82	0,007**	0,35	0,59	33,80	0,22	1	6,05	0,022*	0,37	0,76	
1974	25,10	0,18	1	5,02	0,035*	0,19	0,66	-	-	-	-	N.S.	-	-	
1985	25,59	0,16	1	4,48	0,045*	0,24	0,66	-	-	-	-	N.S.	-	-	
2000	22,63	0,26	1	7,93	0,009**	0,33	0,59	-	-	-	-	N.S.	-	-	
2006	26,04	0,15	1	3,98	0,048*	0,29	0,65	-	-	-	-	N.S.	-	-	
2016	23,77	0,22	1	6,56	0,018*	0,29	0,60	-	-	-	-	N.S.	-	-	

S'agissant de la dynamique de connectivité, ni la richesse relative (CSI_{Rspé/gén}), ni l'abondance relative (CSI_{Aspé/gén}) des espèces spécialistes des bois ne sont expliquées par la magnitude (Magn_Des) et la variabilité (Var_Des) de la dynamique de connectivité (Tableau 6). En revanche, une relation entre la diversité des espèces spécialistes des bois (Diversité_spé) et la dynamique de connectivité a été mise en évidence. Là encore, c'est l'intensité de changement de connectivité (Var_Des) qui a un effet positif sur la diversité des communautés potentielles (Tableau 6). Aucune relation n'a été mise en évidence entre la diversité des espèces généralistes et la dynamique de connectivité.

Tableau 6. Résumé des modèles linéaires les plus vraisemblables selon le critère d'information d'Akaike expliquant l'influence de la magnitude (Magn_Des) et de la variabilité (Var_Des) de la dynamique de connectivité sur les richesses relatives, les abondances relatives et les diversités selon la spécialisation des espèces à l'habitat (haut) et la persistance des graines (bas). Le signe "-" indique les variables non-sélectionnées dans les modèles les plus vraisemblables. Les relations significatives (*i.e.* dont l'Intervalle de Confiance à 95% ne contient pas 0) sont présentées en gras. AICc : critère d'information d'Akaike corrigé pour échantillons de petite taille, R² : pourcentage de variation expliquée, IC : Intervalle de Confiance à 95%. N = 25.

	Modèle			Intercept		Magn_Des		Var_Des	
	AICc	R ²	Valeur-p		Pente	IC	Pente	IC	
Spécialisation à l'habitat									
CSI _{Rspé/gén}	44,08	0,02	0,64	0,11	-	-	-0,01	(-0,41 ; 0,49)	
CSI _{Aspé/gén}	17,51	0,09	0,12	-1,42	-0,03	(-0,21 ; 0,15)	-0,02	(-0,11 ; 0,06)	
Diversité_gén	45,54	0,03	0,44	-3,01	-0,06	(-0,39 ; 0,28)	-	-	
Diversité_spé	21,98	0,28	0,007**	0,01	-	-	0,16	(0,05 ; 0,26)	
Persistance des graines									
CSI _{Rpers/trans}	29,40	0,01	0,70	0,21	-	-	-0,01	(-0,57 ; 0,66)	
CSI _{Apers/trans}	-73,06	0,40	<0,001***	0,05	0,06	(0,01 ; 0,11)	0,03	(0,01 ; 0,05)	
Diversité_trans	52,37	0,04	0,39	-0,32	-	(-42 ; 0,25)	-	-	
Diversité_pers	35,87	0,16	0,048*	-0,06	-	-	0,13	(0,01 ; 0,24)	

II – Selon la persistance des espèces dans le sol

Pour ce qui est des espèces persistantes, ni leur richesse relative (CSI_{Rpers/trans}), ni leur abondance relative (CSI_{Apers/trans}) n'est expliquée par la connectivité des bois aux différentes dates (Tableau 5). En revanche, la diversité des espèces spécialistes des bois (Diversité_spé) est expliquée par la connectivité en 1952. Plus la connectivité passée est élevée, plus la diversité des espèces persistantes est importante au sein de la banque de graines. La diversité des espèces transitoires (Diversité_gén) n'est pas influencée par la connectivité des bois.

Aucune relation entre la richesse relative des espèces persistantes (CSI_{Rpers/trans}) et la dynamique de connectivité n'a été mise en évidence (Tableau 6). En revanche, la dynamique de connectivité impacte l'abondance relative des espèces persistantes (CSI_{Apers/trans}). Plus la pente de connectivité de 1952 à 2016 (Magn_Des) est élevée, plus les espèces persistantes sont abondantes relativement aux espèces transitoires. Aussi, plus l'intensité de changements de connectivité (Var_Des) est importante, plus les espèces persistantes sont abondantes relativement aux espèces transitoires. De plus, il existe une relation entre la diversité des espèces persistantes et la dynamique de connectivité : plus l'intensité de changements de connectivité (Var_Des) est élevée, plus la diversité des espèces persistantes (Diversité_pers) est importante. La diversité des espèces transitoires, elle, n'est pas expliquée par la dynamique de connectivité.

Discussion

L'ensemble des 25 bois étudiés présente une dynamique de connectivité paysagère caractéristique des agroécosystèmes (Zeigler & Fagan, 2014 ; Bishop-Taylor *et al.*, 2018). En effet, bien que la connectivité moyenne des bois étudiés ne varie pas de manière significative dans le temps, les bois – pris individuellement – présentent des dynamiques temporelles de connectivité (magnitude et variabilité) très différentes les unes des autres.

Les communautés exprimées, une absence de réponse à la connectivité paysagère et sa dynamique

Nos résultats démontrent que les communautés végétales boisées exprimées ne répondent ni à la connectivité paysagère, qu'elle soit présente ou passée, ni à la dynamique de connectivité, réfutant ainsi partiellement (*i.e.* pour les communautés exprimées) notre première, quatrième et cinquième hypothèses. Cette absence de réponse a été mise en évidence dans plusieurs études, soulignant ainsi le manque de consensus quant à l'effet de la connectivité paysagère sur la structure taxonomique des communautés exprimées, quel que soit l'habitat étudié (Uroy *et al.*, 2019). Si certaines études ont reporté un effet négatif de la connectivité sur la richesse de ces communautés (*e.g.* zones humides, Bornette *et al.*, 1998), d'autres démontrent un impact positif de cette dernière sur la richesse des communautés exprimées (*e.g.* prairies, Lindborg & Eriksson, 2004 ; landes, Piessens *et al.*, 2004 ; jeune pinède, Brudvig *et al.*, 2009). Enfin plusieurs études soulignent, tout comme nos résultats, une absence d'effet de la connectivité sur la richesse ou l'abondance des communautés végétales (Helm *et al.*, 2006, Cousins *et al.*, 2007), notamment en milieu prairial. Dans le cas des milieux boisés, plusieurs études ont démontré un effet positif de la connectivité sur les communautés végétales forestières (Verheyen *et al.*, 2004 ; Damschen *et al.*, 2006 ; Damschen *et al.*, 2008). Néanmoins, une étude récente menée sur la Zone Atelier Armorique décrit un résultat similaire à notre étude : la richesse et l'abondance des espèces végétales au sein des communautés exprimées ne dépendent pas de la connectivité des éléments boisés (Mony *et al.*, 2018).

