HAL
open science

Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR)

Frédéric Archaux, Laurent Bergès, Christophe Bouget, Antoine Brin, Sandrine Chauchard, Emmanuelle Dauffy-Richard, Florence Dubs, Jean-Luc Dupouey, Eric Sevrin

To cite this version:

Frédéric Archaux, Laurent Bergès, Christophe Bouget, Antoine Brin, Sandrine Chauchard, et al.. Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR). [Contrat] Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (MEDD). 2014. hal-02801386

HAL Id: hal-02801386

https://hal.inrae.fr/hal-02801386v1

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.

Biodiversité
Gestion Forestière
& Politiques Publiques

DISPERSION ET PERSISTANCE DE LA BIODIVERSITE DANS LA TRAME FORESTIERE (DISTRAFOR)

DISPERSAL AND PERSISTANCE OF BIODIVERSITY WITHIN THE FOREST FRAME

Frédéric Archaux (coord.)*
Laurent Bergès
Christophe Bouget
Antoine Brin
Sandrine Chauchard
Emmanuelle Dauffy-Richard
Florence Dubs
Jean-Luc Dupouey
Eric Sevrin

*IRSTEA
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-Vernisson
frederic.archaux@irstea.fr

Rapport final
5 mai 2014

Numéro de contrat MEDDE/MAAF : 10-MBGD-BGF-2-CVS-103

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie

ECOFOR
ECOSYSTEMES FORESTIERS

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE DE L'AGRO-ALIMENTAIRE ET DE LA FORÊT

Remerciements :

Nous tenons à remercier le programme BGF, non seulement pour le soutien financier sans lequel évidemment ce projet n'aurait pas vu le jour mais également pour la plate-forme d'échanges qu'il représente.

Un projet de recherche est toujours une aventure collective. Nous remercions également tous ceux qui ont participé à :

- la cartographie de la forêt ancienne du Bassin parisien (Hilaire Martin, Julien Fleury, Carl Moliard) et des Coteaux de Gascogne (Audrey Grel, Judicaël Lopez, Sylvie Ladet),
- aux campagnes de terrain et aux travaux de laboratoire (flore : Hilaire Martin, Richard Chevalier, Flavien Lamiche ; coléoptères saproxyliques et carabiques : Carl Moliard, Benoît Nusillard, Aminata N'Diaye ; Lionel Valladares, Laurent Burnel, Sylvain Malaty, Capucine Fournier, Adèle Biruty, Canelle Clément, Eugénie Cateau et Coralie Victoire ; faune du sol : Manon Bataille, Lea Boucher, David Carmignac, Thierry Desjardins, Mariana Delgadi Olivera, Lea Kervroedan Hugo Leclair, Jacques Meriguet, Maureen Pattavino, Charles Thevenin),
- à l'expertise entomologique (Olivier Denux, Olivier Courtin, Thierry Noblecourt, Gianfranco Liberti, Yves Gomy, Guillem Parmain, Olivier Rose, Julien Delnatte).

Enfin nous souhaitons saluer l'ensemble du Comité de suivi :

- Anabelle Boucher (NatureParif),
- Vincent Boulanger (ONF),
- Nicolas Flament (CG77),
- Marc Laporte (CRPF Idf-Centre),
- Michel Leuillet (propriétaire forestier),
- Stéphanie Lucas (IFN),
- Maëlle Rambaud (MNHN),
- Vincent Vignon (OGE).

Nous regrettons de ne pas avoir pu progresser dans nos investigations aussi rapidement que nous l'aurions souhaité, et solliciter ainsi l'avis du Comité de suivi plus fréquemment.

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (art. L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. Seules sont autorisées (art. 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé de copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par la caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

Résumé court

L'établissement d'un trame forestière fonctionnelle, c'est-à-dire qui permette aux espèces de se déplacer et de migrer au sein des paysages, suppose de connaître les espèces qui se dispersent mal et les configurations paysagères délétères. Pour y répondre, le projet Distrafor a étudié la réponse à la connectivité spatiale et temporelle forestière de la flore vasculaire, des coléoptères saproxyliques et carabiques, et de la faune du sol, en contrôlant la qualité de l'habitat. Les analyses ont porté sur des données préexistantes et acquises pour ce projet, en étudiant à partir de cartes anciennes et de données de biodiversité contemporaines les assemblages faunistiques et floristiques dans des boisements anciens et récents. Les résultats montrent que près de la moitié des plantes réagit à l'ancienneté de l'usage forestier mais cette réponse peut s'expliquer en partie par des différences des caractéristiques chimiques des sols entre forêts anciennes et forêts récentes. Des analyses complémentaires restent à réaliser pour estimer la proportion de plantes véritablement limitées par de faibles capacités de dispersion. Ces espèces bénéficient de l'accroissement de la connectivité forestière, en particulier dans les zones de grandes cultures et les zones urbaines. La colonisation est nettement favorisée lorsque l'accroissement forestier se fait au contact direct de bois anciens. Les plantes naturalisées ne semblent pas particulièrement favorisées par la connectivité. En contexte agricole, la composition des assemblages de coléoptères carabiques et saproxyliques varie entre boisements récents et anciens, alors qu'elle ne semble réagir ni à la qualité, ni à la connectivité de l'habitat forestier ; les cortèges sont moins riches dans les paysages les plus boisés. Certaines espèces de coléoptères semblent pouvoir compenser une plus forte fragmentation forestière par de meilleures capacités de dispersion. Sur les mêmes sites, la macrofaune du sol répond à ces paramètres mais de façon différenciée selon les taxons et la région. Ces résultats montrent qu'il faut cibler les opérations de restauration sur les zones les moins boisées, et qu'il faut encourager en parallèle le maintien et la restauration de la qualité des habitats forestiers les plus fragiles.

Mots-clés : coléoptères ; connectivité ; faune du sol ; flore ; métapopulation ; trame forestière ; qualité d'habitat

Abstract

Establishing a functional forest network allowing species dispersal and migration requires identifying which species have limited dispersal abilities and which landscape configurations are deleterious. The Distrafor project studied the influence of forest connectivity on ground flora, saproxylic and carabid beetles and soil fauna, accounting for variations in habitat quality. Existing data and data gathered for this project (including forest mapping from ancient maps) were used to compare species assemblages in ancient and recent forests. The results showed that almost half plant species react to the age of the forest, partly because of differences in soil type. The proportion of plant species really limited by dispersal is likely to be lower, but complementary analyses are needed. Those species responded to an increase in forest cover in particular in deforested areas, such as intensively farmed and urban areas. The positive effect is much more marked when recent forest enlarge an ancient one. Naturalized plants do not seem to be particularly positively advantaged by connectivity. In farmed areas, the species composition of saproxylic and carabid beetles differed between recent and ancient patches but were related neither to the quality of forest patches, nor to their connectivity. A lower diversity was even observed in the most forested areas. Some beetle species seem to compensate for an increased forest fragmentation by higher dispersal abilities. On the same sites, soil macrofauna was influenced by these factors, but the response depended on the taxa and the region considered. These results show that connectivity should be restored primarily in the most deforested areas. In parallel, the most fragile forest habitats need to be preserved or restored, as biodiversity seems more often limited by the habitat quality than by its connectivity.

Key words: beetles; connectivity; soil fauna; ground flora; metapopulation; forest frame; habitat quality

Résumé long

L'établissement d'un trame forestière permettant aux espèces de se déplacer et de migrer au sein des paysages suppose de connaître les espèces qui se dispersent mal et les configurations paysagères délétères. Le projet Distrafor a comparé les communautés de trois groupes taxonomiques dans des forêts anciennes et des forêts récentes, situées dans des contextes paysagers variés pour évaluer la capacité des espèces à coloniser les forêts récentes à partir des forêts anciennes voisines.

Un premier volet du projet a étudié la réponse de la flore vasculaire forestière dans la moitié nord de la France (données floristiques IFN et CBNBP), en prenant en compte le sol et le peuplement forerstier pour les données IFN, données qui manquaient pour les données du CBNBP. Un deuxième volet a exploré la réponse des coléoptères saproxyliques et de la faune du sol à l'ancienneté des boisements et à l'organisation du paysage, dans deux zones géographiques contrastées mais partageant des caractéristiques similaires en termes de couverture et de fragmentation forestières (régions Centre et Midi-Pyrénées). Une approche morphologique a également été menée sur un échantillon d'espèces de coléoptères saproxyliques. Un troisième et dernier volet a étudié si la recolonisation d'une forêt récente par la flore dépendait du fait que la forêt récente était en contact ou non avec un boisement ancien (en contrôlant la distance à la lisière ancienne), en suivant le même protocole répliqué dans le Centre et en Lorraine. Pour ces deux derniers volets, nous avons cherché à limiter la variabilité stationnelle et des peuplements (y compris bois mort pour le volet 2).

L'analyse des cartes de forêt ancienne des régions Nord-Pas-de-Calais et Lorraine et du cœur du Bassin parisien a montré un accroissement forestier depuis 1830 de 20%, très variable selon les régions, et une proportion élevée de forêts anciennes dans nos forêts actuelles (70%). Les forêts récentes sont généralement situées sur des sols plus riches, en lien avec leur passé agricole.

Pour près d'une plante sur deux, la fréquence diffère entre forêts anciennes et forêts récentes et selon la surface forestière dans le paysage. Comme les forêts récentes se situent surtout en marge des forêts anciennes, la fréquence de ces plantes varie du cœur vers la périphérie des forêts : les espèces de forêt ancienne sont aussi celles plus fréquentes au cœur des forêts, et inversement les espèces de forêt récente sont des espèces de périphérie. La colonisation d'un boisement récent dépend de la distance à la forêt ancienne, et elle est nettement supérieure si le bois récent est en contact direct avec une forêt ancienne. L'effet de la surface forestière dans le paysage, une des mesures de la connectivité forestière, est équivoque : il y a autant de plantes dont la fréquence augmente ou diminue avec la proportion de forêt dans le paysage. Ces espèces répondent généralement de manière non linéaire à la surface forestière dans le paysage. L'urbanisation joue un rôle dans la colonisation de la forêt récente mais il y a autant de plantes favorisées que défavorisées. Une majorité de plantes naturalisées sont avantagées par l'artificialisation des sols autour des taches forestières, mais peu par la connectivité forestière. L'importance relative de la limitation par la dispersion ou par le recrutement semble dépendre des conditions de sol : sur sols acides, la distribution des plantes serait plus limitée par la nature des sols que par la connectivité, tandis que l'inverse prévaudrait sur sols plus riches.

La diversité et l'abondance globale des coléoptères saproxyliques et les coléoptères carabiques ne manifestent de réponse significative à aucun des facteurs étudiés (qualité de l'habitat, ancienneté, connectivité) mais la composition en espèces varie en fonction de l'ancienneté. Cela vaut également pour un groupe de petites espèces aptères vivant dans la litière. A l'échelle spécifique, certains de ces facteurs semblent jouer un rôle. Une explication au manque de réponse serait que la fragmentation favorise les individus plus dispersifs, ce qui compense les effets délétères de l'isolement. C'est le cas pour trois coléoptères saproxyliques qui présentent (au moins pour un sexe) une charge alaire plus faible dans les boisements récents. Mais d'autres espèces ne montrent pas ce patron, et certaines semblent même moins dispersives dans les forêts récentes.

Parmi les facteurs étudiés, l'acidité du sol influence clairement la diversité et l'abondance des vers de terre, des gastéropodes, des myriapodes et des isopodes, ainsi que la surface du boisement et son ancienneté. Cependant l'effet de ces facteurs est idiosyncratique et positif ou négatif selon le taxa. Par ailleurs la diversité des assemblages semble généralement appauvrie dans les paysages les plus forestiers, un patron également mis en évidence pour une partie de la flore et des coléoptères.

Nos résultats tempèrent donc l'importance de la connectivité forestière pour la biodiversité en général. Néanmoins pour les espèces et les groupes d'espèces aux capacités de dispersion limitées, le maintien voire l'accroissement de la connectivité, y compris dans les zones très agricoles ou urbaines, est important pour leur maintien. Pour accroître la taille des populations, l'accrétion forestière semble une meilleure stratégie que la nucléation mais nous n'avons pas formellement testé l'effet "corridor en pas japonais" de ces petits boisements isolés.

Mots-clés : coléoptères ; connectivité ; faune du sol ; flore ; métapopulation ; trame forestière ; qualité d'habitat

Sommaire

Remerciements 2
Résumé long 4
Sommaire 5

1. Rappel succinct des objectifs du projet 12
1.1. Objectifs généraux du projet 12
1.2. Hypothèses du projet initial 14
1.3. Volet 1 14
1.4. Volet 2 15
1.5. Volet 3 15
2. Volet 1: dynamique spatio-temporelle de la flore forestière 16
2.1. Préambule 16
2.2. Jeux de données 16
2.2.1. Données cartographiques 16
2.2.2. Données floristiques 17
2.3. Coeur et périphérie des massifs forestiers : une question d'écologie du paysage ou d'écologie historique ? 20
2.3.1. Contexte et questionnement 20
2.3.2. Matériel et méthodes 20
2.3.3. Résultats 22
2.3.4. Conclusions- synthèse 27
2.4. Dynamique de la flore et dynamique du paysage autour de Paris depuis le 18ème siècle ... 29
2.4.1. Réponse de la flore à l'ancienneté du boisement et à la surface forestière 31
2.4.2. Seuils de réponse de la flore à la surface forestière 37
2.4.3. Effet de la distance à la forêt ancienne en forêt récente 42
2.4.4. Effet de la défragmentation forestière sur la flore en forêt ancienne 47
2.4.5. Cas des espèces exotiques 51
2.4.6. Conclusions sur la réponse de la flore au cœur du Bassin parisien 52
2.5. Approche métapopulationnelle 54
2.5.1 Théorie des métapopulations et estimation de la dispersion des organismes 54
2.5.2. Application de la théorie des métapopulations aux plantes du Bassin parisien 54
2.5.3. Description du modèle 55
2.5.4. Estimation des paramètres 56
2.5.5. Mise en forme et sélection des variables 56
2.5.6. Application des modèles neutres au cas de l'Anémone sylvie 56
2.5.7. Conclusions - perspectives 58

3. Volet 2. Quelle est l'importance de la surface, de l'isolement et de la continuité temporelle de l'habitat sur les coléoptères saproxyliques et la faune du sol ? ... 59
3.1. Préambule ... 59
3.2. Jeux de données ... 59
3.2.1. Plans d'échantillonnages ... 59
3.2.2. Protocoles ... 59
3.2.3. Tableaux de données faunistiques ... 60
3.2.4. Variables environnementales ... 66
3.3. Réponse des assemblages ... 70
3.3.1. Analyses réalisées ... 70
3.3.2. Coléoptères saproxyliques ... 70
3.3.3. Coléoptères carabiques (données provisoires) ... 77
3.3.4. Faune du sol ... 80
3.3.5. Réponse microévolutive des coléoptères saproxyliques ... 92
3.4. Conclusions ... 96

4. Volet 3. Importance de la discontinuité spatiale dans le cas de défragmentation de la trame forestière ... 98
4.1. Contexte et état des connaissances ... 98
4.2. Problématique et questions ... 99
4.3. Matériel et méthodes ... 99
4.3.1. Choix des sites ... 99
4.3.2. Plan d'échantillonnage ... 101
4.3.3. Échantillonnage terrain et préparation des données ... 102
4.3.4. Analyse des données ... 105
4.4. Résultats ... 106
4.4.1. Peuplements forestiers ... 106
4.4.2. Propriétés physiques des sols ... 107
4.4.3. Valeurs indicatrices moyennes des placettes ... 107
4.4.4. Richesse spécifique ... 108
4.4.5. Composition floristique ... 108
4.5. Discussion ... 115

5. Synthèse générale ... 117

6. Bibliographie ... 119

Table des Tableaux

Tableau 1. Réalisation des tests d'hypothèse par rapport au projet initial ventilés par volet. 14
Tableau 2. Principales caractéristiques spatiales décrivant les forêts de 1830 et actuelles sur les trois zones étudiées..... 23
Tableau 3. Principales différences d'essence principale, de sols et de valeurs indicatrices moyennes d'Ellenberg (Ellenberg et al. 1992) entre forêt ancienne (FA) et forêt récente (FR). Une analyse séparée pour chacune des régions montre des résultats similaires. Pour les types d'essence principale et les types de sol sont reportées uniquement les catégories les plus déséquilibrées entre FA et FR ainsi que le rapport : fréquence en FA / fréquence en FR. Les tests de Fisher exact sont tous significatif (p-value<0,001) pour ces catégories. Les moyennes en FA et en FR des indices d'Ellenberg sont présentées ainsi que le résultat des comparaisons de cesmoyennes. p-value : '***' ≤ 0,001, '**' ≤ 0,01, '*' ≤0,05 23
Tableau 4. Distribution (en pourcentage de surface de la forêt récente) selon les différents patrons de recolonisation de la forêt, et distances moyennes et médianes à la lisière actuelle en forêt ancienne et forêt récente (grille régulière carrée de points en forêt actuelle de 500 x 500 m)... 24
Tableau 5. Comparaison de quelques traits d'histoire de vie et caractéristiques des espèces de forêt ancienne (FA, n=46) et de forêt récente (FR, n=39). p-value : '***' ≤ 0,001 '**' ≤ 0,01 '*' ≤0,05. 25
Tableau 6. Distribution des espèces selon leur préférence pour le coeur ou la périphérie des massifs et l'ancienneté des forêts. FA= Forêt ancienne, FR= Forêt récente. 26
Tableau 7. Répartition des espèces en fonction des modèles..... 31
Tableau 8. Réponse à l'ancienneté du boisement (FA : FTR<FR<FA ; (FA) : FR<FTR<FA ; FR : FTR>FR>FA ; (FR) : FR>FTR>FA ; ? : FR>(FA,FTR)) à la surface forestière actuelle (Sfor, forêt ancienne + forêt récente) ou ancienne (Sfa, non déboisée depuis au moins 1770), et à la surface urbanisée (Surbain) (+ : réponse positive, - : réponse négative). En gras, espèces de forêt ancienne sensu Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a). 32
Tableau 9. Répartition des espèces réagissant à la fois à la surface urbanisée (Surbain) et forestière actuelle (Sfor) ou ancienne (Sfa), selon la direction de leur réponse à chacune des deux variables. 36
Tableau 10. Répartition des espèces selon leur réponse à l'ancienneté des boisements (FA forêt ancienne, (FA) partiellement forêt ancienne, (FR) partiellement forêt récente, FR forêt récente, ? pic/creux d'abondance dans les boisements récents, 0 pas de réponse) , à la surface urbanisée et forestière (actuelle et ancienne ; + positive, - négative, 0 pas de réponse)..... 37
Tableau 11. Recherche de seuils de réponse des espèces dont la fréquence dépend de la surface forestière actuelle (sans distinction d'ancienneté des boisements). En gras, les espèces de forêt ancienne (Hermy et al. 1999, Dupouey et al. 2002a). En grisé, les espèces dont le modèle à seuil est nettement préféré au modèle sans seuil (réponse linéaire à la surface forestière) (ΔAIC>2). 39
Tableau 12. Recherche de seuils de réponse des espèces dont la fréquence dépend de la surface de forêt ancienne. En gras, les espèces de forêt ancienne (Hermy et al. 1999, Dupouey et al. 2002a). En grisé, les espèces dont le modèle à seuil est nettement préféré au modèle sans seuil (réponse linéaire à la surface forestière) (ΔAIC>2). 40
Tableau 13. Résumé de la réponse de la flore en forêt récente à l'ancienneté du boisement (forêt récente FR ou très récente FTR) et à la distance à la forêt ancienne la plus proche (sans transformation ou en logarithme)..... 42
Tableau 14. Réponse à l'ancienneté des boisements en forêt récente (< ou > 1840), à la distance à la forêt ancienne la plus proche (en interaction potentielle avec l'ancienneté du boisement), à la surface forestière actuelle (Sfor : forêt ancienne +forêt récente ; Sfa forêt ancienne seulement). 43
Tableau 15. Réponse à l'ancienneté des boisements en forêt récente (< ou > 1840), à la distance à la forêt ancienne la plus proche en échelle log (en interaction potentielle avec l'ancienneté du boisement), à la surface forestière actuelle (Sfor : forêt ancienne +forêt récente ; Sfa forêt ancienne seulement). Les espèces sont rangées par coefficient décroissant associé à la distance à la forêt ancienne la plus proche. 46
Tableau 16. Répartition des espèces en fonction de leur réponse à la surface de forêt ancienne et à celle de forêt récente (la surface actuelle est la somme des deux). Synthèse du Tableau 17... 47
Tableau 17. Réponse de la flore à la surface forestière ancienne et récente..... 48
Tableau 18. Synthèse des résultats des analyses pour les plantes naturalisées..... 51
Tableau 19. Proposition d'espèces TVB (présomption de limitation de la distribution par la dispersion). La liste est celle de la catégorie FA du Tableau 8..... 53

Tableau 20. Tableau récapitulatif des approches et échantillonnages conduits sur chaque région d'étude 60
Tableau 21. Liste et abondance (± STD) des espèces de 5 groupes dominants de la macrofaune du sol : chilopodes, diplopodes, escargots, limaces, isopodes et vers de terre dans les deux régions d'étude (coteaux de Gascogne et Gâtinais) 62
Tableau 22. Nombre et abondance totale d'espèce par groupe taxonomique de la faune du sol..... 65
Tableau 23. Valeurs moyennes, minimales et maximales des principales variables de paysage et de peuplement. 66
Tableau 24. Valeurs moyennes des variables environnementales déduites de la flore vasculaire (valeur indicatrice moyenne pour la lumière VIM L, l'humidité VIM F, la réaction du sol VIM R et la fertilité VIM N ; RS richesse spécifiques de différents groupes écologiques basés sur l'habitat préférentiel)..... 68
Tableau 25. Valeurs moyenne (±StD) des variables dans les différents types de boisement dans les deux régions d'étude. 68
Tableau 26. Réponse de la richesse totale, de l'abondance et de la richesse des espèces rares de coléoptères saproxyliques à l'ancienneté, à la surface et à l'isolement forestier, et à la qualité d'habitat dans le Gâtinais et la gascogne (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging)..... 71
Tableau 27. Contribution des prédicteurs (paysage, ancienneté, qualité d'habitat) aux variations de composition spécifique des assemblages de coléoptères saproxyliques (CAP). 72
Tableau 28. Réponses significatives (p<0,05) de l'abondance des espèces de coléoptères saproxyliques (abondance cumulée > 25 indiv., occurrence > 10% des sites) à l'ancienneté, à la surface et à l'isolement forestier, et à la qualité d'habitat dans le Gâtinais et la Gascogne (modèle linéaire généralisé mixte, distribution de quasi-poisson). En grisé, effets négatifs..... 73
Tableau 29. Contribution des prédicteurs (paysage, ancienneté, qualité d'habitat) aux variations de composition spécifique des assemblages de coléoptères carabiques (CAP)..... 77
Tableau 30. Réponse de la richesse totale, de l'abondance et de la richesse des groupes écologiques de coléoptères carabiques à l'ancienneté, à la surface et à l'isolement forestier dans le Gâtinais (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging)..... 77
Tableau 31. Nombre d'espèce et abondance (±StD) par groupe taxonomique de la macrofaune du sol dans les différents types de boisement dans les deux régions d'étude. 80
Tableau 32. Nombre d'espèces en commun ou non entre les boisements anciens et récents dans les deux zones d'étude..... 80
Tableau 33. Parts explicatives des variables environnementales après l'analyse de redondance sur les communautés de faune du sol dans chacune des régions d'étude. 84
Tableau 34. Coefficients des modèles linéaires généralisés mixtes (S nombre d'espèces ; A abondance totale des taxa de faune du sol) dans le cas du Gâtinais. *** p<0,001, ** p<0,01, * p <0,05 et . p <0,1..... 88
Tableau 35. Coefficients des modèles linéaires généralisés mixtes (S nombre d'espèces ; A abondance totale des taxa de faune du sol) dans le cas des coteaux de Gascogne. Les niveaux de significativité sont représentées par des symboles, respectivement *** pour p<0,001, ** pour p<0,01, * pour p <0,05 et . pour p <0,1. 89
Tableau 36. Effets sur la charge alaire moyenne d'une sélection d'espèces de coléoptères saproxyliques du sexe des individus et des variables d'ancienneté, d'isolement et de surface du boisement ; p<0,1=°, p<0,05=*, p<0,01=**, p<0,001=***, not tested= Ø ; LFC5000 and LFC2000= Landscape Forest Cover in a 500 m- or 2000 m-radius disk respectively. 93
Tableau 37. Effets sur la charge alaire moyenne d'une sélection d'espèces de coléoptères saproxyliques de l'interaction entre le sexe des individus et l'isolement du boisement ; p<0,01=**, p<0,001=***, not tested= Ø ; LFC2000= Landscape Forest Cover in a 2000 m-radius disk..... 93
Tableau 38. Effets sur la variance de la charge alaire d'une sélection d'espèces de coléoptères saproxyliques de l'ancienneté, de la surface et de l'isolement du boisement (Gâtinais) 94
Tableau 39. Plan d'échantillonnage. 101
Tableau 40. Traits des espèces utilisés dans l'analyse des données..... 103
Tableau 41. Variables pédologiques et dendrométriques introduites dans les analyses. 104
Tableau 42. Contribution des traits à l'explication de l'axe 1 et résultats de l'analyse « fourth corner » entre les traits des espèces et l'axe 1 de l'analyse RLQ intra-classe..... 112

Table des Figures

Figure 1. Extrait de la carte des Chasses royales. Les boisements apparaissent par un figuré « moutonnant ». Noter la présence de remises, lambeaux arbustifs et/ou forestiers parfois assez nombreux au sein de la matrice agricole. 17
Figure 2. Richesse spécifique et surface des relevés (échelle log) dans les bases du CBNBP et de l'IFN (données dans un rayon de 50 km autour de Paris). Noter les relevés de 4.23 m² de la base Flora, correspondant à des stations ponctuelles (pas de surface définie), qui n'ont pas été gardés dans les analyses. Les relevés de l'IFN font 700 m². 18
Figure 3. Distribution du nombre de relevés en fonction du nombre d'espèces associées. 18
Figure 4. Relation entre la fréquence moyenne des espèces présentes dans le relevé et le nombre d'espèces du relevé. 19
Figure 5. Relation entre nombre de plantes du relevé et la surface inventoriée (troncature à 75ha, valeur maximale 400 ha). 19
Figure 6. Localisation des 11 936 relevés étudiés. 21
Figure 7. Exemples de répartition spatiale des forêts anciennes (en bleu) et récentes (en rose). Les relevés IFN figurent en points noirs. 24
Figure 8. Coefficient de régression de l'ancienneté dans le modèle MAncinneté et coefficient de régression pour la distance à la lisière dans le modèle MDist_act pour chaque espèce (n=211), en fonction de sa réponse à la distance à la lisière et à l'ancienneté de la forêt. 26
Figure 9. Effets du type de correction des effets sites sur les listes d'espèces de forêt ancienne et récentes. 28
Figure 10. Valeurs indicatrice moyenne (VIM) de la flore en forêt récente (postérieure à la carte d'Etat-major) en fonction de la distance à la forêt ancienne en 1770 (classes en m, carte des Chasses royales). VIM F : humidité, VIM L : lumière, VIM R : réaction du sol, pH, VIM N : fertilité. 29
Figure 11. Fréquence d'occurrence de la Mélique uniflore (*Melica uniflora*) en forêt récente (entre 1770 et 1830, ou après 1830) en fonction de la distance à la lisère forestière la plus proche en 1770 (données CBNBP). 30
Figure 12. Fréquence d'occurrence de l'Erable plane (*Acer platenoides*) en forêt récente (entre 1770 et 1830 ou après 1830) en fonction de la distance à la lisère forestière la plus proche en 1770 (données CBNBP). 30
Figure 13. Réaction du Hêtre *Fagus sylvatica* (en haut, espèce évitant les zones déboisées), de l'Anémone des bois *Anemone nemorosa* (au milieu, espèce évitant les zones déboisées) et de l'Herbe-à-Robert *Geranium robertianum* (en bas, espèce évitant les zones boisées) à la surface forestière actuelle (coefficient du modèle GAM avec spline de la couverture boisée). 38
Figure 14. Nombre d'espèces présentant une réponse (positive + ou négative -) à la surface forestière actuelle totale (Sfor) ou seulement de forêt ancienne (Sfa). Cette réponse peut être linéaire (ø) ou non linéaire (pente différente de part et d'autre du seuil ; seuil en % de la surface totale dans un rayon d'1 km autour du centre du relevé). 41
Figure 15. Distribution de la taille des patchs pour le réseau 1840-1920 et taille du réseau (en nombre de patchs et de surface cumulée) selon la surface minimale des patchs retenue. 56
Figure 16. Intervalles de crédibilité de 50, 75 et 95%. Gauche : modèle nul. Droite : modèle avec effet de la distance aux patchs voisins sur la probabilité de colonisation. 57
Figure 17. Profil de vraisemblance du modèle à un seul paramètre. 57
Figure 18. Exhaustivité de la richesse de coléoptères saproxyliques observée dans les 3 types de boisements PA, GA et PR 61
Figure 19. Surface terrière des arbres vivants et variables de bois mort observées dans les 3 types de boisements PA, GA et PR. 67
Figure 20. Surface terrière des arbres vivants et variables de bois mort observées dans les 2 régions d'étude. 67
Figure 21. Relation entre le pH (KCl) des boisements et le taux de boisement (en % dans un rayon de 2 km autour du barycentre du boisement). 69
Figure 22. Richesse cumulée des coléoptères saproxyliques par type de boisement (à gauche), et Richesse moyenne par boisement des espèces rares de coléoptères saproxyliques dans les boisements anciens ou récents (à droite) 71
Figure 23. Abondance et richesse des coléoptères saproxyliques aptères dans les trois types de boisements PA, GA et PR 75
Figure 24. Relation entre la richesse moyenne des coléoptères saproxyliques aptères et le taux de boisement à 2 km. 75

Figure 25. Relation entre la richesse moyenne des coléoptères carabiques et le taux de boisement à 500 m. 78
Figure 26. Relation entre l'abondance et la richesse moyenne des groupes écologiques de coléoptères carabiques et les variables d'ancienneté, d'isolement et de surface de boisement. 78
Figure 27. Relation entre l'abondance de 3 espèces de coléoptères carabiques et l'ancienneté ou l'isolement des boisements. 79
Figure 28. Représentation du barycentre des types de boisement (GA : grand ancien, PA; petit ancien et PR : petit récent dans le plan factoriel de l'analyse de coinertie entre les données de faune du sol et les variables environnementales (RV = 0.26 p=0.002) pour le Gâtinais. 82
Figure 29. Analyse intergroupe sur les types de boisement à partir des données environnementales et représentation de l'amplitude de distribution des espèces sur le premier axe factoriel. Cas du Gâtinais. 82
Figure 30. Représentation du barycentre des types de boisement (GA : grand ancien, PA : petit ancien et PR : petit récent dans le plan factoriel de l'analyse de coinertie entre les données de faune du sol et les variables environnementales (RV = 0.27 p=0.001) pour la Gascogne. 83
Figure 31. Analyse intergroupe sur les types de boisement à partir des données environnementales et représentation de l'amplitude de distribution des espèces sur le premier axe factoriel. Cas de la Gascogne. 83
Figure 32. Plan factoriel de la RDA pour le Gâtinais 84
Figure 33. Plan factoriel de la RDA pour la Gascogne 84
Figure 34. Proportion de variance expliquée independamment par les variables environnementales sur le nombre d'espèces et l'abondance des taxa de faune du sol, pour le Gâtinais. En noir les effets positifs et en gris les effets négatifs. ***p<0,001, **p<0,01, *p<0,05 et . p<0,1. 86
Figure 35. Proportion de variance expliquée independament par les variables environnementales sur le nombre d'espèce et l'abondance des taxa de faune du sol, dans le cas des coteaux de Gascogne. 87
Figure 36. Réponse sexe-dépendante de la charge alaire moyenne de trois espèces de coléoptères saproxyliques à l'isolement du boisement. 94
Figure 37. Exemple des différentes configurations paysagères du site de Crévic (54). FA forêt ancienne ; AG forêt récente agrégée ; NP forêt récente nucléée proche ; NL forêt récente nucléée lointaine. 100
Figure 38. Localisation de l'étude et positionnement des 36 sites échantillonnés. En violet SER « Plaines et dépressions argileuses du nord-est », en bleu SER « Plateaux calcaires du nord-est », en jaune SER « Sologne-Orléanais » et en orange SER « Pays-Fort, Nivernais et Plaines prémorvandelles ». 101
Figure 39. Distribution des distances des placettes échantillonnées à la lisière de la forêt ancienne la plus proche, selon les configurations paysagères dans les deux régions d'étude. La barre centrale représente la médiane, les bords des boites le premier quartile et le troisième quartile, les moustaches ou les points le minimum et le maximum de la distribution. 102
Figure 40. Schéma de mise en place des diverses placettes. 102
Figure 41. Distribution des surfaces terrières selon les configurations paysagères dans les deux régions. La barre centrale représente la médiane, les bords des boites le premier quartile et le troisième quartile, les moustaches ou les points le minimum et le maximum de la distribution. 106
Figure 42. Distribution des surfaces terrières des 4 principales essences selon les modalités paysagères en région Centre et en Lorraine. 106
Figure 43. Analyse en composante principale des propriétés physiques des sols. 107
Figure 44. Distribution de la richesse spécifique des arbustes et des herbacées, selon les modalités paysagères dans chaque région. 108
Figure 45. Analyse factorielle des correspondances sur l'ensemble des sites et des espèces ayant une fréquence supérieure à 5 présences. a) Modalités paysagères par site (C : région centre, L : Lorraine) projetées sur le plan factoriel 1:2, b) Modalités paysagères par site projetées sur le plan factoriel 1:3, c) Distribution des scores de l'AFC pour les espèces les plus fréquentes (fréquence>10 placettes). 109
Figure 46. Analyse factorielle des correspondances intra-classe pour les sites de la région Centre et les espèces ayant une fréquence supérieure à 3 présences: a) distribution des scores des espèces ayant une contribution supérieure à 1% le long de l'axe 1 (en vert les espèces de forêts anciennes d'après Hermy et al. 1999) ; b) projection des modalités paysagères sur le plan factoriel 1:2. 110
Figure 47. Analyse factorielle des correspondances intra-classe pour les sites de Lorraine et les espèces ayant une fréquence supérieure à 3 : a) distribution des scores des espèces ayant une

contribution supérieure à 1% le long de l'axe 1 (en vert les espèces de forêt ancienne d'après Hermy et al. 1999) ; b) projection des modalités paysagères sur le plan factoriel 1:2. 111
Figure 48. Analyse RLQ intra-classe des sites de la région Centre. a) coefficients des traits, b) score des sites et c) coefficients des variables environnementales. 113
Figure 49. Analyse RLQ intra-classe des sites lorrains. a) coefficients des traits, b) score des sites et c) coefficients des variables environnementales. 114

1. Rappel succinct des objectifs du projet

1.1. Objectifs généraux du projet

Les lois Grenelle I et II ont instauré une politique de conservation de la biodiversité ambitieuse, la trame verte et bleue (TVB). Bien plus qu'un simple ajout à l'arsenal existant (Natura 2000, parcs naturels, parcs nationaux, réserves…), cette politique vise rien moins que mettre en cohérence l'ensemble de ces politiques, de la commune au territoire national. L'objectif in fine de la TVB est d'augmenter la viabilité des populations naturelles présentes dans les cœurs de nature et en-dehors, en maintenant et en restaurant leur connectivité.

Un certain nombre d'études théoriques et empiriques montrent en effet que la connectivité entre les populations les rend moins vulnérables aux changements environnementaux. Pour autant, la mise en œuvre de la TVB, les Schémas Régionaux des Cohérences Ecologiques, soulève de nombreuses interrogations sur les espèces et espaces pour lesquels la rupture de connectivité spatiale constitue une menace, et sur les configurations paysagères cruciales ou délétères. Le projet Distrafor a cherché à apporter des éléments de réponse pour la biodiversité forestière, en étudiant l'influence de la trame forestière actuelle et ancienne sur la dynamique spatiale de la biodiversité forestière.

Le présupposé du projet était qu'à défaut de longues séries temporelles permettant de suivre la dynamique de colonisation/extinction de la biodiversité dans les paysages actuels, cette dynamique spatiale pouvait être inférée de l'analyse de la distribution actuelle de la biodiversité en relation avec la dynamique des paysages, au moins pour des taxons peu dispersifs. De nombreuses études ont montré l'utilité des cartes anciennes pour spatialiser la dynamique forestière sur de grands territoires et sur un pas de temps cohérent avec la lenteur des événements de colonisation de taxons comme la flore. Il existe des listes de plantes de forêts anciennes et il a été montré que les cortèges floristiques sont différents entre les forêts récentes et anciennes.

Les groupes taxonomiques ont été délibérément choisis du fait qu'ils comprennent un proportion notable ou supposée notable d'espèces dont la distribution est limitée par la dispersion, que cette limitation soit déjà clairement établie par la littérature scientifique comme pour la flore vasculaire, ou supposée, comme pour les coléoptères saproxyliques et la faune du sol. La TVB devrait peu affecter les espèces non limitées par la dispersion, sauf celles qui dépendent d'une façon ou d'une autre d'un agent lui-même limité ou au contraire favorisé par la connectivité des habitats forestiers. Le projet entendait donc aussi questionner la réalité de la limitation par la dispersion, en particulier pour des groupes où la réponse n'était pas triviale. Nos choix taxonomiques n'ont donc pas vocation à représenter l'ensemble de la biodiversité forestière, mais peuvent aider à identifier des taxons, des groupes écologiques ou des espèces indicatrices TVB.

Notre projet s'appuie principalement sur le concept de forêt ancienne porté à la connaissance des gestionnaires forestiers français par Dupouey et al. (2002a). Une forêt ancienne correspond à une forêt n'ayant pas connu de défrichement depuis la plus ancienne référence cartographique connue, couvrant, selon les pays et les fonds cartographiques, une période de 150 à 400 ans (Hermy et al. 1999; Hermy et Verheyen, 2007). En France, cela correspond au minimum forestier vers 1830-1840. A l'opposé, une forêt récente est une forêt défrichée pour être cultivée ou pâturée et reboisé après 1830-1840. Une forêt ancienne peut être gérée et subir des coupes de manière régulière. L'ancienneté d'une forêt fait référence à la durée de l'état boisé. L'ancienneté de la forêt ne doit pas être confondue avec l'âge du peuplement ou de sa naturalité. Par exemple, une forêt ancienne peut être constituée de jeunes plantations d'essences exotiques. La qualité de l'habitat forestier varie entre peuplements et elle peut aussi différer globalement entre forêts anciennes et forêts récentes (voir plus loin sur la comparaison de l'acidité des sols entre forêts anciennes et récentes). La biodiversité d'aujourd'hui dans ces forêts anciennes et récentes reflète à la fois les usages anciens, les pratiques forestières anciennes et actuelles. Pour étudier l'influence de l'ancienneté une fois prises en compte la station et la gestion forestière, nous avons intégré autant que possible les informations disponibles sur le peuplement (y compris bois mort) et le sol dans les analyses sur de données déjà acquises (Bases de données IFN et CBNBP). Pour les données récoltées dans le cadre de ce projet, nous avons cherché à limiter au maximum la variabilité des sols et des peuplements lors de l'établissement du plan d'échantillonnage et le cas échéant à intégrer ces facteurs dans l'analyse.

Deux mécanismes peuvent expliquer pourquoi certaines espèces sont plus fréquentes en forêt ancienne qu'en forêt récente : soit elles ont des difficultés à atteindre ces nouveaux boisements

(limitation par la dispersion), soit les conditions locales (sol, peuplement, bois mort, etc) ne leur permettent pas de s'y installer (limitation par le recrutement). Dans le premier cas, au fur et à mesure que la forêt récente gagne en ancienneté, la composition des assemblages d'espèces tend à se rapprocher des forêts anciennes. Dans le second cas, il n'y a pas de convergence. Evidemment, les deux mécanismes ne sont pas exclusifs et il est alors possible d'assister à une similarité croissante mais partielle de la composition spécifique avec les forêts anciennes. La sensibilité à l'ancienneté de l'usage forestier d'une espèce dépend donc à la fois de sa capacité de dispersion et de sa spécialisation à l'habitat. Par ailleurs les problèmes de recrutement peuvent avoir deux origines plus ou moins confondues, soit que les forêts récentes résultent de l'abandon de terres aux caractéristiques geomorphologiques différentes de celles des forêts anciennes, soit que l'amendement des terres a modifié la chimie des sols pourtant originellement similaires à ceux des forêts anciennes.

Le premier volet du projet Distrafor a étudié la réponse de la flore vasculaire forestière, à travers une approche classique de modélisation de la niche et une autre, plus prospective, de métapopulation. Toutes deux ont été appliquées à deux grandes bases de données floristiques (IFN, CBNBP) et une base cartographique (IGN). Ce volet a permis notamment de réaliser une comparaison des forêts récentes et anciennes en termes de nature du sol, de peuplement et d'agencement spatial. Il existe des listes de plantes de forêt ancienne (Hermy et al 1999, Dupouey et al. 2002) dont le caractère indicateur global (goupe écologique) est généralement admis pour notre contexte d'étude, même si des particularités régionales ont été identifiées au niveau du caractère indicateur divergeant de quelques espèces. Nous avons comparé nos résultats à ces listes mais ne les avons pas mobilisées pour constituer des groupes de réponse a priori à l'ancienneté.

Le deuxième volet a exploré la sensibilité à la fragmentation actuelle et passée de deux groupes faunistiques dont la réponse à l'organisation du paysage est très mal connue, les coléoptères saproxyliques et la faune du sol, dans deux zones géographiques contrastées mais partageant des caractéristiques similaires en termes de couverture et de fragmentation forestières (régions Centre et Midi-Pyrénées).

Le troisième et dernier volet a étudié si la recolonisation d'une forêt récente par la flore variait en fonction du contact de la forêt récente ou non avec un boisement ancien (en contrôlant la distance à la lisière ancienne), en suivant le même protocole répliqué dans le Centre et en Lorraine.

Afin d'assurer au mieux une généricité de nos résultats, (i) nous avons analysé des grandes bases de données de biodiversité couvrant de larges secteurs (volet 1), (ii) pour les données acquises au cours du projet, nous avons répliqué les plans d'échantillonnage dans des régions éloignées mais partageant un certain nombre de caractéristiques communes (volets 2 et 3) et (iii) nous avons utilisé les cartes les plus anciennes exploitables et facilement mobilisables pour nos zones d'étude.

1.2. Hypothèses du projet initial

Le projet a été organisé autour d'un ensemble d'hypothèses, pour la plupart communes à plusieurs volets, abordant l'influence du paysage actuel (H1 à H3), passé (H4 à H7) et l'hétérogénéité de la réponse entre et au sein des espèces (H8 à H10) (Tableau 1).

H1. La distribution actuelle de la biodiversité, une fois prises en compte les conditions locales (sol, topographie, peuplement), s'explique aussi par la surface et l'isolement du patch.
H2. Il existe une valeur seuil de surface cumulée d'habitat forestier en-deçà duquel les espèces ne peuvent se maintenir dans un paysage.
H3. La réaction de la biodiversité à la surface forestière et à sa fragmentation dépend de la nature de la matrice non forestière (urbaine ou agricole).
H4. La fréquence d'occurrence/l'abondance de nombreuses espèces dépend de l'ancienneté du fragment forestier.
H5. A distance égale d'un patch de forêt ancienne, la communauté d'un patch récent sera plus similaire à celle du patch ancien dans le cas d'une accrétion (patch connecté) que d'une nucléation (patch non connecté).
H6. La défragmentation forestière ne permet pas de contrebalancer rapidement la dette d'extinction.
H7. Il existe un gradient de composition dans les fragments récents (1) de la lisière vers le cœur (du fait de conditions édaphiques et microclimatiques différentes ou d'une arrivée des espèces préférentiellement le long des lisières), ou (2) du cœur vers la lisière (l'état boisé est souvent plus ancien au cœur qu'en périphérie du fragment).
H8. La capacité de colonisation des espèces est liée à l'abondance de l'espèce, à son mode de dispersion, à son degré de spécialisation et à son degré de compétitivité.
H9. Les espèces spécialisées et peu compétitives ont de meilleures capacités de dispersion.
H10. La fragmentation forestière favorise les individus à forte capacité de dispersion au sein des populations.

Tableau 1. Réalisation des tests d'hypothèse par rapport au projet initial ventilés par volet.

Hypothèses		Volet 1	Volet 2	Volet 3
Paysage actuel	H1	√	√	√
	H2	√		
	H3	√		
Paysage passé	H4	√	√	√
	H5	√		√
	H6	√		
	H7	√		
Inter- et intra-spécifique	H8	√	√	√
	H9	√	√	√
	H10		√	

1.3. Volet 1

Nous avons réalisé la cartographie des boisements anciens à partir des cartes d'Etat-major pour le Loiret, l'Eure-et-Loir et tous les départements de l'Ile-de-France. Malgré tout, les ambitions ont dû être revues à la baisse, la tâche s'avérant nettement plus chronophage que prévue. Le travail cartographique initialement prévu n'a pas été fait pour les départements de la Somme, de l'Aisne, de l'Oise et de l'Eure.

En contrepartie, nous avons réalisé la cartographie de la forêt ancienne de la carte des Chasses royales (zone de 50km nord-sud par 70 km est-ouest centrée sur Versailles). Cette carte est antérieure à celles d'Etat-major, et correspond à un contexte urbain où la problématique de la connectivité forestière prend tout son sens. Par ailleurs, l'analyse des données floristiques IFN-IGN, initialement centrée sur le cœur du Bassin parisien, a porté également sur la Lorraine et le Nord. Ces analyses ont également considéré l'importance du type de la forêt récente (accrétion/nucléation, cf volet 3). Enfin, malgré l'intérêt de la théorie des métapopulations pour la problématique TVB, il n'était pas envisagé d'appliquer un modèle de métapopulation sur les données du projet, faute de compétences parmi les partenaires du projet. Une collaboration externe (Franck Jabot, Irstea Clermont-Ferrand) a permis de

réaliser en cours de projet les premiers développements prometteurs d'un modèle bayésien de métapopulation.

1.4. Volet 2

Aux relevés classiques de coléoptères saproxyliques et de la faune du sol, ont été rajoutés pour la région Centre un échantillonnage spécifique (1) des Acalles, un groupe de coléoptères saproxyliques de la litière, peu dispersifs, (2) des coléoptères carabiques et (3) de la flore vasculaire.

1.5. Volet 3

L'échantillonnage a été plus compliqué qu'initialement prévu, du fait de la difficulté à trouver des boisements à distance équivalente d'un boisement ancien, en ou sans contact direct.

2. Volet 1: dynamique spatio-temporelle de la flore forestière

2.1. Préambule

Ce volet découle étroitement du projet Corylus financé au précédent appel « Biodiversité et Gestion forestière ». Le projet Distrafor a ainsi pu bénéficier d'un important travail préalable de mise en forme de données et de calcul de variables paysagères, avec l'accord de l'Inventaire Forestier National (IFN/IGN) pour la réutilisation de ces données.
Ce volet a fait l'objet de deux stages de master 2, portant partiellement sur les mêmes données, mais abordant des questions différentes.
Lucie Arnaudet (M2 EBE Paris) a pu développer le questionnement initié dans le projet Corylus sur la réalité de l'existence d'espèces de cœur et de lisières de forêts.

Dans le cadre d'une collaboration avec le LISC Irstea de Clermont-Ferrand qui s'est nouée au cours du projet, Adrien Lenfant (M2 EBE Paris) a développé sous la direction de Franck Jabot un modèle de métapopulation dont les paramètres de dynamique d'extinction-colonisation locale ont pu être estimés sur les données cartographiques et floristiques du volet 1 du projet Distrafor.

2.2. Jeux de données

2.2.1. Données cartographiques

Distribution actuelle de la forêt

Nous avons utilisé trois sources cartographiques concernant la distribution actuelle de la forêt :
- la cartographie IFN actuelle (v1 et v2)
- la couche Végétation de la BD-Topo (IGN)

Les cartographies de l'IFN présentent l'avantage d'indiquer la nature des peuplements (a minima : feuillus, mixtes, résineux), contrairement à la BD-Topo mais cette dernière recense des boisements de surface plus limitée (seuil de 2,5 ha pour la carto v1 de l'IFN).

Distribution passée de la forêt

Les minutes de la carte de l'Etat-major fournissent l'usage des sols pour le début du 19ème siècle. Sa résolution, son exhaustivité et son homogénéité à l'échelle du territoire métropolitain en font le document de référence pour l'occupation forestière ancienne (Dupouey et al. 2007). La carte des forêts « en 1830 » a été extraite de la vectorisation de l'occupation du sol faite à partir des minutes des cartes de l'Etat-major, par l'INRA (en amont et en parallèle du projet Distrafor) et l'Irstea (pour ce projet), dans trois zones de la moitié nord de la France : i) la région Lorraine et une partie des régions limitrophes, ii) la région Nord-Pas-de-Calais et une partie des régions limitrophes, iii) et les départements de l'Orne, de l'Eure-et-Loir, du Loiret et de l'Ile-de-France. Sur les zones étudiées, les levées ont eu lieu entre 1818 et 1844 selon les minutes (moyenne : 1831).