La présence d'un délai de réponse à la connectivité (*i.e.* un décalage temporel entre changement de connectivité et réponse des communautés) est souvent démontrée (*e.g.* Lindborg & Eriksson, 2004 ; Gustavsson *et al.*, 2007) ou suggérée (*e.g.* Helm *et al.*, 2006) par les auteurs dans le cas d'une absence de réponse des communautés exprimées à la connectivité actuelle. Toutefois, aucun effet de la connectivité passée sur les communautés exprimées actuelle n'a été observé dans notre étude, ne permettant pas de mettre en évidence ce délai de réponse des communautés végétales des bois étudiés. Ainsi, ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que

les communautés exprimées seraient plus sensibles aux variables observées à l'échelle de l'habitat (e.g. surface des tâches d'habitat, Cousins *et al.*, 2007 ; pH, productivité des sols, Hérault & Honnay, 2005) plutôt qu'aux variables paysagères. Par exemple, Cousins *et al.* (2007) et Mony *et al.* (2018) démontrent que la richesse et l'abondance augmentent lorsque la surface des tâches d'habitat augmente. Hérault & Honnay (2005) ont reporté que la composition des communautés végétales des fragments forestiers est principalement expliquée par le pH ou la productivité des sols au sein des habitats forestiers. Ainsi, il pourrait être intéressant de prendre en compte ces facteurs dans une future étude.

Si les variables observées à l'échelles de l'habitat ont un effet prépondérant par rapport à celles rencontrées à l'échelle du paysage sur les communautés exprimées, l'étude de la réponse des communautés potentielles à la connectivité, qu'elle soit présente ou passée, et à sa dynamique temporelle semble particulièrement pertinente. Ces dernières, pouvant s'avérer très différentes en terme de composition par rapport aux communautés exprimées, peuvent répondre différemment aux variations de l'environnement (Hiiesalu *et al.*, 2012 ; Partel *et al.*, 2012).

Les communautés végétales boisées exprimées et potentielles, deux compartiments aux compositions taxonomiques très différentes

En accord avec notre deuxième et troisième hypothèses, notre étude a mis en évidence que contrairement aux communautés exprimées, les communautés potentielles sont sensibles à la connectivité passée et présentes ainsi qu'à sa dynamique. Cette différence de réponse se traduit par des différences taxonomiques fortes entre ces deux compartiments, comme démontrés par de nombreuses études réalisées en milieux boisés (Warr *et al.*, 1994, Eriksson, 1995 ; Bossuyt & Hermy, 2001). Les espèces les plus abondantes en communautés potentielles dans les 25 bois étudiés sont *Digitalis purpurea*, *Juncus bufonius* et les espèces des genres *Carex* et *Hypericum*. Ces dernières sont citées comme des espèces atteignant de fortes densités en banque de graines tandis qu'elles ne sont que peu présentes au niveau du couvert végétal (Bossuyt & Hermy 2001 ; Plue *et al.*, 2016). Nous avons également observé une forte présence d'espèces adventices, telles que *Lipandra polysperma* ou *Veronica arvensis* au sein des communautés potentielles, ces dernières n'étant jamais retrouvée dans les communautés exprimées, probablement en raison de leurs exigences écologiques. Contrairement aux grands espaces forestiers peu perturbés, les petits boisements en agroécosystèmes sont reconnus pour subir un effet lisière important en raison de leur faible surface (Fry & Sarlöv-Herlin, 1997). Ils sont ainsi susceptibles de recevoir des apports réguliers de graines d'espèces adventices provenant des parcelles agricoles les entourant (Peterson & Carson, 1996). A l'inverse, tout comme Bossuyt & Hermy (2001), nous avons trouvé qu'une espèce, *Anemone nemorosa*, faisait partie des espèces les plus abondantes

en communautés exprimées dans les 25 bois étudiés tandis qu'elle est absente de la banque de graines.

Ces différences en terme de composition taxonomique peuvent s'expliquer par le fait que, contrairement aux communautés exprimées, les variables observées à l'échelles de l'habitat ne semblent pas influencer les communautés de la banque de graines du sol. Par exemple Albrecht & Pilgram (1997) ont démontré que le pH et la granulométrie n'affectent pas l'abondance des graines dans le sol. De plus, Dougall & Dodd (1997) et Buckley *et al.* (1997) ont mis en évidence que les banques de graines des milieux boisés sont majoritairement constituées d'espèces héliophiles et pionnières ne pouvant se maintenir au sein de la végétation exprimée dû à des conditions locales défavorables (humidité et ombrage importants). La plupart des espèces spécialistes des bois (*i.e.* tolérantes à l'ombre), sont présentes en faible densité au sein du couvert végétal et possèdent des graines à faible durée de vie. Ces deux caractéristiques, ne leur permettent pas de persister en banque de graines (Brown and Oosterhuis, 1981 ; Plue *et al.*, 2017). Ainsi, étant donné que les espèces spécialistes des bois semblent peu persistantes, la différence de réponse entre communautés exprimées et potentielles est surtout due à l'influence des facteurs locaux.

Les communautés potentielles, des témoins des effets de la connectivité paysagère

Nos résultats, en accord partiel avec notre première, quatrième et cinquième hypothèses, montrent que seule la diversité des communautés potentielles répond à la connectivité paysagère actuelle, passée ainsi qu'à la variabilité des changements de connectivité dans le temps. Malheureusement, aucune étude n'a exploré les relations entre la connectivité et les communautés issues de la banque de graines. La variabilité des changements de connectivité dans le temps semble favoriser la diversité des communautés potentielles. Une forte de variabilité environnementale est reconnue pour favoriser la partition de niches temporelles (effet de stockage, Chesson, 1985 ; Warner & Chesson, 1985 ; Tilman & Pacala, 1993). Cette variabilité environnementale favorise donc la coexistence des espèces, se traduisant par une forte richesse spécifique au sein des communautés (Chesson & Warner, 1981 ; Tilman *et al.*, 1994 ; Chesson, 2000a ; Amarasekare, 2003), d'autant plus si les espèces sont capables de persister dans le milieu (*e.g.* en s'installant dans la banque de graine du sol ; Levine & Rees, 2004). Ce phénomène semble se transposer à la variabilité des changements de connectivité dans le temps. Cependant, l'absence de réponse de la richesse et de l'abondance des communautés potentielles à la connectivité suggère l'importance de prendre en compte différents descripteurs des communautés. Néanmoins, une approche fonctionnelle peut

permettre d'améliorer la compréhension des réponses des espèces au sein des communautés potentielles.

L'approche fonctionnelle, des réponses contrastées selon la spécialisation et la persistance des espèces

Nos résultats mettent en évidence des différences de réponses à la connectivité et sa dynamique au sein des communautés potentielles selon la spécialisation à l'habitat et la persistance des espèces. En effet, nous observons un effet positif de la connectivité sur les espèces spécialistes des bois alors que les espèces généralistes ne semblent pas être affectées. Plusieurs autres études ont démontré que l'effet de la connectivité dépend du degré de spécialisation des espèces, notamment concernant les communautés végétales prairiales. Adriaens *et al.* (2006) ont montré une baisse du nombre moyen d'espèces spécialistes d'environ 37% suite à une perte de connectivité, alors que les espèces généralistes n'étaient pas impactées. Des résultats similaires ont été obtenus par Brückman *et al.* (2010) qui ont reporté des baisses de richesse en espèces spécialistes de 24 à 37%, sans que les généralistes n'aient été affectées. Ces différences de réponse entre spécialistes et généralistes face aux changements de connectivité en milieux boisés pourraient s'expliquer par le fait que les espèces spécialistes des bois sont caractérisées par de faibles capacités de dispersion (Deák *et al.*, 2018) et que les espèces généralistes sont moins sensibles aux modifications environnementales [du fait de leur valence écologique (*i.e.* amplitude de niche) élevée ; Lindgren & Cousins ; 2017]. Ces résultats se transposent à la dynamique de connectivité : nous avons mis en évidence l'impact positif de la variabilité des changements de connectivité dans le temps sur les espèces spécialistes tandis que les espèces spécialistes ne sont pas impactées.

Nos résultats montrent d'une part un impact positif de la connectivité passée sur la diversité des espèces persistantes et d'autre part l'influence positive de la variabilité des changements de connectivité dans le temps sur la diversité des espèces persistantes. Nous avons aussi montré l'influence positive de la magnitude et la variabilité des changements de connectivité sur l'abondance des espèces persistantes. La proportion d'espèces végétales caractérisées par des graines à forte persistance dans le temps est reconnue pour être particulièrement sensible aux modifications de connectivité passée au sein des milieux prairiaux (Lindborg, 2007 et Deák *et al.*, 2018). Nos résultats démontrent que ce phénomène peut s'étendre aux espèces des milieux boisés. Ces résultats sont en accord avec le fait que la présence d'un délai de réponse soit principalement liée aux plantes à longue durée de vie (*e.g.* clones ou persistantes), comme le démontrent les travaux de Lindborg (2007).

Conclusion et perspectives

Cette étude souligne l'importance d'étudier les communautés issues de la banque de graines en complément de l'étude du couvert végétal lorsqu'il s'agit de déterminer quels sont les effets de la connectivité au sein des paysages particulièrement dynamiques. La nécessité d'intégrer les communautés potentielles dans les études afin de mieux comprendre les réponses des plantes face aux modifications paysagères est de plus en plus reconnue (Auffret *et al.*, 2015 ; Leckie *et al.*, 2017), et certains suggèrent même d'étudier l'ensemble des espèces du couvert végétal et de la banque de graines comme une seule communauté (Plue *et al.*, 2017). De plus, nos résultats indiquent que la perte de connectivité entre les bois pourrait menacer différemment les espèces végétales selon leurs caractéristiques biologiques. L'approche fonctionnelle permet alors de mieux prévoir les réponses des espèces à la connectivité de leur habitat et ainsi mieux évaluer leur état de conservation (Kolb & Diekmann, 2005). Nos résultats induisent d'autres implications concernant l'écologie de la conservation. En effet si les impacts d'une diminution de connectivité ne sont pas étudiés sur une échelle de temps suffisamment longue, cela peut donner lieu à de mauvaises interprétations (Lindborg & Eriksson, 2004). Les effets négatifs pouvant apparaître très tardivement, l'état écologique de certains sites pourrait être surestimé. Si les richesses spécifiques observées sont héritées d'un paysage passé avec une meilleure connectivité, l'absence de relation entre la diversité et l'état de la connectivité actuelle suggère que les futures pertes d'espèces ne pourront pas être compensées par de nouvelles colonisations (Lindborg & Eriksson, 2004 ; Honnay *et al.*, 2005 ; Cousins *et al.*, 2009). De même, lorsque des mesures de gestion sont mises en place dans des milieux comme les forêts, où les réponses des plantes sont particulièrement lentes (Verheyen *et al.*, 2004), les effets bénéfiques attendus peuvent apparaître longtemps après les actions menées. Ainsi, les programmes de conservation basés sur les analyses des changements paysagers ne doivent plus seulement considérer les effets de l'isolation et de la connectivité actuelle (Hanski, 1999 ; Bierregaard *et al.*, 2002). Il est important de prendre en compte l'historique de la connectivité et sa dynamique, surtout lorsque les organismes concernés sont peu mobiles et persistants comme les plantes.

Bibliographie

- [1] Legifrance. « LOI n° 2009-967 du 3 août 2009 de programmation relative à la mise en œuvre du Grenelle de l'environnement » [En ligne]
<https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000020949548>
- [2] Legifrance. « LOI n° 2010-788 du 12 juillet 2010 portant engagement national pour l'environnement » [En ligne] <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000022470434>
- 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.
- Akaike, H. (1974).** A new look at the statistical model identification. In *Selected Papers of Hirotugu Akaike* (pp. 215-222). Springer, New York, NY.
- Albrecht, H., & Pilgram, M. (1997).** The weed seed bank of soils in a landscape segment in southern Bavaria—II. Relation to environmental variables and to the surface vegetation. *Plant Ecology*, **131**(1), 31-43.
- Amarasekare, P. (2003).** Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology letters*, **6**(12), 1109-1122.
- Auffret, A. G., Plue, J., & Cousins, S. A. (2015).** The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio*, **44**(1), 51-59.
- Bakker, J.P. (1989).** Nature management by grazing and cutting. On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 122.
- Barton, K. (2019).** MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bierregaard, R. O., Laurance, W. F., & Rankin-de-Merona, J. (2001).** Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest. *Deforestation and forest fragmentation in the Amazon*, 22-30.
- Bishop-Taylor, R., Tulbure, M. G., & Broich, M. (2018).** Evaluating static and dynamic landscape connectivity modelling using a 25-year remote sensing time series. *Landscape ecology*, **33**(4), 625-640.
- Bommarco, R., Lindborg, R., Marini, L., & Öckinger, E. (2014).** Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions*, **20**(5), 591-599.
- Bornette, G., Amoros, C., & Lamouroux, N. (1998).** Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology*, **39**(2), 267-283.
- Bossuyt, B., & Hermy, M. (2001).** Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography*, **24**(2), 225-238.
- Boussard, H., & Baudry, J. (2014).** Chloé212: a software for landscape pattern analysis. *CeCill libre et gratuit*.
- Brown, A. H. F., & Oosterhuis, L. (1981).** The role of buried seed in coppicewoods. *Biological Conservation*, **21**(1), 19-38.