Par ailleurs, la carte des Chasses royales (levée entre 1764-1774) constitue un fond cartographique noir et blanc remarquable pour l'époque (Figure 1), centré sur Versailles et couvrant une zone d'environ 3 400 km². Sa précision semble assez proche de celle de la carte d'Etat-major, aussi avons-nous extrait la cartographie des forêts vers 1770 à partir des scans (conventionnement avec l'IAURIF).

Figure 1. Extrait de la carte des Chasses royales. Les boisements apparaissent par un figuré « moutonnant ». Noter la présence de remises, lambeaux arbustifs et/ou forestiers parfois assez nombreux au sein de la matrice agricole.

2.2.2. Données floristiques

Les analyses réalisées dans ce volet ont porté sur deux grandes bases de données floristiques, qui possèdent chacune leurs spécificités.

Données floristiques de l'Inventaire Forestier National

L'Inventaire Forestier National (IGN) réalise des relevés en milieu forestier dans toute la France. Ces données présentent comme principaux avantages :

- d'être récoltées uniquement au sein des peuplements,
- d'être basées sur un protocole standardisé (surface fixe de 700 m² et notation du coefficient d'abondance-dominance des espèces notamment),
- d'inclure des variables locales décrivant le peuplement et le sol (humus).

En revanche, le relevé a pour premier objectif de décrire la station, l'exhaustivité n'est pas prioritaire et les relevés sont effectués toute l'année. Par ailleurs, les observateurs ne sont pas nécessairement des botanistes confirmés, ce qui peut entraîner des erreurs d'identification. Nous avons utilisé les données « ancienne méthode » pour lesquelles nous disposons des coordonnées géographiques précises. L'intérêt et les limites de ces données étaient déjà relativement bien connus, puisque nous les avions déjà manipulées lors du projet BGF Corylus.

Base Flora du Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien

La base « Flora » du Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien couvre tous les habitats des régions Ile-de-France, Champagne-Ardenne, Centre et Bourgogne et du département de la Sarthe. Pour le projet, nous avons retenu uniquement les relevés forestiers de l'Ile-de-France, du Loiret et de l'Eure-et-Loir, pour lesquels nous disposions de cartes de la forêt ancienne. Par rapport aux données de l'IFN, nous n'avions pas le même recul sur l'intérêt et les limites de ces données. En particulier, il n'existe pas de protocole standardisé de recherche des espèces (la surface élémentaire des relevés est connue et varie de quelques m² à plusieurs dizaines d'hectares, Figure 2), et l'effort de prospection dépend en partie des commandes spécifiques faîtes au CBNBP. Il en résulte une certaine hétérogénéité spatiale et temporelle de la pression d'échantillonnage. L'environnement du point n'est pas renseigné de manière systématique, ce qui limite l'utilité de cette information partielle pour nos analyses. Par contre, les espèces peu fréquentes sont recherchées, la fiabilité des données est vérifiée et l'exhaustivité des relevés est probablement souvent plus importante que pour les relevés IFN. Un plus grand nombre d'espèces peut ainsi être étudié sur cette base, moyennant des précautions et des vérifications.

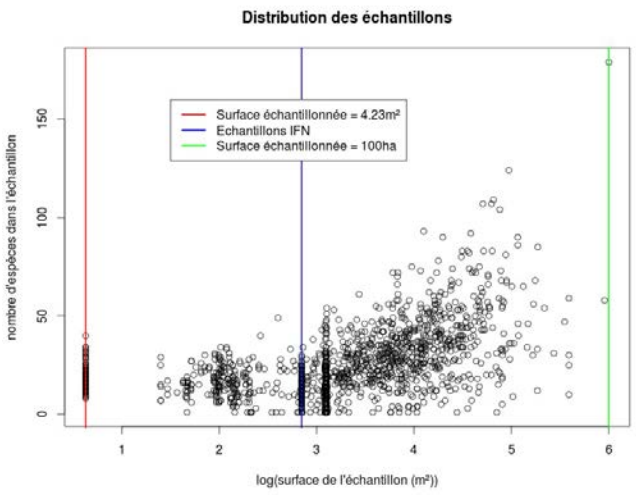

Figure 2. Richesse spécifique et surface des relevés (échelle log) dans les bases du CBNBP et de l'IFN (données dans un rayon de 50 km autour de Paris). Noter les relevés de 4.23 m² de la base Flora, correspondant à des stations ponctuelles (pas de surface définie), qui n'ont pas été gardés dans les analyses. Les relevés de l'IFN font 700 m².

Des analyses préliminaires ont été réalisées pour quantifier l'hétérogénéité des données du CBNBP, et vérifier la compatibilité des deux jeux de données dans la perspective de les mixer dans une même analyse. Ces analyses nous ont amenés à trois constats.

i. La distribution des relevés en fonction du nombre d'espèces observées indique un nombre atypique de relevés avec une seule espèce (Figure 3).

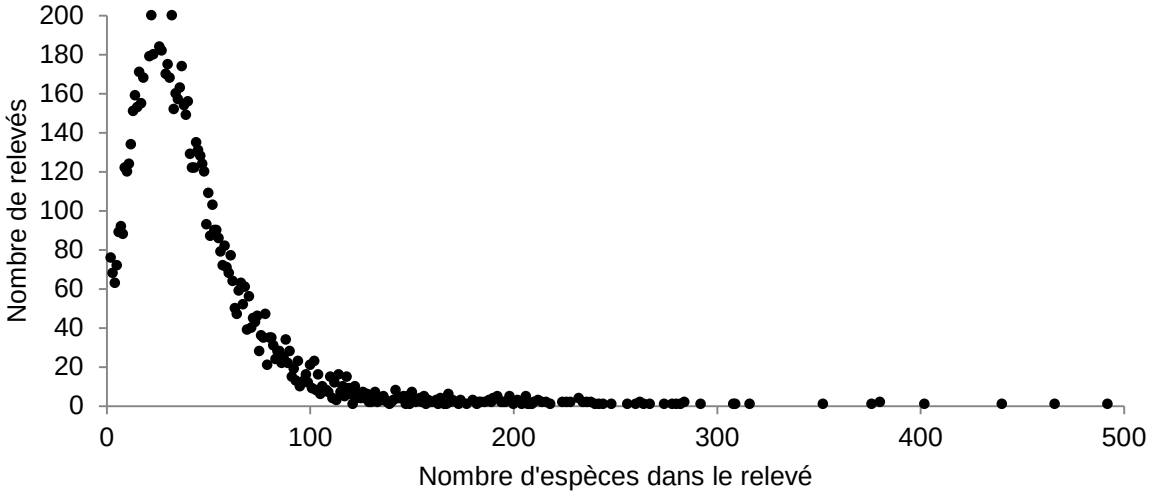

Figure 3. Distribution du nombre de relevés en fonction du nombre d'espèces associées.

ii. les relevés pauvres en espèces sont (effectivement) majoritairement dominés par des espèces peu fréquentes dans le jeu de données (Figure 4).

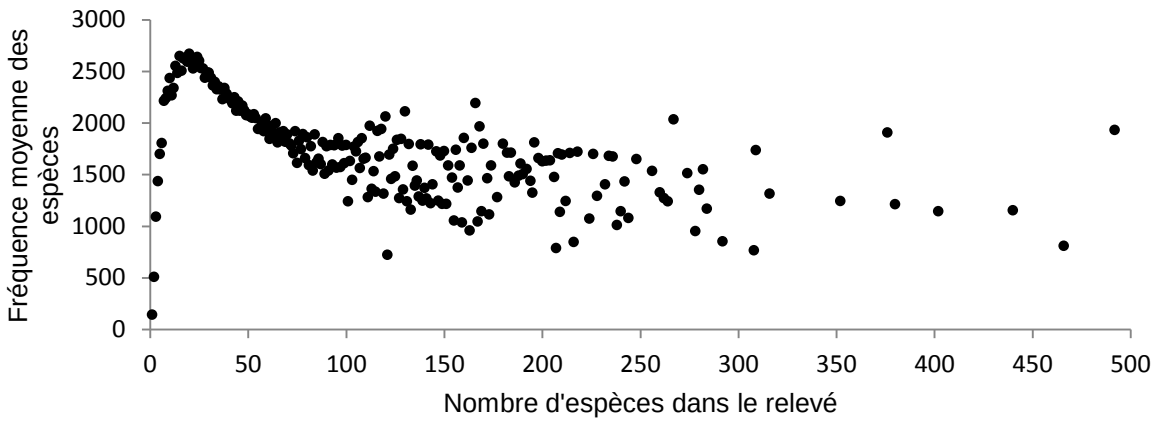

Figure 4. Relation entre la fréquence moyenne des espèces présentes dans le relevé et le nombre d'espèces du relevé.

iii. certains relevés réalisés sur des surfaces conséquentes sont en fait très pauvres en espèces (par exemple 3 espèces sur 33 ha, Figure 5). Cela confirme le fait que certains relevés ciblent uniquement des espèces peu fréquentes.

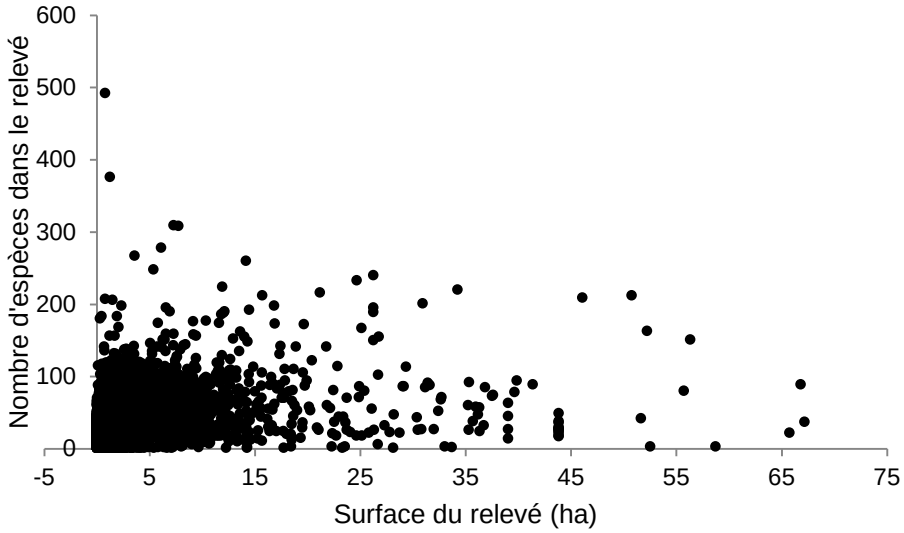

Figure 5. Relation entre nombre de plantes du relevé et la surface inventoriée (troncature à 75ha, valeur maximale 400 ha).

En conclusion, nous avons systématiquement comparé les modèles appliqués sur la base de données complète aux mêmes modèles appliqués seulement sur les relevés de plus de 10 espèces pour nous assurer de la robustesse des analyses. Cette vérification a montré que ce biais méthodologique n'affectait que marginalement les résultats des analyses.

2.3. Coeur et périphérie des massifs forestiers : une question d'écologie du paysage ou d'écologie historique ?

2.3.1. Contexte et questionnement

Cette partie correspond au stage de Master 2 de Lucie Arnaudet (2012-2013) ; il est reproduit partiellement synthétisé ci-dessous.

L'écologie du paysage a prédit et montré que la distribution spatiale de certaines espèces dépend de la distance aux interfaces entre types d'habitat. Au niveau des lisières, zones de contact entre écosystèmes adjacents, les processus écologiques sont modifiés (Cadenasso *et al.* 2003 ; Ries *et al.* 2004). Ces modifications des contraintes environnementales biotiques et abiotiques se font ressentir au sein des habitats adjacents : c'est l'effet lisière. Ces modifications ont été particulièrement étudiées dans les massifs forestiers (Murcia 2005 ; Harper *et al.* 2005). Il a été par exemple observé, parmi les modifications abiotiques, des changements du taux d'humidité, de la luminosité, des niveaux de dépôt d'azote, du pH du sol (Murcia 2005 ; Harper *et al*. 2005).

Des modifications biotiques, généralement associées à ces modifications abiotiques, ont aussi été mises en évidence, comme des changements de la richesse spécifique, de la distribution des espèces notamment invasives, des arbustes, lichens et bryophytes (Honnay *et al*. 2002 ; Gignac et Dale 2007 ; Gonzalez *et al*. 2009). Pellissier *et al*. (2013) ont étudié le gradient de distribution des espèces végétales entre la lisière et le coeur sur une grande distance (distance maximale : 1096 m) au sein des massifs forestiers, en utilisant un très gros jeu de données couvrant le nord de la France (42 départements). Ils ont mis en évidence des espèces de périphérie (28 sur 214 espèces analysées) et de coeur de massif (40 espèces sur 214). Ils ont observé une portée moyenne du gradient de présence des espèces lisière/coeur exceptionnellement longue, de 748 m. Les portées observées auparavant ne dépassaient pas 100 m (Honnay *et al*. 2002 ; Gignac et Dale 2007 ; Gonzalez *et al*. 2009). Les modifications des conditions abiotiques, liées à l'effet lisière, ne pouvent expliquer une si grande portée du gradient de distribution des espèces entre lisière et coeur de massif. En effet, les portées des gradients de température, d'humidité, de dépôts atmosphériques ou de pH, lorsqu'ils sont détectés, n'atteignent jamais de telles distances (Murcia 1995 ; Honnay *et al*. 2002).

L'explication originale avancée par Pellissier *et al*. (2013) est que, lorsqu'il se manifeste sur de grandes portées, le patron lisière/coeur n'est pas dû aux seuls effets de la lisière mais qu'une partie du gradient est explicable par les changements anciens d'usage des sols. L'article de Pellissier *et al*. (2013) émet l'hypothèse que la progression des forêts sur les anciennes terres cultivées s'est faite principalement en périphérie des massifs anciens. Si l'hypothèse est juste, les espèces de forêt ancienne, limitées soit par leur faible pouvoir de dispersion (Hermy et Verheyen 2007), soit par les conditions écologiques des forêts récentes, se retrouveraient cantonnées à la forêt ancienne ou à faible distance de celle-ci, créant ainsi un gradient de présence cœur/lisière. De même, les espèces de forêt récente, bien que moins limitées par leur dispersion, peuvent être limitées par les conditions écologiques des forêts anciennes, créant un gradient inverse lisière/cœur. Ainsi, l'usage ancien des sols pourrait expliquer en partie le gradient de distribution lisière/coeur observé et la longue portée de celui-ci au sein des massifs. C'est cette hypothèse que nous avons testée.

L'objectif de cette étude est de tester si le gradient lisière/coeur de distribution des espèces n'est pas, en tout ou partie, un effet caché de l'ancienneté des forêts. Pour cela l'étude répondra successivement aux questions suivantes :

- Question 1 : Les forêts récentes sont-elles plus en périphérie des massifs, donc proches des lisières, que les forêts anciennes ?
- Question 2 : Si les forêts récentes sont plus en périphérie des massifs que les forêts anciennes, nous nous attendons à ce que les espèces de coeur détectées soient plutôt des espèces de forêt ancienne, et que celles de périphérie soient plutôt des espèces de forêt récente. Observe-t-on ce patron ?
- Question 3 : Pour les espèces qui montrent un gradient de distribution entre la lisière et le cœur des massifs forestiers, est-ce que ce gradient est explicable par l'usage ancien des sols ?

2.3.2. Matériel et méthodes

Cette partie a utilisé les données floristiques de l'IFN (ancienne méthode 1989-2007), les variables de sol et de peuplement associées, ainsi que les cartes des forêts actuelles (IFN) et les cartes des forêts anciennes réalisées pour ce projet et d'autres (Figure 6). Les positions respectives des forêts récentes et anciennes par rapport à la lisière actuelle des massifs ont été comparées.

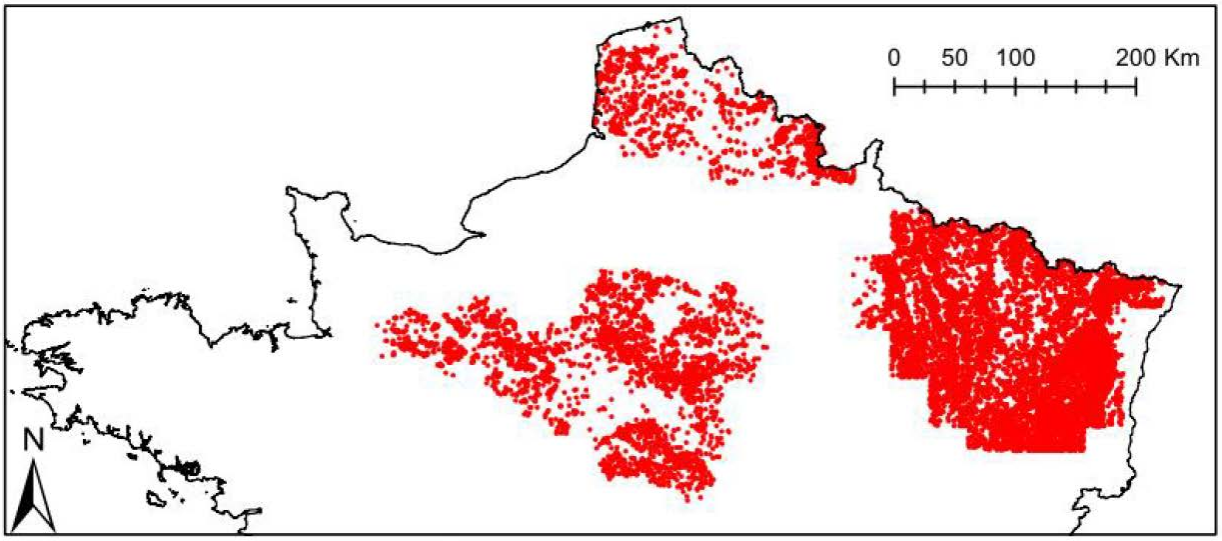

Figure 6. Localisation des 11 936 relevés étudiés.

Dans une première étape, la préférence des espèces vis-à-vis de l'ancienneté de l'état boisé dans notre jeu de données (espèce de forêt ancienne / espèce de forêt récente) et de la distance à la lisière (espèce de périphérie / espèce de coeur) a été déterminée. Dans une seconde étape, les modèles de distribution des espèces par rapport à la distance à la lisière d'une part et par rapport à l'ancienneté des forêts d'autre part ont été comparés entre eux pour connaître les facteurs qui expliquent le mieux les patrons de distribution observés. Ont également été comparés entre eux les modèles de présence en fonction de la distance à la lisière actuelle ajustés avec tous les points ou ajustés uniquement avec les points de forêt ancienne pour étudier si le gradient de distribution périphérie/coeur est modifié en forêt ancienne. Enfin, nous avons testé si la distance à la lisière de 1830 explique une part de la distribution actuelle des espèces.

Pour tester si les forêts récentes sont plus souvent localisées en périphérie des massifs que les forêts anciennes (question 1), une grille régulière carrée de points équidistants de 500 m a été créée sous SIG dans les forêts actuelles. Pour chaque point, la distance à la lisière de la forêt actuelle a été calculée et les distances moyennes à la lisière actuelle ont été comparées pour les points de forêt ancienne et de forêt récente (ANOVA à un facteur).

L'analyse de la réponse des espèces est basée sur la modélisation de la distribution (probabilité de présence) de chaque espèce. Pour cela, un modèle de régression logistique multiple a été utilisé :

$$\text{logit}(Pi) = \log(Pi / (1-Pi)) = \alpha + \beta X + \varepsilon$$

avec Pi la probabilité de présence de l'espèce i, X une matrice de variables explicatives, α et β les coefficients du modèle et ε le résidu.

Pour éviter la sur-paramétrisation, seules les espèces avec plus de 50 occurrences ont été conservées dans les analyses. Ainsi sur les 585 espèces initialement présentes, seules 224 espèces ont été retenues. Les aires de répartition des 224 espèces ne couvrant pas toujours l'ensemble de la zone d'étude, les relevés hors de cette aire n'apportent pas d'information supplémentaire. Nous avons donc sélectionné une enveloppe spatiale d'analyse pour chacune des espèces, en excluant les relevés des petites régions forestières de l'IFN où l'espèce apparaît moins de 5 fois. Les sous-jeux de données, spécifiques à chaque espèce, vont de 452 relevés au minimum à 11 913 relevés au maximum.

Nous émettons l'hypothèse qu'une part significative de la distribution des espèces s'explique par des facteurs stationnels ou sylvicoles locaux et la période de relevé. Les relevés botaniques s'étalant tout au long de l'année, tous les modèles intègrent donc un effet mois, sous une forme continue quadratique ($MOIS+MOIS^2$). De plus il y a un déséquilibre entre les types de sols, les essences dominantes et l'ancienneté de l'état boisé. Ainsi tous les modèles sont corrigés par des variables locales (effets "sites"). Celles-ci sont sélectionnées par une procédure de régression pas à pas (bidirectionnelle) avec la fonction *step* de R, parmi les 5 facteurs suivants : le type de sol (7 classes), le type d'essence dominante (9 classes), auquel s'ajoute la température maximale (grille Aurelhy), l'âge du peuplement et le taux de couvert des ligneux. Ces 5 variables ont été sélectionnées du fait de leur importance présumée et parce qu'elles sont peu corrélées entre elles dans notre échantillon. Les variables continues pouvaient être introduites dans le modèle soit sous une forme simple, quadratique ou les deux.

Sept modèles alternatifs ont été construits :
Msite : logit (Pi)= MOIS + SITE + ε
MAncienneté : logit (Pi)= MOIS + SITE + Ancienneté + ε
MDist_act : logit (Pi)= MOIS + SITE + log(Dist_act+1) + ε
MDist_act + Ancienneté : logit (Pi)= MOIS + SITE + log(Dist_act+1) + Ancienneté + ε
MDist_act : Ancienneté : logit (Pi)= MOIS + SITE + log(Dist_act+1) : Ancienneté + ε
MDist_act (fa) : logit (Pi)= MOIS + SITE + log(Dist_act+1) + ε , ajusté en n'utilisant que les points en forêt ancienne
MDist_1830 : Ancienneté : logit (Pi)= MOIS + SITE + log(Dist_1830+1) : Ancienneté + ε
avec MOIS= mois auquel a été fait le relevé, SITE= facteurs sites sélectionnés par la régression pas à pas parmi la température maximale, le type de sol, le type d'essence dominante, l'âge du peuplement et le taux de couvert des ligneux. Dist_act= distance à la lisière de forêt actuelle (en mètres). Dist_1830= distance à la lisière de la forêt de 1830 (en mètres). Ancienneté= Type de forêt selon l'usage ancien des sols (forêt ancienne ou forêt récente)). Le "+" indique un terme additif, le ":" indique un terme d'interaction.

Nous considérerons qu'un modèle explique mieux les données qu'un autre si la différence d'AIC (le critère d'information d'Akaike) entre les deux modèles est supérieure à 5.

Pour définir la liste des espèces qui ont une préférence pour la forêt ancienne ou la forêt récente, nous testons si le modèle MAncienneté explique mieux la distribution de l'espèce que le modèle Msite. Dans ce cas, la préférence de l'espèce est indiquée par le signe du coefficient du facteur « Ancienneté » dans le modèle MAncienneté.

Les traits d'histoire de vie et caractéristiques des espèces de forêt ancienne et forêt récente identifiés par ce modèle ont été comparés par des tests exact de Fisher (comparaison des proportions parmi les espèces de forêt ancienne et forêt récente pour chaque catégorie) ou par des tests de comparaison de moyenne entre espèces de forêt ancienne et de forêt récente pour les traits continus.

Pour définir la liste des espèces qui ont une préférence pour le coeur ou la périphérie des massifs (question 2), nous testons si le modèle MDist_act explique mieux la distribution de l'espèce que le modèle Msite. Dans ce cas, la préférence de l'espèce est indiquée par le signe du coefficient du facteur log (Dist_act+1) dans le modèle MDist_act. La préférence des espèces pour le coeur ou la périphérie des forêts est comparée à la préférence pour l'ancienneté des forêts en étudiant la table de contingence croisant ces deux preférendums. Nous avons de plus calculé la corrélation pour toutes les espèces entre le coefficient de la variable Ancienneté de la forêt, dans le modèle MAncienneté et le coefficient de la variable Distance à la lisière, dans le modèle MDist_act (un point par espèce).

Pour les espèces dont la distribution est significativement liée à la distance à la lisière actuelle et à l'ancienneté des forêts, nous pouvons nous demander si les deux variables ne sont pas confondues, c'est-à-dire que l'effet lisière serait en réalité un effet de l'ancienneté caché (question 3). Afin d'écarter un biais lié à une éventuelle forte corrélation entre les deux variables, nous avons calculé et testé cette corrélation : l'ancienneté des forêts et la distance à la lisière actuelle sont corrélées à 0,40 (racine carrée du R2 ajusté obtenu dans un modèle d'ANOVA de log(Dist_act+1) en fonction de l'ancienneté). Cette corrélation étant suffisamment faible, nous avons ensuite comparé les différents modèles et déterminé quel est celui qui explique le mieux les données (meilleur modèle). Pour chacune des espèces, les modèles : MAncienneté, MDist_act, MDist_act + Ancienneté et MDist_act : Ancienneté sont ainsi comparés entre eux, le meilleur étant celui qui a la plus faible AIC et qui n'est pas emboîté dans un modèle ayant une AIC équivalente (écart de moins de 5 points). Si l'hypothèse que le gradient de distribution lisière/coeur est un effet caché de l'ancienneté des forêts est vraie, nous nous attendons à ce que MAncienneté soit un modèle équivalent ou meilleur que MDist_act.

2.3.3. Résultats

Le taux de couvert forestier a augmenté partout sauf dans la région Nord-Pas-de-Calais où les déboisements sont majoritaires (Tableau 2). Les massifs forestiers sont plus grands actuellement mais aussi moins nombreux (diminution de moitié du nombre de massifs depuis 1830), plus découpés et isolés les uns des autres qu'en 1830.

Les forêts anciennes sont le plus souvent sur des sols chimiquement pauvres et acides (valeurs indicatrices d'Ellenberg N et R plus faibles, Ellenberg *et al*. 1992, Tableau 3) alors que les forêts récentes sont sur des sols plus riches en azote (indice d'Ellenberg N). Un plus grand nombre d'espèces de lumière, pionnière et post-pionnière est trouvé en forêt récente alors qu'en forêt ancienne, nous trouvons principalement des espèces dryades et le chêne sessile.

Tableau 2. Principales caractéristiques spatiales décrivant les forêts de 1830 et actuelles sur les trois zones étudiées.

	Lorraine	Centre	Nord	Total
Surface de la zone d'étude	3 317 571 ha	3 093 918 ha	1 623 438 ha	8 034 928 ha
Taux de couvert forestier en 1830	30,9 %	16,3 %	10,4 %	21,1%
Taux de couvert forestier actuel	37,9 %	21,1 %	9,1 %	25,6 %
Taux de FA parmi la forêt actuelle	75,0 %	60,1 %	71,6 %	70,0 %
Taux de déboisement (par rapport à la surface de forêt actuelle)	6,64 %	17,3 %	42,4 %	12,6 %
Surface des massifs en 1830 (médiane)	7,45 ha	1,42 ha	1,83 ha	1,76 ha
Surface des massifs actuels (médiane)	9,66 ha	7,89 ha	6,32ha	7,94ha
Indice de compacité des massifs de 1830 (médiane) $(4 \times \pi \times \text{surface})/(\text{périmètre})^2$	0,495	0,596	0,585	0,581
Indice de compacité des massifs actuels (médiane)	0,431	0,502	0,474	0,475
Distance inter-massif en 1830 (médiane)	155 m	146 m	207 m	154 m
Distance inter-massif actuel (médiane)	160 m	170 m	260 m	180 m
Pourcentage de forêt récente nucléée (en surface)	10,5 %	9,98 %	43,5 %	12,5 %

Tableau 3. Principales différences d'essence principale, de sols et de valeurs indicatrices moyennes d'Ellenberg (Ellenberg et al. 1992) entre forêt ancienne (FA) et forêt récente (FR). Une analyse séparée pour chacune des régions montre des résultats similaires. Pour les types d'essence principale et les types de sol sont reportées uniquement les catégories les plus déséquilibrées entre FA et FR ainsi que le rapport : fréquence en FA / fréquence en FR. Les tests de Fisher exact sont tous significatif (p-value<0,001) pour ces catégories. Les moyennes en FA et en FR des indices d'Ellenberg sont présentées ainsi que le résultat des comparaisons de cesmoyennes. p-value : '***' ≤ 0,001, '**' ≤ 0,01, '*' ≤0,05

Type d'essence principale : fréquence en FA / fréquence en FR	-feuillus pionniers : 0,265 -feuillus dryades : 2,97 -résineux post-pionniers : 0,393 -chêne sessile : 2,23
Type de sol : fréquence en FA / fréquence en FR	-brun calcaire et rendzine : 0,166 -planosol et pelosol : 2,85 -gley et stagnogley : 0,400 -brun lessivé : 2,23 -lessivé acide et lessivé hydromorphe : 2,01
Indice d'Ellenberg L (luminosité)	*** moy FA : 5,16 moy FR : 5,73
Indice d'Ellenberg F (humidité du sol)	** moy FA : 5,48 moy FR : 5,67
Indice d'Ellenberg R (pH)	*** moy FA : 5,19 moy FR : 6,27
Indice d'Ellenberg N (azote du sol)	*** moy FA : 4,84 moy FR : 5,57

Dans la majorité des cas, la recolonisation forestière s'est faite en réunissant plusieurs massifs de forêt ancienne (Figure 7). Les forêts nucléées (isolées des massifs de forêts anciennes) sont largement minoritaires dans les régions Centre et Lorraine, alors qu'elles représentent plus de 40% dans le Nord-Pas-de-Calais.

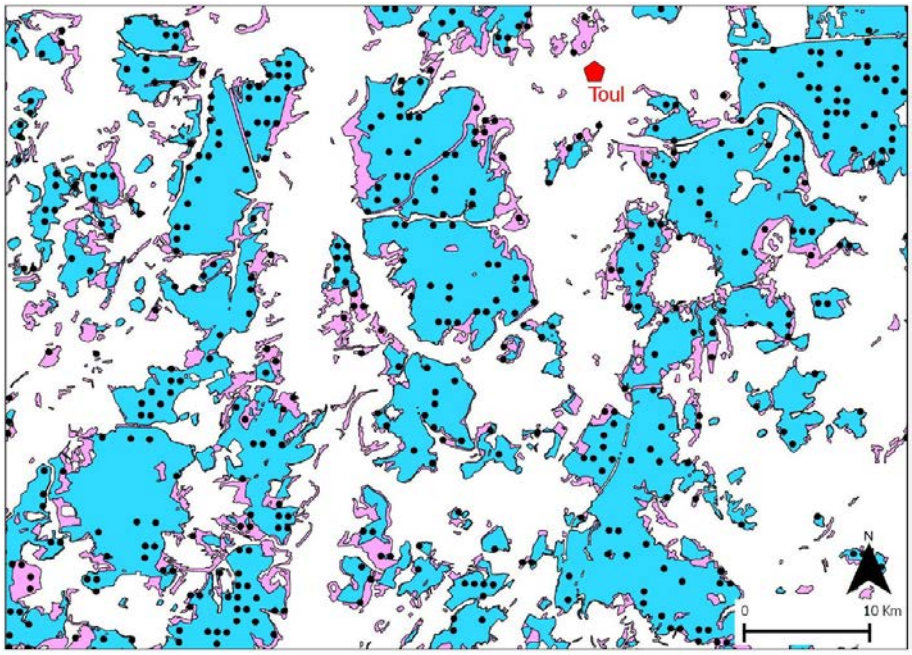

Figure 7. Exemples de répartition spatiale des forêts anciennes (en bleu) et récentes (en rose). Les relevés IFN figurent en points noirs.

Lorsque l'on se place dans une forêt ancienne, la distance moyenne à une lisière actuelle est de 444 m (médiane : 294 m, écart type : 460 m), alors qu'en forêt récente cette distance moyenne est de 141 m (médiane : 68 m, écart type : 212 m, Tableau 4). Les forêts récentes sont significativement plus en périphérie des massifs que les forêts anciennes et ceci est vrai dans chacune des trois régions étudiées ($p < 2{,}2e\text{-}16$ pour les trois ANOVA).

Tableau 4. Distribution (en pourcentage de surface de la forêt récente) selon les différents patrons de recolonisation de la forêt, et distances moyennes et médianes à la lisière actuelle en forêt ancienne et forêt récente (grille régulière carrée de points en forêt actuelle de 500 x 500 m).

	Lorraine	**Centre**	**Nord**	**Total**
FR nucléée	10,5 %	10,0 %	**43,5 %**	12,5 %
FR agrégée comblant des trous intra-forestiers de 1830	5,10%	2,00%	1,77%	3,57%
FR agrégée rassemblant plusieurs massifs forestiers de 1830	**50,1 %**	**66,1 %**	19,6%	**54,8 %**
FR agrégée simplement en périphérie d'un massif de FA	34,3 %	21,9%	35,1 %	29,1%

Distance de la forêt ancienne à la lisière des massifs (en m)	méd : 333 moy : 482	méd : 226 moy : 374	méd : 216 moy : 367	méd : 294 moy : 444
Distance de la forêt récente à la lisière des massifs (en m)	méd : 77 moy : 162	méd : 65 moy : 125	méd : 39 moy : 73	méd : 68 moy : 141

Sur les 224 espèces testées, il y a 85 espèces dont la fréquence diffère statistiquement entre forêts anciennes et récentes. Parmi celles-ci, 46 ont une préférence pour les forêts anciennes et 39 pour les

forêts récentes. La liste des espèces de forêt ancienne détectée avec notre jeu de données est le plus souvent conforme à celles de Hermy *et al*. (1999) et Dupouey *et al*. (2002a). Cependant nos modèles font ressortir 16 nouvelles espèces de forêt ancienne et dans les 39 espèces de forêt récente, il y a 12 espèces qui sont décrites comme des espèces de forêt ancienne par Hermy *et al*. (1999) et/ou Dupouey *et al*. (2002a).

Les espèces myrmécochores et barochores sont plus fréquentes en forêt ancienne, alors que les endozoochores sont plus fréquentes en forêt récente (Tableau 5). Les espèces de forêt ancienne sont souvent des hémicryptophytes alors que celles de forêt récente sont plutôt des phanérophytes. Il n'y a pas de bryophytes dans notre liste d'espèces de forêt récente alors qu'il y en a 4 listées de forêt ancienne. Les espèces de forêt ancienne sont plus acidophiles (Ellenberg R, Tableau 5) et les espèces de forêt récente sont plus nitrophiles (Ellenberg N). Enfin les espèces de forêt ancienne ont des taux de colonisation plus lents (CCI, colonisation capacity index).

Tableau 5. Comparaison de quelques traits d'histoire de vie et caractéristiques des espèces de forêt ancienne (FA, n=46) et de forêt récente (FR, n=39). p-value : '***' ≤ 0,001 '**' ≤ 0,01 '*' ≤0,05.

		Fréquence parmi les espèces de FA	Fréquence parmi les espèces de FR	Test de Fisher exact
Mode de dispersion des graines	Myrmécochore	**0,21**	0	p-value = 0,009**
	Barochore	**0,26**	0,05	p-value = 0,036*
	Endozoochore	0,10	**0,45**	p-value = 0,007**
	Anémochore	0,19	0,23	p-value = 0.79
Classification de Raunkier	Hémicryptophyte	**0,54**	0,15	p-value = 0,010**
	Phanérophyte	0,09	**0,62**	p-value = 0,0002***
Bryophytes		0,09	0	p-value = 0,13
Préférence d'habitat (Julve 2009)	Forestières	0,52	0,33	p-value = 0,32
	Péri-forestière	0,22	**0,59**	p-value = 0,024*

	Moyenne pour les espèces de FA	Moyenne pour les espèces de FR	Test de comparaison de moyenne
Indice d'Ellenberg R (Ellenberg *et al*. 1992)	4,43	7,04	p-value = 4e-08***
Indice d'Ellenberg N (Ellenberg*et al*. 1992)	4,05	5,81	p-value = 4e-05***
CCI (Verheyen *et al*. 2003)	43,3	-19,5	p-value = 0,001***

Pour les 57 espèces dont la fréquence varie selon l'ancienneté et la distance à la lisière, une espèce de forêt ancienne est toujours une espèce de coeur alors qu'une espèce de forêt récente est toujours une espèce de périphérie, à l'exception de *Hyacinthoides non scripta* qui est une espèce de forêt ancienne et de périphérie (Tableau 6). Néanmoins, 21 espèces montrent un patron lisière/cœur mais pas de préférence pour l'ancienneté des forêts, et 28 espèces présentent une préférence pour la forêt ancienne ou la forêt récente, mais sans que l'ajout de la distance à la lisière améliore le modèle Msite.

Tableau 6. Distribution des espèces selon leur préférence pour le coeur ou la périphérie des massifs et l'ancienneté des forêts. FA= Forêt ancienne, FR= Forêt récente.

		Préférence périphérie ou cœur des massifs			
		Périphérie	Cœur	Neutre	Total
Préférence FR ou FA	FR	**25**	**0**	14	39
	FA	**1**	**31**	14	46
	Neutre	8	13	118	139
	Total	34	44	146	

Les coefficients de régression de l'ancienneté dans le modèle MAncienneté et les coefficients de régression pour la distance à la lisière dans le modèle MDist_act pour chaque espèce sont très corrélés R=-0,63 (p < 2,2e-16, n=211). La corrélation reste très significative même si on ne tient plus compte des espèces qui répondent à la fois à l'ancienneté de la forêt et à la distance à la lisière (R=-0,45, p= 5,4e-9, n=152). Le seul point rouge (Figure 8) avec des coefficients pour l'ancienneté et la distance à la lisière négatifs est *Hyacinthoides non scripta*.

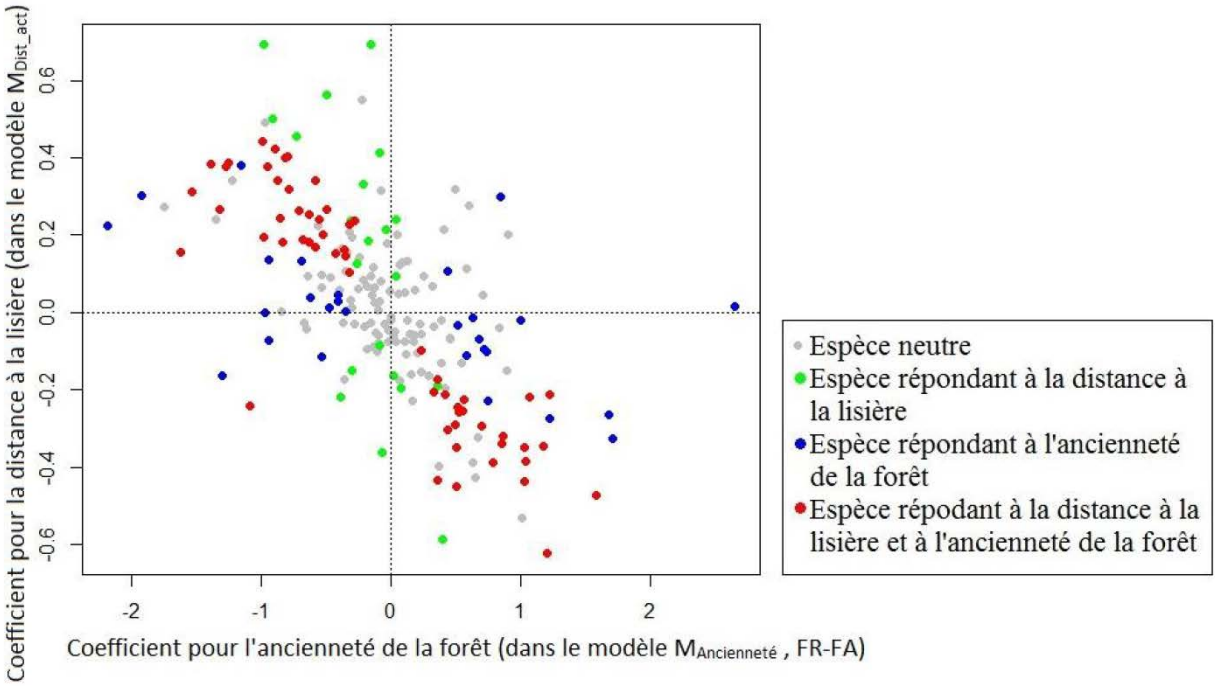

Figure 8. Coefficient de régression de l'ancienneté dans le modèle MAncinneté et coefficient de régression pour la distance à la lisière dans le modèle MDist_act pour chaque espèce (n=211), en fonction de sa réponse à la distance à la lisière et à l'ancienneté de la forêt.

2.3.4. Conclusions- synthèse

Le déplacement des lisières depuis 1830 semble expliquer l'essentiel du gradient de distribution des espèces entre la lisière et le coeur des massifs forestiers : les forêts récentes se trouvent plus souvent en périphérie des massifs que les forêts anciennes. Il découle de ce phénomène spatial qu'à une seule exception près, une espèce de coeur est toujours une espèce de forêt ancienne et une espèce de périphérie est toujours une espèce de forêt récente. Le gradient de distribution lisière/coeur diminue ou disparaît pour toutes les espèces de forêt ancienne si l'on se place uniquement en forêt ancienne.

Les traits d'histoire de vie des espèces de forêt ancienne et récente que nous avons observés sont concordants avec les ceux déjà connus (Hermy *et al*. 1999). Les espèces de forêt ancienne sont plus souvent hémicryptophytes et privilégient la myrmécochorie et la barochorie. Les espèces de forêt récente sont plus souvent des phanérophytes et privilégient l'endozoochorie. Les bryophytes sont plus souvent des espèces de forêt ancienne. Nous avons observé que les espèces de forêt ancienne ont des faibles taux de colonisation, appréciés par l'indice de capacité de colonisation (cf. Verheyen *et al.*, 2003), ce qui confirme avant tout la similarité entre nos listes d'espèces de forêt ancienne ou récente et celles de Verheyen *et al*. (2003). Ce faible taux de colonisation serait principalement dû au faible pouvoir de dispersion des espèces de forêt ancienne et à leur recrutement limité (Hermy et Verheyen, 2007).

Le déplacement des lisières n'explique pas entièrement le patron de réponse à la distance à la lisière. Il reste des espèces qui répondent à la distance à la lisière mais pas à l'ancienneté des forêts et inservsement. De même, *Hyacinthoides non scripta* est une espèce de forêt ancienne, mais de périphérie. Pour ces espèces, c'est probablement "l'effet lisière" classique qui agit, lié aux variations rapides des contraintes physico-chimiques de part et d'autre de l'interface forêt/non forêt. De même, les différences cœur/périphérie ne disparaissent pas pour toutes les espèces lorsque l'on se place uniquement en forêt ancienne.

La détermination de l'ancienneté des forêts est critiquable. Une zone boisée sur la carte d'Etat-Major et encore boisée aujourd'hui est ici considérée comme ayant connu une longue continuité de l'état boisé. Or ceci est en partie faux : il y a eu plusieurs périodes de défrichement et de reboisement en France (notamment au Moyen-âge et à la période gallo-romaine) et l'impact de ces mises en culture ancienne pourrait perdurer sur des centaines ou milliers d'années (Dupouey et al. 2002b). De même les forêts récentes n'ont pas toutes le même âge. Depuis 1830, la recolonisation de la forêt s'est faite par vagues (Mather, 1999). Malgré cela nos résultats sont significatifs, l'ancienneté de la forêt explique une bonne part du gradient de distribution lisière/cœur. L'une des raisons pour laquelle les cartes de la première moitié du 19ème siècle apportent une information très significative est que le minimum forestier correspondant est probablement l'un des plus importants, si ce n'est le plus marqué que les forêts françaises aient connu dans leur histoire.

Les relevés de l'IFN ont l'énorme avantage de couvrir la France selon un plan d'échantillonnage contrôlé et un protocole de réalisation standardisé. Mais ils sont faits toute l'année et même en hiver, par de multiples observateurs, ce qui peut conduire à des variations importantes de la qualité des relevés (oublis, erreurs d'identification). Dans ces relevés, les espèces rares sont souvent mal détectées. De plus, nous avons éliminé des analyses les espèces avec moins de 50 occurrences. Notre étude ne s'est donc intéressée qu'aux espèces ayant une fréquence de présence relativement élevée (la biodiversité « ordinaire »). Il est probable que de nombreux taxons plus rares présentent les mêmes patrons que ceux mis en évidence dans notre étude. Il serait intéressant de tenter de les identifier.

Contrairement à l'étude de Pellissier *et al*. (2013), nous avons choisi de ne pas utiliser la taille des massifs comme co-variable afin de limiter la sur-paramétrisation des modèles. Elle pourrait cependant jouer un rôle significatif dans les milieux fragmentés, et l'effet lisière varie selon la surface du massif (Honnay 1999 ; Ewers *et al*. 2007).

Lorsque l'on compare les listes d'espèces répondant significativement à la distance à la lisière sans correction par les effets sites puis avec correction, la plupart des espèces ne montrent plus d'effet après correction (57 espèces disparaissent sur les 126 espèces qui répondent à la distance à la lisière dans le modèle sans correction par les effets sites). Une partie de l'effet distance à la lisière et de l'ancienneté des forêts est absorbée par les effets site. La correction par les effets site apparait donc justifiée. Nous pouvons même nous demander si cette correction est assez forte, en particulier en ce qui concerne les types de sols. En effet, les déséquilibres de conditions stationnelles sont très forts entre les forêts anciennes et récentes, notamment pour l'acidité et la disponibilité en azote du sol. Il y a sûrement d'autres différences que nous n'avons pas pu tester, comme le taux de phosphore. Ces différences sont connues (Hermy *et al*. 1999 ; Bellemare *et al*. 2002) et sont dues aux choix humains des zones à défricher. Les hommes ont préféré mettre en culture les sols les plus favorables : plus riches, moins hydromorphes, moins caillouteux et moins pentus (Badeau *et al*. 1999). Ce sont ces terrains qui ont

ensuite été abandonnés, puis reboisés et qui forment aujourd'hui les forêts récentes. Mais les différences de sols ont pu également être induites par les pratiques agricoles.

Le labour, l'épierrement, l'apport de fumures azotées et phosphatées modifient durablement les sols (pH, concentration en nutriments et azote, porosité des sols, rapport C/N, (Koerner *et al*. 1997, Bellemare *et al*. 2002). Les catégories de sol issues des données stationnelles recueillies par l'IFN, et utilisées pour corriger nos modèles, ne reflètent pas complètement les différences fines de sol entre les forêts anciennes et récentes, particulièrement les différences induites par l'agriculture.

Si nous établissons les listes d'espèces de forêt ancienne en remplaçant les variables écologiques utilisées jusqu'ici (type de sol, essence dominante…) par des valeurs indicatrices moyennes d'Ellenberg pour la correction des effets locaux (Figure 9, résultats non présentés), les espèces les plus acidiphiles disparaissent de cette liste d'espèces de forêt ancienne, alors que des espèces plus exigeantes en azote apparaissent. C'est le contraire pour la liste des espèces de forêt récente, les espèces les plus calcicoles et exigeantes en azote disparaissent lorsque l'on utilise les valeurs indicatrices d'Ellenberg dans le modèle.

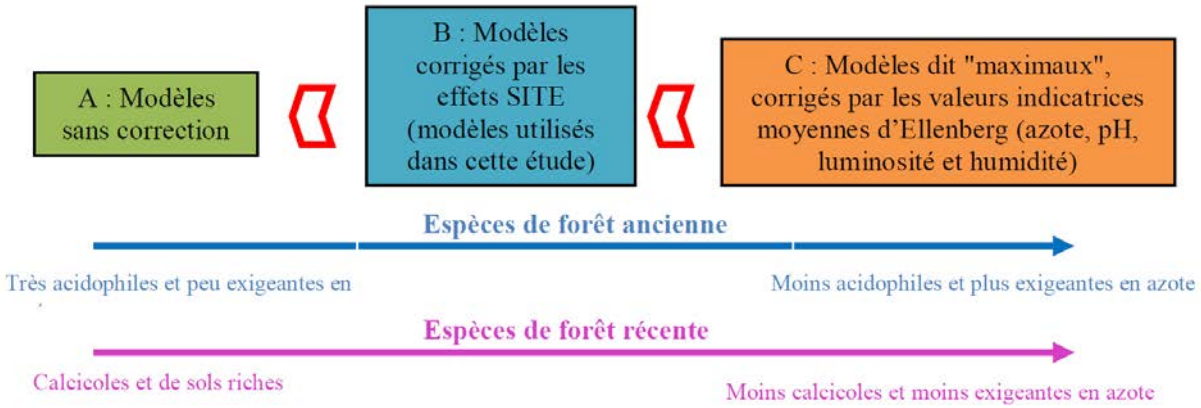

Figure 9. Effets du type de correction des effets sites sur les listes d'espèces de forêt ancienne et récentes.

Ce problème de correction des types de sol explique très probablement les 11 espèces que nous avons listées comme des espèces de forêt récente alors qu'elles avaient été décrites par Hermy *et al*. (1999) et/ou Dupouey *et al*. (2002a) comme des espèces de forêt ancienne. En effet, ces deux listes ont été établies sans correctiondes effets site.