- Brückmann, S. V., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2010).** Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, *47*(4), 799-809.
- Brudvig, L. A., Barak, R. S., Bauer, J. T., Caughlin, T. T., Laughlin, D. C., Larios, L., & Zirbel, C. R. (2016).** Interpreting variation to advance predictive restoration science. *Journal of Applied Ecology*, *54*(4), 1018-1027.
- Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Tewksbury, J. J., Haddad, N. M., & Levey, D. J. (2009).** Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(23), 9328-9332.
- Buckley, G. P., Howell, R., & Anderson, M. A. (1997).** Vegetation succession following ride edge management in lowland plantations and woods. 2. The seed bank resource. *Biological Conservation*, *82*(3), 305-316.
- Bunn, A. G., Urban, D. L., & Keitt, T. H. (2000).** Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of environmental management*, *59*(4), 265-278.
- Cadotte, M. W. (2006).** Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist*, *167*(6), 913-924.
- Chesson, P. L. (1985).** Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology*, *28*(3), 263-287.
- Chesson, P. L. (2000).** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, *31*(1), 343-366.
- Chung, N. C., Miasojedow, B., Startek, M., & Gambin, A. (2018).** jaccard: Test Similarity Between Binary Data using Jaccard/Tanimoto Coefficients.
- Claudino, E. S., Gomes, M. A. F., & Campos, P. R. (2015).** Extinction debt and the role of static and dynamical fragmentation on biodiversity. *Ecological Complexity*, *21*, 150-155.
- Conseil de l'Europe, (1996).** Stratégie paneuropéenne de la diversité biologique et paysagère. Editions du Conseil de l'Europe (eds), Strasbourg, 81.
- Coulon, A., Cosson, J. F., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., & Hewison, A. J. M. (2004).** Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular ecology*, *13*(9), 2841-2850.
- Cousins, S. A. (2009).** Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not?. *Journal of Vegetation Science*, *20*(1), 3-7.
- Cousins, S. A., Ohlson, H., & Eriksson, O. (2007).** Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape ecology*, *22*(5), 723-730.
- Damschen, E. I., Brudvig, L. A., Haddad, N. M., Levey, D. J., Orrock, J. L., & Tewksbury, J. J. (2008).** The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(49), 19078-19083.
- 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.
- Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Miglécz, T., Tóthmérész, B., & Török, P. (2018).** Livestock type is more crucial than grazing intensity: Traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes. *Land Degradation & Development*, *29*(2), 231-239.

- Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008)a.** Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**(4), 507-514.
- Diamond, J. M. (1972).** Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **69**(11), 3199-3203.
- Dougall, T. A. G., & Dodd, J. C. (1997).** A study of species richness and diversity in seed banks and its use for the environmental mitigation of a proposed holiday village development in a coniferized woodland in south east England. *Biodiversity & Conservation*, **6**(10), 1413-1428.
- Eriksson, O. (1995).** Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora*, **190**(1), 65-70.
- Eriksson, O., & Ehrlén, J. (2001).** Landscape fragmentation and the viability of plant populations. *Integrating ecology and evolution in a spatial context*, 157-175.
- Ernault, A., Tremauville, Y., Cellier, D., Margerie, P., Langlois, E., & Alard, D. (2006).** Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: past or present patterns?. *Biological conservation*, **127**(1), 1-17.
- Fagan, W. F. (2002).** Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, **83**(12), 3243-3249.
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007).** Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography*, **16**(3), 265-280.
- Foltête, J. C., Clauzel, C., & Vuidel, G. (2012).** A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software*, **38**, 316-327.
- Foster, D. R. (2002).** Insights from Historical Geography to Ecology and Conservation: Lessons from the New England Landscape:[An Introduction]. *Journal of biogeography*, 1269-1275.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019).** An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks.
- Fry, G., & Sarlöv-Herlin, I. (1997).** The ecological and amenity functions of woodland edges in the agricultural landscape; a basis for design and management. *Landscape and urban planning*, **37**(1-2), 45-55.
- Fukami, T., & Nakajima, M. (2013).** Complex plant–soil interactions enhance plant species diversity by delaying community convergence. *Journal of Ecology*, **101**(2), 316-324.
- Gil-Tena, A., Nabucet, J., Mony, C., Abadie, J., Saura, S., Butet, A., & Ernault, A. (2014).** Woodland bird response to landscape connectivity in an agriculture-dominated landscape: a functional community approach. *Community ecology*, **15**(2), 256-268.
- Graae, B. J. (2000).** The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography*, **23**(6), 720-731.
- Gurrutxaga, M., Rubio, L., & Saura, S. (2011).** Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: A transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe). *Landscape and Urban Planning*, **101**(4), 310-320.
- Gustavsson, E., Lennartsson, T., & Emanuelsson, M. (2007).** Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biological conservation*, **138**(1-2), 47-59.
- Hanski, I. (1999).** Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 209-219.

- Hanski, I. (2011).** Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *Ambio*, **40**(3), 248-255.
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2002).** Extinction debt at extinction threshold. *Conservation biology*, **16**(3), 666-673.
- Helm, A., Hanski, I., & Pärtel, M. (2006).** Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, **9**(1), 72-77.
- Hérault, B., & Honnay, O. (2005).** The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *Journal of Biogeography*, **32**(12), 2069-2081.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J. E. (1999).** An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation*, **91**(1), 9-22.
- Herrmann, J. D., Carlo, T. A., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Haddad, N. M., Levey, D. J., & Tewksbury, J. J. (2016).** Connectivity from a different perspective: comparing seed dispersal kernels in connected vs. unfragmented landscapes. *Ecology*, **97**(5), 1274-1282.
- Hiiesalu, I., Öpik, M., Metsis, M., Lilje, L., Davison, J., Vasar, M., & Paertel, M. (2012).** Plant species richness belowground: higher richness and new patterns revealed by next-generation sequencing. *Molecular Ecology*, **21**(8), 2004-2016.
- Holm, S. (1979).** A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, **6**, 65-70.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., & Hermý, 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., & Hermý, M. (2002).** Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, **5**(4), 525-530.
- Jäger, J., Soukup, T., Madriñan, L.F., Schwick, C., & Kienast, F. (2011).** Landscape fragmentation in Europe. Joint EEA-FOEN report. EEA Report No 2/2011.
- Jankowska-Blaszczuk, M., Kwiatkowska, A. J., Panufnik, D., & Tanner, E. (1998).** The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Białowieża Primeval Forest. *Plant Ecology*, **136**(1), 105-118.
- Kalamees, R., & Zobel, M. (2002).** The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology*, **83**(4), 1017-1025.
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E. D., Clough, Y., & Kovács, A. (2008).** On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, **276**(1658), 903-909.
- Kolb, A., & Diekmann, M. (2005).** Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology*, **19**(3), 929-938.
- Kool, J. T., Moilanen, A., & Treml, E. A. (2013).** Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology*, **28**(2), 165-185.

- Krauss, J., Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2004).** Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity & Conservation*, *13*(8), 1427-1439.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., & Stefanescu, C. (2009).** Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, *24*(10), 564-571.
- Leckie, S., Vellend, M., Bell, G., Waterway, M. J., & Lechowicz, M. J. (2000).** The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*, *78*(2), 181-192.
- Levine, J. M., & Rees, M. (2004).** Effects of temporal variability on rare plant persistence in annual systems. *The American Naturalist*, *164*(3), 350-363.
- Lida, S., & Nakashizuka, T. (1995).** Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management*, *73*(1-3), 197-210.
- Lindborg, R. (2007).** Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology*, *95*(3), 555-564.
- Lindborg, R., & Eriksson, O. (2004).** Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, *85*(7), 1840-1845.
- Lindborg, R., Helm, A., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Kühn, I., Pykälä, J., & Pärtel, M. (2012).** Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography*, *35*(4), 356-363.
- Lindgren, J. P., & Cousins, S. A. (2017).** Island biogeography theory outweighs habitat amount hypothesis in predicting plant species richness in small grassland remnants. *Landscape ecology*, *32*(9), 1895-1906.
- Lohmus, K., Paal, T., & Liira, J. (2014).** Long-term colonization ecology of forest-dwelling species in a fragmented rural landscape—dispersal versus establishment. *Ecology and evolution*, *4*(15), 3113-3126.
- Mazerolle, M. J. (2019).** AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c).
- McRae, B. H. (2006).** Isolation by resistance. *Evolution*, *60*(8), 1551-1561.
- McRae, B. H., & Beier, P. (2007).** Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(50), 19885-19890.
- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H., & Shah, V. B. (2008).** Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, *89*(10), 2712-2724.
- Metzger, J. P., Martensen, A. C., Dixo, M., Bernacci, L. C., Ribeiro, M. C., Teixeira, A. M. G., & Pardini, R. (2009).** Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological conservation*, *142*(6), 1166-1177.
- Mony, C., Abadie, J., Gil-Tena, A., Burel, F., & Ernoult, A. (2018).** Effects of connectivity on animal-dispersed forest plant communities in agriculture-dominated landscapes. *Journal of vegetation science*, *29*(2), 167-178.
- Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1974).** *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley.
- Nathan, R., Horn, H. S., Chave, J., & Levin, S. A. (2002).** Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, 69-82.

- Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2002).** Transient dynamics in metapopulation response to perturbation. *Theoretical population biology*, **61**(3), 285-295.
- Ozinga, W. A., Römermann, C., Bekker, R. M., Prinzing, A., Tamis, W. L., Schaminée, J. H., & Bakker, J. P. (2009).** Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology letters*, **12**(1), 66-74.
- Parejo-Farnés, C., Robledo-Arnuncio, J. J., Albaladejo, R. G., Rubio-Pérez, E., & Aparicio, A. (2017).** Effects of habitat fragmentation on parental correlations in the seed rain of a bird-dispersed species. *Tree genetics & genomes*, **13**(1), 17.
- Pärtel, M., Hiiesalu, I., Öpik, M., & Wilson, S. D. (2012).** Below-ground plant species richness: new insights from DNA-based methods. *Functional Ecology*, **26**(4), 775-782.
- Pedroli, M., & Borger, G. J. (1990).** Historical land use and hydrology. A case study from eastern Noord-Brabant. *Landscape Ecology*, **4**(4), 237-248.
- Pellissier, V. (2006).** Conséquences de l'urbanisation sur la dynamique de la végétation (Doctoral dissertation, Rennes 1).
- Peterson, C. J., & Carson, W. P. (1996).** Generalizing forest regeneration models: the dependence of propagule availability on disturbance history and stand size. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**(1), 45-52.
- Piessens, K., Honnay, O., Nackaerts, K., & Hermy, M. (2004).** Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect?. *Journal of Biogeography*, **31**(10), 1683-1692.
- Plue, J., Colas, F., Auffret, A. G., & Cousins, S. A. (2016).** Methodological bias in the seed bank flora holds significant implications for understanding seed bank community functions. *Plant Biology*, **19**(2), 201-210.
- Plue, J., De Frenne, P., Acharya, K., Brunet, J., Chabrerie, O., Decocq, G., & Kolb, A. (2017).** Where does the community start, and where does it end? Including the seed bank to reassess forest herb layer responses to the environment. *Journal of vegetation science*, **28**(2), 424-435.
- Poschlod, P., & Jackel, A. K. (1993).** Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen.: I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporennegens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. *Flora*, **188**, 49-71.
- Poudevigne, I., & Baudry, J. (2003).** The implication of past and present landscape patterns for biodiversity research: introduction and overview. *Landscape Ecology*, **18**(3), 223-225.
- Prati, D., & Bossdorf, O. (2004).** Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, **91**(2), 285-288.
- Pyke, D. A., & Archer, S. (1991).** Plant-plant interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, **44**(6), 550-557.
- Rees, M. (1996).** Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **351**(1345), 1299-1308.
- Ronce, O. (2007).** How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **38**, 231-253.