L'effet "ancienneté des forêts" mis en évidence lors de cette étude correspond à la limitation par la dispersion des espèces de forêt ancienne dans les forêts récentes, aux différences de sols induites par l'agriculture entre forêt ancienne et forêt récente, et à une partie des différences de sols dues aux choix pré-agriculturaux. Ces deux dernières, et probablement plus particulièrement les différences induites par l'agriculture, qui sont les plus fines, n'ont pas été entièrement corrigées dans nos modèles par les effets sites.

Nous n'avons pas utilisé les modèles incluant les valeurs indicatrices d'Ellenberg (Modèle C de la Figure 9) pour éviter les problèmes de circularité, car les moyennes des valeurs indicatrices ont été calculées à partir des indices des espèces présentes sur la parcelle. L'idéal serait de connaître les valeurs exactes des paramètres physico-chimiques (pH et taux d'azote du sol, mesures de lumière au sol…) pour ne pas passer par des valeurs indicatrices et avoir une meilleure caractérisation des contraintes locales. Mais ces mesures sont évidemment bien trop coûteuses à notre échelle d'étude.

Bergès *et al*. (2013), sur le même jeu de données sur le Nord de la France que Pellissier *et al*. (2013), ont montré à partir des moyennes des valeurs indicatrices des espèces que le gradient physique lisière/cœur pour le pH, l'azote et la température de l'air se fait ressentir à plus de 500 m. Les effets lisières connus sur les variables abiotiques n'avaient jusqu'à présent jamais été observés à de telles distances (Murcia 1995 ; Honnay *et al*. 2002). Pour le pH et le taux d'azote, deux hypothèses sont avancées : (i) les dépôts d'azote atmosphérique se font plus profondément ressentir que ce qui était supposé ou (ii) c'est l'usage ancien des sols et particulièrement l'agriculture qui induisent ce gradient. Nos résultats sur la position des forêts récentes dans les massifs soutiennent cette dernière l'hypothèse.

En conclusion, une partie du gradient de distribution des espèces entre la lisière et l'intérieur des massifs s'explique bien par l'ancienneté des forêts.

2.4. Dynamique de la flore et dynamique du paysage autour de Paris depuis le 18ème siècle

La partie précédente comparant la flore en forêt ancienne et récente concluait notamment sur la difficulté de séparer l'effet stationnel de l'effet historique : le plus souvent, les sols sont d'autant plus fertiles que l'on s'éloigne de la lisière des boisements anciens. Une espèce peut ainsi présenter un gradient d'abondance avec la distance à la lisière ancienne soit parce qu'elle est limitée par le recrutement (selon le sol, les graines parviennent plus ou moins facilement à germer et à croître) ou par la dispersion, voire les deux.

Avec deux cartes anciennes, il est possible de mieux faire la part de la limitation par le recrutement de celle par la dispersion. En effet, une espèce limitée par la dispersion doit montrer à la fois :
- une fréquence d'occurrence décroissante avec la distance à la bordure ancienne (mais une espèce limitée par le recrutement peut présenter le même patron spatial),
- à distance équivalente d'une bordure ancienne, la fréquence d'occurrence doit augmenter au cours du temps (jusqu'à arriver à une valeur seuil égale à la fréquence en forêt ancienne).

C'est ce point particulier qui a justifié un travail complémentaire à la partie précédente. Nous avons analysé les relevés du CBNBP réalisés sur l'emprise de la carte des Chasses royales, en lien avec l'information forestière de cette carte, ainsi que celle issue de la carte d'Etat-major. Nous avons également profité de cette série d'analyses pour tester différentes hypothèses non testées sur le jeu de données IFN (par exemple, effet de la matrice, cas particulier des espèces non-indigènes, etc).

Concernant la confusion fertilité et ancienneté du boisement, nous retrouvons ce patron sur la zone couverte par la carte des Chasses royales : les boisements récents (postérieurs à l'établissement de la carte d'Etat-major) s'avèrent progressivement plus riches (valeur moyenne d'Ellenberg de réaction du sol (inverse de l'acidité) R et de fertilité N plus élevée) loin des boisements anciens (présents en 1770) mais cet effet ne persiste pas au-delà de 400 m (Figure 10).

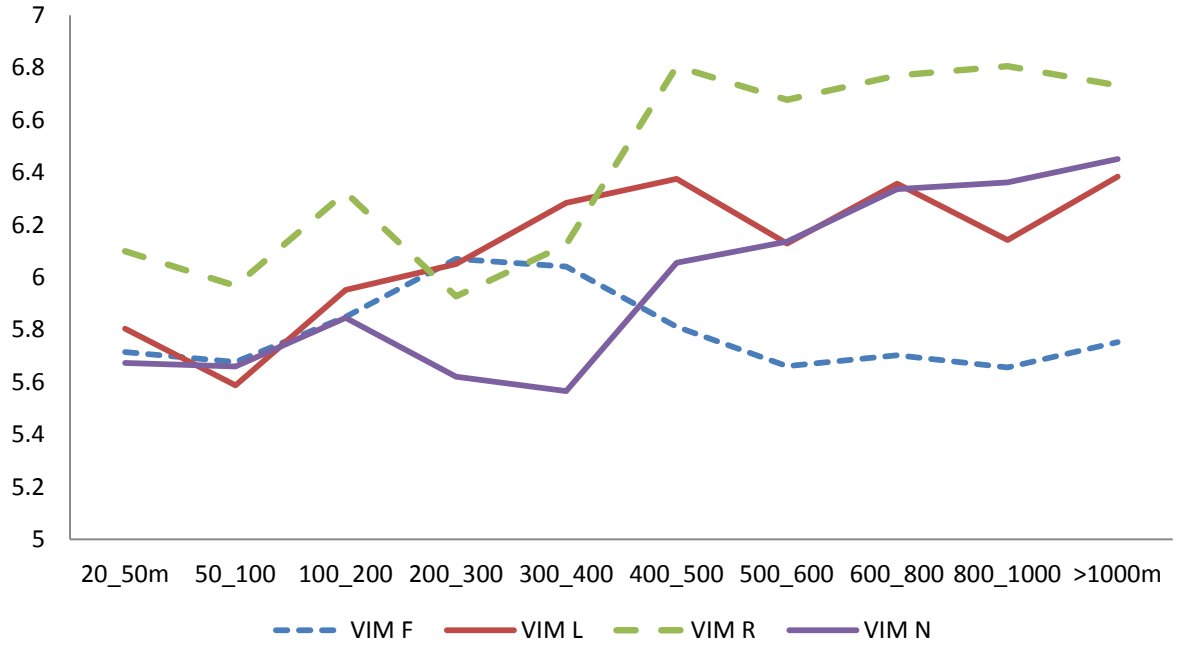

Figure 10. Valeurs indicatrice moyenne (VIM) de la flore en forêt récente (postérieure à la carte d'Etat-major) en fonction de la distance à la forêt ancienne en 1770 (classes en m, carte des Chasses royales). VIM F : humidité, VIM L : lumière, VIM R : réaction du sol, pH, VIM N : fertilité.

Par ailleurs, à titre d'illustration, la Figure 11 montre l'intérêt de disposer de deux cartes anciennes en distinguant les variations de la fréquence d'occurrence en fonction de la distance à la forêt ancienne la plus proche et de l'ancienneté du boisement. La Mélique uniflore illustre le cas d'une espèce (potentiellement) limitée par la dispersion puisqu'elle montre bien une décroissance de sa fréquence en forêt récente avec la distance à la forêt ancienne et une décroissance plus marquée dans les boisements très récents (postérieurs à l'établissement de la carte d'État-major) que dans les

boisements récents (postérieurs à l'établissement de la carte des Chasses royales mais antérieurs à celui de la carte d'État-major).

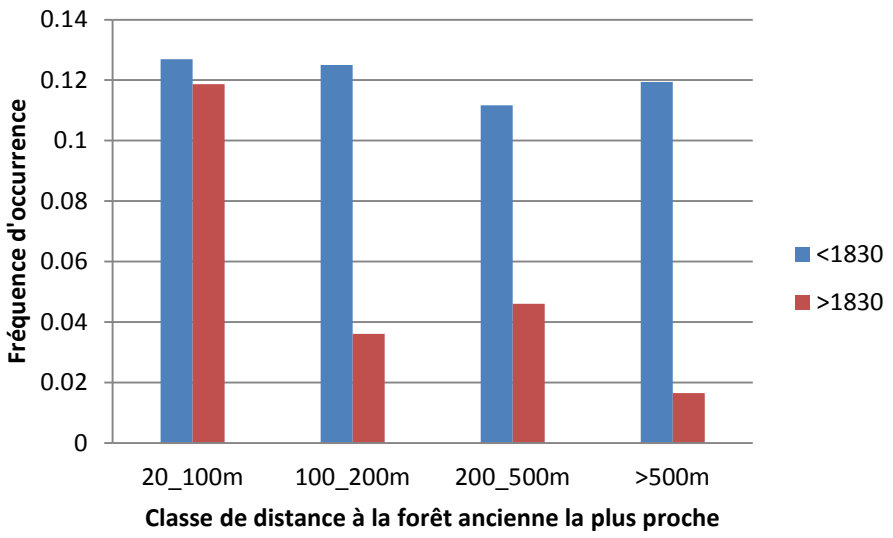

Figure 11. Fréquence d'occurrence de la Mélique uniflore (*Melica uniflora*) en forêt récente (entre 1770 et 1830, ou après 1830) en fonction de la distance à la lisère forestière la plus proche en 1770 (données CBNBP).

A titre d'illustration encore, on retrouve des patrons plus complexes, difficiles à expliquer comme pour l'Erable plane (*Acer platanoides*) (Figure 12).

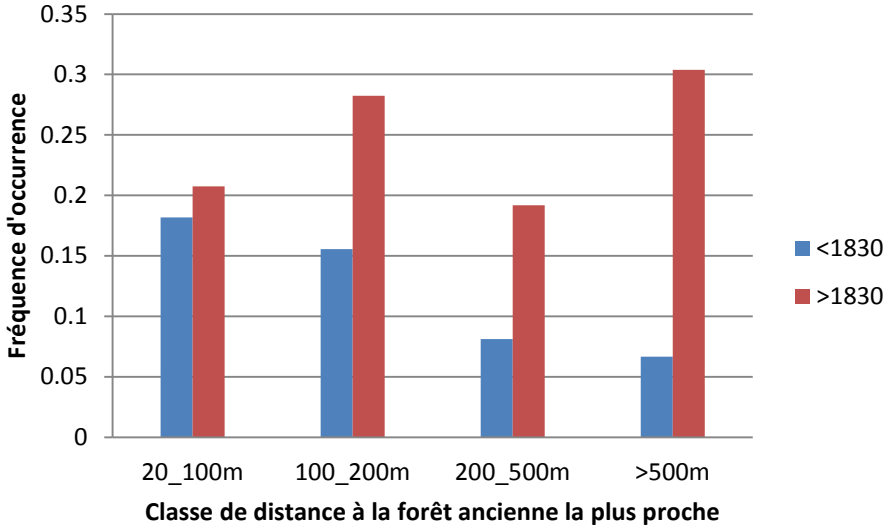

Figure 12. Fréquence d'occurrence de l'Erable plane (*Acer platenoides*) en forêt récente (entre 1770 et 1830 ou après 1830) en fonction de la distance à la lisère forestière la plus proche en 1770 (données CBNBP).

Cette variabilité prévisible dans la réponse des espèces aux gradients que nous souhaitions étudier (gradient stationnel, d'ancienneté, de surface et de distance) nous a amené à :

- raisonner à l'échelle de l'espèce (plutôt que de la richesse par groupe),
- développer trois séries d'analyses (pour éviter de développer des modèles trop complexes pour être raisonnablement interprétés).

La première série porte sur l'ensemble des relevés, la deuxième sur les relevés en forêt récente uniquement (boisements non présents sur la carte des Chasses royales) et la dernière sur les relevés en forêt ancienne uniquement (présents sur la carte des Chasses royales).

2.4.1. Réponse de la flore à l'ancienneté du boisement et à la surface forestière

La première série d'analyses englobe tous les relevés (forêt ancienne comme récente) et cherche à vérifier l'importance relative de la station, des gradients spatiaux, de l'ancienneté du boisement et de la couverture forestière actuelle et passée sur la flore.

Cette série porte sur :

- 1688 relevés comportant au moins 5 espèces,
- 178 espèces totalisant au moins 100 occurrences, dont 46 identifiées comme plus fréquentes en forêt ancienne par Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a ; Tableau 1),
- 36 modèles pour chaque espèce, combinant sol (réaction du sol et humidité d'Ellenberg), coordonnées spatiales (X,Y), ancienneté du patch (trois classes : <1770,]1770,1830], >1830), surface forestière actuelle (Sfor, sans distinction d'ancienneté des boisements) et ancienne (toujours forestière depuis 1770) et surface urbaine (Surbain).

La réaction du sol et à la localisation spatiale ont été modélisées au plus près des données par smoother (modèles généralisés additifs GAM), les autres effets ont été intégrés en effet simple. Les surfaces ont été calculées sous ArcGIS dans un rayon d'un kilomètre autour du barycentre du relevé.

Sans surprise, ce premier lot de modèles démontre l'importance des conditions stationnelles, retenues dans les meilleurs modèles de toutes les espèces (Tableaux 7 et 8). De manière peut-être moins attendue, des gradients spatiaux d'occurrence ont été mis en évidence pour 163 espèces et l'occurrence de plus d'une espèce sur deux (n=92) varie en fonction du taux d'urbanisation. Ce dernier résultat suggère que la matrice peut jouer un rôle dans la dispersion.

Le principal enseignement est cependant l'importance de l'ancienneté du boisement pour la flore forestière, puisque cette variable est retenue pour 129 espèces. La surface forestière joue un rôle complémentaire pour un peu plus de la moitié des espèces (n=96), même une fois prises en compte les caractéristiques stationnelles. Un résultat très intéressant est que la surface forestière ancienne (non déboisée depuis au moins 1770) est retenue (un peu) plus fréquemment que la surface forestière actuelle (51 espèces contre 45).

Tableau 7. Répartition des espèces en fonction des modèles.

Modèle	NbEspèces
sol+coord	23
sol+Surbain	4
sol+coord+Surbain	22
sol+ancienneté	4
sol+coord+ancienneté	18
sol+Surbain +ancienneté	1
sol+coord+Surbain +ancienneté	12
sol+coord+ancienneté+Sfor	20
sol+Surbain +ancienneté+Sfor	3
sol+coord+Surbain +ancienneté+Sfor	21
sol+ancienneté+Sfa	1
sol+coord+ancienneté+Sfa	19
sol+Surbain+ancienneté+Sfa	2
sol+coord+Surbain +ancienneté+Sfa	28

Tableau 8. Réponse à l'ancienneté du boisement (FA : FTR<FR<FA ; (FA) : FR<FTR<FA ; FR : FTR>FR>FA ; (FR) : FR>FTR>FA ; ? : FR>(FA,FTR)) à la surface forestière actuelle (Sfor, forêt ancienne + forêt récente) ou ancienne (Sfa, non déboisée depuis au moins 1770), et à la surface urbanisée (Surbain) (+ : réponse positive, - : réponse négative). En gras, espèces de forêt ancienne sensu Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a).

Espèce	Type	S_{for}	S_{fa}	S_{urbain}
Ajuga reptans	FA		+	**-**
Anemone nemorosa	FA	+		
Athyrium filix-femina	FA		+	
Carex flacca	FA	+		
Carex pilulifera	FA	-		**-**
Carex sylvatica	FA			**-**
Carpinus betulus	FA	+		**-**
Cornus sanguinea	FA			
Corylus avellana	FA		-	**-**
Dryopteris dilatata	FA	-		**-**
Epilobium hirsutum	FA	-		**-**
Epilobium parviflorum	FA			
Eupatorium cannabinum	FA		+	**+**
Euphorbia amygdaloides	FA	+		
Fagus sylvatica	FA	+		
Fragaria vesca	FA	+		
Galeopsis tetrahit	FA		-	
Geranium robertianum	FA		-	
Holcus lanatus	FA	-		**-**
Holcus mollis	FA	-		**-**
Hyacinthoides non-scripta	FA		-	**-**
Juncus conglomeratus	FA			
Juncus effusus	FA		-	
Lonicera periclymenum	FA		-	**-**
Lotus pedunculatus	FA		+	**+**
Melica uniflora	FA		-	
Milium effusum	FA			
Plantago major	FA		+	**+**
Poa annua	FA			**+**
Polygonum hydropiper	FA	+		
Potentilla sterilis	FA			**-**
Prunus avium	FA	-		**-**
Prunus laurocerasus	FA		-	**+**
Quercus petraea	FA			
Quercus robur	FA		-	**-**
Rubus caesius	FA			
Rumex sanguineus	FA			
Solanum dulcamara	FA		-	
Sonchus asper	FA	-		
Teucrium scorodonia	FA	+		
Tilia cordata	FA		-	**-**
Tilia platyphyllos	FA		+	
Verbena officinalis	FA			

Espèce	Type	S_{for}	S_{fa}	S_{urbain}
Veronica chamaedrys	FA	+		**+**
Veronica officinalis	FA			
Acer campestre	(FA)			
Agrimonia eupatoria	(FA)		+	**-**
Agrostis capillaris	(FA)			
Betula pendula	(FA)			**-**
Bromus sterilis	(FA)	-		
Buddleja davidii	(FA)			
Calamagrostis epigejos	(FA)			
Calluna vulgaris	(FA)			**-**
Cirsium arvense	(FA)		+	**+**
Convallaria majalis	(FA)	+		
Dactylis glomerata	(FA)		+	**+**
Daucus carota	(FA)			**+**
Digitalis purpurea	(FA)		-	
Dryopteris carthusiana	(FA)		-	**-**
Erica cinerea	(FA)			
Galium palustre	(FA)			
Hypericum perforatum	(FA)			
Hypericum pulchrum	(FA)			**-**
Juglans regia	(FA)		-	
Juncus tenuis	(FA)	+		
Lapsana communis	(FA)		+	**+**
Mercurialis perennis	(FA)	+		**-**
Molinia caerulea	(FA)	+		**-**
Pinus sylvestris	(FA)	+		**+**
Plantago lanceolata	(FA)		+	**+**
Potentilla erecta	(FA)	+		**-**
Potentilla reptans	(FA)		+	**+**
Prunella vulgaris	(FA)		+	
Pteridium aquilinum	(FA)		+	
Rumex obtusifolius	(FA)			**+**
Salix alba	(FA)	-		
Salix caprea	(FA)	-		**-**
Scrophularia nodosa	(FA)		+	**+**
Senecio jacobaea	(FA)		+	**+**
Sorbus aucuparia	(FA)			
Sorbus torminalis	(FA)			**-**
Trifolium pratense	(FA)		+	
Trifolium repens	(FA)		+	**+**
Urtica dioica	(FA)	-		
Vicia sepium	(FA)	+		
Viscum album	(FA)		-	
Alnus glutinosa	FR	+		**+**
Anthriscus sylvestris	FR		-	
Betula alba	FR	+		**-**
Carex pendula	FR		+	
Crataegus monogyna	FR		-	**-**

Espèce	Type	S_{for}	S_{fa}	S_{urbain}
Fraxinus excelsior	FR	-		**-**
Hedera helix	FR		-	
Humulus lupulus	FR	-		
Ilex aquifolium	FR		-	
Iris pseudacorus	FR			
Prunus spinosa	FR	-		**-**
Rubus fruticosus	FR			
Scrophularia auriculata	FR			
Symphytum officinale	FR		-	**-**
Ulmus minor	FR	-		**-**
Frangula dodonei	(FR)			
Lysimachia vulgaris	(FR)	+		**+**
Mycelis muralis	(FR)			**+**
Phragmites australis	(FR)			**+**
Ribes rubrum	(FR)		-	**-**
Robinia pseudoacacia	(FR)	-		**+**
Acer pseudoplatanus	?		-	
Arum maculatum	?		-	**-**
Carex remota	?		+	
Castanea sativa	?		-	**-**
Chaerophyllum temulum	?	-		
Clematis vitalba	?	-		
Epipactis helleborine	?	+		**+**
Galium aparine (Groupe)	?	-		**-**
Heracleum sphondylium	?		-	
Ligustrum vulgare	?		-	**-**
Lycopus europaeus	?		+	**+**
Moehringia trinervia	?	-		
Poa nemoralis	?	-		
Polygonatum multiflorum	?		-	**-**
Populus tremula	?		+	
Ranunculus ficaria	?		-	**-**
Rosa canina (Groupe)	?	-		**-**
Sambucus nigra	?	-		**-**
Silene latifolia	?	-		
Stellaria holostea	?		-	**-**
Taxus baccata	?			**+**
Acer platanoides	-			**+**
Aesculus hippocastanum	-			
Agrostis stolonifera	-			**+**
Alliaria petiolata	-			**-**
Angelica sylvestris	-			
Arctium lappa	-			**+**
Arctium minus	-			
Artemisia vulgaris	-			**+**
Brachypodium sylvaticum	-			**+**
Calystegia sepium	-			**+**
Cardamine hirsuta	-			**+**

Espèce	Type	S_{for}	S_{fa}	S_{urbain}
Chelidonium majus	-			+
Circaea lutetiana	-			-
Cirsium palustre	-			
Cirsium vulgare	-			
Cytisus scoparius	-			
Deschampsia flexuosa	-			
Dryopteris filix-mas	-			-
Duchesnea indica	-			+
Epilobium tetragonum	-			
Equisetum arvense	-			
Evonymus europaeus	-			-
Geum urbanum	-			
Glechoma hederacea	-			
Lamium album	-			+
Lolium perenne	-			
Lonicera xylosteum	-			-
Luzula forsteri	-			
Lysimachia nummularia	-			-
Lythrum salicaria	-			
Picris hieracioides	-			+
Poa trivialis	-			
Polygonum persicaria	-			
Primula veris	-			
Ranunculus repens	-			
Reynoutria japonica	-			+
Rosa arvensis	-			
Salix cinerea	-			
Stachys sylvatica	-			-
Stellaria media	-			+
Tamus communis	-			-
Tanacetum vulgare	-			+
Taraxacum campylodes	-			
Torilis japonica	-			
Tussilago farfara	-			
Veronica hederifolia	-			
Viburnum lantana	-			-
Viburnum opulus	-			-
Viola odorata	-			+
Viola riviniana	-			-

Dans le détail du sens des relations, les choses se compliquent. Il y a à peine plus d'espèces dont la fréquence diminue avec la surface urbanisée (n=52) que d'espèces qui semblent favorisées par l'urbanisation (n=42).

Parmi les espèces pour lesquelles l'ancienneté du boisement est retenue dans le meilleur modèle, 21 manifestent en fait un pic ou un creux de fréquence dans les patchs apparus entre 1770 et 1830, ce qui ne permet pas de les classer ni en espèce de forêt récente, ni en espèce de forêt ancienne.
Parmi les 21 espèces qui manifestent une fréquence plus élevée en forêt récente, six d'entre elles ne sont néanmoins pas plus fréquentes dans les patchs très récents (>1830) que récents (>1770), ce qui pose la question de leur préférence réelle pour les boisements récents.
Mais l'essentiel des espèces manifestant des différences de fréquence selon l'ancienneté du boisement sont en fait plus fréquentes en forêt ancienne (état boisé <1770, n=86 espèces), soit près d'une espèce étudiée sur deux, même si pour 41 d'entre elles, leur fréquence n'est pas plus élevée dans les boisements récents que dans les boisements très récents.

Il convient de noter que parmi les 46 espèces dites de forêt ancienne par Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a), 17 ne sont pas plus fréquentes en forêt ancienne dans notre échantillon, une fois prises en compte les conditions stationnelles. Certaines sont même plus fréquentes en forêt récente (comme *Carex pendula*, *Ilex aquifolium* et *Ulmus minor*). Cette observation suggère qu'il faut manipuler avec précaution les listes de plantes de forêt ancienne établies sur d'autres territoires. Ces incohérences régionales renforcent l'idée que ces espèces ne sont pas uniquement limitées par la dispersion.

Concernant l'effet de la surface forestière actuelle ou ancienne, plus d'une espèce sur deux (96 espèces sur 178) réagit à l'une ou l'autre de ces variables. Un résultat plutôt surprenant est qu'un plus grand nombre d'espèces répond à la surface forestière négativement plutôt que positivement (24 contre 21 pour la surface forestière actuelle ; 29 contre 22 pour la surface de forêt ancienne).

Lorsque l'on croise la réponse à la surface urbanisée et celle à la surface forestière actuelle (Tableau 9), nous constatons que les espèces qui réagissent négativement à la surface forestière réagissent très majoritairement aussi négativement à la surface urbanisée, alors que le patron n'est pas clair pour les espèces dont la fréquence augmente avec la surface forestière actuelle.
Lorsque nous croisons la réponse à la surface urbanisée et celle à la surface forestière ancienne (Tableau 9), nous retrouvons le patron précédent pour les espèces défavorisées par la surface forestière ancienne, mais par contre, les espèces qui sont favorisées par la surface forestière ancienne, sont également plus fréquentes dans les zones les plus urbanisées.

Tableau 9. Répartition des espèces réagissant à la fois à la surface urbanisée (Surbain) et forestière actuelle (Sfor) ou ancienne (Sfa), selon la direction de leur réponse à chacune des deux variables.

		Réponse à Sfor		Réponse à Sfa	
		-	+	-	+
Réponse à Surbain	-	13	5	15	2
	+	1	5	1	13

L'analyse croisée de la préférence pour la forêt récente/ancienne et de la réaction à la surface urbanisée et forestière révèle également quelques patrons intéressants (Tableau 10). Ainsi parmi les espèces de forêts anciennes FA et de forêts récentes FR qui sont influencées par la surface urbanisée, une majorité sont moins fréquentes en zone urbaine. Il ne se dégage pas de tendance claire parmi les espèces qui réagissent à la surface forestière actuelle (forêt ancienne + forêt récente). Par contre, les espèces manifestant une réponse claire à l'ancienneté tendent à éviter les zones avec une forte proportion de forêt ancienne. Le patron inverse semble se dessiner pour les espèces répondant de manière équivoque à la forêt ancienne.

Tableau 10. Répartition des espèces selon leur réponse à l'ancienneté des boisements (FA forêt ancienne, (FA) partiellement forêt ancienne, (FR) partiellement forêt récente, FR forêt récente, ? pic/creux d'abondance dans les boisements récents, 0 pas de réponse) , à la surface urbanisée et forestière (actuelle et ancienne ; + positive, - négative, 0 pas de réponse).

	Surbain			Sfor			Sfa		
Préférence	**-**	**+**	*0*	**-**	**+**	*0*	**-**	**+**	*0*
FA	15	6	*24*	7	10	*28*	11	5	*29*
(FA)	10	12	*19*	4	7	*30*	4	13	*24*
(FR)	1	4	*1*	1	1	*4*	1	0	*5*
FR	6	1	*8*	4	2	*9*	5	1	*9*
?	9	3	*9*	8	1	*12*	8	3	*10*
0	11	15	*24*	0	0	*50*	0	0	*50*

2.4.2. Seuils de réponse de la flore à la surface forestière

L'étape suivante a été d'affiner les modèles des espèces réagissant à la surface forestière (actuelle ou ancienne seulement) pour détecter d'éventuels seuils en estimant deux pentes de part et d'autre de seuils de 10, 20, 30 et 40% de proportion de forêt dans un rayon d'un kilomètre. Un certain nombre de vérifications visuelles de la non-linéarité de la relation ont été entreprises (voir Figure 13).

Ces analyses montrent :

- pour les espèces répondant positivement à la surface forestière actuelle, un effet positif dès les premiers pourcents et se stabilisant ensuite à différents niveaux ;
- pour les espèces répondant négativement, l'absence d'effet jusqu'au seuil puis un effet négatif.

Sur les 96 espèces manifestant une réponse à la surface forestière actuelle, 74 manifestent une réponse à seuil plutôt qu'une réponse linéaire. La proportion est sensiblement la même pour les espèces qui réagissent (plus) à la surface forestière actuelle (Tableau 11) et celles qui réagissent surtout à la surface forestière ancienne (Tableau 12).

Sur les quatre seuils testés, celui à 40% est préféré pour 28 espèces, près de deux fois plus que pour les trois autres qui retiennent des effectifs assez comparables entre eux (respectivement 14, 17 et 15 espèces pour les seuils à 10, 20 et 30%), sans patron très net entre les espèces réagissant positivement ou négativement à la surface forestière (Figure 14).

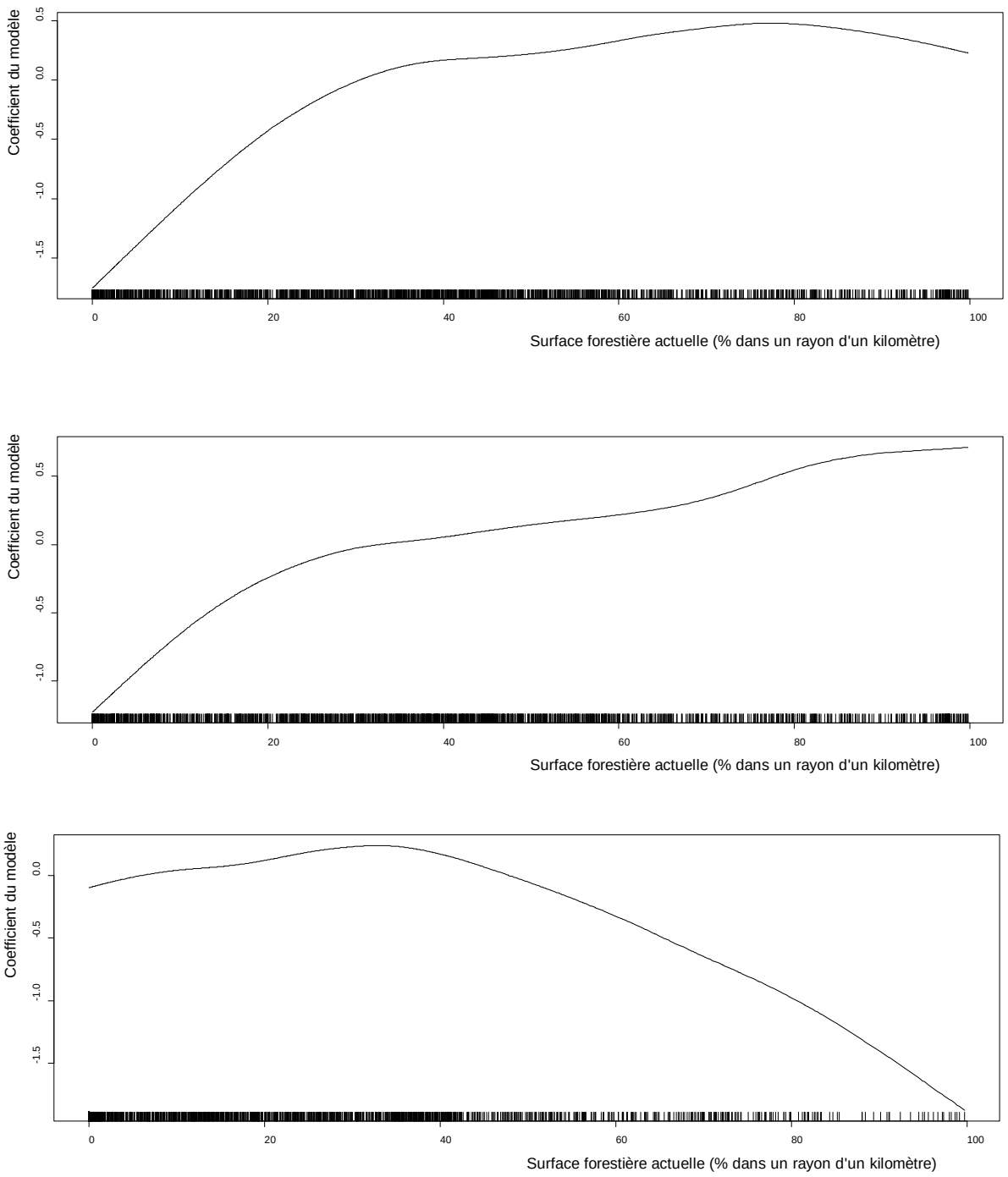

Figure 13. Réaction du Hêtre *Fagus sylvatica* (en haut, espèce évitant les zones déboisées), de l'Anémone des bois *Anemone nemorosa* (au milieu, espèce évitant les zones déboisées) et de l'Herbe-à-Robert *Geranium robertianum* (en bas, espèce évitant les zones boisées) à la surface forestière actuelle (coefficient du modèle GAM avec spline de la couverture boisée).

Tableau 11. Recherche de seuils de réponse des espèces dont la fréquence dépend de la **surface forestière actuelle** (sans distinction d'ancienneté des boisements). En gras, les espèces de forêt ancienne (Hermy et al. 1999, Dupouey et al. 2002a). En grisé, les espèces dont le modèle à seuil est nettement préféré au modèle sans seuil (réponse linéaire à la surface forestière) (ΔAIC>2).

Espèce	Seuil	ΔAIC	Pente(S<seuil)	Pente(S>seuil)	Pente(Ho)
Potentilla erecta	30	0.9	0.320	0.024	0.113
Mercurialis perennis	40	25.9	0.059	0.059	0.059
Fagus sylvatica	40	13.3	0.054	0.054	0.054
Carpinus betulus.	40	25.9	0.036	0.036	0.036
Carex flacca	30	2.4	0.077	0.018	0.036
Euphorbia amygdaloides	40	6.7	0.035	0.035	0.035
Fragaria vesca	10	2.1	0.148	0.014	0.027
Anemone nemorosa	10	0.9	0.157	0.011	0.025
Dryopteris dilatata	40	1.8	0.020	0.020	0.020
Teucrium scorodonia	100	0.0	-	-	0.018
Veronica chamaedrys	100	0.0	-	-	0.014
Convallaria majalis	100	0.0	-	-	0.013
Juncus tenuis	100	0.0	-	-	0.013
Vicia sepium	100	0.0	-	-	0.013
Betula alba	100	0.0	-	-	0.011
Carex pilulifera	20	0.5	0.113	-0.022	0.005
Polygonum hydropiper	40	1.0	0.002	0.002	0.002
Prunus spinosa	20	0.1	0.022	-0.006	0.000
Poa nemoralis	100	0.0	-	-	-0.001
Moehringia trinervia	100	0.0	-	-	-0.001
Salix caprea	100	0.0	-	-	-0.001
Ulmus minor	100	0.0	-	-	-0.002
Fraxinus excelsior	40	1.1	-0.004	-0.004	-0.004
Bromus sterilis	10	0.7	-0.008	-0.004	-0.004
Pinus sylvestris	20	4.0	-0.154	0.031	-0.006
Alnus glutinosa	30	3.1	-0.057	0.015	-0.007
Sambucus nigra	40	9.5	-0.007	-0.007	-0.007
Holcus mollis	20	7.0	0.012	-0.016	-0.010
Epilobium hirsutum	40	1.7	-0.013	-0.013	-0.013
Prunus avium	20	4.5	0.020	-0.024	-0.015
Epipactis helleborine	40	3.2	-0.016	-0.016	-0.016
Sonchus asper	40	0.8	-0.019	-0.019	-0.019
Clematis vitalba	40	3.1	-0.021	-0.020	-0.020
Urtica dioica	20	1.1	-0.054	-0.015	-0.022
Lysimachia vulgaris	40	10.9	-0.024	-0.023	-0.023
Humulus lupulus	30	2.2	-0.054	-0.012	-0.025
Holcus lanatus	40	0.9	-0.026	-0.026	-0.026
Chaerophyllum temulum	30	0.2	-0.056	-0.017	-0.029
Galium aparine (Groupe)	20	10.1	-0.024	-0.034	-0.032
Rosa canina (Groupe)	40	2.5	-0.033	-0.032	-0.032
Silene latifolia	100	0.0	-	-	-0.033
Robinia pseudoacacia	30	2.0	-0.067	-0.019	-0.034
Salix alba	40	10.3	-0.074	-0.075	-0.074
Molinia caerulea	40	7.5	-0.148	-0.148	-0.148

Tableau 12. Recherche de seuils de réponse des espèces dont la fréquence dépend de la **surface de forêt ancienne**. En gras, les espèces de forêt ancienne (Hermy et al. 1999, Dupouey et al. 2002a). En grisé, les espèces dont le modèle à seuil est nettement préféré au modèle sans seuil (réponse linéaire à la surface forestière) (ΔAIC>2).

Espèce	Seuil	ΔAIC	Pente(S<seuil)	Pente(S>seuil)	Pente(Ho)
Plantago major	10	2.1	0.135	0.038	0.048
Potentilla reptans	30	1.2	0.031	0.053	0.046
Lotus pedunculatus.	100	0.0	-	-	0.027
Athyrium filix-femina	40	2.2	0.026	0.026	0.026
Carex pendula	100	0.0	-	-	0.018
Plantago lanceolata	100	0.0	-	-	0.017
Agrimonia eupatoria	100	0.0	-	-	0.015
Tilia platyphyllos	100	0.0	-	-	0.015
Carex remota	40	2.7	0.014	0.013	0.014
Populus tremula	40	4.0	0.013	0.013	0.013
Eupatorium cannabinum	100	0.0	-	-	0.012
Lapsana communis	100	0.0	-	-	0.009
Ajuga reptans	100	0.0	-	-	0.009
Tilia cordata	40	5.6	0.009	0.009	0.009
Lycopus europaeus	20	5.4	-0.031	0.019	0.009
Trifolium pratense	10	5.3	-0.105	0.021	0.009
Dactylis glomerata.	100	0.0	-	-	0.008
Dryopteris carthusiana	40	7.8	0.007	0.007	0.007
Heracleum sphondylium	20	4.2	0.012	0.005	0.006
Trifolium repens	40	0.6	0.003	0.003	0.003
Senecio jacobaea	20	0.5	-0.038	0.012	0.002
Corylus avellana	40	11.5	0.001	0.001	0.001
Pteridium aquilinum	20	9.3	-0.003	0.002	0.001
Stellaria holostea	10	2.0	0.111	-0.012	0.0
Scrophularia nodosa	20	17.0	0.001	0.000	-0.0
Juncus effusus	30	2.5	0.021	-0.009	-0.0
Cirsium arvense	10	1.6	-0.091	0.009	-0.001
Plantago major	10	1.6	-0.132	0.013	-0.002
Prunella vulgaris	40	0.5	-0.001	-0.002	-0.002
Lonicera periclymenum	10	3.7	0.090	-0.012	-0.002
Hyacinthoides non-scripta	10	2.7	0.105	-0.016	-0.004
Juglans regia	10	2.0	0.002	-0.005	-0.005
Hedera helix	10	7.8	0.086	-0.015	-0.005
Crataegus monogyna	100	0.0	-	-	-0.008
Melica uniflora	10	3.6	0.106	-0.021	-0.009
Arum maculatum	30	3.7	0.012	-0.020	-0.010
Ranunculus ficaria	100	0.0	-	-	-0.011
Ligustrum vulgare	40	3.4	-0.011	-0.012	-0.012
Quercus robur	20	17.4	0.021	-0.020	-0.012
Solanum dulcamara	20	3.5	0.015	-0.021	-0.015
Acer pseudoplatanus	40	8.9	-0.014	-0.015	-0.015
Polygonatum multiflorum	10	7.9	0.063	-0.034	-0.015
Galeopsis tetrahit	100	0.0	-	-	-0.016
Ribes rubrum	100	0.0	-	-	-0.018

Espèce	Seuil	ΔAIC	Pente(S<seuil)	Pente(S>seuil)	Pente(Ho)
Ilex aquifolium	40	0.7	-0.018	-0.018	-0.018
Geranium robertianum	30	7.4	0.008	-0.030	-0.018
Castanea sativa	30	10.7	0.015	-0.034	-0.020
Prunus laurocerasus	100	0.0	-	-	-0.021
Digitalis purpurea	20	8.8	-0.111	-0.017	-0.036
Viscum album	100	0.0	-	-	-0.036
Anthriscus sylvestris	20	7.4	-0.104	-0.030	-0.044
Symphytum officinale	20	1.8	-0.049	-0.048	-0.048

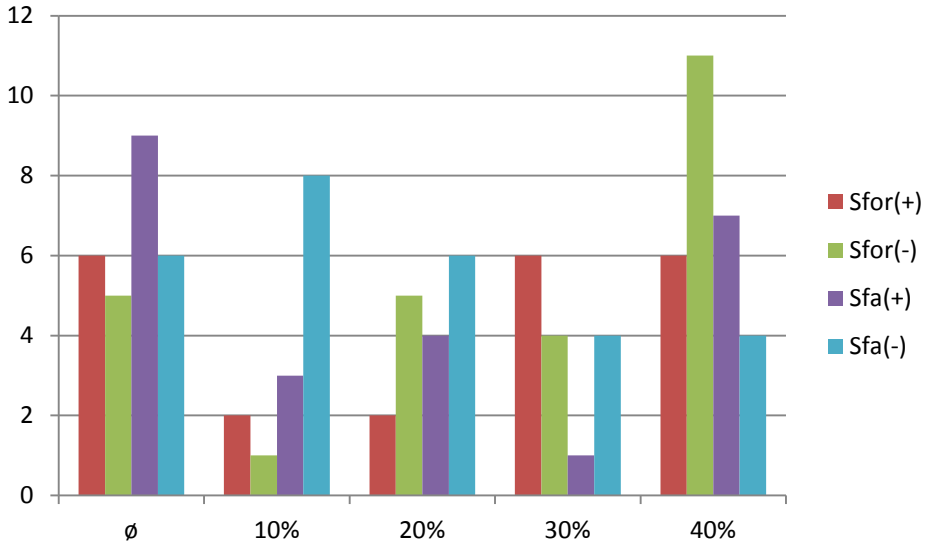

Figure 14. Nombre d'espèces présentant une réponse (positive + ou négative -) à la surface forestière actuelle totale (Sfor) ou seulement de forêt ancienne (Sfa). Cette réponse peut être linéaire (ø) ou non linéaire (pente différente de part et d'autre du seuil ; seuil en % de la surface totale dans un rayon d'1 km autour du centre du relevé).

2.4.3. Effet de la distance à la forêt ancienne en forêt récente

La seconde série a été restreinte aux relevés réalisés en forêt récente (usage non forestier sur la carte des Chasses royales). Par rapport à la première série, l'objectif de cette série était d'étudier pour la flore présente dans des boisements récents et très récents, l'influence de la distance à la forêt ancienne, en échelle linéaire ou logarithmique.

Comme pour la première série, les modèles testés (n=45) permettaient de prendre en compte une éventuelle influence (1) de la station (acidité et humidité) et de la localisation du relevé (coordonnées spatiales), (2) de la surface urbanisée et forestière (totale ou restreinte seulement à la forêt ancienne >1737) et (3) de l'ancienneté du boisement (récent ou très récent), en plus de la distance à la forêt ancienne. L'analyse a porté sur les mêmes 178 espèces que précédemment, sur les 937 relevés de plus de cinq espèces en forêt récente (206 en forêt récente -établie entre 1770 et 1830-, 731 en forêt très récente,-établie après 1830-).

Le Tableau 13 fait la synthèse des Tableaux 14 et 15 qui reportent pour chaque espèce les résultats uniquement pour les facteurs d'intérêt (ancienneté du boisement, distance à la forêt ancienne la plus proche, réponse à la surface forestière).

La distance à la forêt ancienne est retenue pour une grande majorité d'espèces (n=127), le plus généralement l'influence est linéaire mais pour 25 espèces, celle-ci s'apparente plus à une relation logarithmique.

Pour 102 plantes, même si cet effet varie selon l'ancienneté du boisement, cet effet est univoque. Pour 93 d'entre elles, la magnitude de l'effet ne diffère pas selon l'ancienneté du boisement ; pour 25 autres, la direction de l'effet varie selon que le boisement est récent ou très récent. A l'exception de ces espèces au comportement équivoque, le nombre de plantes plus fréquentes à proximité des forêts anciennes est nettement supérieur à celui de plantes plus fréquentes loin des forêts anciennes (n=66 versus n=36).

Pour quatre espèces dites de forêt ancienne, le meilleur modèle n'inclut pas la distance à la forêt ancienne et même pour six autres, l'espèce est plus fréquente loin des forêts anciennes ! Cette observation renforce l'idée qu'il est délicat d'extrapoler spatialement les listes de forêt ancienne. Néanmoins, 26 espèces de forêt anciennes montrent bien le patron attendu de baisse de leur fréquence au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la forêt ancienne. L'Anémone sylvie (*Anemone nemorosa*) peut être ajoutée à la liste car si elle n'est pas plus fréquente près des boisements anciens dans les boisements antérieurs à 1830, elle est en revanche nettement plus fréquente à proximité des bois anciens dans les boisements postérieurs à 1830.

Tableau 13. Résumé de la réponse de la flore en forêt récente à l'ancienneté du boisement (forêt récente FR ou très récente FTR) et à la distance à la forêt ancienne la plus proche (sans transformation ou en logarithme).

		Réponse à la distance							
		+	+/+	+/-	-/+	-/-	-	ø	Total
Age	FR<FTR	8	3	5	6	4	5	6	37
	FTR<FR	1	0	2	12	2	12	6	35
	FR=FTR	24	0	0	0	0	43	39	106
	Total	33	3	7	18	6	60	51	178

*Les marques (+/+, +/-, -/+ et -/-) indiquent que l'interaction ancienneté*distance a été retenue. Dans ce cas, le premier signe indique la pente de la relation avec la distance à la forêt ancienne dans les boisements récents tandis que le second donne la pente pour les boisements très récents. Une espèce limitée par la dispersion devrait être plus fréquente en forêt récente que très récente (FTR<FR, voire FTR=FR), être plus fréquente à proximité d'une forêt ancienne (-, -/-), en particulier en forêt très récente (-/-, voire +/-). Les espèces potentiellement limitées par la dispersion sont à rechercher dans les cellules grisées, et ce d'autant plus que le gris est intense.*

Tableau 14. Réponse à l'ancienneté des boisements en forêt récente (< ou > 1840), à la distance à la forêt ancienne la plus proche (en interaction potentielle avec l'ancienneté du boisement), à la surface forestière actuelle (Sfor : forêt ancienne +forêt récente ; Sfa forêt ancienne seulement).