- Royo, A. A., & Ristau, T. E. (2013).** Stochastic and deterministic processes regulate spatio-temporal variation in seed bank diversity. *Journal of Vegetation Science*, *24*(4), 724-734.
- Ruiz, L., Parikh, N., Heintzman, L. J., Collins, S. D., Starr, S. M., Wright, C. K., & McIntyre, N. E. (2014).** Dynamic connectivity of temporary wetlands in the southern Great Plains. *Landscape ecology*, *29*(3), 507-516.
- Saura, S., & Pascual-Hortal, L. (2007).** A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, *83*(2-3), 91-103.
- Saura, S., & Rubio, L. (2010).** A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, *33*(3), 523-537.
- Saura, S., & Torne, J. (2009).** Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental modelling & software*, *24*(1), 135-139.
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., & Rodríguez-Freire, M. (2011).** Network analysis to assess landscape connectivity trends: application to European forests (1990–2000). *Ecological Indicators*, *11*(2), 407-416.
- Shannon, C. E. (1948).** A mathematical theory of communication. *Bell system technical journal*, *27*(3), 379-423.
- Sork, V. L., & Smouse, P. E. (2006).** Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape ecology*, *21*(6), 821-836.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993).** Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.
- Ter Heerdt, G. N. J., Verweij, G. L., Bekker, R. M., & Bakker, J. P. (1996).** An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional ecology*, *10*(1), 144-151.
- Thompson, K. (2000).** The functional ecology of soil seed banks. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, *2*, 215-235.
- Thompson, K. B. S. R., Band, S. R., & Hodgson, J. G. (1993).** Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional ecology*, 236-241.
- Thompson, K., Bakker, J. P., & Bekker, R. M. (1997).** *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge university press.
- Tillmann, J. E. (2005).** Habitat fragmentation and ecological networks in Europe. *GAIA-Ecological Perspectives for Science and Society*, *14*(2), 119-123.
- Tilman, D., & Pacala, S. (1993).** The maintenance of species richness in plant communities. *Species diversity in ecological communities*, 13-25.
- Tilman, D., Kohn, D. D., & Walsh, D. M. (1994).** Plant species richness--the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology*, 367-377.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994).** Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, *371*(6492), 65.
- Urban, D., & Keitt, T. (2001).** Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, *82*(5), 1205-1218.

- Uroy, L., Ernoult, A., & Mony, C. (2019).** Effect of landscape connectivity on plant communities: a review of response patterns. *Landscape ecology*, **34**(2), 203-225.
- Van Etten, J. (2018).** gdistance: Distances and Routes on Geographical Grids.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., & Foster, D. R. (2003).** Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, **91**(4), 563-577.
- Verheyen, K., Vellend, M., Van Calster, H., Peterken, G., & Hermy, M. (2004).** Metapopulation dynamics in changing landscapes: a new spatially realistic model for forest plants. *Ecology*, **85**(12), 3302-3312.
- Warner, R. R., & Chesson, P. L. (1985).** Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist*, **125**(6), 769-787.
- Warr, S. J., Kent, M., & Thompson, K. (1994).** Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *Journal of Biogeography*, 151-168.
- Williams, M. (1989).** Historical geography and the concept of landscape. *Journal of Historical Geography*, **15**(1), 92-104.
- Young, A., Boyle, T., & Brown, T. (1996).** The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in ecology & evolution*, **11**(10), 413-418.
- Zeigler, S. L., & Fagan, W. F. (2014).** Transient windows for connectivity in a changing world. *Movement Ecology*, **2**(1), 1.

- DOCUMENTS ANNEXES -

Annexe 1. Liste des espèces présentes en communautés exprimées (n = 42). Les habitats préférentiels ainsi que la persistance des graines sont indiqués.

Genre	Espèce	Nom commun	Habitat(s) préférentiel(s)	Persistance
<i>Agrostis</i>	<i>capillaris</i>	Agrostide capillaire	Prés, pelouses et chemins	Transitoire
<i>Ajuga</i>	<i>reptans</i>	Bugle rampante	Prés et lieux frais	Transitoire
<i>Anemone</i>	<i>nemorosa</i>	Anémone des bois	Bois et prairies humides	Transitoire
<i>Arrhenaterum</i>	<i>elatius</i>	Fenasse	Prés et champs	Transitoire
<i>Arum</i>	<i>maculatum</i>	Arum tacheté	Bois et haies	Transitoire
<i>Betonica</i>	<i>officinalis</i>	Bétoine officinale	Bois, landes et pâturages	Transitoire
<i>Brachypodium</i>	<i>sylvaticum</i>	Brachypode des bois	Bois et lieux ombragés	Persistante
<i>Carex</i>	sp.	Laiche(s)	Bois et lieux humides	Persistante
<i>Circaea</i>	<i>lutetiana</i>	Circée commune	Bois et ravins humides	Transitoire
<i>Conopodium</i>	<i>majus</i>	Conopode dénudé	Bois et prés siliceux	Transitoire
<i>Dactylis</i>	<i>glomerata</i>	Dactyle	Prés et pâturages	Transitoire
<i>Deschampsia</i>	<i>cespitosa</i>	Canche cespiteuse	Lieux humides incultes	Transitoire
<i>Dioscorea</i>	<i>communis</i>	Herbe aux femmes battues	Bois, haies et buissons	Transitoire
<i>Epipactis</i>	<i>helleborine</i>	Epipactis à larges feuilles	Bois secs	Transitoire
<i>Euphorbia</i>	<i>amygdaloides</i>	Euphorbe à feuilles d'amandier	Bois et lieux ombragés	Transitoire
<i>Fragaria</i>	<i>vesca</i>	Fraisier des bois	Bois, haies et buissons	Persistante
<i>Galium</i>	<i>aparine</i>	Gaillet accrochant	Haies, buissons et champs	Transitoire
<i>Geranium</i>	<i>robertianum</i>	Herbe à Robert	Bois, haies et murs	Transitoire
<i>Geum</i>	<i>urbanum</i>	Benoîte commune	Bois et haies	Transitoire
<i>Holcus</i>	<i>lanatus</i>	Houlque laineuse	Prés et chemins	Transitoire
<i>Holcus</i>	<i>mollis</i>	Houlque molle	Champs et pâturages	Transitoire
<i>Hyacinthoides</i>	<i>non-scripta</i>	Jacinthe des bois	Bois et lieux ombragés	Persistante
<i>Hypericum</i>	<i>pulchrum</i>	Millepertuis élégant	Bois et landes	Persistante
<i>Luzula</i>	<i>multiflora</i>	Luzule à fleurs nombreuses	Bois et pâturages	Transitoire
<i>Melica</i>	<i>uniflora</i>	Mélique à une fleur	Bois et lieux ombragés	Transitoire
<i>Moehringia</i>	<i>trinervia</i>	Sabline à trois nervures	Bois et lieux ombragés	Persistante
<i>Molinia</i>	<i>caerulea</i>	Molinie bleue	Bois, landes et prés humides	Transitoire
<i>Neottia</i>	<i>ovata</i>	Grande Listère	Bois et prés humides	Transitoire
<i>Oenanthe</i>	<i>crocata</i>	Oenanthe safranée	Prairies et cours d'eau	Persistante
<i>Orchis</i>	<i>mascula</i>	Orchis mâle	Bois et prés	Persistante
<i>Poa</i>	<i>trivialis</i>	Gazon d'Angleterre	Prairies et lieux humides	Persistante
<i>Polygonatum</i>	<i>multiflorum</i>	Sceau-de-Salomon commun	Bois et haies	Transitoire
<i>Primula</i>	<i>vulgaris</i>	Primevère acaule	Bois, haies et prés	Persistante
<i>Rumex</i>	<i>conglomeratus</i>	Oseille agglomérée	Fossés et lieux humides	Transitoire
<i>Stellaria</i>	<i>holostea</i>	Stellaire holostée	Bois et haies	Transitoire
<i>Teucrium</i>	<i>scorodonia</i>	Germandrée scorodoine	Bois et buissons	Transitoire
<i>Umbilicus</i>	<i>rupestris</i>	Nombri-de-Vénus commun	Murs et rochers ombragés	Persistante
<i>Urtica</i>	<i>dioica</i>	Grande Ortie	Lieux incultes	Persistante
<i>Valeriana</i>	<i>officinalis</i>	Valériane à petites feuilles	Bois humides et cours d'eau	Transitoire
<i>Veronica</i>	<i>chamaedrys</i>	Véronique petit-chêne	Bois, prés et haies	Persistante
<i>Viola</i>	<i>reichenbachiana</i>	Violette de Reichenbach	Bois et haies	Transitoire
<i>Viola</i>	<i>riviniana</i>	Violette de Rivinus	Bois et lieux ombragés	Transitoire