Espèce	$Age_{>1840}$	distFA	$distFA_{>1840}$	Sfor	Sfa
Juglans regia	0.921	-	-	-	-
Convallaria majalis	0.586	-	-	-	-
Rumex obtusifolius	0.371	-	-	-	-
Calystegia sepium	0.297	-	-	-	-
Dryopteris carthusiana	0.133	-	-	-	-
Prunus laurocerasus	0.078	-	-	-	-
Viburnum opulus	-0.010	-	-	-	-
Ribes rubrum	-0.030	-	-	-	-
Scrophularia nodosa	-0.125	-	-	-	-
Poa annua	-0.202	-	-	-	-
Chaerophyllum temulum	-0.209	-	-	-	-
Aesculus hippocastanum	-0.266	-	-	-	-
Potentilla erecta	-	0.0010	-	-	-
Lysimachia vulgaris	0.680	0.0010	-0.0007	-	-
Scrophularia auriculata	-	0.0010	-	-	-
Lycopus europaeus	-	0.0009	-	-	-
Holcus mollis	-	0.0009	-	-	-
Buddleja davidii	-	0.0008	-	-	0.002
Solanum dulcamara	-	0.0008	-	-	-
Senecio jacobaea	-	0.0008	-	-	0.008
Lotus pedunculatus	-0.214	0.0008	-0.0010	-	-
Carex remota	-	0.0008	-	-	0.028
Lythrum salicaria	0.782	0.0007	0.0000	-	-
Digitalis purpurea	-0.337	0.0007	-0.0014	-	-
Heracleum sphondylium	-	0.0007	-	0.002	-
Hedera helix	0.420	0.0007	-0.0008	-	-
Epipactis helleborine	-	0.0007	-	-	-
Salix cinerea	-	0.0007	-	0.000	-
Alnus glutinosa	0.098	0.0007	-	-	-
Pinus sylvestris	0.507	0.0006	-0.0016	-	-
Salix alba	2.179	0.0005	-	-0.049	-
Lonicera xylosteum	2.179	0.0005	-	-0.049	-
Rosa canina (Groupe)	0.106	0.0005	-	-	-
Plantago lanceolata	-	0.0004	-	-	-
Viscum album	0.640	0.0004	-	-	-
Crataegus monogyna	-	0.0003	-	0.016	-
Ulmus minor	0.393	0.0003	-	-	-
Milium effusum	0.221	0.0003	-0.0016	-	-
Hypericum pulchrum	0.409	0.0002	0.0005	-	-
Potentilla reptans	-	0.0002	-	-	-
Cirsium arvense	-	0.0002	-	-	-
Cirsium palustre	-	0.0001	-	-	-0.015

Espèce	$Age_{>1840}$	distFA	$distFA_{>1840}$	Sfor	Sfa
Taxus baccata	1.210	0.0001	0.0003	-	-
Holcus lanatus	-	0.0001	-	-	-
Equisetum arvense	-0.134	0.0001	-	-	-
Arctium lappa	-	0.0001	-	-	-0.014
Dryopteris dilatata	-	-0.0000	-	-	-
Picris hieracioides	-	-0.0000	-	-	-
Erica cinerea	0.724	-0.0000	-	0.021	-
Rubus fruticosus	-0.449	-0.0001	-0.0005	-	-
Angelica sylvestris	0.037	-0.0001	0.0006	-	-
Chelidonium majus	-	-0.0001	-	-	-
Salix caprea	-0.261	-0.0001	0.0004	-	-
Quercus robur	0.178	-0.0001	-0.0008	-	-
Iris pseudacorus	-	-0.0001	-	-	-
Geranium robertianum	-	-0.0002	-	-	-
Juncus effusus	-	-0.0002	-	0.006	-
Verbena officinalis	-0.164	-0.0002	-	-	-
Torilis japonica	-	-0.0002	-	-	-
Phragmites australis	-0.485	-0.0003	-	-0.002	-
Stellaria media	-	-0.0003	-	-	-
Juncus conglomeratus	0.507	-0.0003	-0.0019	-	-
Galium aparine (Groupe)	0.185	-0.0003	0.0008	-	-
Taraxacum campylodes	-	-0.0004	-	-	-
Athyrium filix-femina	-	-0.0004	-	0.020	-
Viola odorata	0.042	-0.0004	0.0007	-	-
Artemisia vulgaris	0.740	-0.0004	-	-0.023	-
Hypericum perforatum	-	-0.0004	-	-	-0.006
Fraxinus excelsior	-	-0.0004	-	-0.002	-
Ligustrum vulgare	-	-0.0004	-	0.017	-
Veronica hederifolia	-	-0.0005	-	-	-
Poa nemoralis	-	-0.0005	-	-	-0.004
Prunella vulgaris	-	-0.0005	-	-	-0.003
Rosa arvensis	-	-0.0006	-	-	-
Geum urbanum	-0.064	-0.0006	-	-0.022	-
Prunus avium	-0.404	-0.0006	-	-0.025	-
Melica uniflora	-0.440	-0.0006	-0.0015	-	-
Acer platanoides	-	-0.0007	-	-	-
Circaea lutetiana	-	-0.0007	-	0.023	-
Tilia platyphyllos	-	-0.0007	-	0.009	-
Sorbus torminalis	-	-0.0007	-	0.020	-
Viola riviniana	0.549	-0.0007	-0.0001	-	-
Ilex aquifolium	-	-0.0007	-	-0.019	-
Arum maculatum	-0.350	-0.0007	-	-0.019	-
Juncus tenuis	-	-0.0008	-	0.029	-
Rumex sanguineus	-	-0.0009	-	-	-
Alliaria petiolata	-0.140	-0.0010	0.0007	-	-

Espèce	$Age_{>1840}$	distFA	$distFA_{>1840}$	Sfor	Sfa
Betula alba	-	-0.0011	-	-	-
Carex pilulifera	-	-0.0012	-	-	-0.010
Mercurialis perennis	-	-0.0012	-	-	-0.009
Poa trivialis	-0.434	-0.0012	0.0012	-	-
Eupatorium cannabinum	0.023	-0.0012	0.0020	-	-
Lonicera periclymenum	-	-0.0013	-	0.007	-
Hyacinthoides non-scripta	-	-0.0015	-	-	-
Lamium album	0.312	-0.0015	0.0019	-	-
Trifolium repens	0.387	-0.0016	0.0010	-	-
Carpinus betulus	-	-0.0017	-	0.028	-
Geranium robertianum	-0.130	-0.0018	0.0006	-	-
Fragaria vesca	-0.458	-0.0019	0.0005	-	-
Duchesnea indica	-0.762	-0.0021	0.0019	-	-
Carex flacca	-0.313	-0.0021	0.0020	-	-
Polygonatum multiflorum	-	-0.0022	-	-0.015	-
Epilobium hirsutum	-1.257	-0.0022	0.0025	-	-
Vicia sepium	0.235	-0.0024	-	-	-
Luzula forsteri	-1.443	-0.0025	-	-	-
Stellaria holostea	-0.891	-0.0028	-	-0.020	-
Symphytum officinale	-0.659	-0.0028	0.0034	-	-
Euphorbia amygdaloides	-	-0.0028	-	0.023	-
Potentilla sterilis	-	-0.0034	-	-	-
Mycelis muralis	-	-0.0037	-	-	-
Trifolium pratense	-0.185	-0.0040	0.0043	-	-
Cirsium vulgare	-1.071	-0.0043	0.0047	-	-

En gras, espèces de forêt ancienne sensu Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a). Les espèces sont rangées par coefficient décroissant associé à la distance à la forêt ancienne la plus proche. Ne figurent pas les espèces ne répondant qu'à la station et à la localisation géographique du relevé (n=51).

Tableau 15. Réponse à l'ancienneté des boisements en forêt récente (< ou > 1840), à la distance à la forêt ancienne la plus proche **en échelle log** (en interaction potentielle avec l'ancienneté du boisement), à la surface forestière actuelle (Sfor : forêt ancienne +forêt récente ; Sfa forêt ancienne seulement). Les espèces sont rangées par coefficient décroissant associé à la distance à la forêt ancienne la plus proche.

Espèce	$Age_{>1840}$	distFA	$distFA_{>1840}$	S_{for}	S_{fa}
Molinia caerulea	-	0.398	-	-	0.018
Bromus sterilis	-	0.305	-	-	0.011
Anthriscus sylvestris	0.173	0.293	-	-	-
Humulus lupulus	-	0.281	-	-	-0.004
Populus tremula	-	0.275	-	-	0.022
Galeopsis tetrahit	-	0.130	-	-	-0.012
Sambucus nigra	-	0.130	-	-	-0.015
Anemone nemorosa	2.631	0.087	-0.718	-	-
Acer pseudoplatanus	-	-0.004	-	-	0.000
Lapsana communis	0.439	-0.013	-	-	-0.010
Viburnum lantana	0.006	-0.075	-	-	-0.050
Teucrium scorodonia	-	-0.117	-	-	0.001
Calluna vulgaris	-	-0.120	-	-	-0.013
Pteridium aquilinum	-	-0.140	-	-	0.011
Brachypodium sylvaticum	-0.033	-0.166	-	-	-
Carex sylvatica	-	-0.175	-	-	-0.006
Tilia cordata	-	-0.180	-	-	-
Dryopteris filix-mas	1.098	-0.226	-0.259	-	-
Agrostis capillaris	-	-0.251	-	-	-0.006
Ranunculus ficaria	-0.309	-0.266	-	-	-
Ajuga reptans	-	-0.343	-	-	-0.008
Corylus avellana	-0.145	-0.373	-	-	-0.037
Deschampsia flexuosa	-0.750	-0.439	-	-	0.001
Fagus sylvatica	-	-0.453	-	-	0.020
Castanea sativa	-1.223	-0.819	-	-	-0.012

En gras, espèces de forêt ancienne sensu Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a).

2.4.4. Effet de la défragmentation forestière sur la flore en forêt ancienne

La dernière série a porté sur l'effet potentiel de la défragmentation forestière sur la flore des boisements anciens. L'hypothèse est que ces nouveaux boisements peuvent jouer un rôle de sources secondaires de recolonisation, même moins important que les fragments anciens.

Les analyses porte sur 868 relevés effectués en forêt ancienne et toujours avec au moins cinq espèces relevées et sur les 178 espèces des analyses précédentes et en contrôlant les conditions stationnelles, géographiques et la surface forestière.

Il ressort de ces analyses que la forêt récente ne semble pas jouer de rôle manifeste de stabilisation des communautés végétales dans les fragments anciens pour la majorité des espèces étudiées (l'effet n'est pas retenu pour 126 des 178 espèces, Tableau 16). Pour les 52 restantes, l'effet semble finalement plutôt négatif puisque seulement 12 espèces voient leur fréquence en forêt ancienne augmenter quand la surface de forêt récente est importante autour du point. Seulement trois espèces sont plus fréquentes à la fois quand la surface de forêt ancienne et récente augmentent. Parmi elles figurent deux plantes de forêt ancienne, *Ajuga reptans* et *Euphorbia amygdaloides* (Tableau 17).

Tableau 16. Répartition des espèces en fonction de leur réponse à la surface de forêt ancienne et à celle de forêt récente (la surface actuelle est la somme des deux). Synthèse du Tableau 17.

		Réponse à la surface de forêt récente			
		+	-	0	*Total*
Réponse à la surface de forêt ancienne	+	3	3	29	*35*
	-	0	17	32	*49*
	0	9	20	65	*94*
	Total	*12*	*40*	*126*	*178*

Tableau 17. Réponse de la flore à la surface forestière ancienne et récente.

Espèce	Sfa	Sfr
Espèces réagissant à la surface de forêt ancienne uniquement		
Potentilla reptans	0.0465	-
Plantago major	0.0348	-
Pinus sylvestris	0.0314	-
Calystegia sepium	0.0302	-
Potentilla erecta	0.0263	-
Lycopus europaeus	0.0257	-
Trifolium pratense	0.0223	-
Equisetum arvense	0.0216	-
Lysimachia vulgaris	0.0213	-
Cirsium arvense	0.0197	-
Rumex obtusifolius	0.0196	-
Lythrum salicaria	0.0187	-
Sorbus torminalis	0.0182	-
Carex pendula	0.0162	-
Teucrium scorodonia	0.0147	-
Fragaria vesca	0.0128	-
Pteridium aquilinum	0.0119	-
Populus tremula	0.0113	-
Tilia platyphyllos	0.0107	-
Lapsana communis	0.0106	-
Circaea lutetiana	0.0103	-
Viola riviniana	0.0097	-
Anemone nemorosa	0.0094	-
Athyrium filix-femina	0.0090	-
Convallaria majalis	0.0090	-
Eupatorium cannabinum	0.0086	-
Calluna vulgaris	0.0085	-
Fagus sylvatica	0.0069	-
Juncus tenuis	0.0065	-
Quercus robur	-0.0077	-
Hedera helix	-0.0082	-
Geranium robertianum	-0.0088	-
Epilobium hirsutum	-0.0095	-
Juncus effusus	-0.0100	-
Dryopteris filix-mas	-0.0106	-
Poa nemoralis	-0.0116	-
Rosa canina (Groupe)	-0.0128	-
Hyacinthoides non-scripta	-0.0128	-
Ranunculus ficaria	-0.0141	-
Picris hieracioides	-0.0142	-
Galeopsis tetrahit	-0.0157	-
Acer pseudoplatanus	-0.0171	-
Ribes rubrum	-0.0184	-

Espèce	Sfa	Sfr
Dryopteris carthusiana	-0.0185	-
Melica uniflora	-0.0188	-
Anthriscus sylvestris	-0.0214	-
Prunus laurocerasus	-0.0220	-
Tamus communis	-0.0222	-
Ulmus minor	-0.0223	-
Castanea sativa	-0.0227	-
Salix alba	-0.0227	-
Dryopteris dilatata	-0.0231	-
Arum maculatum	-0.0244	-
Ilex aquifolium	-0.0248	-
Buddleja davidii	-0.0262	-
Tanacetum vulgare	-0.0285	-
Polygonatum multiflorum	-0.0292	-
Duchesnea indica	-0.0343	-
Symphytum officinale	-0.0353	-
Viscum album	-0.0489	-
Juglans regia	-0.0808	-
Espèces réagissant à la surface de forêt récente uniquement		
Viburnum opulus	-	0.0574
Scrophularia auriculata	-	0.0492
Phragmites australis	-	0.0459
Angelica sylvestris	-	0.0426
Lonicera xylosteum	-	0.0401
Lamium album	-	0.0390
Epipactis helleborine	-	0.0273
Stachys sylvatica	-	0.0194
Deschampsia flexuosa	-	0.0183
Scrophularia nodosa	-	-0.0150
Rumex sanguineus	-	-0.0191
Hypericum pulchrum	-	-0.0207
Prunella vulgaris	-	-0.0239
Artemisia vulgaris	-	-0.0242
Rubus caesius	-	-0.0245
Lolium perenne	-	-0.0265
Taraxacum campylodes	-	-0.0273
Poa trivialis	-	-0.0282
Senecio jacobaea	-	-0.0287
Carex flacca	-	-0.0298
Dactylis glomerata	-	-0.0314
Hypericum perforatum	-	-0.0317
Plantago lanceolata		-0.0335
Sonchus asper		-0.0383
Carex remota	-	-0.0398
Arctium lappa	-	-0.0454

Espèce	Sfa	Sfr
Galium palustre	-	-0.0464
Taxus baccata	-	-0.0464
Bromus sterilis	-	-0.0494
Espèces réagissant à la fois à la surface de forêt ancienne et de forêt récente		
Molinia caerulea	0.0452	0.0321
Lotus pedunculatus	0.0283	-0.0338
Ajuga reptans	0.0206	0.0204
Euphorbia amygdaloides	0.0177	0.0231
Trifolium repens	0.0159	-0.0337
Quercus petraea	-0.0064	-0.0196
Geum urbanum	-0.0089	-0.0257
Agrostis capillaris	-0.0125	-0.0303
Urtica dioica	-0.0128	-0.0235
Holcus lanatus	-0.0138	-0.0444
Moehringia trinervia	-0.0156	-0.0346
Aesculus hippocastanum	-0.0162	-0.0360
Holcus mollis	-0.0169	-0.0405
Carex pilulifera	-0.0179	-0.0262
Corylus avellana	-0.0218	-0.0275
Digitalis purpurea	-0.0241	-0.0376
Prunus avium	-0.0260	-0.0255
Robinia pseudoacacia	-0.0264	-0.0315
Sambucus nigra	-0.0341	-0.0420
Galium aparine (Groupe)	-0.0350	-0.0265
Tilia cordata	-0.0369	-0.0310
Silene latifolia	-0.0461	-0.0844

En gras, espèces de forêt ancienne sensu Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a).

2.4.5. Cas des espèces exotiques

Dans le lot de 178 espèces étudiées, figurent 10 plantes naturalisées dont six arbustes/arbres (Robinier, Châtaignier, Marronnier, Noyer commun, Laurier-cerise, If). Dans la perspective de la préservation de la flore indigène, il est intéressant de voir dans quelle mesure ces espèces profitent de la connectivité forestière.

Le Tableau 18 fait la synthèse des trois séries d'analyses précédentes pour ces espèces. Tous relevés confondus, seul le Jonc fin (*Juncus tenuis*) est plus fréquent dans les secteurs les plus boisés, un patron que l'on retrouve également lorsque l'on restreint l'analyse soit aux relevés faits en boisements récents, soit aux boisements anciens. Si l'on ajoute le fait que le Jonc fin est plus fréquent près des boisements anciens, cette espèce devrait bénéficier du vieillissement des boisements récents et de la défragmentation forestière. Néanmoins, cette espèce ne pousse pas au cœur des peuplements, elle est cantonnée aux chemins herbeux et bords de fossés, d'où elle peut localement déborder sur les premiers mètres des cloisonnements.

Toutes les autres espèces réagissent négativement à la surface forestière ou y sont indifférentes, hormis le Buddleia (*Buddleja dividii*) en forêt récente où il est d'autant plus fréquent que la surface en forêt ancienne est importante. Nous ne pensons pas que cette relation soit véritable notamment parce qu'elle est aussi plus fréquente loin de la forêt ancienne. Cette relation reflète probablement un autre facteur non pris en compte, comme peut-être la distance à une voie ferrée, l'arbuste poussant très fréquemment le long des voies. Pour les relevés faits en forêt ancienne, l'arbuste est au contraire plus rare s'il y a beaucoup de forêt ancienne dans le paysage, ce qui renforce l'idée que la surface de forêt ancienne a peu d'influence pour cette espèce non forestière.

En revanche, il apparaît clairement que toutes ces espèces sont favorisées par l'artificialisation des sols, soit que ces terrains perturbés leurs sont plus favorables, soit qu'elles sont introduites plus fréquemment dans ces secteurs, ce qui représente autant de sources potentielles de propagules.

Tableau 18. Synthèse des résultats des analyses pour les plantes naturalisées.

Espèce	Série 1 : tous relevés				Série 2 : forêt récente				Série 3 : forêt ancienne	
	Type	Urbain	Sfor	Sfa	FR/FTR	distFA	Sfor	Sfa	Sfa	Sfr
Aesculus hippocastanum					FR>FTR				-	-
Buddleja davidii	(FA)					+		+	-	
Castanea sativa	?	-		-	FR>FTR	-		-	-	
Duchesnea indica		+			FR>FTR	-			-	
Juglans regia	(FA)			-					-	
Juncus tenuis	(FA)		+			-	+		+	
Prunus laurocerasus	FA	+		-	FTR>FR				-	
Reynoutria japonica		+								
Robinia pseudoacacia	(FR)	+	-						-	-
Taxus baccata	?	+			FTR>FR	+				-

2.4.6. Conclusions sur la réponse de la flore au cœur du Bassin parisien

Ces analyses centrées sur le cœur du Bassin parisien nécessitent certaines vérifications, notamment concernant la sensibilité des résultats au contrôle spatial et stationnel. Néanmoins plusieurs résultats semblent suffisamment robustes pour être rappelés ici.

Des différences marquées de conditions édaphiques existent entre forêts récentes et anciennes, que ces différences soient originelles ou le résultat de fertilisation passée par l'agriculture. Ce constat, retrouvé dans pratiquement tous les volets du projet, signifie que la différence de fréquence des espèces entre forêts anciennes et récentes ne permet pas de conclure que les espèces plus fréquentes en forêt ancienne sont limitées par la dispersion. Or la totalité des espèces étudiées réagissent à la nature des sols.

Les analyses visant à mettre en évidence des effets de seuil sur la réponse à la surface forestière ont montré que ces effets étaient fréquents et que l'effet bénéfique était perceptible dès les premiers % de forêt recouvrée.

L'argument comme quoi l'amélioration des connectivités écologiques profitera surtout aux espèces invasives n'est pas supporté par nos analyses : hormis *Juncus tenuis*, la distribution des autres espèces naturalisées étudiées ne semble pas influencée par la connectivité. La connectivité pourrait même limiter la distribution des espèces les moins compétitrices en conditions forestières, par exclusion par la flore forestière indigène.

Il n'existe pas encore de liste officielle de plantes TVB. Une alternative serait d'utiliser les listes de forêts anciennes, dont il a été démontré qu'elles semblent plutôt limitées par la dispersion que par des conditions de sols. Néanmoins, les listes actuelles d'espèces de forêt ancienne se basent essentiellement sur un différentiel de fréquence entre boisements anciens et récents, sans contrôle stationnel la plupart du temps. Nos trois séries d'analyses, mixant puis analysant séparément les relevés en forêt ancienne et récente, permettent de restreindre la liste. Au final, nous proposons une liste de 22 espèces forestières communes qui pourraient être de bonnes candidates, au moins dans le secteur d'étude (Tableau 19). Cette liste comporte 14 espèces répertoriées par Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a), ce qui suggère que cette liste pourrait avoir une plus grande validité géographique, modulo certains ajustements. Il sera notamment utile de vérifier la justesse de cette proposition grâce au modèle métapopulationnel en cours de développement.

Tableau 19. Proposition d'espèces TVB (présomption de limitation de la distribution par la dispersion). La liste est celle de la catégorie FA du Tableau 8.

Espèce	Classement	Espèce	Classement
Anemone nemorosa	1	*Carex flacca*	*3*
Juncus conglomeratus	1	***Cornus sanguinea***	*3*
Melica uniflora	1	*Epilobium hirsutum*	*3*
Milium effusum	1	*Epilobium parviflorum*	*3*
(Quercus robur)	1	*Eupatorium cannabinum*	*3*
Ajuga reptans	2	***Fragaria vesca***	*3*
Athyrium filix-femina	2	*Geranium robertianum*	*3*
Carex pilulifera	2	*Holcus mollis*	*3*
Carex sylvatica	2	*Lotus pedunculatus*	*3*
Carpinus betulus	2	*Plantago major*	*3*
Corylus avellana	2	*Poa annua*	*3*
Dryopteris dilatata	2	*Polygonum hydropiper*	*3*
Euphorbia amygdaloides	2	*Prunus laurocerasus*	*3*
Fagus sylvatica	2	***Quercus petraea***	*3*
Hyacinthoides non-scripta	2	*Rubus caesius*	*3*
Juncus effusus	2	*Solanum dulcamara*	*3*
Lonicera periclymenum	2	*Sonchus asper*	*3*
Potentilla sterilis	2	*Veronica chamaedrys*	*3*
Prunus avium	2	*Veronica officinalis*	*3*
Rumex sanguineus	2	*Galeopsis tetrahit*	*4*
Teucrium scorodonia	2	*Holcus lanatus*	*4*
Tilia cordata	2		
Tilia platyphyllos	2		
(Verbena officinalis)	2		

Classement 1 : effet négatif de la distance à la forêt ancienne, surtout en forêt très récente ; 2 : effet négatif de la distance de même magnitude entre forêt récente et très récente ; 3 : pas d'effet de la distance ou effet négatif plus marqué en forêt récente qu'en forêt très récente ; 4 : effet positif de la distance. Seules les espèces figurant dans les catégories 1 et 2 semblent de bonnes candidates comme espèces TVB. Les espèces entre parenthèses posent question sur leur caractère indicateur (Q. robur comme espèce des milieux frais ou pionnier, Verbena officinalis comme espèce non forestière). En gras, espèces de forêt ancienne sensu Hermy et al. (1999) ou Dupouey et al. (2002a).

2.5. Approche métapopulationnelle

2.5.1 Théorie des métapopulations et estimation de la dispersion des organismes

La capacité de dispersion des espèces est un trait qui conditionne leur capacité à coloniser de nouveaux milieux dans des habitats naturels fragmentés par l'Homme. La théorie des métapopulations est une alternative aux protocoles coûteux d'estimation de ces taux de dispersion (méthodes de capture-recapture, méthodes génétiques). Une "métapopulation" est un ensemble de populations d'une espèce réparties au sein d'un paysage fragmenté et qui échangent des individus (ou des graines) par dispersion.

De nombreux types de modèles de métapopulations existent, parmi lesquels les modèles stochastiques d'occupation de patchs (SPOM en anglais, Ovaskainen & Hanski 2004). Dans ces modèles, l'occupation des différents patchs (=tâches d'habitat) du paysage au cours du temps est modélisée via une matrice de transition entre deux états possibles des patchs : vides ou occupés. Freckleton et Watkinson (2002) ont mis en doute l'applicabilité de la théorie des métapopulations aux plantes, arguant que la dichotomie habitat favorable (les patchs) - défavorable (la matrice) est parfois difficile à établir (mais voir Ouborg et Eriksson 2004). Cette dichotomie semble néanmoins avérée au moins pour les plantes forestières dont la distribution se limite aux seuls boisements, qui se présentent bien sous forme de patchs. D'ailleurs, plusieurs études ont utilisé la théorie des métapopulations dans l'analyse de dynamique de plantes (Verheyen et al. 2004, May et al. 2013).

Le modèle SPOM s'attache à calculer l'incidence, c'est-à-dire la probabilité d'occupation d'un patch à un instant donné, laquelle résulte de l'équilibre entre les probabilités de colonisation et d'extinction de l'espèce dans le patch.

2.5.2. Application de la théorie des métapopulations aux plantes du Bassin parisien

Nous ne mentionnerons ici que les éléments les plus importants. L'application d'un modèle de métapopulation aux données floristiques du projet n'était pas triviale pour plusieurs raisons.

D'une part, les deux bases de données ne couvrent pas une période de temps suffisante pour estimer de manière robuste le taux de colonisation et d'extinction locale (à l'échelle du patch). Or lorsque l'on ne dispose que d'un instantané de la distribution d'une espèce, cette seule information ne suffit plus pour estimer le taux de colonisation ; tout au plus ne peut on estimer que le rapport entre taux d'extinction et taux de colonisation (Levins 1969). Néanmoins, Verheyen et al. (2004) ont montré comment il était possible d'estimer ces paramètres en intégrant au modèle l'information sur l'ancienneté du patch, en faisant plusieurs hypothèses simplificatrices dont celle d'une dynamique constante (pas de prise en compte des patchs anciens qui ont disparus mais qui ont joué un rôle) et lente de la métapopulation (les occurrences au temps t sont très similaires à celles à t-1).

D'autre part, les inventaires floristiques n'ont porté la plupart du temps que sur une portion parfois minime des patchs, et non la totalité des patchs. A cela s'ajoute le fait qu'une partie non négligeable des boisements de la zone d'étude n'a été prospectée ni par l'IFN, ni le CBNBP. Ces problèmes ne se posaient pas dans l'étude de Verheyen et al (2004) où tous les patchs avaient été inventoriés et la flore recherchée sur l'intégralité de chaque patch.

Pour appliquer le modèle de métapopulation à nos données, le LISC de Clermont-Ferrand a donc développé à l'occasion du stage d'Adrien Lenfant un modèle intégrant, comme celui de Verheyen et al. (2004) l'ancienneté des patchs, mais prenant en compte les données manquantes. En ce sens, ce modèle, basée sur un calcul de pseudo-vraisemblance (i.e., calcul de vraisemblance approchée), est plus général et applicable aux données dont nous disposons.

Le modèle a été testé sur une zone circulaire de 50 km de rayon centrée sur Paris, qui intègre à la fois des zones fortement boisées et d'autres qui le sont très peu. Par ailleurs, le temps de calcul augmentant à peu près proportionnellement au carré du nombre de patchs du paysage, il était nécessaire de circonscrire la zone d'étude dans un premier temps.

Cette modélisation devait répondre à trois grandes questions :

- à partir des données floristiques et cartographiques disponibles, quels sont les paramètres des modèles de métapopulations qui peuvent être estimés et avec quelle précision ?
- quels rôles respectifs jouent la taille des habitats et les distances entre habitats dans les taux de colonisation et d'extinction estimés ?
- quelle sera la distribution future de la flore forestière prédite par ces modèles ?

2.5.3. Description du modèle

Les modèles de métapopulation sont basés sur l'estimation de deux paramètres clés, qui sont la probabilité pour un patch vide d'être colonisé (C) et pour un patch occupé de ne plus l'être (E) pour une période de temps donnée (souvent un pas de temps annuel mais pas nécessairement). L'état d'un patch (vide ou occupé) au temps t dépend donc de son état au temps t-1 et des probabilités C et E.
Les probabilités C et E peuvent elles-mêmes être des fonctions de caractéristiques propres au patch (dans notre cas, la qualité et la surface du patch) et de la connectivité du patch avec ses patchs voisins. Nous avons ainsi considéré :

- qu'un patch de grande surface aura moins de chance de voir ses populations s'éteindre qu'un patch de plus petite taille. Cet effet de la taille du patch sur E est intégré dans le modèle par deux paramètres σ et θ (si θ=0, alors la probabilité d'extinction est indépendante de la taille du patch),
- qu'un patch proche de patchs occupés aura une probabilité plus importante d'être colonisé qu'un patch qui en est éloigné. Cet effet de la connectivité sur C est intégré au modèle à travers les paramètres α et β (si α =0, alors la probabilité de colonisation est indépendante de la connectivité ; si β=0, seul le nombre de patchs voisin joue, indépendamment de leur proximité au patch considéré).

La modélisation jusqu'ici peut être considérée comme « neutre », en-ceci que la qualité du patch n'intervient pas, ou plutôt qu'elle est considérée comme constante entre patchs, ce qui revient à considérer que l'espèce ne manifeste pas de préférence environnementale.

Nous avons donc cherché à compléter ce modèle d'une vision « non neutre », en définissant un indice de qualité du patch vis-à-vis de l'espèce considérée. Nous avons repris la formule proposée par Verheyen et al. (2004) basée sur les écarts entre les valeurs indicatrices d'Ellenberg de l'espèce (qui traduisent la préférence stationnelle de l'espèce selon différents gradients écologiques) et les valeurs indicatrices moyennes (VIM) de la communauté (qui traduisent au mieux la réalité écologique au point de relevé). Les variables considérées sont l'acidité (Ellenberg R), la productivité (N) et l'humidité du sol(F), ainsi que la lumière arrivant au sol (L). Pour disposer de cet indice de qualité pour chaque patch, nous avons calculé les VIM d'Ellenberg R, N et F sur tous les points IFN (mais pas L, explications ci-dessous) puis nous avons extrapolé ces données spatialement (krigeage) et nous avons attribué à chaque patch la valeur estimée au centroïde du patch. Comme Verheyen et al (2004) cette approche fait l'hypothèse que ces caractéristiques stationnelles sont globalement invariantes dans le temps. Les données CBNBP ont été utilisées pour s'assurer de la qualité prédictive de l'extrapolation spatiale. En revanche, nous avons intégré l'ancienneté du patch dans le calcul de la VIM d'Ellenberg L, de sorte que cet indice soit égal à 9 à la création du patch et décroissent rapidement jusqu'à 1 au bout d'une cinquantaine d'années (valeur attribuée à tous les patchs anciens, déjà présents en 1840). Ce faisant, nous n'avons pas modélisé l'impact de la sylviculture (effet des coupes).

L'influence de la qualité des patchs sur les probabilités de colonisation et d'extinction a été modélisée à travers un cinquième paramètre λ identique pour C et E. Plus précisément, la modélisation a consisté à considérer qu'un habitat inhospitalier pour une espèce voit la distance « effective » le séparant du reste du réseau augmenter, et sa surface « effective » diminuer. Ainsi il devient plus difficile à coloniser, et l'espèce en question a plus de chance de s'éteindre lorsqu'elle l'occupe.

En pratique, pour chaque espèce, nous avons comparé huit modèles notamment d'un côté :

- le modèle complet neutre (α,β,θ,σ) aux modèles neutres simplifiés (α,θ,σ), (α,β,σ) et (α,σ)
- le modèle complet non neutre (α,β,λ,θ,σ) aux modèles non neutres simplifiés (α,λ,θ,σ), (α,β,λ,σ) et (α,λ,σ)

sur le principe suivant :

- pas d'effet de la qualité des patchs (modèles neutres) : λ = 0
- pas d'effet de la taille du patch sur la probabilité d'extinction : θ=0
- pas d'effet de la connectivité sur la probabilité de colonisation : β=0
- pas d'effet de la connectivité sur C, ni de la taille des patchs sur E : β= θ=0
-

NB : les paramètres α et σ servent de paramètres d'ajustement et sont donc laissés non contraints.

Enfin, les relevés floristiques de la base « Flora » du CBNBP couvrent des surfaces variables, de sorte que le degré d'exhaustivité du relevé à l'échelle du patch augmente avec la surface prospectée. Cette source de variabilité a été modélisée en introduisant un sixième paramètre (μ) lié à la surface prospectée selon une fonction puissance (arbitraire mais compatible avec la littérature).

2.5.4. Estimation des paramètres

La vision classique des SPOM (Hanski 1994) fait l'hypothèse d'un temps très long (quasi-stationnarité), car alors, les probabilités C et E ne dépendent plus du temps, et donc l'incidence (la probabilité d'occupation du patch à un instant donné) non plus. Or l'hypothèse de quasi-stationnarité, est antagoniste avec la vision dynamique du paysage. Dans une étude très similaire à la nôtre (flore forestière actuelle dans un paysage dynamique), Verheyen et al. (2004) ont proposé une généralisation de la fonction d'incidence d'Hanski en introduisant l'ancienneté des patchs. Les paramètres du modèle sont alors estimés par maximum de vraisemblance. L'une des limites de cette approche est qu'elle s'applique au cas où la flore est connue dans tous les patchs du paysage. Après un premier essai infructueux, une seconde approche d'estimation des paramètres du modèle a été développée, permettant de traiter des données incomplètes et de considérer que la qualité des patchs évolue également dans le temps. En ce sens, cette approche peut être vue comme une généralisation de celle de Verheyen et al. (2004).

Les modèles étant emboîtés, la comparaison entre modèles utilise « likelihood ratio test » (Hilborn et Mangel, 1997).

2.5.5. Mise en forme et sélection des variables

Le modèle a été testé en utilisant la carte forestière actuelle et celle de 1830. Nous avons fait l'hypothèse simplificatrice (dont il faudra évaluer ultérieurement l'importance) que la totalité des modifications du paysage a eu lieu à un seul et même instant, que l'on a placé en 1920 : nous avons donc considéré deux paysages fixes (1840-1920 et 1920-2000) qui se sont brusquement succédés en 1920. Nous avons aussi fait l'hypothèse que tous les patchs étaient matures dans le premier paysage, tandis que certains patchs « récents » étaient apparus dans le second. Nous avons ensuite considéré que des massifs adjacents et ayant la même ancienneté constituaient un seul et même patch.

Pour diminuer les temps de calcul, il a fallu simplifier les réseaux en ne retenant que les patchs de plus d'un ha (choix dont l'importance devra également être explorée ultérieurement). Les patchs de moins d'un ha contribuent peu à la surface forestière totale (à peu près 1%, Figure 15). La distance moyenne au plus proche voisin passe alors de 170m à 260m pour le réseau 1840-1920.

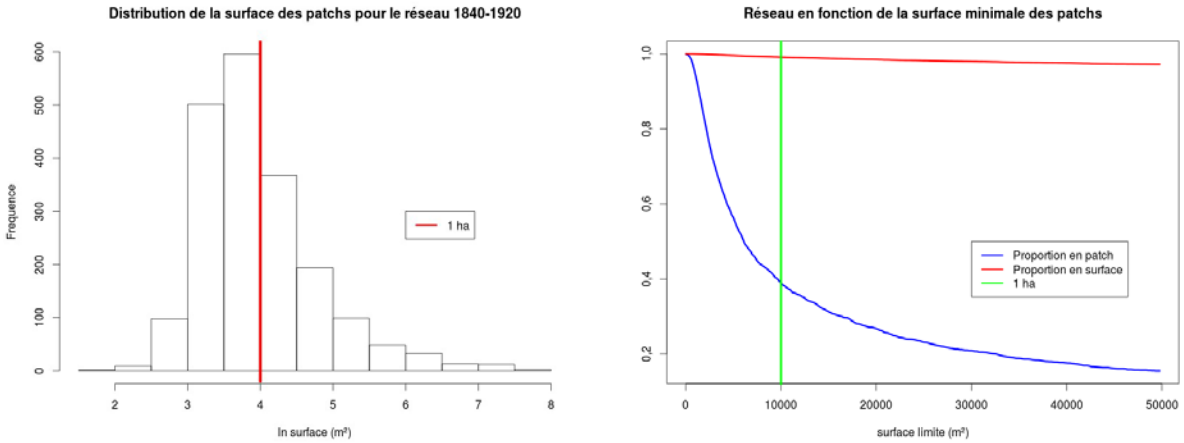

Figure 15. Distribution de la taille des patchs pour le réseau 1840-1920 et taille du réseau (en nombre de patchs et de surface cumulée) selon la surface minimale des patchs retenue.

Les données floristiques des deux jeux de données IGN et CBNBP ont été retenus à l'exception des relevés du CBNBP de surface unitaire (4.23 m²) qui ne correspondent pas à des relevés de communautés (relevé d'espèce).

2.5.6. Application des modèles neutres au cas de l'Anémone sylvie

La plupart des espèces ont une occurrence faible, entre 0 et 20%, l'espèce la plus présente l'est dans 83% des patchs échantillonnés. Le rapport d'Adrien Lenfant porte sur 38 espèces qui présentent une fréquence d'occurrence entre 20 et 80%, mais des erreurs dans le code de programmation du

modèle ont été détectées et les analyses n'ont pas pu être actualisées pour ce rapport, à l'exception de l'Anémone sylvie (*Anemone nemorosa*).

Par ailleurs, à ce stade, nous avons considéré que l'élaboration de modèles non-neutres était prématurée car l'interpolation spatiale (krigeage) des valeurs d'indices d'Ellenberg avec des co-variables environnementales pour estimer la qualité des patchs demandait également à être revue. Finalement, les résultats ci-dessus se limitent donc à l'Anémone sylvie et au **cas neutre**, c'est-à-dire que l'on ignorera l'effet des conditions environnementales sur la présence des espèces.

Le modèle nul consiste simplement à estimer la probabilité moyenne de colonisation et d'extinction sans effet ni de la taille, ni de la connectivité des patchs (soit β=θ=0), ce qui revient à estimer les paramètres de colonisation (α) et d'extinction (σ). Dans le cas de l'Anémone sylvie, le maximum de pseudo-vraisemblance pour ce modèle vaut 174. L'intervalle de crédibilité indique que si le paramètre de colonisation est bien estimé, celui d'extinction en revanche l'est nettement moins (Figure 16).

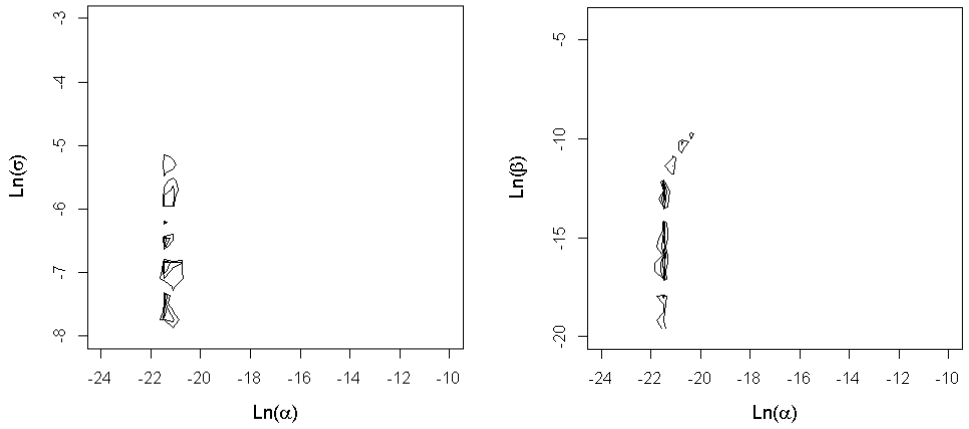

Figure 16. Intervalles de crédibilité de 50, 75 et 95%. Gauche : modèle nul. Droite : modèle avec effet de la distance aux patchs voisins sur la probabilité de colonisation.

Le fait de modéliser la probabilité de colonisation comme une fonction de la distance aux patchs voisins (en ne fixant plus β à 0) n'améliore pas le modèle (même valeur de maximum de pseudo-vraisemblance) : la probabilité de colonisation de l'Anémone sylvie semble ainsi indépendante de la proximité aux patchs voisins.

Si l'on simplifie le modèle encore, en faisant l'hypothèse que le taux d'extinction est nul (σ =0, ce qui revient à estimer uniquement α), le modèle nul ne se différencie pas du modèle simplifié (maximum de pseudo-vraisemblance). C'est donc le modèle sélectionné. Pour ce modèle, la valeur estimée pour α vaut : $4{,}2 * 10^{-10}$ (intervalle de crédibilité à 95% [$3{,}4.10^{-10}$; $5{,}3.10^{-10}$]) (Figure 17).

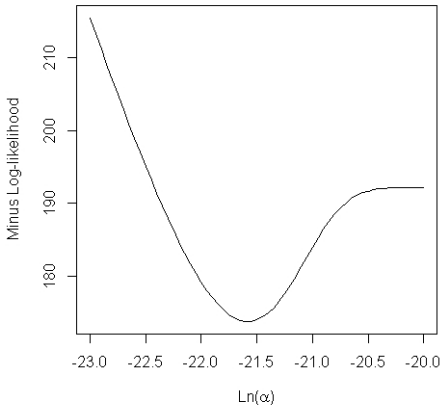

Figure 17. Profil de vraisemblance du modèle à un seul paramètre.

A noter, la probabilité de détection pour ce maximum de pseudo-vraisemblance vaut 0,10 pour la surface minimale échantillonnée de 173 m² (seulement 10% des espèces du patch sont recensées).

Ces résultats nous interpellent, et nous travaillons actuellement sur une zone élargie permettant de disposer de plus de relevés, ce qui devrait permettre d'augmenter la puissance des modèles (au détriment d'un temps de calcul plus long). Il faut donc pour l'instant les prendre plus pour des illustrations de la méthode que comme des résultats biologiquement fondés.

En admettant néanmoins que les résultats décrivent effectivement la réalité écologique, un intérêt de la méthode réside dans sa capacité prédictive. Ainsi en admettant que le paysage 1920-2000 prévale encore en 2050, il est possible de calculer l'incidence moyenne, c'est-à-dire la fréquence d'occurrence moyenne dans les patchs, dans le futur : le taux d'occupation des patchs passerait ainsi de 32% aujourd'hui à 49%, traduisant un crédit de colonisation pour cette espèce. Sachant que le « meilleur » modèle ne prévoit pas d'extinction locale et que la colonisation ne dépend pas de l'agencement des patchs, ce taux ne peut évidemment qu'augmenter au cours du temps. Si cette prédiction semble trop optimiste, il n'empêche que ces résultats suggèrent une forte tolérance à la perturbation chez l'Anémone des bois, qui fait qu'en dépit d'une capacité de dispersion (a priori) limitée, elle occupe une grande partie de l'Europe.

2.5.7. Conclusions - perspectives

L'approche métapopulationnelle offre plusieurs avantages par rapport à l'approche corrélative classique :

- elle offre un cadre conceptuel dynamique inférant la dynamique des espèces à partir de la dynamique spatiale, et modulable, comme la prise en compte d'une probabilité de détection différente de 1,
- elle permet de prédire la fréquence future des espèces et leur localisation, ce qui permet de localiser les points noirs dans les paysages, de quantifier des crédits de colonisation (comme l'anémone) ou des dettes d'extinction, du patch au paysage.

En revanche, en l'état, les premières applications posent différentes questions sur la fiabilité des résultats et les causes sous-jacentes (étendue spatiale, qualité et quantité des données floristiques, effet du nombre de cartes passées, du choix du seuil pour garder les patchs…). Le côté prometteur de la méthode nous a poussés à poursuivre la collaboration autour d'une thèse qui débutera à l'automne 2014.

Le premier objectif de cette thèse sera de valider cette méthode en explorant sa puissance et sa robustesse de manière détaillée, via l'analyse de métapopulations simulées. Une fois que le potentiel et les limites de cette approche seront bien compris, la thèse visera à reprendre les analyses initiées dans le cadre des projets Distrafor et DynIndic. Dans un second temps, la thèse visera à adapter la méthode pour aborder l'échelle régionale ou nationale (où il faut simplifier le réseau de patchs) en lien avec des scénarios climatiques ou de changement d'usage des sols. Une seconde piste d'amélioration sera d'inclure d'autres effets du paysage : perméabilité des zones non forestières (urbaines versus agricoles) et rôles des haies et chemins dans la dispersion entre patchs. Le modèle initial servira de modèle nul pour tester l'effet de ces différents éléments du paysage. Nous aurons donc une approche rigoureuse de construction progressive d'un modèle complexe de dynamique de métapopulation à l'échelle du paysage et de la région.

3. Volet 2. Quelle est l'importance de la surface, de l'isolement et de la continuité temporelle de l'habitat sur les coléoptères saproxyliques et la faune du sol ?

3.1. Préambule

Le volet 2 inclut l'analyse de l'importance relative pour la faune en paysage très fragmenté de la surface du fragment forestier, de son isolement, de son ancienneté, et de la qualité du fragment (humus, sol, station, stock de bois mort), par deux types d'approches :

- inter-spécifique, à travers l'étude des assemblages faunistiques (richesse, composition, groupes écologiques) des coléoptères saproxyliques volants ou aptères, coléoptères carabiques épigés, et de la faune du sol
- intra-spécifique, sur une sélection d'espèces des coléoptères saproxyliques volants, à travers la réponse en moyenne et variance d'un trait de dispersion aux variables d'isolement.

Ce volet comprend également une exploration des traits des espèces qui manifestent une sensibilité à la discontinuité spatiale et/ou à l'isolement.
L'étude des coléoptères carabiques et de la flore a été ajoutée au projet initial.

3.2. Jeux de données

3.2.1. Plans d'échantillonnages

Les secteurs choisis sont résolument des paysages agricoles avec boisements fragmentés ; à titre d'exemple, la surface moyenne des boisements sur le territoire sélectionné en Gâtinais-Puisaye est de 7ha. Les grands massifs forestiers (quelques milliers d'ha) les plus proches de ce secteur (Merry-Vaux à l'est, Montargis à l'ouest) sont à une dizaine de km. Dans le territoire des Coteaux de Gascogne, 3 secteurs : Gers et Aurignac (Dynafor), Lamothe (Ferme expérimentale de l'EI Purpan) ont été étudiés. Gers et de Lamothe sont respectivement distants d'environ 30 et 15 km du plus grand massif de secteur (FD de Bouconne, 2 500 ha) et le secteur d'Aurignac comprend deux « massifs » de 600 ha.

Dans ces 2 paysages à dominante agricole, d'environ 1000 km², dans le Gâtinais et la Puisaye au nord, et dans les Coteaux de Gascogne au sud, un plan d'échantillonnage a été établi par l'analyse multi-critères (taux de boisement dans un buffer de 2000m, surface, ancienneté selon la présence/absence sur les cartes d'Etat-major) des boisements. Cette pré-sélection SIG a été soumise à une étape de validation terrain, pour limiter le gradient de peuplement exploré (maturité et composition en essences).

Dans chaque région, le plan d'échantillonnage est constitué de 15 triplets de boisements, appariant spatialement un Grand boisement Ancien GA (>10ha), un Petit boisement Ancien PA (<3ha) et un Petit boisement Récent PR (<3ha). Un gradient d'isolement spatio-temporel est donc constitué des grands boisements anciens connectés aux petits boisements récents isolés.
Dans le Gâtinais, 129 placettes ont été positionnées dans 43 boisements dans un secteur dominé par les grandes cultures, pour 15 triplets (8 dans le Gâtinais et 7 dans le Puisaye). Deux boisements ont joué le rôle de GA dans 2 triplets différents. Dans les Coteaux de Gascogne, 135 placettes ont été mises en place dans 45 boisements pour 15 triplets. Chaque boisement est équipé de 3 placettes.

3.2.2. Protocoles

L'échantillonnage a eu lieu au cours du printemps (faune du sol) et de l'été 2012 (coléoptères saproxyliques et carabiques) sur l'ensemble des boisements. Chaque boisement a accueilli 3 points d'échantillonnage (Tableau 20).

L'échantillonnage des coléoptères saproxyliques a été effectué au moyen de 3 pièges d'interception aériens multidirectionnels par boisement, distants d'au moins 30m les uns des autres, suspendus à 1.5 m de haut et à au moins 20 m de la lisière externe. Le dispositif a été complété en Gâtinais seulement d'une récolte spécifique de taxons cryptiques, peu dispersifs, souvent aptères, terricoles et inféodés (adultes et larves) aux petites particules de bois mort gisant dans la litière et colonisées par de champignons (un groupe de Charançons saproxyliques, les Curculionidae Cryptorhynchinae). Le

prélèvement consiste en un tamisage de placeaux de litière riche en fragments ligneux, suivi d'une extraction de la faune ex-situ (Winkler-Berlese).

Dans chaque boisement, la macrofaune et la mésofaune du sol ont été échantillonnées de mi-mai à fin juin 2012, un début de printemps sec puis très pluvieux en avril et début mai n'ayant pas permis d'échantillonner plus tôt. Chaque point de prélèvement consiste en une station triangulaire équilatérale de 10 m de côté où a été échantillonné, à chaque pointe du triangle, la macrofaune du sol et au centre les collemboles. La macrofaune du sol est prélevée comme suit. Sur un carré de 20 cm de côté, la litière est triée à la main et toute la faune visible est prélevée. Ensuite, deux applications d'une solution de formol à 0,4% sont faites à un intervalle de 15 min et toute la faune visible est prélevée. Enfin le sol est trié sur une profondeur de 15 cm pour y prélever le reste de la faune visible du sol qui n'aurait pas été prélevée précédemment. Les animaux à exosquelette sont conservés dans de l'alcool absolu tandis que ceux à corps mou sont fixés dans du formol à 4% avant d'être transférés dans de l'alcool absolu. Les collemboles sont prélevés par une carotte de sol de 5 cm de diamètre et 8 cm de profondeur plus la litière. L'extraction des microarthropodes a été réalisée par berlèse et les animaux fixés dans l'alcool.
Par ailleurs, l'échantillonnage des coléoptères carabiques (3 pièges Barbers par boisement en 2012, associés aux pièges-vitres) et de la flore vasculaire (1 seul relevé floristique de 400 m² au printemps 2012) a été rajouté sur le dispositif du Gâtinais.

De manière très classique pour l'étude des insectes par piégeage, deux écueils ont été la demande d'autorisation de pose des pièges auprès des propriétaires (les boisements fragmentés et privés, même de très petite taille, ont souvent de multiples propriétaires qu'il est parfois difficile d'identifier ou de contacter) et la destruction de pièges (par malveillance humaine, ou par destruction due au sanglier pour les pièges à fosse). Les conditions climatiques très pluvieuses du mois de mai dans le Gâtinais ont également engendré un peu de pertes (saturation des bacs collecteurs).

Des relevés dendrométriques précis ont été mis en œuvre en hiver 2012 pour caractériser le peuplement vivant (composition en essences, surface terrière, distribution des classes de diamètre…) et le stock de bois mort.