Annexe 2. Liste des espèces présentes en communautés potentielles (n = 71). Les habitats préférentiels ainsi que la persistance des graines sont indiqués.

Genre	Espèce	Nom commun	Habitat(s) préférentiel(s)	Persistance
<i>Agrostis</i>	<i>canina</i>	Agrostide des chiens	Bois et prés humides	Persistante
<i>Agrostis</i>	<i>capillaris</i>	Agrostide capillaire	Prés, pelouses, chemins	Transitoire
<i>Agrostis</i>	<i>stolonifera</i>	Agrostide blanche	Prairies et prés humides	Transitoire
<i>Ajuga</i>	<i>reptans</i>	Bugle rampante	Prés, lieux frais	Transitoire
<i>Cardamine</i>	<i>flexuosa</i>	Cardamine des bois	Bois et lieux humides	Persistante
<i>Carex</i>	sp.	Laiche(s)	Bois et lieux humides	Persistante
<i>Centaureum</i>	<i>erythraea</i>	Petite centaurée commune	Prairies et lieux humides	Persistante
<i>Cerastium</i>	sp.	Céraiste(s)	Champs et prairies	Transitoire
<i>Chenopodium</i>	<i>album</i>	Ansérine blanche	Lieux incultes et champs	Persistante
<i>Circaea</i>	<i>lutetiana</i>	Circée commune	Bois et ravins humides	Transitoire
<i>Cirsium</i>	<i>arvense</i>	Cirse des champs	Lieux incultes et champs	Transitoire
<i>Cirsium</i>	<i>palustre</i>	Cirse des marais	Bois, marais et tourbières	Transitoire
<i>Deschampsia</i>	<i>cespitosa</i>	Canche cespiteuse	Lieux humides incultes	Transitoire
<i>Digitalis</i>	<i>purpurea</i>	Digitale pourpre	Lieux incultes	Persistante
<i>Epilobium</i>	<i>palustre</i>	Epilobe des marais	Lieux humides et marais	Transitoire
<i>Epilobium</i>	<i>tetragonum</i>	Epilobe à quatre angles	Lieux frais	Transitoire
<i>Erigeron</i>	<i>sumatrensis</i>	Vergerette de Barcelone	Lieux incultes	Transitoire
<i>Eupatorium</i>	<i>cannabinum</i>	Eupatoire à feuilles de chanvre	Bois et lieux humides	Transitoire
<i>Euphorbia</i>	<i>amygdaloides</i>	Euphorbe à feuilles d'amandier	Bois et lieux ombragés	Transitoire
<i>Galium</i>	<i>aparine</i>	Gaillet accrochant	Haies, buissons et champs	Transitoire
<i>Galium</i>	<i>palustre</i>	Gaillet des marais	Bois, fossés et prés humides	Transitoire
<i>Gnaphalium</i>	<i>uliginosum</i>	Cotonnière des fanges	Lieux humides	Persistante
<i>Holcus</i>	<i>lanatus</i>	Houlque laineuse	Prés et chemins	Transitoire
<i>Holcus</i>	<i>mollis</i>	Houlque molle	Champs et pâturages	Transitoire
<i>Hypericum</i>	<i>humifusum</i>	Millepertuis couché	Champs et pelouses pionnières	Persistante
<i>Hypericum</i>	<i>maculatum</i>	Millepertuis taché	Bois et pâturages	Transitoire
<i>Hypericum</i>	<i>perforatum</i>	Millepertuis commun	Lieux incultes	Persistante
<i>Hypericum</i>	<i>pulchrum</i>	Millepertuis élégant	Bois et landes	Persistante
<i>Hypericum</i>	<i>tetrapterum</i>	Millepertuis à quatre ailes	Lieux humides	Transitoire
<i>Isolepis</i>	<i>setacea</i>	Isolépis sétacé	Lieux humides	Persistante
<i>Juncus</i>	<i>bufonius</i>	Jonc des crapauds	Bois et lieux humides	Persistante
<i>Lipandra</i>	<i>polysperma</i>	Chénopode à graines nombreuses	Lieux incultes et champs	Persistante
<i>Lobelia</i>	<i>urens</i>	Cardinale des marais	Bois et landes humides	Persistante
<i>Lotus</i>	<i>pedunculatus</i>	Lotier des fanges	Prés humides et marais	Transitoire
<i>Luzula</i>	<i>multiflora</i>	Luzule à fleurs nombreuses	Bois et pâturages	Transitoire
<i>Lythrum</i>	<i>portula</i>	Lythrum pourpier	Lieux humides	Persistante
<i>Lythrum</i>	<i>salicaria</i>	Salicaire	Bords des eaux	Transitoire
<i>Mentha</i>	<i>aquatica</i>	Menthe aquatique	Lieux humides	Transitoire
<i>Moehringia</i>	<i>trinervia</i>	Sablina à trois nervures	Bois et lieux ombragés	Persistante
<i>Molinia</i>	<i>caerulea</i>	Molinie bleue	Bois, landes et prés humides	Transitoire
<i>Montia</i>	<i>fontana</i>	Montie des fontaines	Bord des eaux	Persistante