Tableau 20. Tableau récapitulatif des approches et échantillonnages conduits sur chaque région d'étude

		Coléos sapros	Acalles	Morphométrie WL	(Carabiques)	Faune du sol
Polytrap	Gascogne	x		x		
	Gatinais	x		x		
Barber	Gascogne		na		na	
	Gatinais		x		x	
Winkler Berlese	Gascogne		na			
	Gatinais		x			
Carottes + extraits litière > extraction	Gascogne					x
	Gatinais					x

3.2.3. Tableaux de données faunistiques

<u>Coléoptères saproxyliques</u>

L'échantillonnage des Coléoptères saproxyliques par 264 pièges d'interception aériens dans 88 boisements, a livré un jeu de données agrégeant les tableaux des 2 régions de 80 200 individus pour 476 espèces.
L'effort d'échantillonnage était identique dans les grands et les petits boisements (3 pièges). D'après la Figure 18, l'exhaustivité, mesurée ici par le rapport entre la richesse observée et la richesse estimée (Chao de 1er ordre), n'est pas plus faible dans les grands boisements :

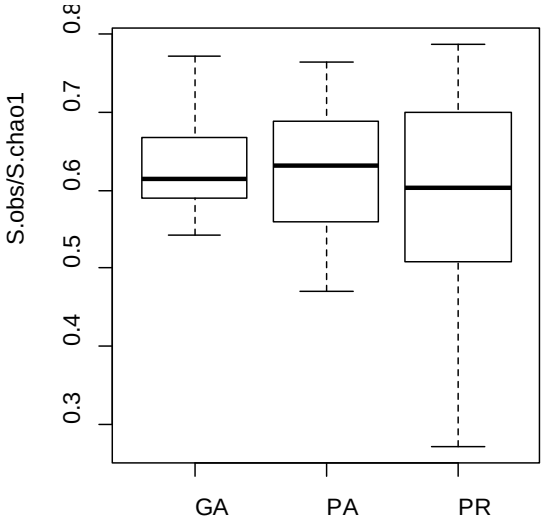

Figure 18. Exhaustivité de la richesse de coléoptères saproxyliques observée dans les 3 types de boisements PA, GA et PR

Une fraction moins mobile du cortège des coléoptères saproxyliques, de petits Charançons saproxyliques aptères terricoles (Curculionidae Cryptorhynchinae), a été échantillonnée par tamisage Winkler de litière - extraction Berlèse, ainsi que par pièges Barber. 491 individus ont été capturés (67% au piège à fosse) pour 9 espèces (*Acalles aubei, Acalles camelus, Acalles lemur, Acalles micros, Acalles misellus, Acalles parvulus, Kyklioacalles navieresi, Ruteria hypocrita, Trachodes hispidus*).

Le jeu de données des Coléoptères carabiques collectés au piège Barber n'est pas définitivement achevé ; il inclut 11 600 individus, au sein desquels 52 espèces ont déjà répertoriées, mais 400 individus sont en cours d'identification (dont une majorité identifiée au genre seulement et une petite portion à la famille).

Faune du sol

Actuellement, les données de faune suivantes sont disponibles à l'espèce : les vers de terre, les isopodes, les diplopodes, les chilopodes, les escargots et les limaces. Le reste de la macrofaune du sol a été trié au niveau des grands groupes d'Invertébrés (coléoptères, fourmis, araignées, opilions, pseudoscorpions, dermaptères, orthoptères, hémiptères, blattoptères ainsi que les larves de coléoptères, diptères ou lépidoptères). Les collemboles sont encore en phase d'identification (Tableau 21).

Au total, en Gascogne, 418 isopodes appartenant à 30 espèces, 348 chilopodes pour 40 espèces, 169 diplopodes pour 16 espèces, 36 limaces pour 4 espèces, 403 escargots pour 30 espèces et 174 vers de terre adultes pour 23 espèces (seuls les adultes sont comptabilisés ici, car permettant l'identification à l'espèce) ont été recueillis. Dans le Gâtinais, 237 isopodes pour 12 espèces, 369 chilopodes pour 27 espèces, 120 diplopodes pour 11 espèces, 81 limaces pour 6 espèces, 55 escargots pour 19 espèces et 170 vers de terre adultes pour 23 espèces ont été collectés.

Le Tableau 22 donne le nombre et l'abondance des espèces de chacun de ces groupes pour les deux zones d'études, le nombre d'espèces en commun et le nombre total d'espèces. Les chilopodes, les limaces et les isopodes partagent plus ou moins de la moitié de leurs espèces entre les deux régions (respectivement 55, 66 et 42 %) tandis que les escargots, les diplopodes et les vers de terre n'en partagent qu'un quart environ (respectivement 25, 17 et 26%). Au total, 160 espèces ont été identifiées pour un total de 2581 individus.

Tableau 21. Liste et abondance (± STD) des espèces de 5 groupes dominants de la macrofaune du sol : chilopodes, diplopodes, escargots, limaces, isopodes et vers de terre dans les deux régions d'étude (coteaux de Gascogne et Gâtinais)

Taxa	Famille	Valid name	Autorité	Code_sp	Gascogne (A ± StD)	Gâtinais (A ± StD)
Chiopodes	Geophilidae	Arctogeophilus inopinatus	(Ribaut 1912)	C_Arin	1 (±0)	
	Cryptopidae	Cryptops anomalans	Newport 1844	C_Cran		1 (±0)
	Cryptopidae	Cryptops hortensis *ou* parisi	(Donovan 1810) / Brolemann 1920	C_Crh-p	11 (±0.44)	17 (±0.43)
	Geophilidae	Geophilus electricus	(Linnaeus 1758)	C_Geel	1 (±0)	
	Geophilidae	Geophilus fucorum	Brolemann 1909	C_Gefu	4 (±0.58)	
	Geophilidae	Geophilus gavoyi	Chalande, 1910	C_Gepa		14 (±1.39)
	Geophilidae	Geophilus gracilis	Meinert 1870	C_Gegr	3 (±0)	36 (±1.1)
	Geophilidae	Geophilus proximus	C.L.Koch 1847	C_Gepr		3 (±0)
	Geophilidae	Geophilus pusillifrater	Verhoeff 1898	C_Gepu	2 (±0)	
	Geophilidae	Geophilus truncorum	Bergsoe & Meinert 1866	C_Getr	6 (±0)	1 (±0)
	Dignathodontidae	Henia vesuviana	(Newport 1845)	C_Heve	19 (±0.59)	5 (±0)
	Himantariidae	Himantarium gabrielis	(Linnaeus 1767)	C_Higa	1 (±0)	
	Schendylidae	Hydroschendyla submarina	(Grube 1872)	C_Hysu	1 (±0)	
	Henicopidae	Lamyctes emarginatus	(Newport 1844)	C_Laem	1 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius aeruginosus	L. Koch 1862	C_Liae	4 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius agilis	C.L. Koch 1847	C_Liag	12 (±0.42)	8 (±0.38)
	Lithobiidae	Lithobius boreali	Meinert 1868	C_Libo	12 (±0.5)	
	Lithobiidae	Lithobius calcaratus	C.L. Koch 1844	C_Lica	3 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius crassipes	L. Koch 1862	C_Licr	10 (±0.33)	2 (±0)
	Lithobiidae	Lithobius curtipes	C.L. Koch 1847	C_Licu	1 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius delfossei	Iorio & Geoffroy, 2007	C_Lidl	1 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius dentatus	C.L. Koch 1844	C_Lidn	6 (±0.45)	3 (±0.71)
	Lithobiidae	Lithobius forficatus	(Linnaeus 1758)	C_Lifo	4 (±0)	2 (±0)
	Lithobiidae	Lithobius lapidicola	Meinert 1872	C_Lila	1 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius lucifugus	L. Koch 1862	C_Lilu	14 (±0.65)	1 (±0)
	Lithobiidae	Lithobius macilentus	L. Koch 1862	C_Lima	4 (±0)	8 (±0.38)
	Lithobiidae	Lithobius melanops	Newport 1845	C_Lime	17 (±0.48)	25 (±0.67)
	Lithobiidae	Lithobius microps	Meinert 1868	C_Limi	69 (±0.96)	165 (±1.41)
	Lithobiidae	Lithobius mutabilis	L. Koch 1862	C_Limb	5 (±0)	3 (±0)
	Lithobiidae	Lithobius muticus	C.L. Koch 1847	C_Limc	4 (±0)	
	Lithobiidae	Lithobius pelidnus	Haase 1880	C_Lipe	4 (±0)	18 (±0.34)
	Lithobiidae	Lithobius piceus	L. Koch 1862	C_Lipc	15 (±0.38)	3 (±0.71)
	Lithobiidae	Lithobius pilicornis	Newport 1844	C_Lipl	28 (±0.66)	4 (±0)
	Lithobiidae	Lithobius tenebrosus	Meinert 1872	C_Lite	7 (±0.41)	2 (±0)
	Lithobiidae	Lithobius tricuspis	Meinert 1872	C_Litr	14 (±0.9)	19 (±0.74)
	Lithobiidae	Lithobius tylopus	Latzel 1882	C_Lity	15 (±0.55)	15 (±0.5)
	Lithobiidae	Lithobius variegatus	Leach 1814	C_Liva	1 (±0)	
	Schendylidae	Schendyla monodi	(Brolemann 1924)	C_Scmo	4 (±1.41)	1 (±0)
	Schendylidae	Schendyla nemorensis	(C.L.Koch 1837)	C_Scne	4 (±0.58)	5 (±1.15)
	Himantariidae	Stigmatogaster subterraneus	(Shaw 1789)	C_Stsu	15 (±0.62)	1 (±0)
	Linotaeniidae	Strigamia acuminata	(Leach 1815)	C_Stac	8 (±0.52)	3 (±0.71)
	Linotaeniidae	Strigamia crassipes	(C.L.Koch 1835)	C_Stcr	7 (±0.89)	4 (±0)
	Linotaeniidae	Strigamia maritima	(Leach 1817)	C_Stma	10 (±0.33)	
Diplopodes	Chordeumatidae	Chordeuma proximum	Ribaut 1913	D_Chpr		7 (±0)
	Chordeumatidae	Chordeuma sylvestre	C.L. Koch 1847	D_Chsy		5 (±1.15)
	Anthogonidae	Cranogona dalensi	Mauries 1965	D_Crda	5 (±0.58)	
	Julidae	Cylindroiulus	(Leach 1814)	D_Cylo	1 (±0)	

		londinensis				
	Julidae	Cylindroiulus punctatus	(Leach 1815)	D_Cypu	1 (±0)	3 (±0)
	Glomeridae	Glomeris annulata	Brandt 1833	D_Glan	7 (±0.55)	
	Glomeridae	Glomeris intermedia	Latzel 1884	D_Glin	11 (±2.06)	6 (±0)
	Glomeridae	Glomeris marginata	(Villers 1789)	D_Glma	110 (±3.71)	33 (±0.75)
	Hirudisomatidae	Hirudisoma pyrenaeum	(Ribaut 1908)	D_Hipy	1 (±0)	
	Julidae	Julidae sp1		D_Jus1		2 (±0)
	Julidae	Julidae sp2		D_Jus2		50 (±1.32)
	Julidae	Julidae sp3		D_Jus3	2 (±0)	
	Julidae	Julus scandinavius	Latzel 1884	D_Jusc	7 (±0)	5 (±0.5)
	Lophoproctidae	Lophoproctus lucidus	(Chalande 1888)	D_Lolu	4 (±0)	
	Nemasomatidae	Nemasomatidae sp1		D_Nes1	1 (±0)	
	Blaniulidae	Nopoiulus kochii	(Gervais 1847)	D_Noko	1 (±0)	
	Julidae	Ommatoiulus sabulosus	(Linnaeus 1758)	D_Omsa	1 (±0)	
	Paeromopodidae	Paeromopodidae sp1		D_Pas1	2 (±0)	
	Polydesmidae	Polydesmus angustus	Latzel 1884	D_Poan		4 (±0.58)
	Polydesmidae	Polydesmus incisus	Brolemann 1921	D_Poin	2 (±0)	
	Famille	**Valid name**	**Authorité**	**Code_sp**	**Gascogne (A ± StD)**	**Gâtinais (A ± StD)**
	Polyzoniidae	Polyzonium germanicum	Brandt 1837	D_Poge		3 (±0)
	Julidae	Tachypodoiulus niger	(Leach 1814)	D_Tani		2 (±0)
Escargot	Valloniidae	Acanthinula aculeata	(O.F. Muller 1774)	E_Acac	2 (±0)	
	Oxychilidae	Aegopinella minor	(Stabile 1864)	E_Aemi	1 (±0)	4 (±0)
	Oxychilidae	Aegopinella nitens	(Michaud 1831)	E_Aeni	163 (±4.54)	7 (±0)
	Azecidae	Azeca goodalli	(A. Ferussac 1821)	E_Azgo	1 (±0)	
	Hygromiidae	Candidula unifasciata	(Poiret 1801)	E_Caun	7 (±0.5)	
	Helicidae	Cepaea hortensis	(O.F. Muller 1774)	E_Ceho	1 (±0)	
	Helicidae	Cepaea nemoralis	(Linnaeus 1758)	E_Cene	7 (±0.41)	1 (±0)
	Helicidae	Cepaea sylvatica	(Draparnaud 1801)	E_Cesy		1 (±0)
	Clausiliidae	Clausilia bidentata	(Ström 1765)	E_Clbi	1 (±0)	
	Clausiliidae	Clausilia cruciata	(S. Studer 1820)	E_Clcr		1 (±0)
	Clausiliidae	Clausilia dubia	Draparnaud 1805	E_Cldu		1 (±0)
	Clausiliidae	Clausilia rugosa	(Draparnaud 1801)	E_Clru	1 (±0)	
	Cochlicopidae	Cochlicopa lubrica	(O.F. Muller 1774)	E_Colu		1 (±0)
	Cochlicopidae	Cochlodina laminata	(Montagu 1803)	E_Cola		3 (±0)
	Vertiginidae	Columella aspera	Walden 1966	E_Coas		1 (±0)
	Patulidae	Discus rotundatus	(O.F. Muller 1774)	E_Diro	1 (±0)	16 (±0)
	Patulidae	Discus ruderatus	(W. Hartmann 1821)	E_Diru	1 (±0)	1 (±0)
	Euconulidae	Euconulus fulvus	(O.F. Muller 1774)	E_Eufu	1 (±0)	2 (±0)
	Bradybaenidae	Fruticicola fruticum	(O.F. Muller 1774)	E_Frfr	57 (±7.96)	
	Helicidae	Helicigona lapicida	(Linnaeus 1758)	E_Hela	3 (±0.71)	
	Hygromiidae	Hygromia cinctella	(Draparnaud 1801)	E_Hyci	4 (±0.58)	
	Helicodiscidae	Lucilla scintilla	R.T. Lowe 1852)	E_Lusc	1 (±0)	1 (±0)
	Helicodiscidae	Lucilla singleyana	(Pilsbry 1889)	E_Lusi	2 (±0)	
	Clausiliidae	Macrogastra ventricosa	(Draparnaud 1801)	E_Mave	3 (±0.71)	2 (±0)
	Oxychilidae	Morlina glabra	(Rossmassler 1835)	E_Mogl	2 (±0)	
	Oxychilidae	Nesovitrea hammonis	(Ström 1765)	E_Neha		2 (±0)
	Oxychilidae	Oxychilus alliarius	(J.S. Miller 1822)	E_Oxal	9 (±0)	3 (±0)
	Oxychilidae	Oxychilus cellarius	(O.F. Muller 1774)	E_Oxce	11 (±3.79)	
	Punctidae	Paralaoma servilis	(Shuttleworth 1852)	E_Pase	1 (±0)	1 (±0)
	Vitrinidae	Phenacolimax major	(A. Ferussac 1807)	E_Phma		1 (±0)
	Pomatiidae	Pomatias elegans	(O.F. Muller 1774)	E_Poel	96 (±4.25)	
	Punctidae	Punctum pygmaeum	(Draparnaud 1801)	E_Pupy		6 (±1)

	Succineidae	Quickella arenaria	(Potiez & Michaud 1835)	E_Quar	1 (±0)	
	Subulinidae	Rumina decollata	(Linnaeus 1758)	E_Rude	16 (±2.89)	
	Hygromiidae	Trichia clandestinus	(W. Hartmann 1821)	E_Trcl	5 (±0.58)	
	Hygromiidae	Trochulus villosus	(Draparnaud 1805)	E_Trvi	2 (±0)	
	Pristilomatidae	Vitrea contracta	(Westerlund 1871)	E_Vico	1 (±0)	
	Pristilomatidae	Vitrea subrimata	(Reinhardt 1871)	E_Visu	1 (±0)	
	Hygromiidae	Xerocrassa geyeri	(Soos 1926)	E_Xege	1 (±0)	
Isopode	Trichoniscidae	Androniscus dentiger	Verhoeff 1908	I_Ande		27 (±1.61)
	Armadillidiidae	Armadillidium album	Dollfus 1887	I_Aral	24 (±1.33)	
	Armadillidiidae	Armadillidium depressum	Brandt 1833	I_Arde		1 (±0)
	Philosciidae	Chaetophiloscia elongata	(Dollfus 1884)	I_Chel	4 (±0)	
	Cylisticidae	Cylisticus convexus	(De Geer 1778)	I_Cyco		6 (±0.45)
	Trichoniscidae	Metatrichoniscoides leydigi	leydigi	I_Mele	1 (±0)	
	Oniscidae	Oniscus asellus	Linnaeus 1758	I_Onas	2 (±0)	10 (±0.33)
	Trichoniscidae	Oritoniscus flavus	(Budde-Lund 1906)	I_Orfl	1 (±0)	
	Philosciidae	Philoscia affinis	Verhoeff 1933	I_Phaf	50 (±0.84)	2 (±0)
	Philosciidae	Philoscia muscorum	(Scopoli 1763)	I_Phmu	22 (±1.32)	157 (±2.35)
	Platyarthridae	Platyarthrus hoffmannseggi	Brandt 1833	I_Plho	2 (±0)	1 (±0)
	Porcellionidae	Porcellio dilatatus	Brandt 1833	I_Podi	1 (±0)	2 (±0)
	Porcellionidae	Porcellio gallicus	Dollfus 1904	I_Poga	153 (±1.59)	7 (±0.55)
	Porcellionidae	Porcellio scaber	Latreille 1804	I_Posc	4 (±1.41)	
	Porcellionidae	Porcellio spinicornis	Say 1818	I_Posp	15 (±1.87)	
	Porcellionidae	Porcellionides cingendus	(Kinahan 1857)	I_Poci		4 (±0)
	Porcellionidae	Porcellionides sexfasciatus	(Koch 1847)	I_Pose	3 (±0)	
	Trichoniscidae	Trichoniscus pusillus	Brandt 1833	I_Trpu	91 (±2.34)	14 (±2.34)
	Trichoniscidae	Trichoniscus pygmaeus	Sars 1899	I_Trpy	45 (±4.68)	6 (±0.45)
Limace	Arionidae	Arion circumscriptus	Johnston 1828	L_Arci	1 (±0)	5 (±1.15)
	Arionidae	Arion fuscus	(O.F. Muller 1774)	L_Arfu		2 (±0)
	Arionidae	Arion hortensis	A. Ferussac 1819	L_Arho	9 (±1.79)	16 (±0.65)
	Arionidae	Arion intermedius	Normand 1852	L_Arin	9 (±0.84)	21 (±0.6)
	Arionidae	Arion silvaticus	Lohmander 1937	L_Arsi	17 (±0.25)	29 (±0.84)
	Agriolimacidae	Deroceras reticulatum	(O.F. Muller 1774)	L_Dere		8 (±0.52)
	Lumbricidae	Allolobophora chlorotica	(Savigny, 1826)	V_Alch		5 (±0.5)
	Lumbricidae	Allolobophora rosea	(Savigny, 1826)	V_Alro	3 (±0)	4 (±0.58)
	Famille	**Valid name**	**Authorité**	**Code_sp**	**Gascogne (A ± StD)**	**Gâtinais (A ± StD)**
	Lumbricidae	Allolobophoridella eiseni	(Levinsen, 1884)	V_Alei	1 (±0)	
	Lumbricidae	Aporrectodea caliginosa	(Savigny, 1826)	V_Apca	3 (±0)	
	Lumbricidae	Aporrectodea cuendeti	(Qiu & Bouché, 1998)	V_Apcu		1 (±0)
	Lumbricidae	Aporrectodea georgii	(Michaelsen, 1890)	V_Apge	9 (±0.35)	33 (±0.81)
	Lumbricidae	Aporrectodea handlirschi	(Rosa, 1897)	V_Apha	1 (±0)	14 (±0.65)
	Lumbricidae	Aporrectodea icterica	(Savigny, 1826)	V_Apic		2 (±0)
	Lumbricidae	Dendrobaena alpina	(Rosa, 1884)	V_Deal	1 (±0)	
	Lumbricidae	Dendrobaena octaedra	(Savigny, 1826)	V_Deoc	13 (±2.51)	
	Lumbricidae	Dendrobaena pygmaea	(Savigny, 1826)	V_Depy	23 (±1.7)	
	Lumbricidae	Eisenia fetida	(Savigny, 1826)	V_Eife		1 (±0)
	Lumbricidae	Eisenialla tetraedra	(Savigny, 1826)	V_Eite	3 (±0)	

	Lumbricidae	Lumbricus castaneus	(Savigny, 1826)	V_Luca	8 (±0.52)	63 (±1.36)
	Lumbricidae	Lumbricus centralis	Bouché, 1972	V_Luce		1 (±0)
	Lumbricidae	Lumbricus friendi	Cogneti, 1904	V_Lufr	30 (±0.9)	
	Lumbricidae	Lumbricus meliboeus	Rosa, 1884	V_Lume		1 (±0)
	Lumbricidae	Lumbricus polyphemus	(Fitzinger, 1833)	V_Lupo	1 (±0)	
	Lumbricidae	Lumbricus rubellus	Hoffmeister, 1843	V_Luru	1 (±0)	8 (±0)
	Lumbricidae	Lumbricus terrestris	Linnaeus 1758	V_Lute		14 (±0.97)
	Lumbricidae	Murchieona muldali	(Omodeo, 1956)	V_Mumu	8 (±0.82)	
	Lumbricidae	Nicodrilus sp1		V_Nis1	2 (±0)	
	Lumbricidae	Octodrilus sp1		V_Ocs1	3 (±0.71)	
	Lumbricidae	Octolasion cyaneum	(Savigny, 1826)	V_Occy	10 (±0.33)	4 (±0)
	Lumbricidae	Octolasion lacteum	(Orley, 1881)	V_Ocla	5 (±1.15)	
	Lumbricidae	Octolasion ligrum	Bouché, 1969	V_Ocli	2 (±0)	
	Lumbricidae	Proctodrilus antipai	(Michaelsen 1891)	V_Pran	2 (±0)	1 (±0)
	Lumbricidae	Prosellodrilus fragilis	Bouché, 1972	V_Prfr	8 (±1.41)	
	Lumbricidae	Satchellius mammalis	(Savigny, 1826)	V_Sama	35 (±1.86)	18 ±1.49)

Tableau 22. Nombre et abondance totale d'espèce par groupe taxonomique de la faune du sol.

	Gascogne	**Gâtinais**	**Espèces en commun**	Total
Chilopode	40 / 348	27 / 369	24	*43 / 718*
Diplopode	16 / 169	11 / 120	4	*23 / 289*
Escargot	30 / 403	19 / 55	10	*39 / 458*
Isopode	15 / 418	12 / 237	8	*19 / 655*
Limace	4 / 36	6 / 81	4	*6 / 117*
Vers de terre	23 / 174	15 / 170	8	*30 / 344*
Total	*128 / 1549*	*90 / 1032*	58	160 / 2581

3.2.4. Variables environnementales

Variables paysagères et variables de peuplement

Le niveau d'analyse élémentaire choisi est le boisement (n=43 Gâtinais-Puisaye, n=45 en Gascogne), cumulant donc trois pièges. Le triplet d'appartenance est une variable spatiale utilisée, comme les coordonnées (latitude, longitude) du barycentre des 3 placettes d'un boisement.

L'ancienneté des boisements a été appréhendée par leur présence/absence sur les cartes d'Etat-major. Dans le paysage ancien représenté sur ces cartes, le taux de boisement ancien a été mesuré en % à trois échelles spatiales (78 ha=R500 m, 314 ha=R1000 m, 1256 ha =R2000 m).

Les autres variables paysagères analysées sont : (i) la surface élémentaire du boisement, et (ii) le taux de boisement actuel en % aux mêmes échelles précédentes (78, 314 et 1256 ha), mesurés sous ArcGis. D'autres indices de la connectivité forestière dans le paysage ont été réfléchis (pour inclure le nombre de bois et leur distance), mais ne sont pas employés ici.

Le peuplement vivant a été caractérisé sur les 264 placettes par un protocole standardisé, focalisé sur des placettes circulaires concentriques de 0,13ha. La surface terrière totale et la surface terrière par essence ont été calculées. Le stock de bois mort a été estimé dans la même placette, en combinant des transects linéaires d'interception (4 x 25 m) et des placettes circulaires concentriques.
Les descripteurs du bois mort suivant ont été évalués :

- volumes de bois mort : total, par essence, par classe de diamètre, par classe de décomposition, au sol, en souches ou sur pied ;
- diversité des pièces de bois mort (essence x classe de diamètre x classe de décomposition x strate = sol-souche-debout), nombre d'essences de bois mort.

Un échantillon de sol composite a été pris aux 3 pointes du triangle de 10 m de côté. Actuellement seul le pH (eau et KCl) est disponible. Le phosphore assimilable (méthode Olsen), le carbone et l'azote ainsi que la granulométrie seront bientôt disponibles.

Les valeurs moyennes, minimales et maximales des principales variables mesurées sur les 88 boisements sont récapitulées dans le Tableau 23.

Tableau 23. Valeurs moyennes, minimales et maximales des principales variables de paysage et de peuplement.

Variable	Moyenne	Min	Max
Surface	22,78	0,56	372,98
Gtot	27,96	14,29	47,52
DivBMT	17,39	10,00	29,00
DivEss	3,52	1,00	10,00
VolBMT	22,00	3,62	106,08
VolBMS	14,76	3,10	47,18
VolSOU	1,03	0,00	4,51
VolBMD	6,21	0,00	79,02
ancien_txb500	19,24	0,00	78,24
ancien_txb1000	15,07	0,64	43,42
ancien_txb2000	13,92	2,10	35,67
txb500	23,41	2,91	76,87
txb1000	19,84	4,21	48,82
txb2000	18,94	5,43	36,21

Par simple contrôle graphique, nous pouvons vérifier qu'il n'existe pas de relation majeure entre ancienneté, isolement et qualité d'habitat dans le plan d'échantillonnage (Figure 19).

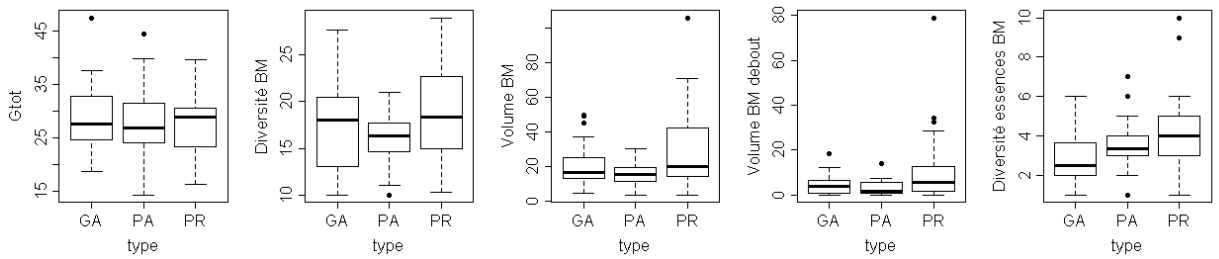

Figure 19. Surface terrière des arbres vivants et variables de bois mort observées dans les 3 types de boisements PA, GA et PR.

Les caractéristiques dendrologiques des boisements ne diffèrent donc pas statistiquement entre les modalités choisies (ce qui était recherché), ce qui permettra de tester séparément l'effet de la qualité du fragment, de ceux de son ancienneté et de sa connectivité. Par simple contrôle graphique, nous pouvons vérifier qu'il n'existe pas de divergence majeure de type de peuplement entre les 2 régions (Figure 20).

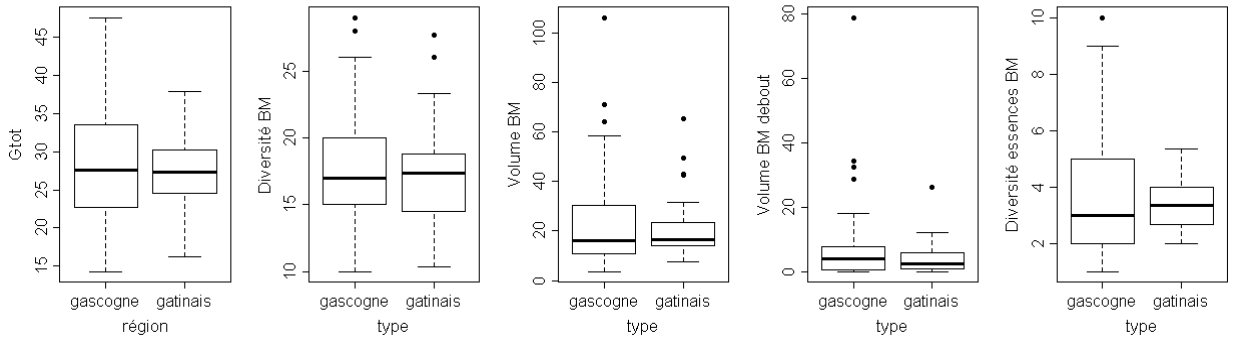

Figure 20. Surface terrière des arbres vivants et variables de bois mort observées dans les 2 régions d'étude.

<u>Relevés floristiques et confirmation de l'homogénéité stationnelle</u>

L'observation de grosses souches en état de décomposition assez avancée dans l'un des boisements récents du Gâtinais pose la question de l'ancienneté du couvert arboré -et donc de la fiabilité de la carte d'Etat-major comme témoin du couvert forestier passé- sur certains points.

Dans le Gâtinais, les relevés floristiques réalisés au cœur des boisements visaient à vérifier d'éventuels biais stationnels selon les trois modalités. Nous avons calculé les variables indicatrices moyennes d'Ellenberg pour la lumière, l'humidité, la réaction du sol et la fertilité, ainsi que la richesse spécifique de différents groupes écologiques sur la base des préférences d'habitat.

Il ressort que la flore est plus acidiphile, moins neutrophile dans les grands bois anciens que les petits bois récents, les petits bois anciens étant intermédiaires (Tableau 24). Une très légère variation existe pour l'héliophilie mais celle-ci n'est pas du tout significative.

Tableau 24. Valeurs moyennes des variables environnementales déduites de la flore vasculaire (valeur indicatrice moyenne pour la lumière VIM L, l'humidité VIM F, la réaction du sol VIM R et la fertilité VIM N ; RS richesse spécifiques de différents groupes écologiques basés sur l'habitat préférentiel).

	GA	PA	P	Proba(KW)
VIM L	5,13 ±0.34	5,17 ±0.36	5,23 ±0.38	0.8292
VIM F	*5,15 ±0.18*	*4,99 ±0.23*	*5,16±0.24*	***0.0315***
VIM R	**5,17 ± 0.83 (a)**	**5,92 ± 0.76 (b)**	**6,34 ±0.78 (b)**	**0.0003**
VIM N	**4,81 ±0.67 (a)**	**5,08 ± 0.62 (ab)**	**5,56 ±0.57 (b)**	**0.0122**
RS totale	18,92 ±9.96	18 ±9.38	19,73 ±5.98	0.4588
RS cultures	0,38 ±0.51	0,53 ±0.64	0,53 ±1.30	0.5829
RS prairies	1,69 ±1.70	0,87 ±1.77	0,67 ±1.11	0.1680
RS ourlets	1,77 ±2.24	2,40 ±1.92	2,67 ±2.38	0.3390
RS forêts	9,23 ±4.88	8,13 ±3.14	9,47 ±3.42	0.6052

En revanche, les trois modalités ne diffèrent pas entre elles en termes de richesses spécifiques des groupes écologiques basés sur l'habitat préférentiel.

Des mesures chimiques du pH réalisées pour l'étude de la faune du sol ont confirmé ces différences d'acidité entre modalités. Les sols sont plus acides dans le Gâtinais que dans les coteaux de Gascogne mais restent globalement des sols acides (Tableau 25). Même si une légère augmentation du pH s'observe dans les boisements récents, il ne semble pas y avoir de différence notable de l'acidité du sol entre les types de boisement.

Tableau 25. Valeurs moyenne (±StD) des variables dans les différents types de boisement dans les deux régions d'étude.

	Gascogne			Gâtinais		
	GA	PA	PR	GA	PA	PR
pH_eau	5.65(± 1.01)	5.99(± 0.87)	6.32(± 0.99)	4.47(± 0.43)	4.57(± 0.33)	5.03(± 0.68)
pH_KCl	4.73(± 1.12)	5.05(± 0.94)	5.51(± 1.11)	3.79(± 0.38)	3.81(± 0.21)	4.25(± 0.76)

Il n'y a pas de lien statistique entre le pH du sol du boisement et le taux de boisement dans un rayon de deux kilomètres autour du barycentre du boisement (Figure 21).

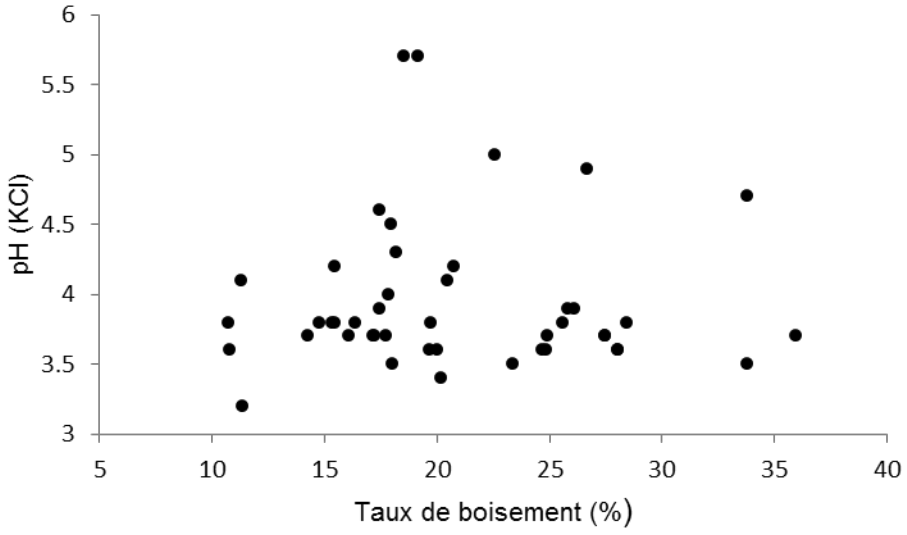

Figure 21. Relation entre le pH (KCl) des boisements et le taux de boisement (en % dans un rayon de 2 km autour du barycentre du boisement).

3.3. Réponse des assemblages

3.3.1. Analyses réalisées

Pour les coléoptères saproxyliques volants, les analyses de la réponse aux variables d'isolement (surface d'ilot, taux de boisement), d'ancienneté, et de qualité d'habitat local (diversité et quantité de bois mort) ont été conduites sur le jeu de données agrégeant les tableaux des 2 régions. Pour les coléoptères saproxyliques volants et aptères, et les coléoptères carabiques, les effets environnementaux ont été analysés :

- sur la composition d'assemblage, par CAP partielle écartant des effets spatiaux (région, triplet), en évaluant la contribution propre (intrinsèque) de chaque prédicteur aux variations de composition, et leur contribution dite « conjointe » (propre + co-expliquée avec d'autres prédicteurs), et en testant leur significativité par tests de permutation,
- sur les descripteurs univariés d'assemblage (richesse, abondance) par sélection de modèles basée sur l'AIC de modèles mixtes, linéaires (parfois après log-transformation) ou linéaires généralisés (Poisson ou Quasi-Poisson), selon la distribution de la variable de réponse, puis calcul des estimateurs de chaque prédicteur par « model averaging » intégrant la contribution de chaque variable aux meilleurs modèles, avec une pondération par la qualité du modèle. Avant la modélisation, un lot de prédicteurs non colinéaires a été sélectionné, par sélection séquentielle des variables par examen de leurs valeurs de VIF (Variance inflation factor < 3 ; Zuur et al., 2010).

Pour la faune du sol, les effets environnementaux ont été analysés :

- sur la composition d'assemblage, par analyse de coinertie entre la matrice d'abondance des espèces et celle des paramètres de l'environnement, analyse de redondance RDA sur les matrices de faune du sol dans chacune des régions afin de voir les influences respectives des variables environnementales (transformation d'Hellinger des données de faune préalablement à toute analyse),
- sur la biodiversité de la faune du sol (nombre d'espèce et abondance des groupes taxonomiques suivants : chilopodes, diplopodes, isopodes, escargots limaces et vers de terre), par des modèles mixtes (glmer, loi de Poisson).

3.3.2. Coléoptères saproxyliques

<u>Espèces volantes</u>

Pour les coléoptères saproxyliques, à la différence des Insectes carabes par ex., il existe très peu de données empiriques (i) sur la réponse à la fragmentation d'habitat et (ii) sur les effets de la rupture historique du couvert forestier et de l'offre en substrats. Pour les effets de connectivité, par ex., nous disposons de quelques résultats sur la composition du paysage forestier, en majorité boréal, et non sur la distribution de la forêt dans un paysage agricole ; la composition du paysage dans un rayon de 200 à 800m semble déterminante pour la richesse ou la composition des assemblages saproxyliques (densité de coupes, Bouget et al., 2005 ; densité de vieux peuplements, Gibb *et al.*, 2006a, Brunet et Isacsson, 2009b ; densité de réserves, Abrahamsson *et al.*, 2009). Il convient de noter que la connectivité d'habitat au niveau du paysage est davantage susceptible d'être un facteur limitant pour de nombreuses espèces saproxyliques dans les régions où les forêts ont été fragmentées en petits boisements comme en Europe de l'Ouest. En Allemagne, Irmler et al. (2010) ont ainsi suggéré une influence de l'ancienneté et de la surface d'un boisement sur sa richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques. D'autre part, Gossner et al. (2008) ont comparé des afforestations sur d'anciennes terres agricoles avec des forêts anciennes dans 18 chênaies de Bavière, et démontré que la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques (notamment saproxylophages) était significativement plus faible dans les forêts récentes.

Nombre d'espèces

Nous n'observons pas d'effet de l'ancienneté, de la surface, de l'isolement et de la qualité d'habitat des boisements sur la richesse moyenne (Tableau 26).

Tableau 26. Réponse de la richesse totale, de l'abondance et de la richesse des espèces rares de coléoptères saproxyliques à l'ancienneté, à la surface et à l'isolement forestier, et à la qualité d'habitat dans le Gâtinais et la gascogne (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging).

	RS des espèces rares			Abondance des espèces rares			Richesse totale		
	Estimate	Std. Error	Rel. imptce	Estimate	Std. Error	Rel. imptce	Estimate	Std. Error	Rel. imptce
ancientness	**-0,245****	0,089	1	**-0,286****	0,092	1,00	-4,061	3,398	0,38
area	0,004	0,001	0,18	-0,001	0,001	0,45	-0,045	0,029	0,52
DivBMT	0,014	0,011	0,35	0,009	0,010	0,20	0,479	0,429	0,36
DivEss	0,028	0,027	0,28	0,006	0,026	0,1	0,427	1,033	0,17
txb2000	-0,005	0,008	0,22	-0,013	0,009	0,52	-0,058	0,308	0,15
txb500				0,002	0,004	0,17	0,019	0,133	0,18
VolBMT	0,0002	0,003	0,18	0,001	0,003	0,12			

La richesse cumulée par type de boisement n'est pas influencée par l'ancienneté (PA=PR), mais par la surface de boisement, dans les boisements anciens (GA>PA). La richesse et l'abondance moyenne des espèces rares sont plus fortes dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes (Figure 22).

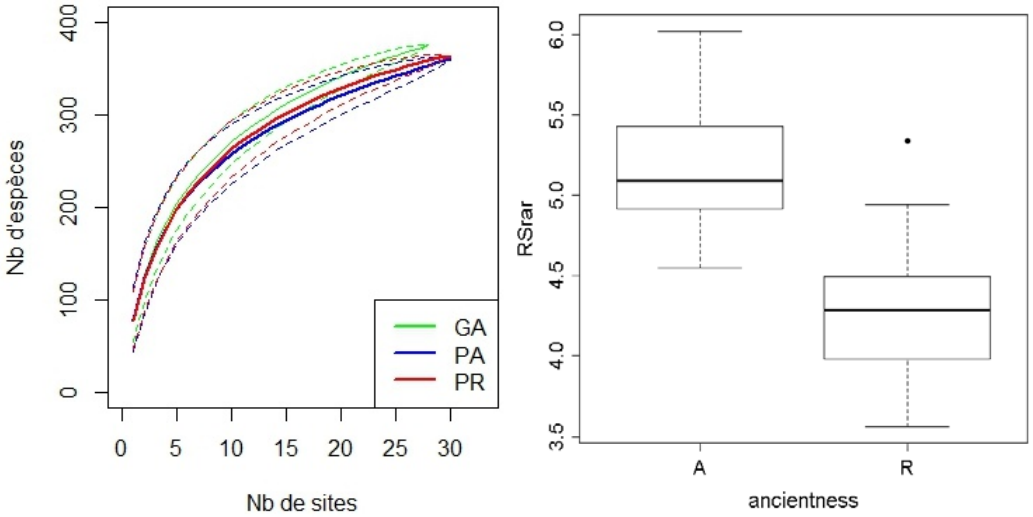

Figure 22. Richesse cumulée des coléoptères saproxyliques par type de boisement (à gauche), et Richesse moyenne par boisement des espèces rares de coléoptères saproxyliques dans les boisements anciens ou récents (à droite)

Composition spécifique

Nous mesurons un effet significatif de l'ancienneté sur la composition d'assemblage, et secondairement d'un descripteur de qualité d'habitat (la diversité des essences du bois mort) et du taux de boisement à 2000 m (Tableau 27).

Tableau 27. Contribution des prédicteurs (paysage, ancienneté, qualité d'habitat) aux variations de composition spécifique des assemblages de coléoptères saproxyliques (CAP).

	Contribution intrinsèque à l'inertie	Contribution totale à l'inertie
Ancientness	0,297*	0,297*
Area	0,237	0,229
DivEss	0,266°	0,319*
VolBMT	0,203	0,208
DivBMT	0,197	0,213
txb2000	0,262	0,329*

Réponse individuelle des espèces

L'analyse de la réponse individuelle de l'abondance des espèces aux gradients environnementaux a été conduite séparément dans les 2 régions, en opérant le même filtre de sélection (abondance cumulée > 25 individus, occurrence > 10% des sites) et la même modélisation.

Plusieurs espèces ont montré une réponse significative à l'accroissement du volume, de la diversité du bois mort, de l'isolement et de la surface de boisement, mais d'autres répondent par des signaux contraires (plus abondantes dans les boisements isolés, petits, plus pauvres en bois mort) (Tableau 28).

Sept espèces sont significativement ($p<0,05$) plus abondantes en forêts anciennes en Gâtinais (*Enicmus transversus, Rutpela maculata, Hylis cariniceps, Agrilus olivicolor, Tetratoma ancora, Microrhagus pygmaeus*…) et 15 espèces en Gascogne, (*Mycetochara maura, salpingus tapirus, Abdera bifasciata*…) mais aucune « espèce de forêt ancienne » n'est commune aux 2 régions. En Gâtinais, 3 espèces sont plus abondantes en forêts récentes (*Cryptarcha undata, Uleiota planata, Placonotus testaceus*).

Tableau 28. Réponses significatives (p<0,05) de l'abondance des espèces de coléoptères saproxyliques (abondance cumulée > 25 indiv., occurrence > 10% des sites) à l'ancienneté, à la surface et à l'isolement forestier, et à la qualité d'habitat dans le Gâtinais et la Gascogne (modèle linéaire généralisé mixte, distribution de quasi-poisson). En grisé, effets négatifs.

Gascogne

	estimate						
Espèce	**réc/anc**	**surface**	**DivBMT**	**VolBMT**	**DivEss**	**txb500**	**txb2000**
Abdera bifasciata	-2.45						
Alosterna tabacicolor	-2.00						
Ampedus quercicola					-1.98		2.09
Anaspis pulicaria							-2.02
Anobium hederae		-2.13					
Anthribus nebulosus			2.46	-2.04			
Aspidiphorus lareyniei			2.54				
Clerus mutillarius					-2.03		
Cryptarcha strigata	-2.80		2.16				
Cryptolestes duplicatus		2.39					
Dacne bipustulata	-2.67						
Diplocoelus fagi			-2.26	2.48		2.64	
Dryocoetes villosus	-3.52		1.96				
Enicmus brevicornis		2.05		2.89			
Enicmus rugosus			2.94				
Enicmus transversus					-1.95		-2.02
Eulagius filicornis			2.52				
Gastrallus immarginatus	-2.16				-2.08		
Grammoptera ruficornis	-2.40		-3.27	2.28			
Grammoptera ustulata			-2.03	2.96			
Hylesinus toranio		-3.72	-2.87		3.02	3.16	
Hylis simonae				-2.20			
Melanophthalma distinguenda			-2.34				
Melanophthalma maura	-3.21	2.31	2.92	-2.23		-2.70	
Melasis buprestoides		-2.33				2.87	
Mordellistena neuwaldeggiana				-2.14			-2.75
Mycetochara maura	-3.95	-2.50		2.41			
Oligomerus brunneus				3.18			
Paromalus flavicornis			2.53				
Placonotus testaceus					-2.05		
Platylomalus gardineri	-2.05				3.76		
Platypus cylindrus	-3.22						
Protaetia cuprea							-2.26
Ptinus lichenum	-2.14		-2.00				
Ptinus sexpunctatus	-2.73		2.61			-2.33	
Salpingus tapirus	-2.14			3.81			
Scaphidema metallicum	-2.35						
Tetrops praeustus		-2.44				2.02	
Thanasimus formicarius		2.43				-2.68	
Triplax lepida						2.05	

Tropideres albirostris	-2.04						
Xestobium plumbeum				2.01			
Xyleborus dryographus							2.32
Xylosandrus germanus		2.48					

Gâtinais estimate

Espèce	réc/anc	surface	divBMT	volBMT	DivEss.BMT	txb500	txb2000
Agrilus olivicolor	-1.347	-0.008					
Cryptarcha undata	0.597						
Dasytes plumbeus		-0.005					
Enicmus testaceus						-0.034	
Enicmus transversus	-1.186	-0.050				-0.143	0.207
Ennearthron cornutum							-0.120
Glischrochilus hortensis			0.150				
Hadrobregmus denticollis			0.323	-0.089			
Hemicoelus fulvicornis	-0.573		-0.124	0.027	0.296		-0.078
Hylesinus crenatus				0.139			
Hylis cariniceps	-0.710	0.008			0.624		-0.348
Isoriphis melasoides					-0.705	-0.045	
Leiopus nebulosus						0.025	
Melandrya barbata						0.034	
Melanotus villosus			0.113				
Microrhagus pygmaeus	-1.325					-0.066	
Nemozoma elongatum		-0.006					
Orchesia undulata						0.031	
Orthocis alni					0.681		-0.107
Oxylaemus cylindricus			0.365		-1.287		
Placonotus testaceus	0.795		0.182	-0.053		-0.045	0.126
Rhizophagus perforatus	0.780	-0.014	-0.255	0.149	0.724	0.178	-0.257
Rutpela maculata	-1.346						
Salpingus planirostris					-0.246		
Scolytus rugulosus						-0.100	
Soronia grisea		-0.005					
Stenagostus rhombeus			0.157		-0.605		-0.085
Tetratoma ancora	-0.818						
Trypodendron signatum						0.051	
Uleiota planatus	0.740		0.124		-1.142		
Vincenzellus ruficollis					-0.396		
Xyleborinus saxesenii	-0.730						
Xyleborus dispar						0.032	
Xyleborus dryographus			0.205				
Xylosandrus germanus						0.029	

Réponse d'un groupe d'espèces aptères aux variables d'isolement et de qualité d'habitat

L'ensemble des Charançons saproxyliques aptères n'était ni moins abondant, ni moins riche dans les boisements récents que dans les forêts anciennes, dans les petits boisements que dans les grands boisements (Figure 23).

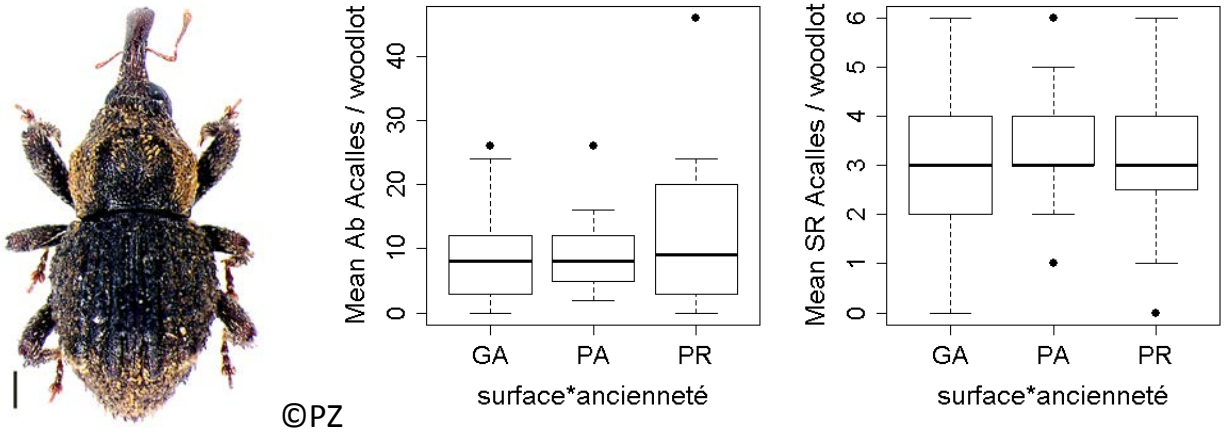

Figure 23. Abondance et richesse des coléoptères saproxyliques aptères dans les 3 types de boisements PA, GA et PR

La sélection des meilleurs modèles pour détecter les prédicteurs influents n'a montré aucun effet significatif de l'ancienneté, de la surface du boisement, des descripteurs du bois mort sur la richesse locale et l'abondance de l'ensemble des Cryptorhynchinae. Mais un effet significatif (et positif !) de l'isolement sur la richesse locale a pu être mis en évidence (p<0,001, Figure 24).