<i>Plantago</i>	<i>major</i>	Grand plantain	Lieux incultes et chemins	Persistante
<i>Poa</i>	<i>annua</i>	Pâturin annuel	Lieux incultes et champs	Persistante
<i>Poa</i>	<i>trivialis</i>	Gazon d'Angleterre	Prairies et lieux humides	Persistante
<i>Polygonum</i>	<i>aviculare</i>	Renouée des oiseaux	Lieux incultes et champs	Transitoire
<i>Polygonum</i>	<i>persicaria</i>	Persicaire	Lieux humides	Persistante
<i>Potentilla</i>	<i>erecta</i>	Potentille dressée	Prairies et chemins	Transitoire
<i>Potentilla</i>	<i>sterilis</i>	Potentille faux-fraisier	Bois, landes et prés	Transitoire
<i>Ranunculus</i>	<i>flammula</i>	Petite Douve	Marais et fossés	Transitoire
<i>Ranunculus</i>	<i>repens</i>	Renoncule rampante	Bois, prés, champs et fossés	Transitoire
<i>Rumex</i>	<i>acetosella</i>	Petite Oseille	Lieux incultes	Persistante
<i>Rumex</i>	<i>obtusifolius</i>	Patience à feuilles obtuses	Lieux frais et ombragés	Transitoire
<i>Scrophularia</i>	<i>auriculata</i>	Scrofulaire à oreillettes	Lieux humides et cours d'eau	Persistante
<i>Scrophularia</i>	<i>nodosa</i>	Scrofulaire noueuse	Bois et lieux humides	Persistante
<i>Senecio</i>	<i>sylvaticus</i>	Séneçon des bois	Bois, landes et chemins	Persistante
<i>Senecio</i>	<i>vulgaris</i>	Séneçon commun	Lieux incultes et champs	Transitoire
<i>Silene</i>	<i>vulgaris</i>	Silène commun	Prairies et chemins	Transitoire
<i>Solanum</i>	<i>dulcamara</i>	Douce-amère	Bois humides et cours d'eau	Transitoire
<i>Solanum</i>	<i>nigrum</i>	Morelle noire	Champs et chemins	Persistante
<i>Sonchus</i>	<i>asper</i>	Laiteron épineux	Lieux incultes et champs	Transitoire
<i>Spergula</i>	<i>arvensis</i>	Spargoute des champs	Champs	Persistante
<i>Stachys</i>	<i>silvatica</i>	Epiaire des bois	Bois et haies	Transitoire
<i>Stellaria</i>	<i>holostea</i>	Stellaire holostée	Bois et haies	Transitoire
<i>Stellaria</i>	<i>media</i>	Mouron des oiseaux	Lieux incultes et champs	Persistante
<i>Teucrium</i>	<i>scorodonia</i>	Germandrée scorodoine	Bois et buissons	Transitoire
<i>Trifolium</i>	<i>repens</i>	Trèfle blanc	Prés et pelouses	Transitoire
<i>Urtica</i>	<i>dioica</i>	Grande Ortie	Lieux incultes	Persistante
<i>Verbena</i>	<i>officinalis</i>	Verveine officinale	Lieux incultes et chemins	Persistante
<i>Veronica</i>	<i>arvensis</i>	Véronique des champs	Lieux sablonneux	Transitoire
<i>Viola</i>	<i>riviniana</i>	Violette de Rivinus	Bois et lieux ombragés	Transitoire
<i>Wahlenbergia</i>	<i>hederacea</i>	Campanille à feuilles de lierre	Lieux humides	Persistante

Résumé - L'intensification agricole lors de la seconde moitié du 20^{ème} siècle a contribué à la perte de connectivité des habitats semi-naturels. Certaines études ont tenté d'évaluer l'impact de la connectivité passée et présente sur les communautés végétales boisées au sein des paysages agricoles. Toutefois, la majorité d'entre elles n'ont pas pris en compte la dynamique de connectivité dans le temps. De plus, la plupart de ces études se sont focalisées sur les communautés exprimées (couvert végétal) en négligeant la réponse des communautés potentielles (banque de graines). Cette étude a pour objectif d'analyser l'influence de la connectivité passée, présente et sa dynamique sur les patrons de diversité actuels des communautés végétales boisées exprimées et potentielles. Au sein de la Zone Atelier Armorique (Bretagne, France), 25 bois ont été étudiés au niveau du couvert végétal et de la banque de graines du sol (méthode d'émergence, *i.e.* germination des graines sous serre). La connectivité de ces bois a été évaluée pour différentes dates (1952, 1974, 1985, 2000, 2006 et 2016) par le biais de méthodes de modélisation issues de la théorie des circuits. La dynamique de connectivité a été caractérisée par la magnitude et la variabilité des changements temporels de connectivité. Nous avons démontré l'absence de réponse des communautés exprimées à la connectivité. En revanche, la diversité des communautés potentielles est influencée positivement par la connectivité passée, présente ainsi que par la variabilité des changements de connectivité. Une approche fonctionnelle a ensuite permis de mettre en évidence des réponses différentes à ces paramètres selon la spécialisation et la persistance des espèces issues de la banque de graines. La diversité des espèces spécialistes ainsi que la diversité et l'abondance relative des espèces persistantes sont favorisées par la connectivité et sa dynamique alors que les espèces généralistes et transitoires (faible durée de vie des graines dans le sol) ne sont pas impactées. Ces résultats permettent donc de mieux appréhender les réponses des plantes à la perte de connectivité et ainsi d'évaluer plus justement l'état de conservation de leur habitat.

Mots-clés : paysages agricoles – banque de graines – spécialisation – durée de vie des graines

Influence of connectivity and its dynamics on current diversity patterns of expressed and potential woodland plant communities

Abstract - Agricultural intensification in the second half of the 20th century decreased connectivity in semi-natural habitats. Some studies attempted to assess the impact of past and current connectivity on woodland plant communities within agricultural landscapes. However, most of them do not take the dynamics of connectivity into account. Moreover, responses of biodiversity are assessed on expressed communities (vegetation cover) rather than on potential communities (seed bank). This study aims to analyze the influence of past and current connectivity and its dynamics on current diversity patterns of expressed and potential woodland plant communities. Within the -Zone Atelier Armorique- (Brittany, France), 25 woodlots were studied in terms of plant cover and soil seed bank (seedling emergence method, *i.e.* germination of seeds under greenhouse). Connectivity of these woodlots was assessed for several dates (1952, 1974, 1985, 2000, 2006 and 2016) using modelling methods based on circuit theory. Connectivity dynamics was characterized by the magnitude and variability of connectivity changes over time. We demonstrated that expressed communities diversity was not dependent on connectivity. In contrast, the diversity of potential communities was positively influenced by past, current connectivity and by the variability of connectivity over time. We demonstrated using a functional approach that plants responded differently depending on their specialization and persistence in the seed bank. The diversity of specialist species and the diversity and relative abundance of persistent species were favoured by connectivity and its dynamics, while generalist and transient (short-lived underground) species were not affected. These results allow a better understanding of the plants' responses to the loss of connectivity and could help to better assess the conservation status of semi-natural habitats.

Keywords : agricultural landscapes – seed bank – specialization – seed longevity