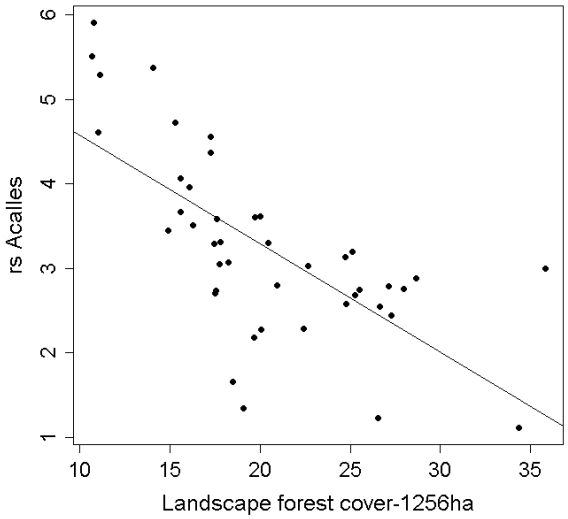

Figure 24. Relation entre la richesse moyenne des coléoptères saproxyliques aptères et le taux de boisement à 2 km.

A l'échelle des 5 espèces les mieux représentées (n>30), nous n'observons pas de variation significative d'abondance moyenne par boisement en fonction de sa surface, de son ancienneté, des paramètres de qualité d'habitat et d'isolement paysager.

Parmi les 6 espèces les plus fréquentes (occurrence >20% sur 43 boisements), l'occurrence (% des boisements dans lesquels l'espèce est présente) est plus forte dans les boisements anciens que dans les boisements récents pour *A. aubei* et *A. parvulus*, mais de façon non significative. En revanche,

l'abondance de 3 espèces augmente significativement avec l'isolement (*A. aubei*, *A. parvulus, K. navieresi*) !

Buse (2012) a pourtant montré que la fréquence de ces espèces était corrélée à l'ancienneté du boisement, mais non à sa surface actuelle. D'après lui, faibles disperseurs, ils ont été incapables de coloniser des boisements isolés établis après 1800. L'étude de Buse repose toutefois sur un échantillon très restreint… et ses données historiques de collection sur la présence des insectes sont très fragiles.

A l'inverse, la forte abondance et la forte richesse de Cryptorhynchinae observées par Horák *et al.* (2013) dans des forêts isolées et récentes semble illustrer les capacités de colonisation de ces insectes, probablement longévifs, peut-être très actifs à la marche.

Nous n'avons pas observé d'effet des descripteurs généraux du stock de bois mort sur ces espèces, mais leur distribution est peut-être pilotée par leur exigence d'essence hôte. L'analyse des effets de descripteurs détaillés du stock de bois mort sur ces espèces est en cours (volume de bois mort par essence, volume de la fraction de petit bois mort…).

3.3.3. Coléoptères carabiques (données provisoires)

La carabofaune d'éléments boisés dans la matrice agricole ou de forêts récentes/anciennes a déjà fait l'objet de quelques études antérieures en Europe centrale (par ex. Magura et al., 2001, Assmann 1999).

L'analyse de la réponse des assemblages par CAP (Canonical Analysis of Principal coordinates) montre que l'ancienneté, la surface d'ilot ou le taux de boisement du paysage n'ont pas d'effet propre (intrinsèque) sur la composition spécifique des communautés de carabiques, mais que l'ancienneté, la surface d'ilot et le taux de boisement à 500 et 1000 m ont un effet significatif lorsqu'on n'exclut pas la portion d'inertie co-expliquée avec d'autres prédicteurs (Tableau 29).

Tableau 29. Contribution des prédicteurs (paysage, ancienneté, qualité d'habitat) aux variations de composition spécifique des assemblages de coléoptères carabiques (CAP).

	Contribution intrinsèque à l'inertie	Contribution totale à l'inertie
ancientness	0,289	0,477**
area	0,248	0,474*
volBMT	0,354	0,238
txb2000	0,259	0,361
Gm2	0,278	0,251
txb500	0,228	0,616**
txb1000	0,259	0,507**
Residual	5,066	

(** 0,01>p>0,001, * 0,05>p>0,01)

La richesse spécifique totale par boisement n'est pas affectée par la surface ou l'ancienneté du boisement (Tableau 30), mais elle diminue avec l'augmentation du taux de boisement à 500 m (Figure 25).

Tableau 30. Réponse de la richesse totale, de l'abondance et de la richesse des groupes écologiques de coléoptères carabiques à l'ancienneté, à la surface et à l'isolement forestier dans le Gâtinais (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging).

	ancientness		area		txb2000		txb500	
	Model-averaged coefficients	Relative variable importance	Model-averaged coefficients	Relative variable importance	Model-averaged coefficients	Relative variable importance	Model-averaged coefficients	Relative variable importance
RStot	-2,713	0,21	-0,016	0,41	-0,070	0,25	-0,080*	0,37
Ab.brachypterous	-0,255	0,09	-0,002	0,33	0,027	0,37	0,010	0,69
rs.brachypterous	-0,152	0,59	0,000	0,59	-0,001	0,18	0,000	0,67
ab.macropterous	0,008	0,09	-0,002	0,18	-0,048**	1,00	-0,006	0,18
rs.macropterous	-1,010	0,94	-0,012	0,88	-0,083	0,13	-0,043	0,48
ab.polymorphic	0,174	0,19	-0,007**	0,98	-0,073*	0,44	-0,019	0,33
rs.polymorphic	-0,115	0,11	-0,002	0,19	-0,023	0,14	-0,010	0,20
ab.forest	-0,158	0,08	-0,002	0,81	0,003	0,20	0,008	0,80
rs.forest	-0,176*	0,12	-0,001*	0,15	-0,004	0,29	-0,003	0,45
ab.open.habitat	-0,471	0,29	-0,003	0,48	-0,050	0,55	-0,030*	0,22
rs.open.habitat	0,014	0,15	-0,001	0,67	0,002	0,20	-0,004	0,42
ab.eurytopic	0,074	0,14	-0,002	0,40	-0,049	0,31	-0,042***	0,98
rs.eurytopic	0,032	0,37	-0,001	0,12	-0,018	0,12	-0,008*	0,11

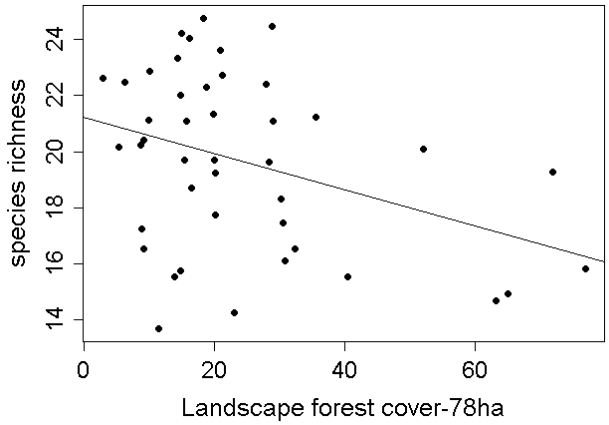

Figure 25. Relation entre la richesse moyenne des coléoptères carabiques et le taux de boisement à 500 m.

La réponse en abondance et en richesse moyenne par piège de groupes écologiques fondés sur (i) la morphologie alaire (brachyptères, macroptères, polymorphiques), et (ii) la préférence d'habitat (eurytopes, forestières, de milieu ouvert) à l'ancienneté et l'isolement a été étudiée. Parmi les réponses significatives, soulignons que (i) la richesse des espèces forestières augmente en forêts anciennes, mais diminue lorsque la surface de boisement augmente (!), (ii) l'abondance des espèces de milieu ouvert et des espèces macroptères (plus fonctionnelles au vol) diminuent lorsque le taux de boisement à respectivement 500 et 2000 m augmente, et (iii) l'abondance des espèces dimorphiques diminue avec l'augmentation de la surface de boisement et du taux de boisement à 2000 m (Figure 26).

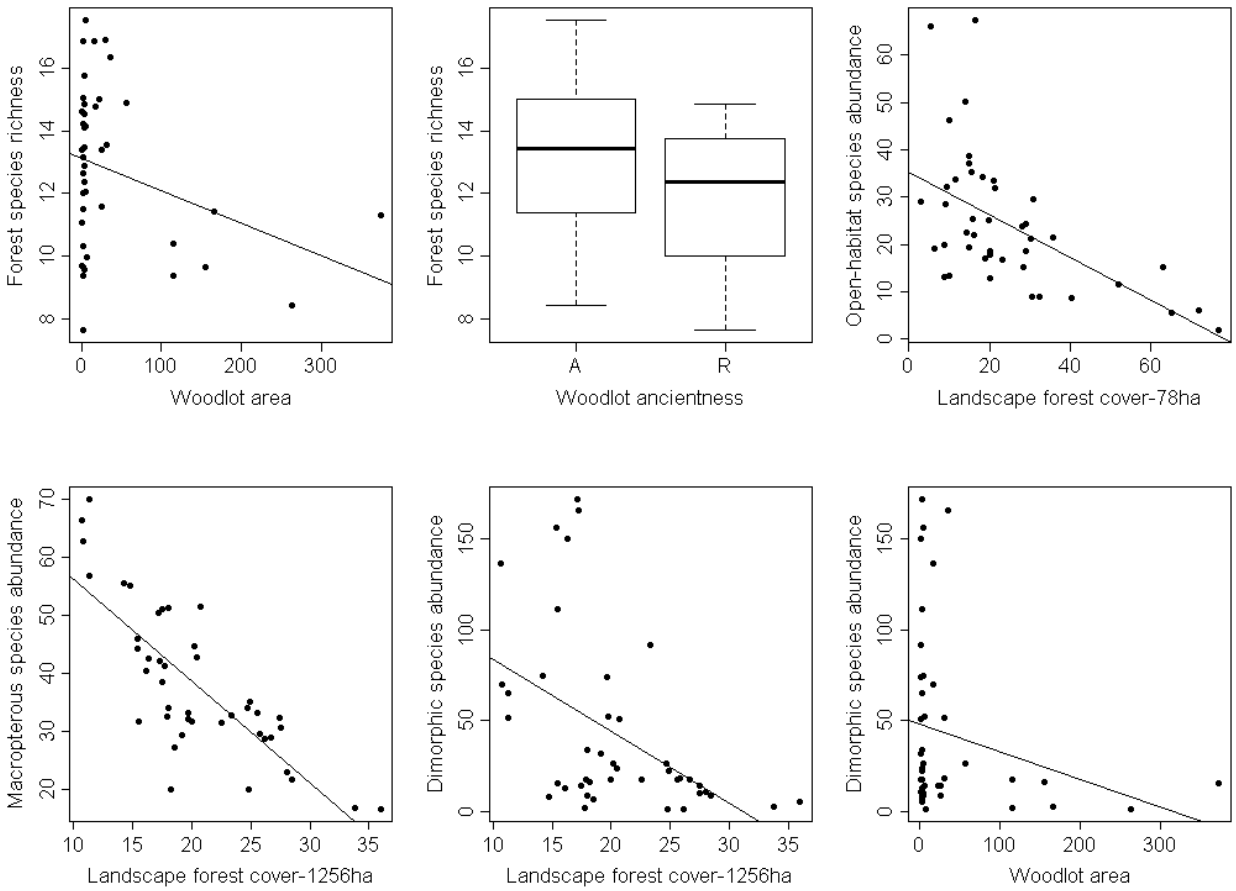

Figure 26. Relation entre l'abondance et la richesse moyenne des groupes écologiques de coléoptères carabiques et les variables d'ancienneté, d'isolement et de surface de boisement.

La relation aire-espèces négative pour l'assemblage des espèces forestières contredit le résultat observé par Magura et al. (2001). D'autre part, les espèces ailées (macroptères, dimorphiques) sont supposées être moins sensibles à la fragmentation forestière, que les espèces brachyptères, alors qu'elles seules répondent aux variations de taux de boisement dans notre étude. La richesse des espèces forestières ne diminue pas avec le degré d'isolement des fragments, comme pour Magura et al. (2001).

Pour approfondir cette analyse, il serait pertinent de croiser le trait alaire avec celui de préférence d'habitat, pour mesurer par exemple comment répondent les forestières brachyptères ou les forestières macroptères à l'isolement.

A l'échelle des espèces individuelles, la réponse en abondance a été modélisée. Plusieurs résultats sont difficiles à interpréter. Les trois suivants sont davantage lisibles (Figure 27). L'abondance du carabique forestier *Abax ovalis* augmente avec le taux de boisement à 500 m, celle du carabique eurytope forestier *Carabus nemoralis* avec le taux de boisement à 2000 m, et *Abax ater (parallelepipedus*) serait plus abondante dans les boisements anciens, comme l'avait déjà démontré Desender et al. (2004).

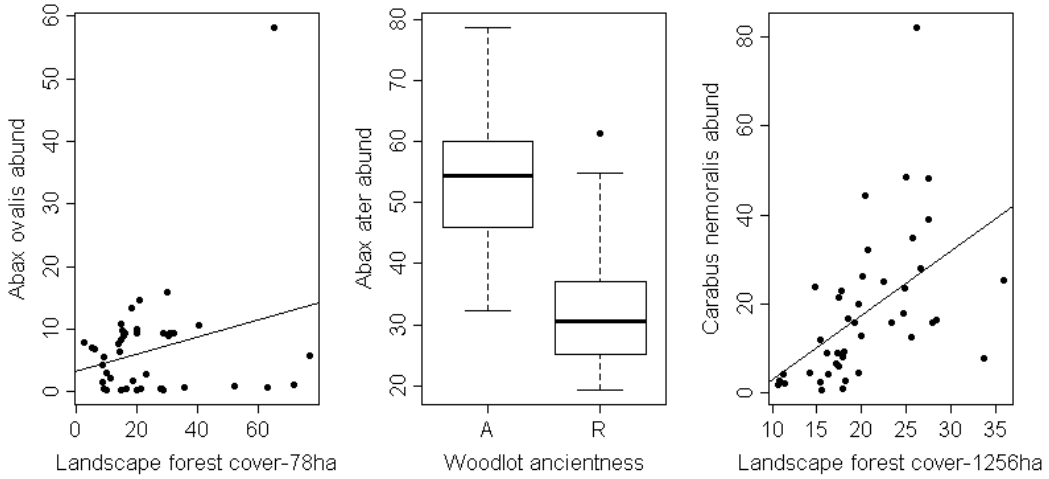

Figure 27. Relation entre l'abondance de trois espèces de coléoptères carabiques et l'ancienneté ou l'isolement des boisements.

Rappelons le caractère provisoire du jeu de données, et le caractère préliminaire des analyses, qui devront par exemple intégrer des facteurs stationnels dans la modélisation.

3.3.4. Faune du sol

Le but ici est d'évaluer l'importance relative de la surface du patch du boisement, de son ancienneté, de son isolement (en fonction du taux de boisement dans le paysage proche) et du pH, connu pour son importance pour la faune du sol (pris comme estimation de la qualité de l'habitat-sol au sein du patch).

Richesse spécifique

Le Tableau 31 donne le nombre d'espèce (diversité alpha) par type de boisement dans chaque région. Globalement, la diversité alpha et l'abondance totale sont plus importantes dans les boisements récents et petits (PR) en Gascogne par rapport à l'ensemble des types de boisements quelle que soit la zone d'étude. Ce qui semble dû au plus grand nombre d'espèces et de populations d'escargot.

Tableau 31. Nombre d'espèce et abondance (±StD) par groupe taxonomique de la macrofaune du sol dans les différents types de boisement dans les deux régions d'étude.

	Gascogne			**Gâtinais**		
	GA	**PA**	**PR**	**GA**	**PA**	**PR**
S_total	16,47 (±7,74)	15,67 (±6,97)	21,13 (±9,52)	14,33 (±5,49)	14,93 (±4,76)	13,73 (±4,28)
A_total	31 (±16)	26,87 (±17,1)	45,4 (±28,93)	22 (±9,02)	24,2 (±10,45)	22,6 (±9,51)
S_escargot	2,07 (±2,55)	2,07 (±2,43)	4,53 (±4,6)	0,73 (±1,1)	1,27 (±1,44)	1,47 (±1,6)
A_escagot	4,93 (±8,88)	3,87 (±5,9)	18,07 (±27,54)	0,8 (±1,15)	1,27 (±1,44)	1,6 (±1,64)
S_limace	0,73 (±1,03)	0,73 (±1,03)	0,4 (±0,63)	0,87 (±0,83)	1,4 (±0,99)	1,6 (±1,3)
A_limace	0,73 (±1,03)	1 (±1,85)	0,67 (±1,11)	1,2 (±1,26)	2 (±1,25)	2,2 (±2,34)
S_isopode	3,87 (±2,17)	4,53 (±1,64)	4,07 (±2,34)	2,93 (±2,19)	1,93 (±1,58)	3 (±1,65)
A_isopode	7,8 (±5,8)	11,2 (±8,91)	8,87 (±6,66)	4,4 (±3,2)	4,47 (±5,54)	6,93 (±6,17)
S_chilopode	5,6 (±3,7)	5,4 (±3,62)	7,2 (±3,67)	5,73 (±3,2)	5,4 (±2,59)	4,13 (±2,07)
A_chilopode	7,87 (±5,85)	7 (±4,64)	8,4 (±5,07)	9,73 (±6,73)	8,2 (±4,92)	6,67 (±4,56)
S_diplopode	1,6 (±1,64)	1,53 (±1,88)	1,8 (±2,31)	2,13 (±1,51)	1,53 (±1,36)	1,47 (±1,85)
A_diplopode	5,53 (±10,91)	2,2 (±2,86)	3,53 (±5,38)	3,27 (±2,22)	2,53 (±2,83)	2,2 (±2,98)
S_VdT	2,6 (±3,36)	1,4 (±1,68)	3,13 (±3,72)	1,93 (±1,62)	3,33 (±3,09)	2,13 (±2,1)
A_VdT	4,13 (±5,42)	1,6 (±2,03)	5,87 (±7,44)	2,6 (±2,29)	5,67 (±7,14)	3,07 (±2,94)

Le Tableau 32 présente le nombre d'espèce en commun entre les boisements anciens et récents, ceci dans chaque zone d'étude, ainsi que le nombre d'espèces uniquement présente en boisement ancien et le celui uniquement présentes en boisement récent. La quasi-totalité des groupes taxonomiques ont plus ou moins la moitié d'espèces en commun entre les boisements récents et anciens (de 43% à 66 %) sauf pour les escargots qui n'ont qu'un tiers d'espèces en commun (respectivement 30 et 36 % en Gascogne ou dans le Gâtinais). Par ailleurs les limaces ont, dans le cas du Gâtinais, 83 % d'espèces en commun.

Les isopodes ont 40% d'espèces propres aux boisements anciens (quelle que soit la région) et les diplopodes présentent 45 % d'espèces observées seulement en boisement ancien en Gâtinais pour 37% en Gascogne. L'image est similaire mais inversée pour les escargots (respectivement 40 et 36%). Les chilopodes dans les deux régions et les limaces en Gascogne présentent environ un quart d'espèces propres aux boisements anciens (respectivement 27 ou 25% et 25%). Enfin 34% des espèces de vers de terre sont propres aux boisements anciens en Gascogne pour seulement 13% dans le Gâtinais.

Tableau 32. Nombre d'espèces en commun ou non entre les boisements anciens et récents dans les deux zones d'étude.

	Gascogne			Gâtinais		
	Uniquement en ancien	En commun	Uniquement en récent	Uniquement en ancien	En commun	Uniquement en récent
Chilopodes	11	25	4	7	18	2
Diplopodes	6	8	2	5	5	1
Escargots	12	9	9	7	7	5
Isopodes	6	7	2	5	6	1
Limaces	1	2	1	0	5	1
Vers de terre	8	10	5	2	7	6

Distribution des communautés de faune du sol dans les types de boisements

La covariation des communautés de faune du sol avec les paramètres environnementaux est sensiblement la même dans les deux régions (RV = 0,26 %, p=0,002 dans le Gâtinais ; ; RV = 0,25, p=0,001 en Gascogne (). Le premier axe factoriel de la coinertie sur les données du Gâtinais représente 55,06% et celle du second axe 28.45% de l'inertie totale. Dans le cas des coteaux de Gascogne, le premier axe représente 60,81 % et le second 27,25% de l'inertie totale. La projection des types de boisement sur le plan factoriel des coinerties respectives montre que les communautés dans les grands boisements anciens se distinguent de celles dans les petits boisements anciens ou récents (Figure 28 etFigure 30). Dans les deux cas, la position des communautés dans les petits boisements anciens est intermédiaire entre celle des grands boisements anciens et celle des petits boisements récents. Cette position des communautés dans les petits boisements anciens est à l'intersection entre les recouvrements de celles des grands boisements anciens et celles des petits boisements récents.

La distribution de l'amplitude des habitats des espèces de faune du sol le long des axes factoriels de l'analyse intra-groupe sur les données environnementales montre pour le Gâtinais une distribution continue des espèces à largeur de niche variable (Figure 29) avec, cependant, en queue de distribution quelques espèces à niche plus étroite. Dans le cas des coteaux de Gascogne, la distribution des espèces est également continue le long de l'axe de l'analyse intra-groupe (Figure 31). On note, cependant, que sur le côté de l'axe correspondant aux petits boisements (anciens ou récents) l'amplitude des niches semble un peu plus étroite que celle correspondant aux grands boisements anciens.

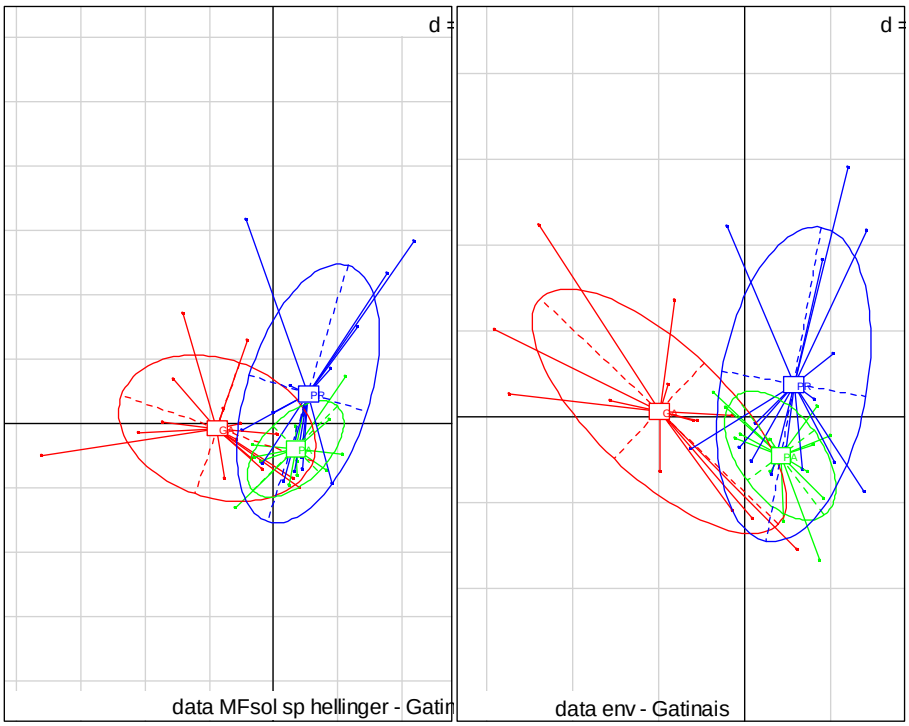

Figure 28. Représentation du barycentre des types de boisement (GA : grand ancien, PA; petit ancien et PR : petit récent dans le plan factoriel de l'analyse de coinertie entre les données de faune du sol et les variables environnementales (RV = 0.26 p=0.002) pour le Gâtinais.

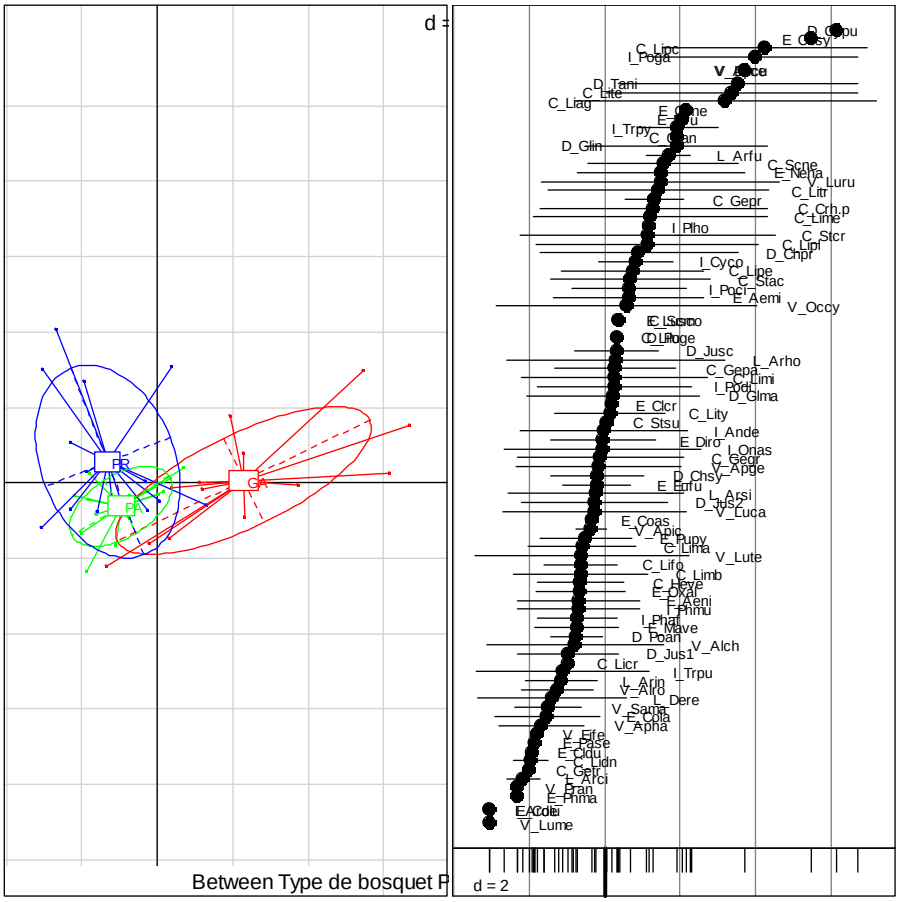

Figure 29. Analyse intergroupe sur les types de boisement à partir des données environnementales et représentation de l'amplitude de distribution des espèces sur le premier axe factoriel. Cas du Gâtinais.

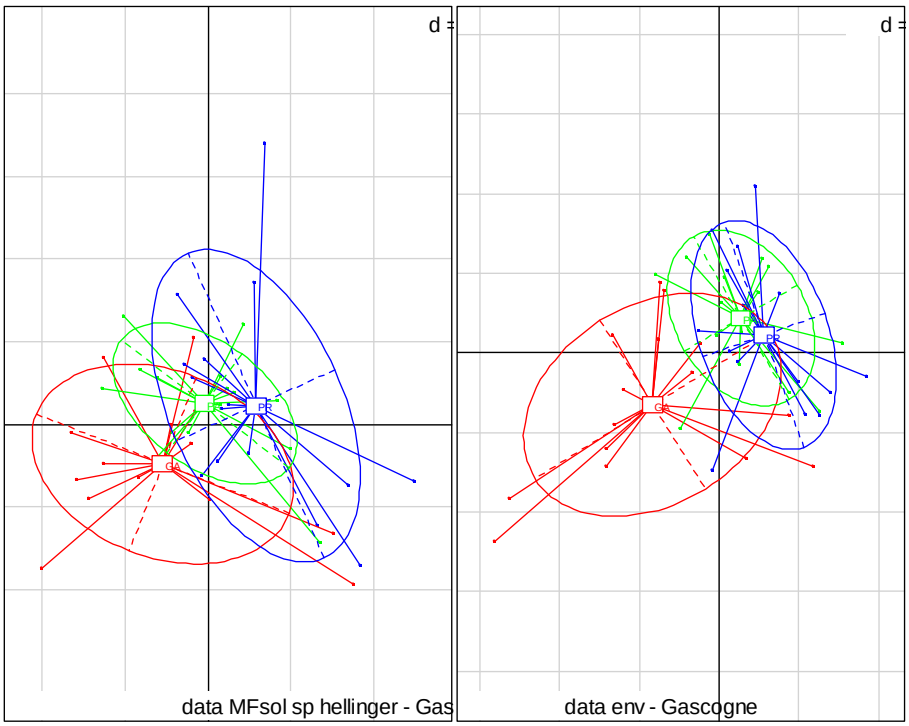

Figure 30. Représentation du barycentre des types de boisement (GA : grand ancien, PA : petit ancien et PR : petit récent dans le plan factoriel de l'analyse de coinertie entre les données de faune du sol et les variables environnementales (RV = 0.27 p=0.001) pour la Gascogne.

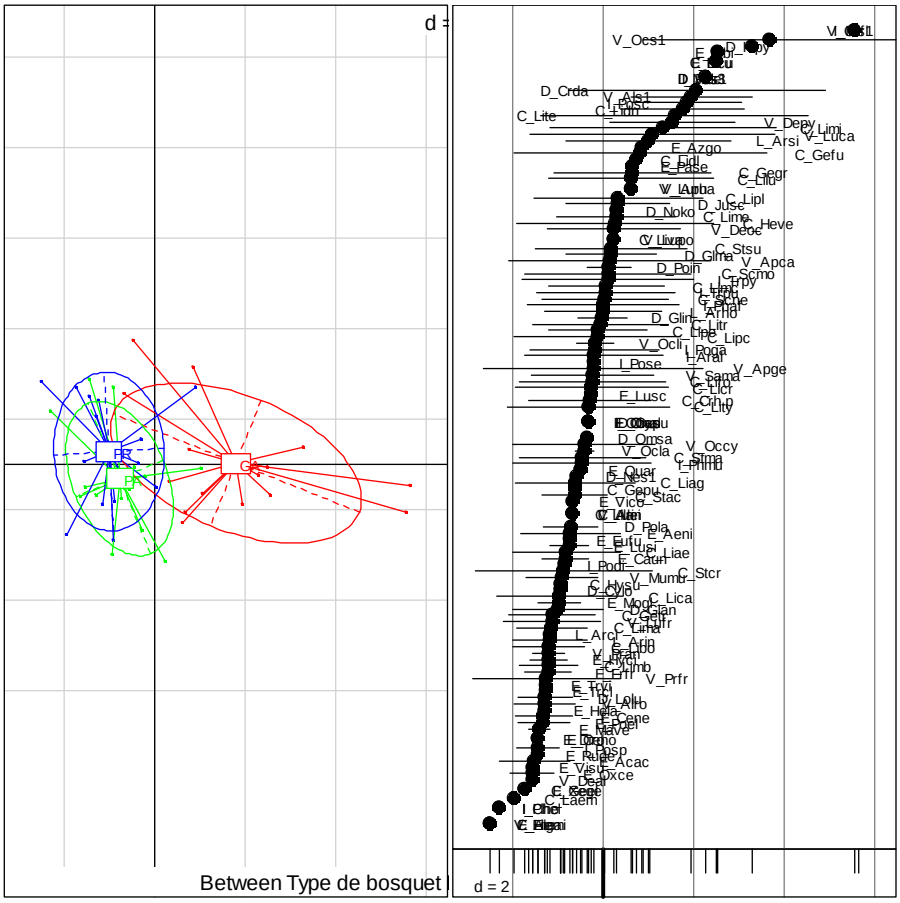

Figure 31. Analyse intergroupe sur les types de boisement à partir des données environnementales et représentation de l'amplitude de distribution des espèces sur le premier axe factoriel. Cas de la Gascogne.

Déterminants des communautés de faune du sol

La surface du boisement et le pH du sol sont des déterminants de la distribution de la faune du sol dans son ensemble et ce, dans les deux régions (12,25 % dans le Gâtinais et 8,82% en Gascogne). Le taux de boisement apporte une part supplémentaire de déterminisme pour cette faune du sol. Dans le Gâtinais, le taux de boisement récent à l'échelle de 1000 m contribue pour 3,17% au contrôle de cette faune. Dans le cas des coteaux de Gascogne, le taux de boisement récent aux échelles de 500 et 1000 m contribue pour 6,71% (Tableau 33). Dans les deux régions l'effet des facteurs locaux (pH et surface du sol) est supérieur à l'effet du paysage proche (taux de boisement environnant le boisement). Cependant les proportions ne sont pas similaires entre les deux régions avec pour l'effet local 79.4% dans le Gâtinais et 56,8% dans les coteaux de Gascogne et pour l'effet du paysage proche 20,6 % dans le Gratinais et 43,2% en Gascogne.

Tableau 33. Parts explicatives des variables environnementales après l'analyse de redondance sur les communautés de faune du sol dans chacune des régions d'étude.

	MF sol _ Gatinais				
	df	Var	F	Pr(>F)	% variance expliquée
Surf_F	1	0.0215	1.6376	0.025 *	3.41
TBr_0.5	1	0.0127	0.9672	0.476	2.02
TBr_1	1	0.0200	1.5205	0.050 *	3.17
TBr_2	1	0.0158	1.1989	0.202	2.51
TBa_2	1	0.0163	1.2375	0.150	2.59
TBa_1	1	0.0107	0.8160	0.753	1.7
TBa_0.5	1	0.0183	1.3914	0.108	2.9
pH_eau	1	0.0360	2.7385	0.001 ***	5.71
pH_KCl	1	0.0195	1.4854	0.048 *	3.1
Residual	35	0.4611			

	MF sol _ Gascogne				
	df	Var	F	Pr(>F)	% variance expliquée
Surf_F	1	0.0229	1.5154	0.040 *	3.18
TBr_0.5	1	0.0264	1.7457	0.006 **	3.67
TBr_1	1	0.0219	1.4481	0.048 *	3.04
TBr_2	1	0.0174	1.1515	0.234	2.42
pH_eau	1	0.0406	2.6835	0.001 ***	5.64
pH_KCl	1	0.0156	1.0333	0.377	2.17
Residual	38	0.5752			

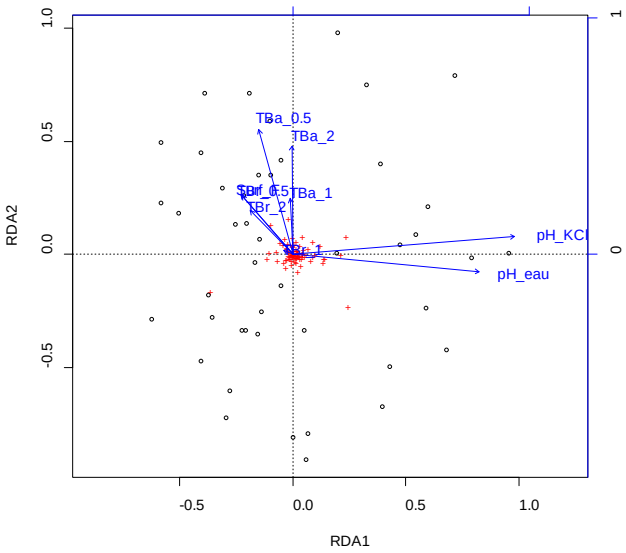

Figure 32. Plan factoriel de la RDA pour le Gâtinais

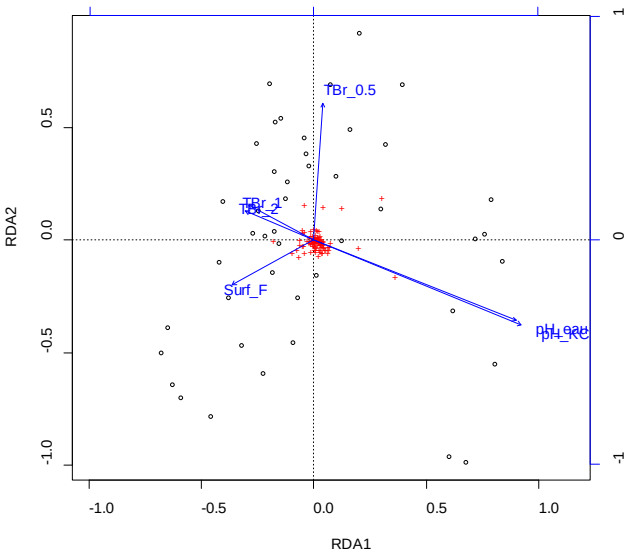

Figure 33. Plan factoriel de la RDA pour la Gascogne

Le plan factoriel de la RDA pour le Gâtinais représente 47,08% de la variance totale (F1 : 33% et F2 : 14,08%) (Figure 32) avec le pH structurant le premier axe et les taux de boisements dans le paysage proche le second axe. Le plan factoriel de la RDA pour la Gascogne représente 53,40% de la variance totale (F1 : 34,94% et F2 : 18,46%) (Figure 33) avec le pH et la surface du boisement structurant le premier axe et les taux de boisements dans le paysage proche le second axe.

Réponse de la biodiversité de la faune du sol

Globalement, la richesse spécifique est moins sensible aux paramètres étudiés que l'abondance. Dans le Gâtinais, seul les nombres d'espèces d'escargots, d'isopodes, de chilopodes et de vers de terre sont sensibles à l'un des paramètres environnementaux ; seulement les vers de terre le sont dans le cas des coteaux de Gascogne. L'abondance est généralement sensible au moins à l'un des paramètres sauf pour les limaces et ce dans les deux régions d'étude (Figures 34 et 35).

Dans le cas du Gâtinais, le taux de boisement récent à fine échelle (500 m) a un effet négatif sur le nombre d'espèces et l'abondance des escargots. Pour les isopodes, le nombre d'espèces augmente avec la surface, tandis que l'abondance est positivement corrélée aux boisements récents, et au pH du sol ainsi qu'au taux de boisement récent à grande échelle (200 m) tandis que le taux de boisement ancien à moyenne et grande échelles (1000 et 2000 m) ainsi que le taux de boisement récent a moyenne échelle ont des effets négatifs sur l'abondance des isopodes. Les chilopodes, quant à eux, sont négativement impactés par le pH que ce soit pour leur nombre d'espèces ou leur abondance. Seule l'abondance des diplopodes croît avec la surface du boisement et décroît avec la surface forestière (de forêts récentes à 2 km et des forêts anciennes à 1 km). Enfin, le nombre d'espèces et l'abondance des vers de terre sont sensibles aux mêmes paramètres avec un effet positif du pH du sol et de l'ancienneté du boisement, ainsi qu'un effet négatif du taux de boisement récent à grande échelle (Figures 34 et 35 ; Tableaux 34 et 35).

Pour les coteaux de Gascogne, en majorité seule l'abondance des groupes taxonomiques de la faune du sol est influencée par les paramètres relatifs au boisement ou à la surface forestière. Les escargots sont plus abondants en forêt récente qu'en forêt ancienne. Pour les isopodes, c'est l'inverse ; par ailleurs l'abondance est moindre dans les grands boisements et plus forte dans les paysages plus forestiers (avec une forte surface de forêts récentes à 2 km). L'abondance des chilopodes est plus importante dans les boisements récents, dans les boisements de grande taille. L'effet du paysage est difficile à comprendre, avec un effet postif de la surface en forêts récentes à 2 km mais négatif lorsque cette surface est calculée sur 1km autour du boisement. La réaction des diplopodes à la surface forestière semble également varier selon l'échelle étudiée (postif à 500 m, négatif à 1 km). L'effet du pH est également équivoque. Enfin le nombre d'espèces et l'abondance des vers de terre sont plus forts en forêt récente ; comme pour les groupes précédents, la réaction à la surface forestière semble dépendre de l'échelle considérée (Figures 34 et 35 ; Tableaux 34 et 35).

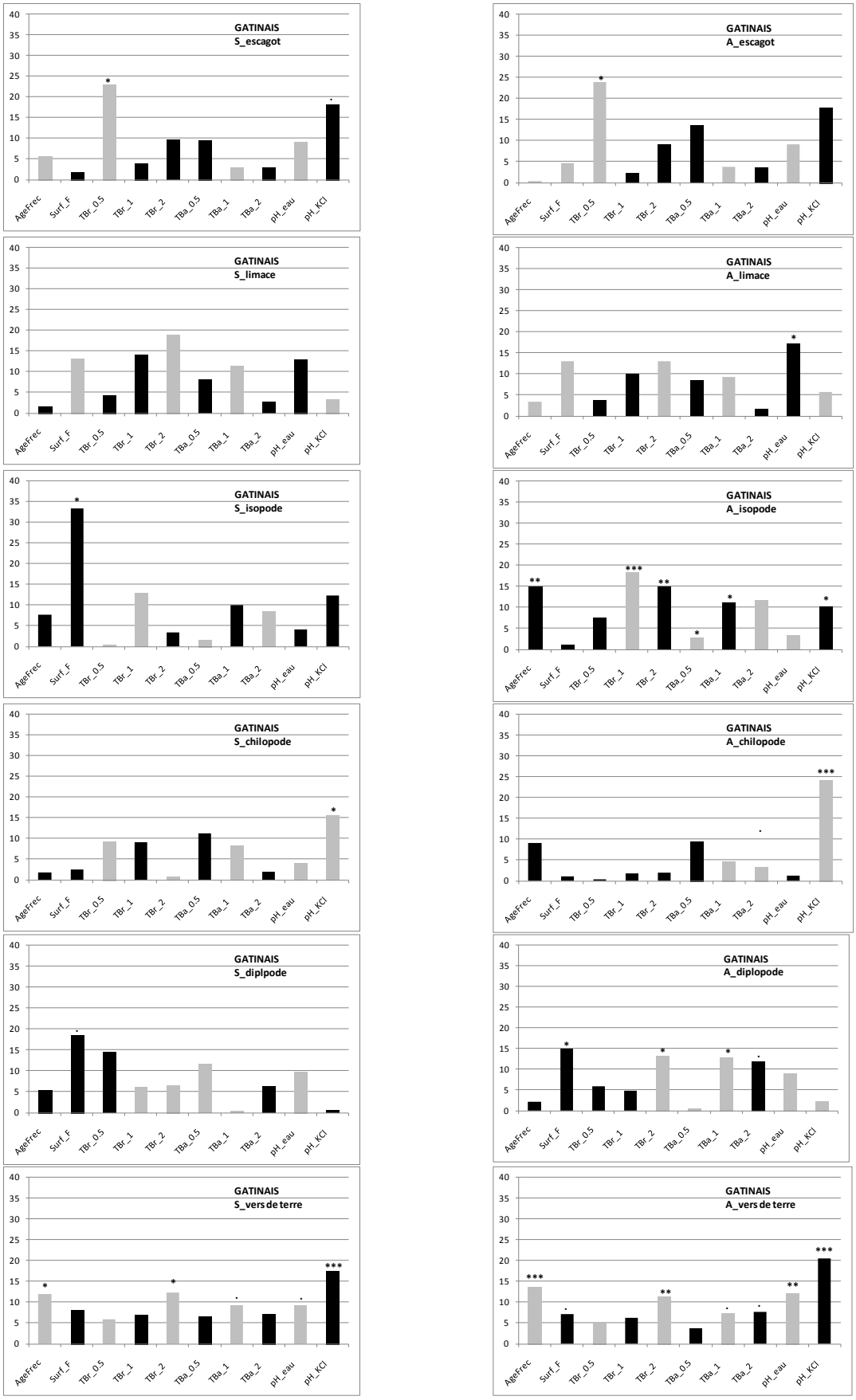

Figure 34. Proportion de variance expliquée independamment par les variables environnementales sur le nombre d'espèces et l'abondance des taxa de faune du sol, pour le Gâtinais. En noir les effets positifs et en gris les effets négatifs. ***p<0,001, **p<0,01, *p<0,05 et . p<0,1.

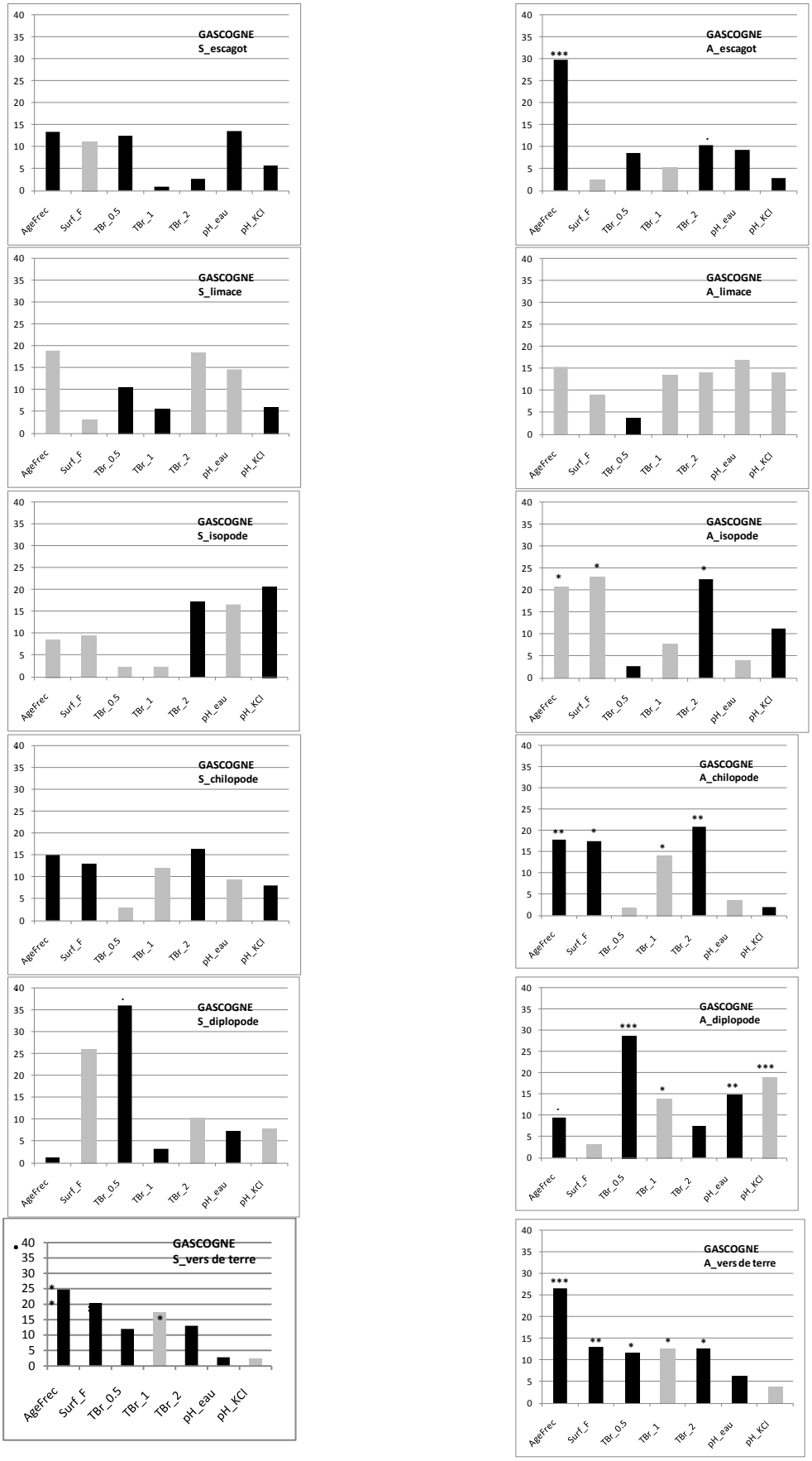

Figure 35. Proportion de variance expliquée independamment par les variables environnementales sur le nombre d'espèce et l'abondance des taxa de faune du sol, dans le cas des coteaux de Gascogne.

Tableau 34. Coefficients des modèles linéaires généralisés mixtes (S nombre d'espèces ; A abondance totale des taxa de faune du sol) dans le cas du Gâtinais. *** p<0,001, ** p<0,01, * p <0,05 et . p <0,1.

	S_escargot				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-2.552	1.906	-1.339	0.1807	
AgeFrec	-0.247	0.427	-0.579	0.5626	
Surf_F	0.000	0.002	0.175	0.8608	
TBr_0.5	-0.072	0.030	-2.336	0.0195	*
TBr_1	0.026	0.068	0.394	0.6939	
TBr_2	0.084	0.085	0.980	0.3273	
TBa_0.5	0.030	0.031	0.963	0.3356	
TBa_1	-0.023	0.075	-0.312	0.7547	
TBa_2	0.020	0.065	0.306	0.7595	
pH_eau	-0.605	0.660	-0.917	0.3592	
pH_KCl	1.077	0.581	1.854	0.0637	.

	A_escargot				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-2.246	2.039	-1.101	0.2707	
AgeFrec	-0.011	0.404	-0.028	0.9774	
Surf_F	-0.001	0.002	-0.434	0.6644	
TBr_0.5	-0.068	0.030	-2.199	0.0279	*
TBr_1	0.014	0.072	0.197	0.8441	
TBr_2	0.077	0.092	0.837	0.4027	
TBa_0.5	0.040	0.032	1.254	0.2100	
TBa_1	-0.027	0.080	-0.338	0.7354	
TBa_2	0.024	0.071	0.335	0.7377	
pH_eau	-0.577	0.692	-0.834	0.4043	
pH_KCl	0.982	0.601	1.634	0.1022	

	S_limace				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-1.126	1.436	-0.784	0.433	
AgeFrec	0.049	0.360	0.136	0.891	
Surf_F	-0.006	0.005	-1.111	0.267	
TBr_0.5	0.010	0.030	0.358	0.720	
TBr_1	0.064	0.054	1.180	0.238	
TBr_2	-0.105	0.065	-1.596	0.111	
TBa_0.5	0.016	0.024	0.672	0.502	
TBa_1	-0.053	0.055	-0.961	0.337	
TBa_2	0.012	0.056	0.227	0.820	
pH_eau	0.616	0.559	1.101	0.271	
pH_KCl	-0.138	0.498	-0.278	0.781	

	A_limace				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-2.184	1.250	-1.747	0.0807	.
AgeFrec	-0.129	0.316	-0.409	0.6824	
Surf_F	-0.007	0.005	-1.552	0.1206	
TBr_0.5	0.011	0.026	0.457	0.6478	
TBr_1	0.054	0.046	1.185	0.2361	
TBr_2	-0.086	0.055	-1.547	0.1220	
TBa_0.5	0.021	0.021	1.008	0.3133	
TBa_1	-0.051	0.047	-1.099	0.2717	
TBa_2	0.009	0.047	0.200	0.8417	
pH_eau	1.007	0.493	2.042	0.0411	*
pH_KCl	-0.298	0.437	-0.682	0.4951	

	S_isopode				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-0.381	0.987	-0.386	0.6997	
AgeFrec	0.137	0.255	0.537	0.5914	
Surf_F	0.003	0.001	2.330	0.0198	*
TBr_0.5	-0.000	0.019	-0.026	0.9793	
TBr_1	-0.036	0.040	-0.903	0.3665	
TBr_2	0.010	0.044	0.242	0.8088	
TBa_0.5	-0.002	0.017	-0.118	0.9060	
TBa_1	0.025	0.036	0.701	0.4831	
TBa_2	-0.021	0.036	-0.591	0.5547	
pH_eau	0.109	0.373	0.292	0.7702	
pH_KCl	0.284	0.332	0.854	0.3929	

	A_isopode				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-0.971	1.116	-0.870	0.3840	
AgeFrec	0.578	0.196	2.941	0.0032	**
Surf_F	0.000	0.001	0.227	0.820	
TBr_0.5	0.024	0.016	1.484	0.1378	
TBr_1	-0.139	0.038	-3.648	0.0003	***
TBr_2	0.174	0.058	2.960	0.0031	**
TBa_0.5	-0.008	0.014	-0.550	0.5825	
TBa_1	0.076	0.034	2.217	0.0266	*
TBa_2	-0.095	0.041	-2.308	0.0209	*
pH_eau	-0.212	0.312	-0.681	0.4961	
pH_KCl	0.616	0.304	2.024	0.0429	*

	S_chilopode				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	4.552	0.889	5.119	3.08e-07	***
AgeFrec	0.045	0.184	0.248	8044	
Surf_F	0.000	0.001	0.355	7222	
TBr_0.5	-0.020	0.014	-1.339	1805	
TBr_1	0.041	0.031	1.309	1907	
TBr_2	-0.003	0.030	-0.104	9173	
TBa_0.5	0.020	0.012	1.628	1036	
TBa_1	-0.032	0.027	-1.170	2420	
TBa_2	0.007	0.025	0.285	7756	
pH_eau	-0.160	0.283	-0.567	5705	
pH_KCl	-0.654	0.291	-2.243	0.0249	*

	A_chilopode				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	5.516	0.726	7.592	3.15e-14	***
AgeFrec	0.236	0.144	1.632	0.1027	
Surf_F	0.000	0.001	0.206	0.8368	
TBr_0.5	0.000	0.011	0.071	0.9437	
TBr_1	0.007	0.025	0.306	0.7597	
TBr_2	0.008	0.023	0.356	0.7216	
TBa_0.5	0.016	0.009	1.688	0.0915	.
TBa_1	-0.018	0.021	-0.842	0.3997	
TBa_2	-0.012	0.020	-0.599	0.5491	
pH_eau	0.053	0.226	0.235	0.8144	
pH_KCl	-1.025	0.237	-4.319	1.56e-05	***

	S_diplopode				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	2.907	1.481	1.963	0.0497	*
AgeFrec	0.163	0.318	0.511	0.6092	
Surf_F	0.003	0.002	1.791	0.0734	.
TBr_0.5	0.034	0.024	1.402	0.1610	
TBr_1	-0.032	0.053	-0.604	0.5456	
TBr_2	-0.037	0.059	-0.632	0.5271	
TBa_0.5	-0.023	0.020	-1.118	0.2636	
TBa_1	-0.001	0.048	-0.039	0.9692	
TBa_2	0.029	0.049	0.601	0.5476	
pH_eau	-0.460	0.488	-0.944	0.3450	
pH_KCl	0.024	0.461	0.053	0.9576	

	A_diplopode				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	5.764	1.588	3.629	0.0003	***
AgeFrec	0.094	0.265	0.354	0.7231	
Surf_F	0.004	0.002	2.418	0.0156	*
TBr_0.5	0.022	0.023	0.959	0.3374	
TBr_1	0.041	0.053	0.777	0.4373	
TBr_2	-0.136	0.063	-2.139	0.0324	*
TBa_0.5	-0.001	0.019	-0.084	0.9332	
TBa_1	-0.102	0.048	-2.088	0.0367	*
TBa_2	0.100	0.051	1.941	0.0522	.
pH_eau	-0.669	0.462	-1.450	0.1470	
pH_KCl	-0.155	0.431	-0.359	0.7196	

	S_vers de terre				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	0.975	1.086	0.897	0.3694	
AgeFrec	-0.670	0.295	-2.272	0.0230	*
Surf_F	0.003	0.002	1.543	0.1227	
TBr_0.5	-0.026	0.024	-1.116	0.2643	
TBr_1	0.065	0.049	1.331	0.1830	
TBr_2	-0.131	0.055	-2.353	0.0186	*
TBa_0.5	0.025	0.020	1.250	0.2112	
TBa_1	-0.080	0.045	-1.755	0.0791	.
TBa_2	0.060	0.044	1.365	0.1723	
pH_eau	-0.692	0.392	-1.765	0.0776	.
pH_KCl	1.239	0.371	3.336	0.0008	***

	A_vers de terre				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	1.304	1.045	1.248	0.2120	
AgeFrec	-0.830	0.243	-3.410	0.0006	***
Surf_F	0.004	0.002	1.787	0.0739	.
TBr_0.5	-0.027	0.022	-1.226	0.2200	
TBr_1	0.073	0.048	1.532	0.1255	
TBr_2	-0.164	0.058	-2.838	0.0045	**
TBa_0.5	0.017	0.019	0.908	0.3640	
TBa_1	-0.079	0.044	-1.809	0.0704	.
TBa_2	0.083	0.043	1.912	0.0558	.
pH_eau	-1.032	0.343	-3.009	0.0026	**
pH_KCl	1.719	0.339	5.063	3 4.13e-07	***

Tableau 35. Coefficients des modèles linéaires généralisés mixtes (S nombre d'espèces ; A abondance totale des taxa de faune du sol) dans le cas des coteaux de Gascogne. Les niveaux de significativité sont représentées par des symboles, respectivement *** pour p<0,001, ** pour p<0,01, * pour p <0,05 et . pour p <0,1.

S_escargot

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-4.965	0.961	-5.163	2.42e-07	***
AgeFrec	0.286	0.209	1.367	0.172	
Surf_F	-0.013	0.011	-1.140	0.254	
TBr_0.5	0.022	0.017	1.264	0.206	
TBr_1	0.002	0.029	0.099	0.921	
TBr_2	0.007	0.028	0.279	0.780	
pH_eau	0.627	0.456	1.376	0.169	
pH_KCl	0.241	0.422	0.572	0.568	

S_limace

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	2.459	2.333	1.054	0.292	
AgeFrec	-0.495	0.560	-0.883	0.377	
Surf_F	-0.003	0.019	-0.153	0.878	
TBr_0.5	0.028	0.056	0.498	0.619	
TBr_1	0.017	0.065	0.263	0.792	
TBr_2	-0.051	0.059	-0.874	0.382	
pH_eau	-0.771	1.128	-0.684	0.494	
pH_KCl	0.289	1.043	0.277	0.781	

S_isopode

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	1.246	0.673	1.850	0.0643	.
AgeFrec	-0.118	0.173	-0.680	0.4962	
Surf_F	-0.005	0.007	-0.758	0.4486	
TBr_0.5	-0.003	0.016	-0.189	0.8498	
TBr_1	-0.003	0.021	-0.185	0.8529	
TBr_2	0.024	0.018	1.368	0.1713	
pH_eau	-0.444	0.333	-1.335	0.1820	
pH_KCl	0.511	0.308	1.659	0.0970	.

S_chilopode

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	2.579	0.606	4.251	2.13e-05	***
AgeFrec	0.391	0.143	2.737	0.0062	**
Surf_F	0.013	0.005	2.375	0.0175	*
TBr_0.5	-0.007	0.014	-0.523	0.6006	
TBr_1	-0.042	0.019	-2.171	0.0299	*
TBr_2	0.049	0.016	2.990	0.0027	**
pH_eau	-0.533	0.308	-1.730	0.0837	.
pH_KCl	0.421	0.285	1.476	0.1399	

S_diplopode

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-0.583	1.463	-0.399	0.6899	
AgeFrec	0.018	0.293	0.062	0.9501	
Surf_F	-0.023	0.017	-1.338	0.1808	
TBr_0.5	0.057	0.030	1.853	0.0638	.
TBr_1	0.007	0.045	0.162	0.8715	
TBr_2	-0.022	0.043	-0.527	0.5981	
pH_eau	0.269	0.710	0.379	0.7048	
pH_KCl	-0.268	0.661	-0.405	0.6855	

S_vers de terre

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-1.721	1.872	-0.919	0.3578	
AgeFrec	0.814	0.261	3.111	0.0018	**
Surf_F	0.029	0.011	2.558	0.0105	*
TBr_0.5	0.056	0.037	1.508	0.1316	
TBr_1	-0.093	0.042	-2.184	0.0289	*
TBr_2	0.080	0.049	1.632	0.1027	
pH_eau	0.254	0.729	0.348	0.7276	
pH_KCl	-0.199	0.671	-0.296	0.7669	

A_escargot

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-7.462	1.362	-5.476	4.35e-08	***
AgeFrec	0.771	0.147	5.237	1.63e-07	***
Surf_F	-0.004	0.011	-0.449	0.6534	
TBr_0.5	0.032	0.021	1.512	0.1305	
TBr_1	-0.032	0.034	-0.935	0.3497	
TBr_2	0.069	0.038	1.820	0.0687	.
pH_eau	0.954	0.591	1.614	0.1066	
pH_KCl	0.269	0.533	0.505	0.6135	

A_escargot

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	0.854	2.457	0.348	0.728	
AgeFrec	-0.105	0.507	-0.208	0.836	
Surf_F	-0.013	0.020	-0.690	0.490	
TBr_0.5	0.067	0.053	1.275	0.202	
TBr_1	-0.020	0.062	-0.323	0.746	
TBr_2	-0.018	0.065	-0.287	0.774	
pH_eau	-0.110	1.142	-0.096	0.923	
pH_KCl	-0.301	1.033	-0.292	0.770	

A_isopode

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	0.669	0.755	0.885	0.3760	
AgeFrec	-0.288	0.128	-2.251	0.0244	*
Surf_F	-0.015	0.006	-2.497	0.0125	*
TBr_0.5	0.004	0.014	0.283	0.7773	
TBr_1	-0.016	0.019	-0.843	0.3990	
TBr_2	0.049	0.020	2.436	0.0149	*
pH_eau	-0.132	0.312	-0.424	0.6716	
pH_KCl	0.354	0.290	1.223	0.2212	

A_chilopode

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	2.083	0.647	3.220	0.001	**
AgeFrec	0.349	0.135	2.588	0.009	**
Surf_F	0.014	0.005	2.535	0.0112	*
TBr_0.5	-0.003	0.014	-0.255	0.7984	
TBr_1	-0.040	0.019	-2.030	0.0424	*
TBr_2	0.054	0.018	3.016	0.0025	**
pH_eau	-0.160	0.306	-0.523	0.6006	
pH_KCl	0.081	0.289	0.283	0.7774	

A_diplopode

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-0.958	1.491	-0.643	0.5202	
AgeFrec	0.413	0.242	1.706	0.0880	.
Surf_F	-0.009	0.016	-0.584	0.5594	
TBr_0.5	0.153	0.029	5.195	.05e-07	***
TBr_1	-0.109	0.043	-2.520	0.0117	*
TBr_2	0.065	0.048	1.350	0.1768	
pH_eau	1.772	0.661	2.678	0.0074	**
pH_KCl	-2.192	0.638	-3.432	0.0005	***

A_vers de terre

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)	
(Intercept)	-4.634	1.741	-2.660	0.0078	**
AgeFrec	1.125	0.215	5.219	1.8e-07	***
Surf_F	0.023	0.009	2.579	0.0099	**
TBr_0.5	0.077	0.033	2.266	0.0234	*
TBr_1	-0.087	0.035	-2.467	0.0136	*
TBr_2	0.115	0.046	2.501	0.0123	*
pH_eau	0.762	0.618	1.233	0.2176	
pH_KCl	-0.424	0.569	-0.745	0.4564	

Synthèse de la réaction de la faune du sol

La proportion d'espèces de la faune du sol propres aux boisements anciens est relativement similaire dans les deux régions. Celle-ci est d'environ un tiers pour les chilopodes et d'environ 40% pour les diplopodes, isopodes et escargots. Les chilopodes sont des prédateurs et donc a priori plus mobiles, ce qui pourrait expliquer le taux d'espèces propres aux boisements anciens plus faible que pour la faune détritivore des diplopodes, isopodes et escargots. Ces derniers étant également plus inféodés au milieu sol, en plus d'être moins mobiles sont sans doute également freinés à la dispersion par les conditions microclimatiques peu favorables dans la matrice agricole (température plus élevée et variable et moindre humidité) entrainant sans doute une forte part de mortalité pour les individus s'y aventurant. Enfin, la réponse contrastée des vers de terre pour la spécificité d'espèces aux boisements anciens ne semble pas a priori une question de différence de mobilité entre les deux régions liée au taxa. Le sud de la France est connu pour abriter des espèces endémiques de vers de terre (Bouché, 1972), ce qui est peut-être une raison au plus grand nombre d'espèces de boisements anciens dans les coteaux de Gascogne comparativement au Gâtinais. Cependant la matrice agricole dans le Gâtinais est principalement agricole, ce qui est a priori un filtre à la dispersion plus fort qu'une matrice comportant une part importante de prairies comme c'est le cas dans les coteaux de Gascogne.

Globalement, le type de boisement n'a pas d'effet sur le nombre ou l'abondance des groupes de faune du sol. Cependant la communauté dans son ensemble discrimine les types de boisement et présente une partie commune entre les peuplements des grands boisements anciens et des petits boisements récents que l'on retrouve dans les petits boisements anciens. Très peu d'espèces semblent avoir une amplitude de distribution uniquement restreinte aux grands boisements anciens et lorsque c'est le cas ce sont des espèces à très faible amplitude de distribution. Sans surprise, le pH du sol est un déterminant majeur de la communauté de faune du sol. Le taux de boisement actuel au voisinage immédiat du boisement (500 m) ou un peu plus lointain (1000 m) contribue également à structurer le peuplement mais dans une moindre mesure. La surface du boisement et le pH semblent être des variables relativement indépendantes (presque orthogonales dans le plan factoriel). Les espèces de faune du sol sont connues pour leur sensibilité au pH du sol, ce qui peut ainsi expliquer la prégnance de ce facteur dans ce cas d'étude, les sols des boisements étant particulièrement acides. Il semble donc que le filtre des espèces se fasse principalement au niveau local par la qualité de l'habitat plutôt que par la taille du boisement. Un second filtre semble toutefois exister, mais de moindre importance, au niveau du paysage proche (surface forestière), les bois voisins peuvent ainsi fournir des disperseurs qui peuvent venir coloniser les boisements soit par stepping stone, soit en suivant les haies dans certaines zones des coteaux de Gascogne.

Dans les coteaux de Gascogne, le nombre d'espèces des différents groupes de faune du sol est très peu sensible aux différents paramètres locaux ou paysagers, contrairement au Gâtinais, ce qui laisse entendre que la dispersion (capacité à atteindre un nouvel habitat) ou l'installation des nouvelles populations est plus facile dans les coteaux de Gascogne que dans le Gâtinais. Ce qui irait dans le sens d'une matrice agricole moins favorable à la dispersion dans le Gâtinais (matrice principalement composée de cultures annuelles et peu d'éléments semi-naturels linéaires) par rapport à celle présente dans les coteaux de Gascogne (présence voir dominance de prairie dans la matrice agricole ainsi que d'éléments semi-naturels linéaires tels que les haies et les chemins creux). Ce qui irait également dans le sens d'une qualité de l'habitat plus favorable à la faune du sol dans les coteaux de Gascogne que dans le Gâtinais (pH sensiblement moins acide dans les boisements de Gascogne comparativement à ceux du Gâtinais).

Dans le Gâtinais, les taux de boisements, généralement récent et à petite échelle ont un effet négatif sur l'abondance et le nombre d'espèces d'escargots ainsi que l'abondance des isopodes, des diplopodes et des vers de terre. En revanche, le taux de boisement ancien a un effet positif sur l'abondance des isopodes et négatif sur celle des diplopodes. Par ailleurs, le pH a un effet positif sur le nombre et l'abondance de vers de terre ainsi que l'abondance des isopodes tandis qu'il a un effet négatif sur le nombre et l'abondance des chilopodes, et l'abondance des diplopodes. Enfin la surface du boisement a un effet positif sur le nombre d'espèces d'isopodes et sur l'abondance des diplopodes. L'ancienneté du boisement a un effet positif sur le nombre et l'abondance de vers de terre et négatif sur l'abondance des isopodes. Ainsi même si les réponses des groupes taxonomiques de faune du sol sont idiosyncratiques, on peut néanmoins conclure que la qualité de l'habitat est favorable aux vers de terre et aux isopodes tandis qu'il ne l'est pas pour les chilopodes. Ceux-ci étant plus dispersant, le filtrage se fait donc sur la capacité des boisements à accueillir des populations tandis que pour les vers de terre

une fois arrivés dans le boisement, une population a plus de chance de s'y installer, les vers de terre étant donc sans doute plus acidotolérants que les chilopodes. Par ailleurs si le taux de boisement récent a souvent un effet négatif, toutefois le taux de boisement ancien a un effet positif pour l'abondance des isopodes laissant penser à un effet cumulé d'événements de dispersion, ce qui n'est pas le cas pour les diplopodes. Ceci laisse penser que pour des disperseurs a priori peu performants tel que les détritivores du sol, les isopodes étant très sensibles à l'hygrométrie ambiante ont moins de chance de disperser mais une fois arrivés auraient plus de chance de s'installer que les diplopodes, lesquels seraient alors peu acidotolérants, et donc auraient moins de chances de s'installer une fois atteint un nouveau boisement que les isopodes.

Dans les coteaux de Gascogne, les nombres d'espèces de tous les groupes à l'exception des vers de terre sont non impactés par les paramètres étudiés tandis que l'abondance par contre l'est. Les taux de boisements récents ont souvent un effet négatif à l'échelle de 1000 m et un effet positif à celle de 2000 m et parfois celle de 500 m sur l'abondance des isopodes, chilopodes, diplopodes et vers de terre. Ce qui est assez déroutant, cependant nous pouvons penser qu'au voisinage immédiat, l'effet positif est dû à de la colonisation par stepping stone sur de courte distance, tandis qu'à plus grande distance, la dispersion se ferait en suivant des connections par la présence d'un réseau bocager le long de cours d'eau en fond de vallon (ce qui ne serait pas le cas pour l'échelle de 1000 m). Contrairement au Gâtinais, le pH est rarement une variable de contrôle de l'abondance sauf pour les diplopodes mais dans ce cas précis, la réponse des deux pH est contradictoire. Le pH étant plus élevé dans les boisements de Gascogne, le seuil de tolérance à l'acidité pour la faune du sol se trouverait entre la valeur de ceux-ci et celle dans les boisements du Gâtinais, soit en dessous d'un seuil de pH de 5. La connaissance de l'autoécologie des espèces de faune du sol est fort rare sauf dans le cas des vers de terre et dans ce dernier cas, fort peu d'espèces ont en effet un seuil de tolérance aussi bas. Enfin la surface du boisement est positive pour les populations d'isopodes, de chilopodes et de vers de terre. L'ancienneté du boisement a un effet positif sur les populations d'isopodes et négative sur les populations d'escargots, de diplopodes et de vers de terre. Ainsi une fois arrivé dans le boisement, les populations n'ont a priori pas de problème pour occuper l'espace (ce qui peut se faire relativement vite sachant que la plus part des espèces de faune du sol sont parthénogénétique). Ce qui se combine avec un effet cumulé de croissance des populations au cours du temps (effet positif de l'ancienneté du boisement). Le cas des diplopodes qui semble a priori contradictoire pourrait s'expliquer par une moindre tolérance à l'acidité, laquelle est sensiblement plus basse dans les boisements anciens que récents.

3.3.5. Réponse microévolutive des coléoptères saproxyliques

Nous avons ici conduit une approche micro-évolutive de la plasticité intra-spécifique adaptative pour la colonisation, en comparant la variabilité et la moyenne d'un trait descripteur des capacités de dispersion, la charge alaire, entre des populations plus ou moins isolées de quelques espèces. En d'autres termes, le polymorphisme intra–spécifique d'un trait de dispersion affecte-t-il l'utilisation de l'habitat par les coléoptères saproxyliques ?

Le partage de l'habitat par différentes espèces est lié à des contraintes morphologiques. Les différences intra-spécifiques ont été peu explorées jusqu'à présent. Nous avons essayé de déterminer si la répartition de l'habitat est reliée à la charge alaire des individus chez quelques espèces de coléoptères saproxyliques. Nous basant sur les principes de l'aérodynamique, nous avons posé comme hypothèse que les coléoptères avec une forte charge alaire, dont les ailes portent donc une charge plus élevée, sont moins mobiles et tendent donc à coloniser moins bien les boisements isolés, récents et/ou petits.

La morphologie et les performances de vol étant corrélées (Berwaerts et al. 2002), nous utilisons une combinaison de mesures morphométriques simples comme descripteur des capacités de dispersion, la charge alaire (wing loading) (ratio entre masse corporelle [mg] et surface alaire [cm²]; Gibb et al. 2006b). La charge alaire représente la pression exercée par les ailes sur l'air pour supporter le poids du corps. En raison d'une meilleure efficience énergétique, une faible charge alaire représente une capacité de vol supérieure. Nous l'utiliserons ici à l'échelle intra-spécifique (inter-populationnelle) pour quelques espèces.

Cinq espèces cibles dans le Gâtinais et 4 espèces en Gascogne ont été sélectionnées dans les échantillons issus des pièges d'interception, sur plusieurs critères : présentes dans toutes les modalités de boisements, avec et sans variations d'abondance et/ou d'occurrence sur le gradient d'isolement, écologie, taille et rareté variées, en abondance suffisante et point trop fragiles pour être manipulées.

Pour près de 300 individus, une aile a été disséquée, photographiée sous une loupe binoculaire avec une caméra Nikon®, pour mesure de sa surface avec l'application ImageJ (http://rsb.info.nih.gov/ij/features.html). Le poids sec de chaque individu entier a été mesuré après 6h de lyophilisation (Lyophilisateur Christ ® Alpha I-6) à l'aide d'une microbalance Mettler Toledo® Mx5 (LBLGC, Univ. Orléans).
L'influence de l'erreur de mesure de la surface alaire (estimée par double mesure sur les échantillons du Gâtinais) est très faible (la moyenne de la différence entre deux mesures est plus faible que l'écart-type de la surface alaire d'un facteur 3 à 30 selon les espèces). L'analyse de la charge alaire moyenne doit être complétée par celle de la variance de charge alaire.

L'hypothèse générale est la suivante : « au sein de chaque espèce, ce sont les individus les plus dispersifs (donc la charge alaire WL la plus faible) qui colonisent les boisements les plus petits, les plus récents et les plus isolés». Pour 2 espèces du Gâtinais, *Melandrya barbata* et *Melanotus villosus*, seuls des mâles ont été mesurés, si bien que l'effet du sexe sur le polymorphisme de dispersion n'est pas étudié.

Le Tableau 36 récapitule les effets du sexe, de l'ancienneté, de la surface et de l'isolement spatial du boisement dans des modèles multi-variables (MultiModel averaging sur modèles linéaires mixtes, avec le triplet comme variable aléatoire).

Tableau 36. Effets sur la charge alaire moyenne d'une sélection d'espèces de coléoptères saproxyliques du sexe des individus et des variables d'ancienneté, d'isolement et de surface du boisement ; p<0,1=°, p<0,05=*, p<0,01=**, p<0,001=***, not tested= Ø ; LFC5000 and LFC2000= Landscape Forest Cover in a 500 m- or 2000 m-radius disk respectively.

Région	Espèce	**Ancientness**	**LFC500**	**LFC2000**	**Woodlot area**	**Gender**
Gâtinais	*Melandrya barbata* (n= 22)	WL(recent) < WL(old)*	Ø	ns	ns	Ø
	Melanotus villosus (n= 36)	ns	ns	ns	ns	Ø
	Orchesia undulata (n= 28)	ns	Ø	ns	ns	ns
	Tetratoma ancora (n= 31)	ns	ns	ns	ns	WL♀ < WL♂***
	Trypodendron signatum (n= 34)	ns	ns	ns	ns	ns
Gascogne	*Mycetophagus quadripustulatus* (n=30)	WL(recent) > WL(old)°	ns	ns	ns	ns
	Melasis buprestoides (n=50)	ns	ns	ns	ns	WL♀ > WL♂***
	Phymatodes testaceus (n=30)	ns	ns	ns	ns	WL♀ > WL♂**
	Salpingus planirostris (n=30)	ns	ns	ns	ns	

De façon générale, nous observons peu d'effets des paramètres d'isolement spatial et d'ancienneté sur la charge alaire moyenne des espèces sélectionnées (Tableau 37). Parmi les 9 espèces, avec les individus de tous sexes confondus, la charge alaire de seulement 2 espèces a répondu significativement à un des 3 paramètres d'isolement spatio-temporel (taux de boisement dans le paysage voisin, surface, ancienneté du boisement).

Dans le Gâtinais, conformément à l'hypothèse initiale, la charge alaire des individus de *Melandrya barbata* qui ont colonisé des boisements récents est plus faible (donc les individus plus dispersifs) que dans les boisements anciens. En revanche, en Gascogne, contrairement à l'hypothèse, la charge alaire des individus de *Mycetophagus quadripustulatus* qui ont colonisé des boisements récents est plus forte (donc les individus moins dispersifs) que dans les boisements anciens.

Chez *Tetratoma ancora*, les femelles ont en moyenne une charge alaire plus faible que les mâles (et seraient donc plus dispersives), alors que la tendance inverse est observée chez *Phymatodes testaceus* et *Melasis buprestoides* en Gascogne. Les variations intra-spécifiques de charge alaire sont donc sexe-dépendantes (probablement en lien avec la dynamique de colonisation des espèces). Pour ces espèces, un effet significatif de l'isolement sexe-dépendant sur les variations intra-spécifiques de charge alaire a été mesuré.

Tableau 37. Effets sur la charge alaire moyenne d'une sélection d'espèces de coléoptères saproxyliques de l'interaction entre le sexe des individus et l'isolement du boisement ; p<0,01=**, p<0,001=***, not tested= Ø ; LFC2000= Landscape Forest Cover in a 2000 m-radius disk.

Région	Espèce	Gender	Interaction gender : isolation
Gâtinais	*Melandrya barbata* (n= 22)	Ø	Ø
	Melanotus villosus (n= 36)	Ø	Ø
	Orchesia undulata (n= 28)	ns	ns
	Tetratoma ancora (n= 31)	WL♀ < WL♂***	gender:LFC2000**
	Trypodendron signatum (n= 34)	ns	ns
Gascogne	*Mycetophagus quadripustulatus* (n=30)	ns	ns
	Melasis buprestoides (n=50)	WL♀**?** WL♂***	gender:LFC2000***
	Phymatodes testaceus (n=30)	WL♀**?** WL♂**	gender:LFC2000**
	Salpingus planirostris (n=30)	ns	ns

Dans le Gâtinais pour *Tetratoma ancora* (Tetratomidae), et en Gascogne pour *Phymatodes testaceus* (Cerambycidae), les individus ayant colonisé les boisements plus isolés ont une charge alaire plus faible (donc disperseraient mieux). Pour ces deux espèces, les variations de charge alaire chez les

femelles sont très faibles. Les mâles disperseraient moins bien que les femelles chez *T. ancora*, et mieux que les femelles chez *P. testaceus* (car leur charge alaire moyenne est respectivement supérieure ou inférieure à celle des femelles).

Signalons que dans les modèles individuels sur l'abondance des espèces, *T. ancora* s'est révélée une espèce de forêts anciennes.

En revanche, en Gascogne pour *Melasis buprestoides* (Eucnemidae), chez les mâles, qui disperseraient moins bien (car leur charge alaire moyenne est supérieure à celle des femelles), nous ne mesurons pas de variation de charge alaire avec l'isolement des boisements. En revanche, les femelles ayant colonisé les boisements plus isolés ont une charge alaire plus forte (donc disperseraient moins bien), contrairement à l'hypothèse (Figure 36).

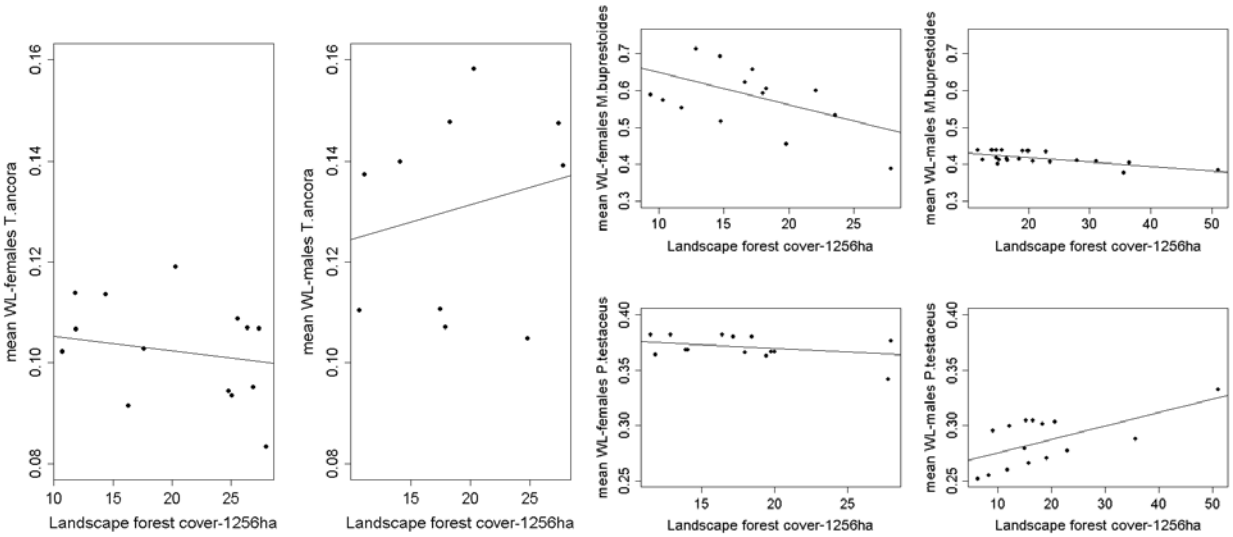

Figure 36. Réponse sexe-dépendante de la charge alaire moyenne de trois espèces de coléoptères saproxyliques à l'isolement du boisement.

Ces réponses contrastées sont à relier au rôle de la dispersion des mâles ou des femelles dans la dynamique des populations des insectes saproxyliques (responsabilité de la recherche de la ressource, colonisation d'une nouvelle tache d'habitat, brassage génétique). En sus des variations de charge alaire moyenne, nous avions fait l'hypothèse d'un plus grand polymorphisme des capacités de dispersion dans les boisements récents, isolés, petits (dominés par des évènements de colonisation aléatoires). En étudiant la variance de la charge alaire (en fait SD(residuals(gamm(WL~species|triplet))) dans le Gâtinais, nous observons en effet cette tendance, mais les différences de variance de WL entre classes d'isolement ne sont pas significatives (tests de Fisher, Tableau 38) :

Tableau 38. Effets sur la variance de la charge alaire d'une sélection d'espèces de coléoptères saproxyliques de l'ancienneté, de la surface et de l'isolement du boisement (Gâtinais)

Wing loading standard deviation		All species
Woodlot ancientness	Ancient (<1850)	0,0420
	Recent (>1850)	0,0440
Woodlot area	Small (<8 ha)	0,0434
	Large (>15 ha)	0,0427
Landscape forest cover (LFC)	Isolated (LFC<20%)	0,0449
	Non isolated (LFC>20%)	0,0414

En conclusion, nous avons démontré des réponses intra-spécifiques de la charge alaire aux descripteurs d'isolement ou d'ancienneté des boisements, mais une exploration approfondie devra être entreprise pour mieux appréhender les complexes interférences allométriques, l'effet de la taille d'échantillon (réduit dans notre cas) et d'autres variables interférentes avec la capacité de dispersion (volume musculaire thoracique, fréquence de battement alaire).

Signalons que, contre toute attente, Gibb et al. (2006b) ont montré que les espèces rares de quelques groupes saproxyliques avaient une charge alaire moyenne plus faible, suggérant des capacités de dispersion supérieures, que des espèces congénériques plus communes.

3.4. Conclusions

A l'échelle interspécifique des communautés et des groupes d'espèces par trait écologique, les coléoptères saproxyliques aptères ou volants, et les coléoptères carabiques ne montrent pas de réponse forte ni à la qualité de l'habitat forestier, ni à la surface du fragment, ni à sa connectivité. Aucune relation aire-espèces n'est mesurée entre la surface de boisement et la richesse spécifique des coléoptères carabiques, saproxyliques aptères ou volants.

A l'échelle individuelle des espèces, certaines réponses à ces facteurs sont observées mais elles sont difficilement interprétables, comme le fait que la surface forestière entourant le fragment a un effet parfois négatif. L'étude spécifique du groupe des Charançons Cryptorhynchinae (petits coléoptères saproxyliques aptères de la litière) en région Centre a montré que leur abondance globale et leur diversité diminuent même avec la surface de forêt dans un rayon de 2 km autour du fragment.
Contrairement aux prédictions de l'hypothèse H8 « La capacité de colonisation des espèces est liée au mode de dispersion de l'espèce », il n'y a pas davantage de réponse à l'isolement forestier des brachyptères vs macroptères-dimorphiques chez les coléoptères carabiques épigés, des aptères vs volants chez les coléoptères saproxyliques

Pour les coléoptères saproxyliques et carabiques, l'hypothèse H1 (« La distribution actuelle de la biodiversité, une fois prises en compte les conditions locales (sol, topographie, peuplement), s'explique aussi par la surface et l'isolement du patch ») n'est pas validée. Si le gradient exploré de surface de boisement semble large (de 1 à 350 ha), le gradient du taux de boisement à 2000 m, dans paysage à dominante agricole, est peut-être trop étroit (valeur maximale de 36%). Les faibles effets observés des variables spatiales sur les coléoptères peuvent aussi encourager l'exploration d'autres échelles de mesure de la connectivité (ici entre 78 et 1256 ha), et d'autres indices de connectivité (pas seulement la surface totale de forêt, mais aussi la distribution nombre et surface des taches de forêt).
En revanche, pour la faune du sol, le taux de boisement joue globalement de manière négative sur les assemblages, même en contrôlant pour les caractéristiques du sol. Cet effet négatif laisse penser que la dispersion est généralement un frein à la dynamique locale de ces populations, avec en plus dans certains cas un effet de puits lorsque la qualité de l'habitat n'est pas satisfaisante. Cependant quelques cas d'effet positif du taux de boisement sont aussi observés. L'acidité du sol ainsi que la surface du boisement influencent l'abondance et la diversité de la faune du sol.

En revanche, nous avons démontré l'effet de l'ancienneté des boisements sur la composition spécifique des assemblages de coléoptères carabiques et saproxyliques volants. D'autre part, la richesse des espèces de carabiques forestiers et des espèces saproxyliques rares plus forte dans les boisements anciens. Comme prédit par l'hypothèse H4, l'abondance de plusieurs espèces de coléoptères saproxyliques et carabiques dépend de l'ancienneté du fragment forestier, mais leur nombre n'est pas très important. Toutefois, les espèces saproxyliques aptères ne répondent ni en abondance ni en occurrence à l'ancienneté de la forêt, tout comme la richesse des espèces saproxyliques volantes.
La richesse et l'abondance de certains groupes taxonomiques de la faune du sol (Isopodes, Chilopodes, escargots, vers de terre) répondent positivement ou négativement à l'ancienneté du boisement et ce différemment selon la région.

En réponse à l'hypothèse H4, chez les coléoptères saproxyliques, les effets de fragmentation (surface et isolement du boisement) et d'ancienneté, même faibles, dominent l'effet de la qualité d'habitat actuelle du boisement dans la structuration de la diversité des assemblages actuels. Malgré le contrôle d'une maturité peu variable lors de la sélection des sites d'étude, pour éviter une confusion entre ancienneté et maturité, le gradient de qualité d'habitat exploré est pourtant assez large : volume de bois mort entre 3 et 100 m^3/ha, de bois mort sur pied entre 0 et 80 m^3/ha, diversité des types de bois mort entre 10 et 30.

A l'échelle intra-spécifique, en réponse à l'hypothèse H10 (« La fragmentation forestière favorise les individus à forte capacité de dispersion au sein des populations »), notre analyse morphométrique de plusieurs espèces de coléoptères saproxyliques a montré des différences significatives de charge alaire entre modalités, qui peuvent représenter des réponses microévolutives, souvent sexe-dépendantes, à la fragmentation. La charge alaire est plus faible (donc les individus plus dispersifs) chez les mâles de *Melandrya barbata* dans les forêts récentes (Gâtinais), chez les mâles de *Tetratoma ancora* (Gâtinais) et de *Phymatodes testaceus* (Gascogne) dans les forêts isolées. Des patrons inverses sont toutefois observés : la charge alaire est plus forte (donc les individus moins dispersifs) chez *Mycetophagus*

quadripustulatus dans les boisements récents, et chez les femelles de *Melasis buprestoides* dans les forêts isolées.

Nous n'avons pas montré d'effet région clairement tangible dans l'analyse des coléoptères saproxyliques volants, mais la réponse de la faune du sol au paysage semble variable d'une région à l'autre. Les différences entre les deux territoires peuvent être de différents ordres :

- différence de dynamique du paysage dans les 2 régions, perçue avec la différence du taux de boisement à 2000 m autour des 88 boisements étudiés : +36% en moyenne dans le Gâtinais, +67% en Gascogne.
- davantage de massifs forestiers sources proches dans le Gâtinais (d'une surface de quelques milliers d'ha à une dizaine de km des sites étudiés)
- davantage de linéaires boisés dans la matrice agricole en Gascogne.

Un certain nombre de perspectives se dessinent à l'issue de ces analyses. L'utilisation des traits morphologiques et écologiques pour la faune du sol permettrait de rechercher si l'effet de l'ancienneté, de l'isolement des boisements est propre à certaines caractéristiques biologiques.

Pour les coléoptères saproxyliques, plusieurs analyses sont en cours :

- estimation de l'importance de la dette d'extinction, par analyse de la différence entre les courbes reliant surface actuelle ou ancienne de boisement, ou taux de boisement actuel ou ancien, et abondance actuelle d'une espèce, richesse spécifique actuelle, avec des approches du type d'Ellis et Coppins (2007),
- mesure du degré d'emboitement entre assemblages, entre PA et GA, et entre PR et PA ;
- analyse des effets du taux de boisement et de la similarité dendrologique sur les dissimilarités faunistiques GA-PA (effet surface) et PA-PR (effet ancienneté) par triplet ;
- réponse individuelle des espèces en occurrence aux facteurs d'isolement et de surface de boisement, d'ancienneté, de qualité d'habitat ;
- recherche de valeurs seuils dans la réponse en occurrence et en abondance des espèces aux facteurs environnementaux quantitatifs (valeurs critiques de surface forestière ou d'isolement) ;
- réponse des groupes d'espèces satellites (<10% des sites occupés) et core (>50% des sites occupés) en lien avec l'hypothèse H8, et avec l'hypothèse suivante « La contribution des espèces satellites par rapport aux espèces « core » augmente avec l'ancienneté et la surface du boisement » ;
- Analyse des changements de la structure de guildes (taille corporelle, proportion des guildes trophiques) avec la surface, l'isolement ou l'ancienneté des boisements
- analyse des effets de certains descripteurs détaillés du stock de bois mort sur les espèces aptères (volume de bois mort par essence, volume de la fraction de petit bois mort…) ;
- effets d'autres descripteurs de la qualité d'habitat : volume de gros bois mort au sol (diamètre > 40cm), de bois mort très décomposé, densité de gros arbres vivants (dbh>70cm) sur les assemblages ;
- analyser l'effet de la dynamique du paysage (avec une variable descriptive de chaque boisement telle que la variation du taux de forêts à 2000 m entre 1850 et 2010) sur les assemblages.

4. Volet 3. Importance de la discontinuité spatiale dans le cas de défragmentation de la trame forestière

Ce volet est présenté sous la forme d'une version provisoire d'un article qui sera soumis dans les mois à venir à une revue internationale.

4.1. Contexte et état des connaissances

La surface forestière en France métropolitaine, comme dans la plupart des pays européens, a changé au cours des derniers siècles (Rudel et al. 2005). Victime de la surexploitation des ressources forestières et de l'expansion des zones vouées à l'agriculture, la forêt française représente entre le 16ème et le 19ème siècle une surface faible, proche de 8,5 millions d'hectares en 1830 (Cinotti 1996) ; soit environ la moitié de la surface métropolitaine actuelle. Depuis, l'expansion forestière s'est effectuée principalement sur d'anciennes terres agricoles abandonnées ; elle fut également stimulée par la création en 1946 du Fonds Forestier National (FFN) qui avait la volonté de dynamiser les forêts françaises en subventionnant les reboisements privés. Nous pouvons donc distinguer deux types de forêts actuelles :

- les « forêts anciennes » caractérisées par la présence d'un couvert forestier continu depuis le minimum forestier en France (première partie du 19ème siècle),
- les « forêts récentes » installées il y a peu sur des terres agricoles abandonnées, soit par des plantations, soit par des boisements spontanés.

Cette expansion forestière a permis de restaurer la trame forestière et la connectivité au sein de celle-ci (Kadoya 2009), et finalement d'agir sur la biodiversité et les fonctions de l'écosystème (Brudvig et al. 2013). Cette augmentation des surfaces forestières constitue donc une opportunité d'étudier les effets de la restauration de la connectivité sur les espèces forestières et d'évaluer qualitativement le succès de colonisation des espèces forestières. Notons que l'impact de la restauration de la connectivité a été très peu étudié par rapport à l'impact de la fragmentation (Cristofoli et al. 2010, Lira et al. 2012), bien que ce type d'étude soit particulièrement pertinent dans un contexte de restauration des réseaux écologiques (Jongman & Pungetti 2004).

Des différences de composition floristique entre forêts anciennes et forêts récentes ont été mises en évidence par différents auteurs (Hermy et al. 1999 ; Graae et al. 2003 ; Sciama et al. 2009). Après restauration de l'habitat forestier, les cortèges des forêts récentes sont composés d'espèces de milieux ouverts qui régressent lentement alors que leur habitat a disparu (dette d'extinction), d'espèces forestières selon leur capacité de dispersion (généralistes ou spécialistes) ou d'espèces généralistes provenant des autres habitats environnants et du filtre environnemental dû aux modifications du sol induites par l'agriculture. Ainsi la richesse spécifique, mais également la composition spécifique ou fonctionnelle des forêts récentes résultent de la balance entre dette d'extinction et crédit de colonisation (Jackson & Sax 2010).

L'analyse comparative des cortèges de forêts anciennes et récentes a permis notamment de distinguer les espèces inféodées aux forêts anciennes Il s'agit principalement d'espèces dont la colonisation est limitée par leur faible capacité de dispersion et/ou par leurs exigences écologiques (Flinn et Vellend 2005). Il a été montré que, en revanche, la colonisation des forêts récentes par les espèces forestières dépend en premier lieu de leur capacité de dispersion. Cette capacité est surtout liée à leur mode de dissémination, bien que les exigences écologiques puissent également jouer un rôle (Verheyen et al. 2006, De Frenne et al. 2011). En effet, la plupart des espèces inféodées aux forêts anciennes sont myrmécochores, autochores, barochores ou à multiplication végétative, et leur vitesse de colonisation est faible, en moyenne de 30 m par siècle (Dupouey et al. 2002a). De ce fait, leur fréquence d'observation est généralement corrélée de manière négative à la distance aux massifs forestiers anciens (Dwzonko 1993). Globalement la colonisation des forêts récentes est dépendante des propriétés de la trame forestière : la proportion de forêt dans le paysage (De Frenne et al. 2011), la proportion de forêts anciennes et, notamment, la proximité géographique et la connectivité aux massifs forestiers anciens (Matlack 1994, Verheyen et al 2006). Bien que non directement testée à ce jour, les modalités de restauration de la connectivité (présence ou absence de continuité entre les fragments forestiers, degré d'isolement) pourraient donc influencer le succès de colonisation. Des faibles capacités de dispersion et de la variabilité des configurations paysagères (et probablement de la variabilité des modalités de restauration de la connectivité), il résulte que le temps de colonisation par les espèces de forêts anciennes et le crédit de colonisation sont très variables d'un paysage à l'autre (De Frenne et al. 2011).

Le crédit de colonisation, lié à la capacité de migration des espèces, dépend ainsi de la configuration paysagère, du temps écoulé depuis la restauration de la trame forestière mais également des capacités de dispersion intrinsèques des espèces (par exemple pour la flore, le type de propagule ou la distance moyenne de dispersion…) et de leurs capacités d'installation après dispersion (adéquation avec la niche écologique de l'espèce).

4.2. Problématique et questions

Les principales questions du volet 3 au sein du projet étaient : Comment la flore colonise-t-elle les fragments forestiers récents ? Quelle est l'influence du mode de formation (accrétion versus nucléation) et de l'isolement de ces nouveaux patchs ? Bien que l'influence de la configuration globale du paysage sur la restauration de la connectivité (De Frenne et al. 2011), et que l'effet de la distance à la lisière (Dzwonko 2001, Jacquemyn et al. 2001) aient déjà été analysés dans la littérature, notre étude reste originale dans le sens où l'analyse couplée de ces deux composantes de la connectivité n'a jamais été mise en œuvre. Ici l'influence de l'ancienneté du couvert boisé n'est pas observée de manière globale à grande échelle mais finement, en fonction de la configuration paysagère du fragment forestier dans des relevés appariés.

L'utilisation de relevés effectués dans un même site et une analyse prenant en compte cet appariement, permettent de minimiser les différences environnementales entre modalités qui pourraient découler d'une répartition non-aléatoire des usages dans le paysage (Flinn & Vellend 2005, Brudvig 2013). Enfin l'analyse des traits de vie des espèces, dans ce cadre, apporte un éclairage dans la compréhension des mécanismes structurant les communautés végétales en forêts récentes par rapport aux forêts anciennes. Plus spécifiquement, nous étudierons :

- Les différences de composition spécifique entre les forêts récentes et anciennes (test des hypothèses H6a et H6b), en particulier la part que représentent respectivement les espèces forestières et celles de milieu ouvert.
- L'influence du mode de formation (accrétion versus nucléation) des forêts récentes et de la distance de celles-ci aux forêts anciennes sur leur diversité floristique et leur composition spécifique (test de l'hypothèse H7).
- Les différences de traits de vie des espèces entre les modalités paysagères et dans quelle mesure ces différences marquent une limitation de la colonisation des espèces par la dispersion, le degré de spécialisation, le degré de compétitivité ou une non-adéquation de niche écologique (test des hypothèses H11, H14 et H15).

4.3. Matériel et méthodes

4.3.1. Choix des sites

L'étude a été réalisée dans deux régions : Centre et Lorraine. Au préalable, une liste élargie de sites pour chacune des grandes régions a été élaborée grâce à l'analyse d'une couche vectorielle correspondant au croisement entre la couche des forêts actuelles (données de l'Inventaire Forestier National) et la carte des usages anciens (carte précédemment acquise pour la région Lorraine et carte acquise dans le cadre du projet pour la région Centre). Les données de l'Inventaire Forestier National permettent de renseigner les principaux types de peuplements forestiers, leur nature ou encore le type de propriété. Les minutes d'Etat-major permettent quant à elles de renseigner l'occupation du territoire au début du 19ème siècle. Dans cette étude, ont été considérées comme forêts anciennes (FA), les zones forestières préexistantes lors des levés des cartes minutes d'Etat-major en 1830 et présentes aujourd'hui sur les cartes de l'Inventaire Forestier National. A contrario, les forêts récentes (FR) sont situées aujourd'hui sur des zones où l'occupation du sol en 1830 était différente de la forêt (culture, prairie, vigne...). Ainsi, les forêts récentes dans notre étude sont âgées de moins de 180 ans.

Le choix des sites potentiels a été fondé sur plusieurs critères de sélection. Chaque site devait comprendre une forêt ancienne (FA) d'une surface assez importante (> 10 ha) et des forêts récentes proches, correspondant à trois configurations paysagères particulières en périphérie (Figure 37). Le classement des forêts en quatre modalités a été réalisé à partir (i) de son ancienneté (ancien versus récent), (ii) des distances de lisière à lisière entre la forêt récente considérée et la forêt ancienne la plus proche et (iii) de son mode de formation (Tableau 39). Chaque site devait comprendre des forêts récentes formées par accrétion, c'est-à-dire des forêts installées à proximité directe de la forêt ancienne et des forêts récentes nucléées, c'est-à-dire établies sans contact physique avec la forêt ancienne (Figure 37) : les unes sont situées dans un rayon de 500 m de la forêt ancienne (forêts nucléés

proches : NP) et les secondes (en Lorraine seulement, voir explications ci-dessous) dans un rayon compris entre 500 et 1000 m (forêts nucléées lointaines : NL).

Chaque fragment forestier sélectionné devait être un peuplement feuillu indigène afin de limiter l'effet du traitement sylvicole sur la composition floristique.

Les forêts récentes devaient être autant que possible situées sur des parcelles où il y avait de la culture de labour (et non de la prairie ou de la vigne) lors des levés de l'Etat-major. Ce choix a été guidé par le fait que d'une part, les zones de culture étaient très importantes en Lorraine au début du 19ème siècle et que d'autre part, les divers types d'usage ancien des sols ont des influences différentes sur la composition floristique (Verheyen et al. 1999, Hermy et Verheyen 2007).

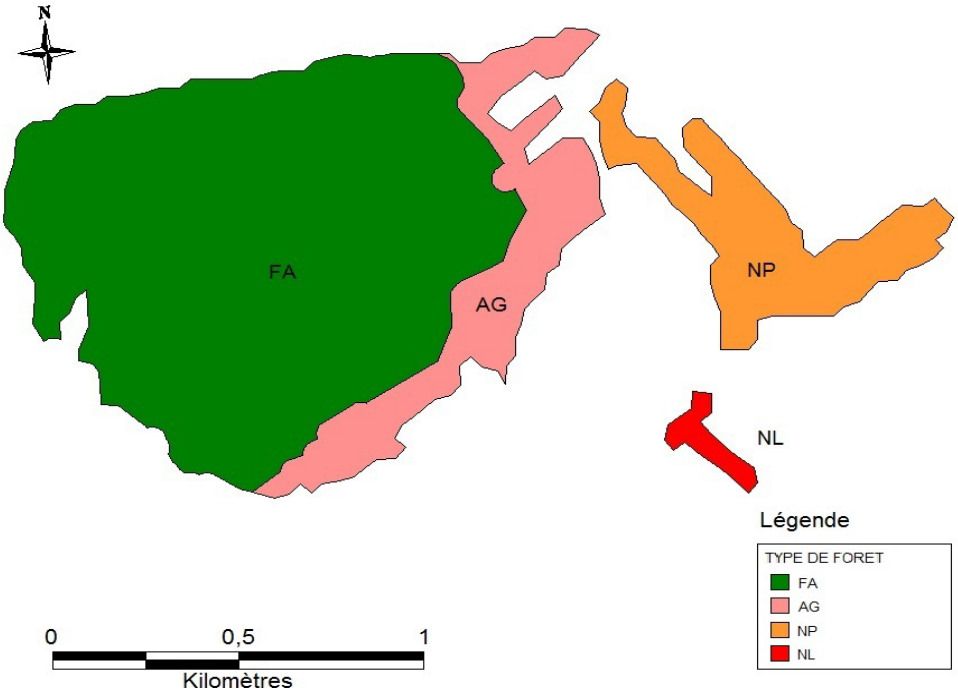

Figure 37. Exemple des différentes configurations paysagères du site de Crévic (54). FA forêt ancienne ; AG forêt récente agrégée ; NP forêt récente nucléée proche ; NL forêt récente nucléée lointaine.

Cette pré-sélection de sites a été ensuite suivie par une prospection de terrain afin de retenir préférentiellement les sites qui présentaient le moins de différences en termes de structure de peuplement (surface terrière, âge moyen du peuplement, composition en essences) et de substrat géologique (réaction du sol, profondeur d'hydromorphie), notamment entre les différentes forêts récentes (AG, NP et NL).

Au final, les sites se répartissent dans quatre sylvo-écorégions (SER) : 8 sites dans les « Plaines et dépressions argileuses du nord-est », 8 sites dans les « Plateaux calcaires du nord-est, » 14 sites en « Sologne-Orléanais » et 6 sites dans le « Pays-Fort, Nivernais et Plaines prémorvandelles ». Le climat est de type océanique avec une tendance continentale sur l'ensemble des quatre sylvoécorégions. Les températures moyennes annuelles sont comprises entre 9 et 10°C dans l'ensemble de la zone d'étude et la pluviométrie annuelle varie entre 700 et 900 mm (Figure 38).

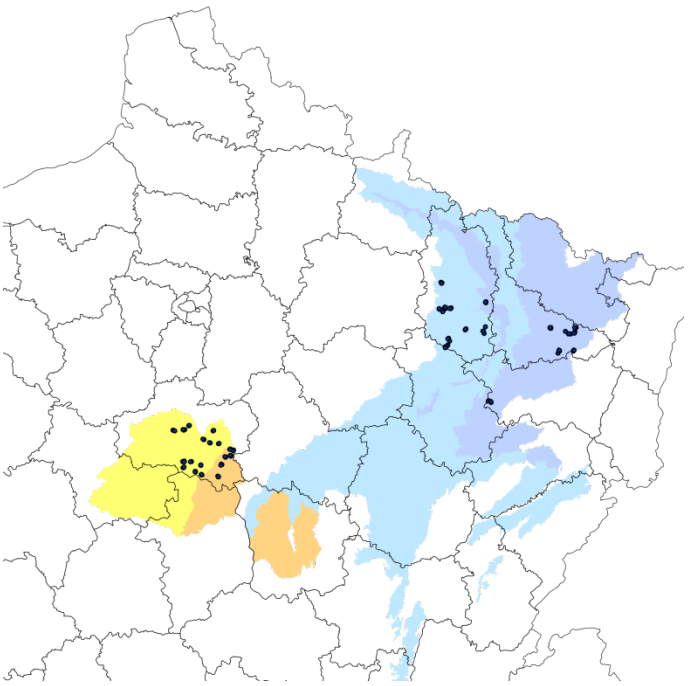

Figure 38. Localisation de l'étude et positionnement des 36 sites échantillonnés. En violet SER « Plaines et dépressions argileuses du nord-est », en bleu SER « Plateaux calcaires du nord-est », en jaune SER « Sologne-Orléanais » et en orange SER « Pays-Fort, Nivernais et Plaines prémorvandelles ».

4.3.2. Plan d'échantillonnage

16 sites en Lorraine et 20 sites en région Centre ont été choisis et étudiés. Pour chaque site, trois ou quatre configurations paysagères ont été analysées (Tableau 39) : la modalité « nucléée loin » n'a été échantillonnée qu'en Lorraine.

Tableau 39. Plan d'échantillonnage.

Type de forêt			Nombre de placettes / Région	
			Lorraine	Centre
Ancienne (< 1830)		Forêt ancienne (FA)	16 placettes	20 placettes
Récente (> 1830)	Accrétion	Agrégée (AG)	16 placettes	20 placettes
	Nucléation	Nucléée proche (NP)	16 placettes	20 placettes
		Nucléée loin (NL)	16 placettes	

Pour chaque site et pour chaque configuration paysagère, une placette principale d'une surface de 400 m² (20*20 m) est établie afin de réaliser les relevés pédologiques, dendrométriques et floristiques.

En Lorraine, le bord de la placette a été installé à 30 m de la lisière externe du fragment forestier. L'effet lisière étant particulièrement fort dans les vingt premiers mètres (Gosselin et Laroussinie 2004), ce positionnement systématique nous permet d'avoir un effet lisière constant entre les modalités paysagères. De plus, la placette a été située de préférence dans la partie du fragment récent le plus proche de la forêt ancienne. Enfin, en forêt ancienne, la placette a été disposée à 30 m de la lisière cartographiée sur les minutes d'Etat-major (ancienne lisière forestière) et repérée sur le terrain. L'échantillonnage en Lorraine s'est déroulé en 2011 Une pré-analyse des distances a mis en évidence une difficulté à discriminer les effets des différentes composantes de la connectivité, c'est-à-dire du mode de formation (accrétion versus nucléation) de la distance à la lisière de la forêt ancienne. En effet, les placettes échantillonnées en forêts récentes nucléées sont généralement situées à des distances plus importantes que celles échantillonnées en forêts agrégées (Figure 39) ; l'échantillonnage ne permettra donc pas facilement de distinguer les effets de l'accrétion/nucléation des effets de la distance à la forêt ancienne.

Réalisé en 2012, l'échantillonnage en région Centre a bénéficié de cette pré-analyse. Afin de mieux discriminer les effets des deux composantes de la connectivité, la modalité « nucléée loin » a été abandonnée, et seules trois configurations paysagères (forêt ancienne, forêt récente agrégée, forêt récente nucléée proche) ont été échantillonnées. Par ailleurs, le centre des placettes des fragments agrégés et nucléés a été placé autant que possible à des distances équivalentes de la lisière de la forêt ancienne au sein de chacun des sites. Dans cette région, la position des relevés à une distance constante de la lisière n'a pas pu être, en conséquence, respectée.

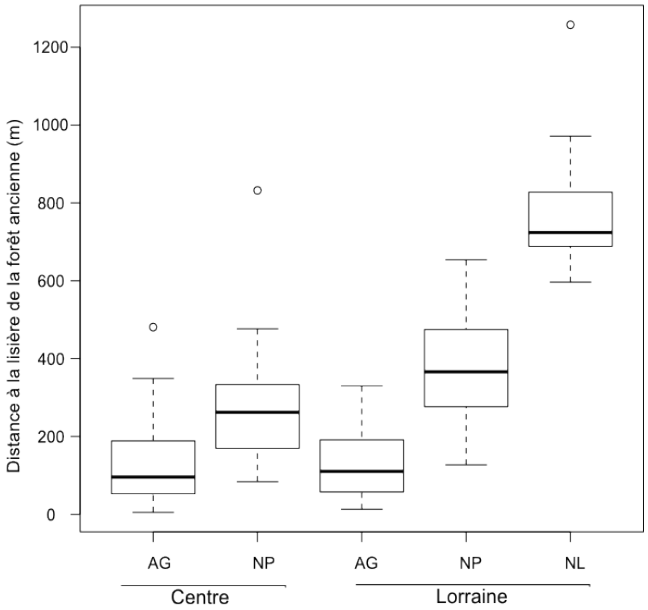

Figure 39. Distribution des distances des placettes échantillonnées à la lisière de la forêt ancienne la plus proche, selon les configurations paysagères dans les deux régions d'étude. La barre centrale représente la médiane, les bords des boites le premier quartile et le troisième quartile, les moustaches ou les points le minimum et le maximum de la distribution.

4.3.3. Échantillonnage terrain et préparation des données

Chaque placette a fait l'objet d'un relevé floristique, pédologique et dendrométrique ainsi que d'une analyse de la configuration paysagère des fragments forestiers.

Données floristiques

Le relevé floristique a été réalisé dans la placette principale de 400 m² (Figure 40).

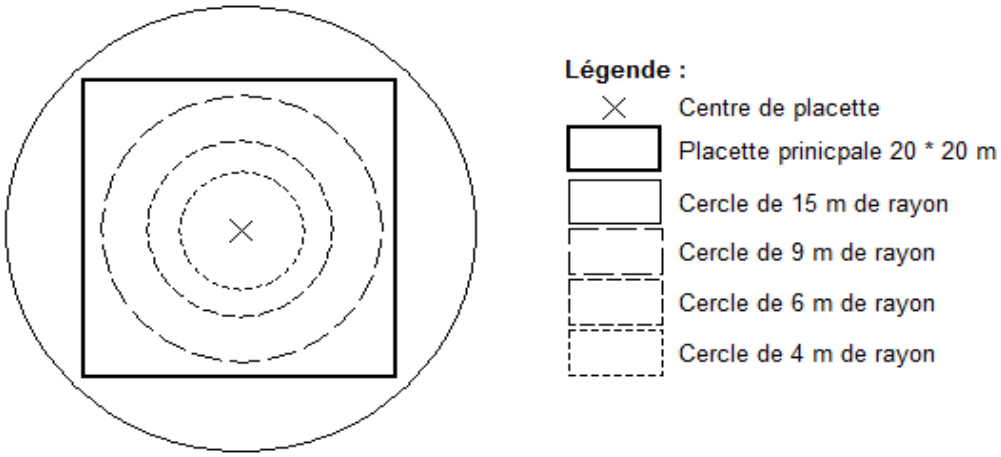

Figure 40. Schéma de mise en place des diverses placettes.

Toute la flore vasculaire est inventoriée, des coefficients d'abondance-dominance type Braun-Blanquet ont été attribués pour chaque espèce et la strate dans laquelle l'espèce est observée est également notée. Les différentes strates d'observation sont les suivantes : strate arborescente (h>7 m), strate arbustive haute (2 m<h<7 m), strate ligneux bas-herbacée (h<2 m).

Pour chacune des espèces rencontrées dans les relevés, nous avons extrait de la littérature et plusieurs bases de données, différents traits de vie ayant notamment trait aux capacités de dispersion et aux exigences écologiques des espèces (Tableau 40).

Tableau 40. Traits des espèces utilisés dans l'analyse des données.

Trait		**Classe (références)**
Type biologique		A : méga- et méso-phanérophytes (h>16 m), B : micro- et nano-phanérophytes (2 m<h<16 m), C : chaméphytes, H : hémicriptophytes, G : géophytes, T : Thérophytes (adapté de BaseFlor, Ph. Julve)
Dispersion	Masse des graines	1: <0,01 mg, 2: <1 mg, 3: 1–2 mg, 4: 2–20 mg, 5: >20 mg (Brunet et al 2012)
	Distance de dispersion	5 classes (modifié d'après Vittoz et Engler 2007)
	Hauteur maximale	Valeur continue
	Reproduction végétative	V : reproduction végétative effective, (V) : reproduction végétative possible, 0 : absence de reproduction végétative
Habitat/exigence écologique	Habitat	F : espèce uniquement forestière, P : espèce potentiellement prairiale, C : espèce potentiellement en culture (Bournérias 1968, Coste 1937, Fournier 1946, Rameau et al. 1989, 1993 et 2008)
	Stratégie de Grime	C, CR, CSR, R, S, SC, SR (Grime 2007, Hunt et al. 2004, Landolt et al. 2010, Pierce et al 2013)
	Valeurs indicatrices	L (lumière), HA (humidité atmosphérique), HE (humidité édaphique), R (réaction du sol), N (richesse en nutriments du sol), Tx (texture du sol), MO (type d'humus) (Julve 1998)

Données pédologiques

Dans la placette principale, un profil de sol a été décrit par un sondage à la tarière. Les variables suivantes ont été notées : type d'humus, texture dans les dix premiers centimètres, pourcentage d'éléments grossiers dans les 50 premiers centimètres, profondeur d'apparition de l'argile, profondeur d'apparition de trace d'hydromorphie, intensité d'hydromorphie, profondeur de la fosse pédologique, cause de l'arrêt. Ces différentes variables ont été codées afin de les introduire dans les analyses comme variables stationnelles (Tableau 41).

Tableau 41. Variables pédologiques et dendrométriques introduites dans les analyses.

Variable	Type	Modalité
Humus	Variable catégorielle (8 classes)	1 : mor, 2 : dysmoder, 3 : eumoder, 4 : hémimoder, 5 : dysmull, 6 : oligomull, 7 : mesomull, 8 : eumull
Texture (10 cm)	Variable catégorielle (9 classes)	1 : sableux, 2 : sablo-limoneux, 3 : sablo-argileux, 4 : limono-sableux, 5 : limono-sableux, 6 : limoneux, 7 : argilo-limoneux, 8 : argilo-sablo-limoneux, 9 : argileux
% d'éléments grossiers (0-50 cm)	Variable continue	Min=0, Max=90 %
Profondeur d'apparition de l'argile	Variable semi-quantitative	Classes décimétriques de 0 à 10 cm
Profondeur d'apparition de trace d'hydromorphie	Variable semi-quantitative	Classes décimétriques de 0 à 10 cm
Degré d'hydromorphie	Variable catégorielle (4 classes)	nulle, faible (5 % < tâche< 20%), moyenne (20 %<tâche <80%), forte (tâche >80%)
Densité du peuplement	Variable continue	Min = 184 tiges.ha^{-1}, Max = 1669 tiges.ha^{-1}
Surface terrière	Variable continue	Min = 9,3 m^2.ha^{-1}, max = 59,8 m^2.ha^{-1}
Indice de diversité ligneuse	Variable continue	Min = 0, max = 1,94

Données dendrométriques

Des relevés dendrométriques ont également été réalisés dans des placettes circulaires dont le centre coïncide avec celui de la placette principale. Les tiges ont été inventoriées de la manière suivante (Figure 40) : dans un rayon de 4 m sont mesurées toutes les tiges ayant un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) supérieur à 2,5 cm ; dans un rayon de 6 m sont mesurées toutes les tiges ayant un dbh supérieur à 7,5 cm ; dans un rayon de 9 m sont mesurées toutes les tiges ayant un dbh supérieur à 12,5 cm ; dans un rayon de 15 m sont mesurées toutes les tiges ayant un dbh supérieur à 27,5 cm.

Ces mesures dendrométriques ont permis de calculer la densité (nombre de tiges.ha^{-1}), la surface terrière globale et par espèce, et de calculer un indice de diversité dendrométrique (indice de Shannon). Ces variables ont été prises en compte comme variables explicatives dans l'analyse (Tableau 41).

Données paysagères

Afin de compléter la table des variables explicatives environnementales, des variables paysagères ont été renseignées ou calculées grâce un système d'information géographique. A chaque point de relevé est associé :

- l'état d'ancienneté du fragment forestier auquel il appartient (FA/FR),
- le mode formation (par accrétion ou par nucléation),
- la surface du fragment forestier dans lequel il se trouve,
- la surface de la forêt ancienne la plus proche,
- la distance du centre de la placette à la lisière de cette forêt ancienne (transformée en logarithme népérien dans les analyses),
- la surface occupée par de la forêt dans des cercles concentriques de rayon croissant autour de la placette (500, 1000, 2500 et 5000 m),
- la surface occupée par de la forêt ancienne dans les mêmes cercles concentriques.

4.3.4. Analyse des données

Afin d'évaluer la qualité du choix des sites et de valider une relative homogénéité entre modalités paysagères : 1) les peuplements forestiers ont été comparés entre modalités en termes de surface terrière globale et des principales essences ; 2) les propriétés des sols ont été analysées grâce à une ordination de Hill-Smith, extension des analyses multivariables classiques au cas de mélange de variables quantitatives et qualitatives ; les valeurs indicatrices moyennes de Julve pour les différents facteurs ont été comparées entre modalités paysagères. Des modèles linéaires mixtes ont permis de tester d'éventuelles différences entre celles-ci (effets fixes), tout en prenant en compte les effets région et site (effets aléatoires). Le package « nlme » de R a été utilisé pour ce faire (Lindstrom & Bates 1988).

La richesse spécifique (S) est étudiée d'une part entre les deux régions puis, d'autre part, en fonction des différentes configurations paysagères (FA, AG, NP, NL) en prenant en considération chaque strate prise séparément. Des modèles linéaires mixtes ont également été utilisés.

L'ensemble des relevés floristiques a été étudié via une analyse factorielle des correspondances (AFC) à l'aide du package « ade4 » du logiciel statistique R. Celle-ci a été réalisée sur l'ensemble des sites des deux régions (124 relevés) et les espèces présentes dans au moins 5 relevés (268 espèces). Les données d'abondance-dominance ont été préalablement converties en présence/absence. Suite à cette analyse globale et au vu des résultats, une série d'analyses a été réalisée dans les deux régions séparément.

Dans un premier temps, une analyse factorielle des correspondances intra-classe (Dolédec et Chessel 1987), a été réalisée en fixant les sites comme classe. Seules les espèces avec au moins trois occurrences ont été conservées dans l'analyse. Cette analyse est permise par une modification du tableau d'entrée : les valeurs des relevés sont remplacées par les écarts à la moyenne du site auquel ils appartiennent et ce, pour chacune des variables. L'AFC est donc réalisée sur les résidus d'un modèle linéaire dans une analyse de variance à un facteur (Dolédec et Chessel 1987). Cette analyse permet de prendre en compte les particularités floristiques de chaque site et de mettre en exergue les différences entre modalités paysagères. Afin de partitionner la variabilité totale en (i) variabilité liée aux modalités paysagères et (ii) en variabilité liée aux sites, l'inertie totale de l'analyse intra-site a été comparée à l'inertie de l'analyse inter-site du jeu de données. A noter que la somme de l'inertie inter-site et intra-site est égale à l'inertie totale du jeu de données (Dolédec et Chessel 1989).

Dans un second temps, une analyse RLQ a été réalisée ; ce type d'analyse permet de mettre en relation la matrice de variables environnementales et paysagères avec la matrice des traits des espèces en utilisant la matrice de présence/absence des espèces comme lien (Dodélec et al. 1996). En amont de l'analyse RLQ, une analyse factorielle des correspondances est effectuée sur la matrice de présence/absence. Pour la matrice environnementale et paysagère et pour la matrice de traits, l'usage des ordinations de Hill-Smith permet de prendre en compte les variables (semi-)quantitatives et les variables catégorielles (Hill & Smith 1976). Après avoir réalisé une analyse RLQ classique, une analyse intra-classe a été mise en œuvre. Cette analyse intra-classe repose sur la transformation de la matrice des variables environnementales et paysagères et de la matrice des espèces comme présentée ci-dessus (Wesuls et al. 2012). Enfin une analyse « fourth corner » permet la quantification de la relation entre les traits des espèces et les axes de l'analyse RLQ intra-site (Dray & Legendre 2008).

4.4. Résultats

4.4.1. Peuplements forestiers

La surface terrière n'est pas significativement différente entre les modalités paysagères (Figure 41, modèle linéaire mixte des données transformées par une fonction logarithme, p=0,89). L'indice de diversité de Shannon appliqué aux essences du peuplement ne soit pas significativement différent entre les modalités paysagères (modèle linéaire mixte, p=0,41). La composition en essences des peuplements diffère légèrement entre les forêts anciennes et les forêts récentes (Figure 42).

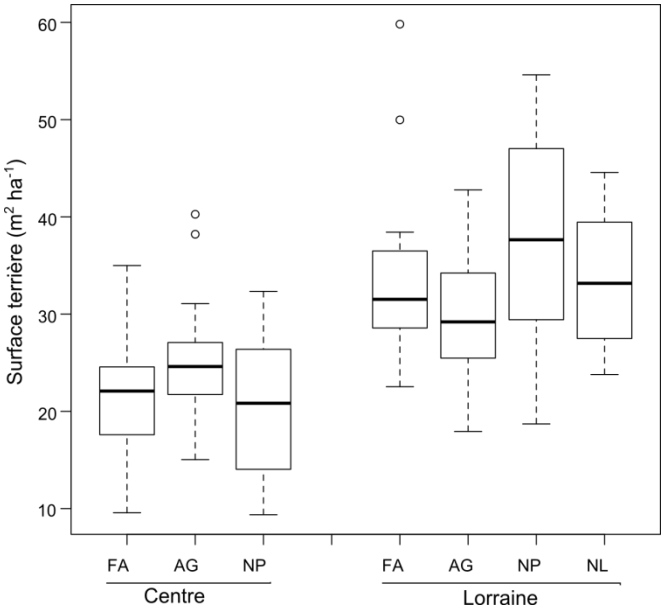

Figure 41. Distribution des surfaces terrières selon les configurations paysagères dans les deux régions. La barre centrale représente la médiane, les bords des boites le premier quartile et le troisième quartile, les moustaches ou les points le minimum et le maximum de la distribution.

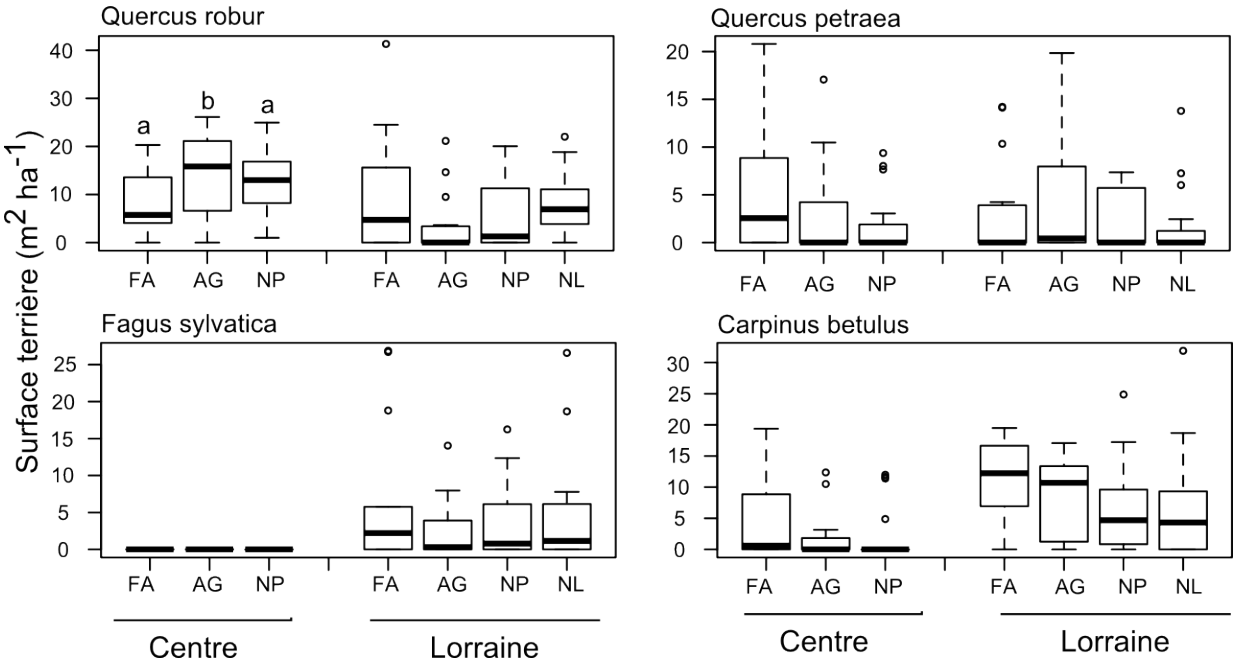

Figure 42. Distribution des surfaces terrières des 4 principales essences selon les modalités paysagères en région Centre et en Lorraine.

Les espèces les plus fréquentes, *Fagus sylvatica, Quercus petraea et Carpinus betulus* ne présentent pas de différences significatives de surface terrière entre modalités paysagères d'une même région (Figure 42). Cependant *Quercus petraea* est globalement plus abondant en forêt ancienne dans la région Centre et *Carpinus betulus* est globalement plus abondant en forêt ancienne en Lorraine. Seul *Quercus robur* présente des surfaces terrières cumulées plus fortes en forêt récente agrégée, qu'en forêt ancienne et récente nucléée, en région Centre.

4.4.2. Propriétés physiques des sols

L'analyse en composante principale des propriétés des sols montrent que les sols sont différents entre la Lorraine et la région Centre (Figure 43).

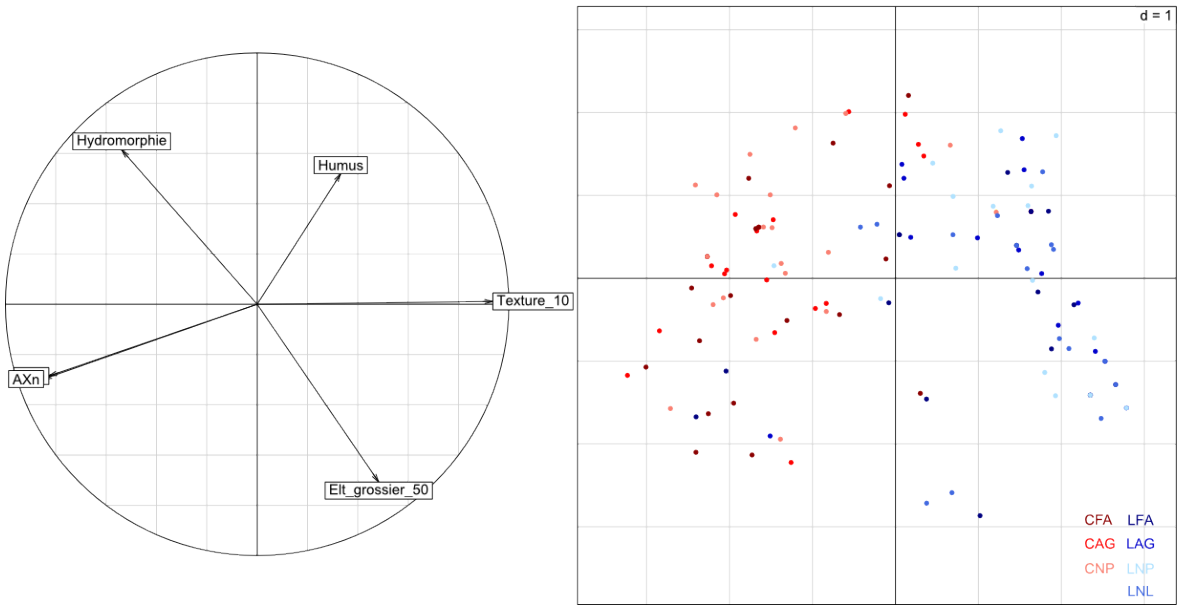

Figure 43. Analyse en composante principale des propriétés physiques des sols.

La discrimination entre les deux régions se fait le long de l'axe 1 de l'ACP (49% de l'inertie totale), principalement via la texture et la profondeur d'apparition de l'argile : la texture est généralement sablo-limoneuse et la profondeur d'apparition de l'argile importante en région Centre alors que la texture est généralement argilo-limoneuse et la profondeur d'apparition de l'argile est faible en Lorraine. L'axe 2 (22% de l'inertie totale) permet de discriminer des sites présentant une faible hydromorphie et un fort pourcentage d'éléments grossiers dans les 50 premiers centimètres, de ceux fortement hydromorphes et à faible pourcentage d'éléments grossiers. Ce deuxième axe permet de discriminer les forêts anciennes des forêts récentes (modèle linéaire mixte, p=0,01) mais ne discrimine pas les forêts récentes entre elles.

4.4.3. Valeurs indicatrices moyennes des placettes

Pour les deux régions confondues, les valeurs indicatrices moyennes pour la lumière, la nutrition et la réaction du sol sont significativement différentes entre modalités paysagères (respectivement : p=0,018, p<0,001, p<0,001). Les forêts anciennes présentent des valeurs indicatrices pour la lumière plus faibles que les forêts récentes, les forêts agrégées étant intermédiaires entre ces dernières et les forêts nucléées (test post-hoc). Les valeurs indicatrices moyennes de nutrition et de réaction du sol sont significativement corrélées (r=0,88, p<0,001). Les deux variables sont significativement plus faibles en forêts anciennes qu'en forêts récentes. Au sein des forêts récentes les agrégées ont une position intermédiaire entre les forêts anciennes et les forêts récentes nucléées sans que la différence ne soit significative entre les modalités de forêt récente. Nous pouvons noter que plus le site est acide plus la différence entre modalités paysagères est forte. Dans la région Centre, les forêts anciennes se démarquent également par des valeurs indicatrices moyennes significativement plus fortes pour la température, la continentalité, l'humidité atmosphérique et la texture du sol (respectivement : p=0,04,

p=0,03, p=0,01 p<0,001). Les forêts agrégées présentent une situation intermédiaire entre les forêts anciennes et les nucléées sans que la différence ne soit significative entre les modalités de forêt récente.

4.4.4. Richesse spécifique

La richesse spécifique arbustive est significativement plus forte dans les forêts récentes, toutes modalités confondues et toutes régions confondues, que dans les forêts anciennes (Figure 44a). En Lorraine, la richesse spécifique en espèces herbacées est significativement plus forte en forêt ancienne qu'en forêt récente alors qu'en région Centre, l'inverse est observé (Figure 44b).

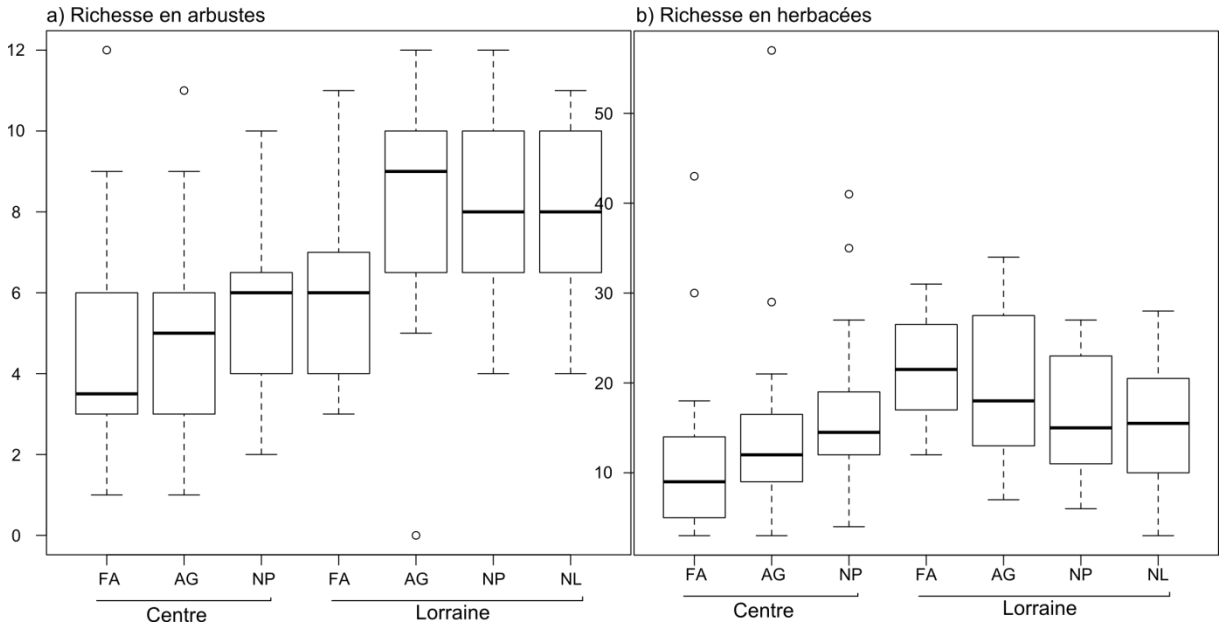

Figure 44. Distribution de la richesse spécifique des arbustes et des herbacées, selon les modalités paysagères dans chaque région.

4.4.5. Composition floristique

<u>Analyse factorielles des correspondances générale</u>

L'ensemble des relevés floristiques a été analysé par une analyse factorielle des correspondances (Figure 45). Le premier axe de l'AFC représente 12% de l'inertie totale, il discrimine les sites acides des autres sites : principalement les sites de la région Centre d'un côté et les sites lorrains à l'opposé (Figure 45a). En région Centre, la flore est caractérisée par un cortège d'espèces des milieux acides (*Deschampsia flexuosa, Teucrium scorodonia, Holcus lanantus, Carex pillufera, Deschampsia flexuosa...*) alors que les cortèges en Lorraine sont nettement neutroclines à calcicoles (*Anemone nemorosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Gallium odoratum*, *Millium effusum*...) (Figure 45c). Le deuxième axe de l'AFC représente 6% de l'inertie totale. Il discrimine uniquement les modalités paysagères dans la région Centre alors que le troisième axe de l'AFC, représentant 4% de l'inertie totale, discrimine les modalités paysagères dans la région Lorraine (Figure 45b). Ce résultat montre que les différences de cortèges floristiques entre les modalités paysagères ne sont pas les mêmes dans les deux régions. Ces résultats nous poussent à analyser chaque région séparément dans la suite des analyses.

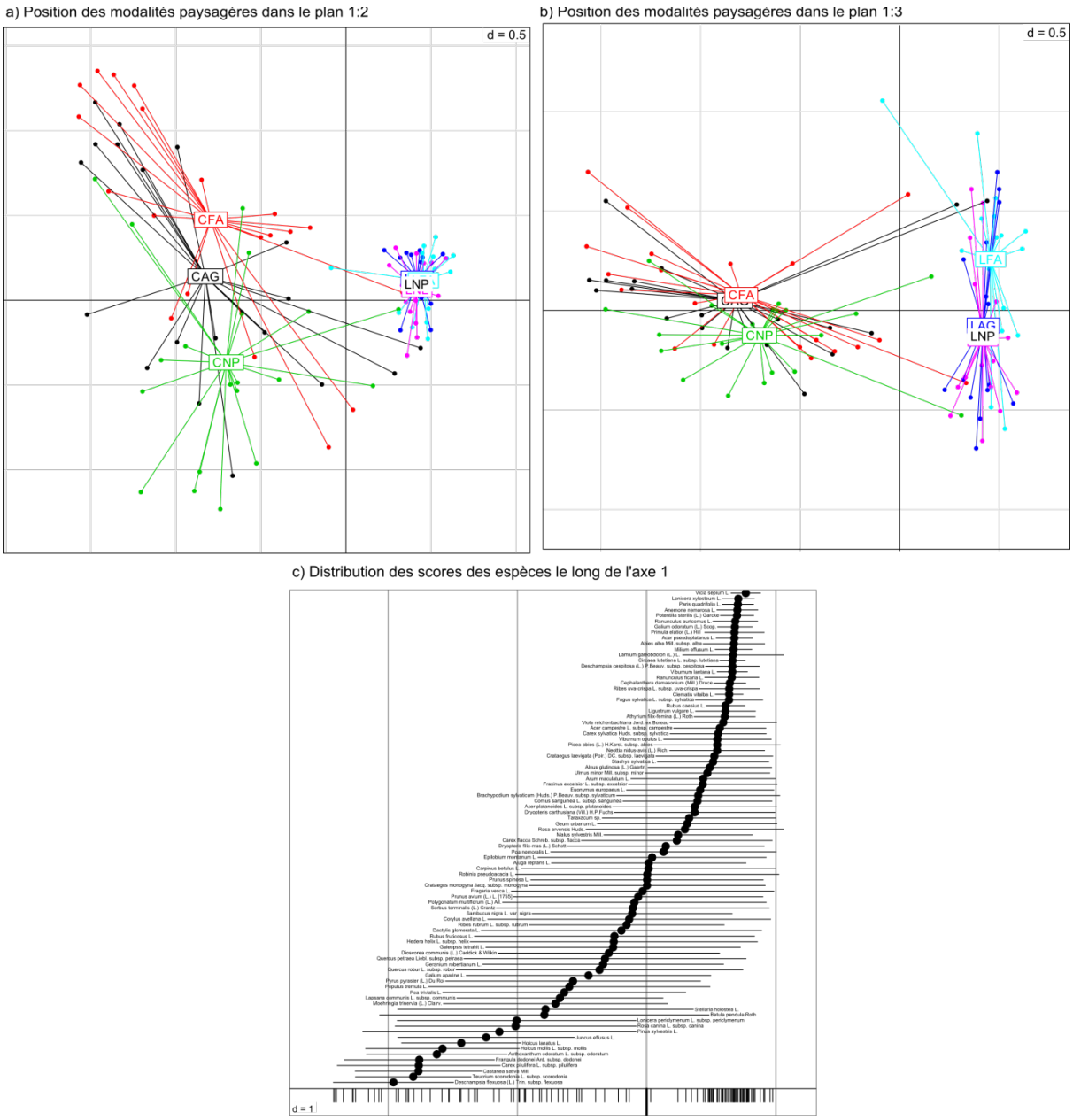

Figure 45. Analyse factorielle des correspondances sur l'ensemble des sites et des espèces ayant une fréquence supérieure à 5 présences. a) Modalités paysagères par site (C : région centre, L : Lorraine) projetées sur le plan factoriel 1:2, b) Modalités paysagères par site projetées sur le plan factoriel 1:3, c) Distribution des scores de l'AFC pour les espèces les plus fréquentes (fréquence>10 placettes).

Analyse factorielle des correspondances intra-classe en région Centre

La variabilité intra-classe, intra-site ici, compte pour 55% de la variabilité totale de l'AFC (inter-site+intra-site). L'axe 1 de l'AFC intra-classe, qui représente 9 % de l'inertie totale, classe les modalités paysagères pour les sites situés en région Centre (Figure 46b) dans l'ordre attendu (forêts agrégées en position intermédiaire entre les forêts anciennes et les forêts récentes nucléées), mais ne sépare pas fortement ces trois modalités. En effet les forêts anciennes montrent un recouvrement important avec les forêts récentes agrégées. De façon remarquable, malgré des classes de distance équivalentes entre les placettes situées dans les fragments agrégés et nucléés, les fragments nucléés sont plus éloignés des forêts anciennes que les agrégées.

Parmi les espèces qui caractérisent bien l'axe 1, peu figurent parmi celles répertoriées dans la littérature comme étant de forêt ancienne (Figure 46a). Les forêts anciennes et, dans une moindre mesure, les forêts récentes agrégées présentent globalement plus d'espèces acidiphiles de moder

(*Pteridium aquilinum, Carex pillulifera*, *Deschampsia flexuosa*, *Holcus mollis*) et d'espèces moins acidiphiles mais supportant des sols pauvres en minéraux (*Pinus sylvestris, Ilex aquifolium*). Cependant des espèces acidiphiles de moder sont présentes dans un grand nombre de forêts récentes (*Molinia caerulea*, *Betula pendula*, *Castanea sativa*). Les forêts récentes présentent globalement plus d'espèces neutroclines (*Viola reichenbachiana*, *Polygonatum multiflorum*, *Poa nemoralis*), caractéristiques des mulls acides (*Holcus lanatus, Anthoxanthum odoratum*). Les forêts récentes nucléées présentent globalement plus d'espèces mésohygrophiles (*Juncus effusus*, *Ranunculus repens*, *Agrostis stolonifera*).

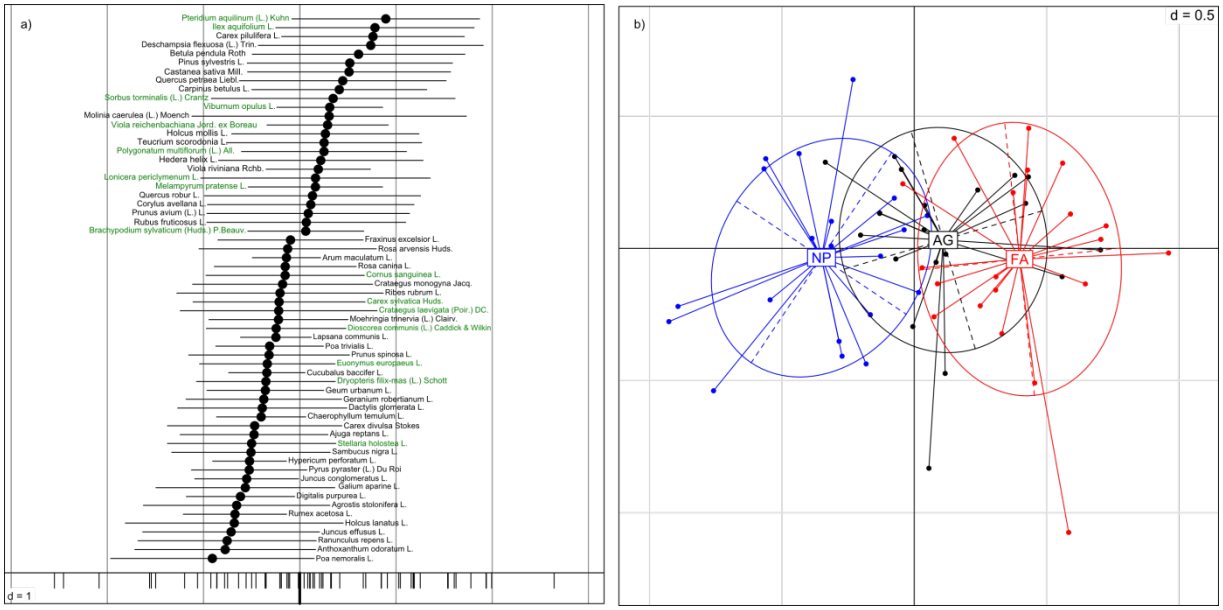

Figure 46. Analyse factorielle des correspondances intra-classe pour les sites de la région Centre et les espèces ayant une fréquence supérieure à 3 présences: a) distribution des scores des espèces ayant une contribution supérieure à 1% le long de l'axe 1 (en vert les espèces de forêts anciennes d'après Hermy et al. 1999) ; b) projection des modalités paysagères sur le plan factoriel 1:2.

<u>Analyse factorielle des correspondances intra-classe en Lorraine</u>

En région Lorraine, la variabilité intra-classe, intra-site ici, compte pour 68% de la variabilité totale de l'AFC (Figure 47). L'axe 1 de l'AFC intra-classe, qui représente 11 % de l'inertie totale, discrimine les modalités pour les sites situés Les forêts anciennes se démarquent des forêts récentes notamment par la présence d'espèces de forêts anciennes citées dans la littérature dans les valeurs positives de l'axe 1 (Figure 47b). Cependant quelques espèces citées comme de forêts anciennes s'avèrent caractéristiques des forêts récentes tel que *Euonymus europeaus*, *Cornus sanguinea*, *Tilia cordata*, *Malus sylvestris* ou *Platanthera chlorantha.* (Figure 47a). Les forêts récentes agrégées sont plus proches des forêts anciennes en terme de composition que les forêts nuclées. Il n'y a pas de discrimination des forêts nucléées entre elles le long de l'axe 1.

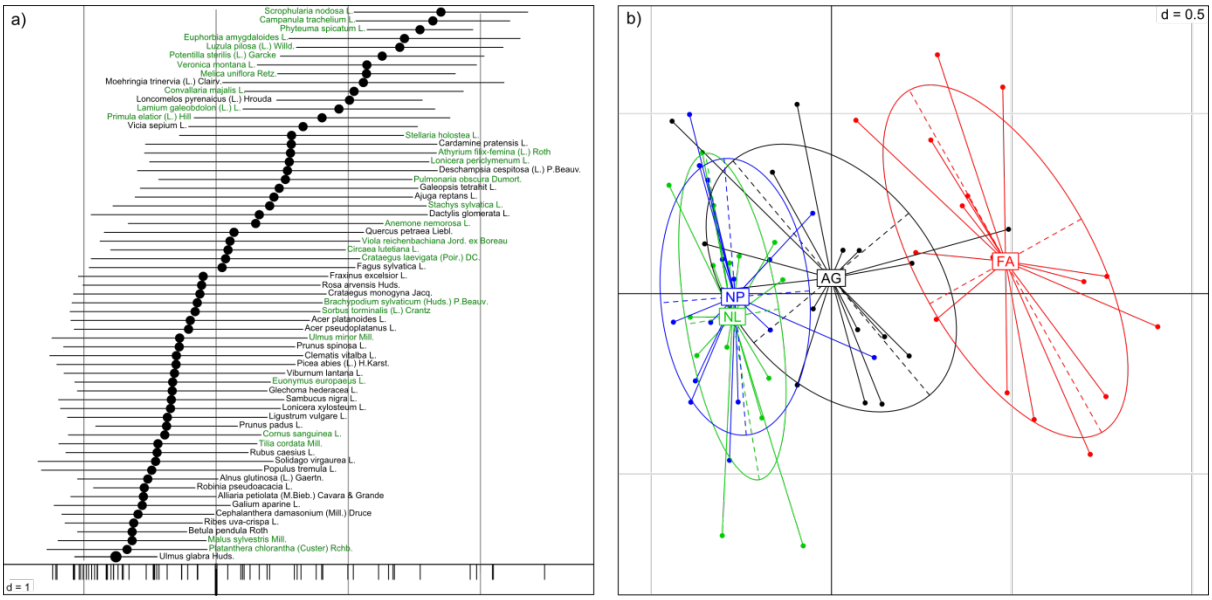

Figure 47. Analyse factorielle des correspondances intra-classe pour les sites de Lorraine et les espèces ayant une fréquence supérieure à 3 : a) distribution des scores des espèces ayant une contribution supérieure à 1% le long de l'axe 1 (en vert les espèces de forêt ancienne d'après Hermy et al. 1999) ; b) projection des modalités paysagères sur le plan factoriel 1:2.

Traits de vies des espèces

L'analyse RLQ intra-classe montre que la répartition des traits de vie entre les modalités n'est pas la même en Lorraine et en région Centre (Tableau 42).

Tableau 42. Contribution des traits à l'explication de l'axe 1 et résultats de l'analyse « fourth corner » entre les traits des espèces et l'axe 1 de l'analyse RLQ intra-classe.

	Centre		Lorraine	
Trait	Contribution (%)	Adj. p-value	Contribution (%)	Adj. p-value
typ_bio.A	5,97	ns	3,1	0,003
typ_bio.B	0,08		8,91	
typ_bio.C	0,54		0,04	
typ_bio.G	0,09		0,3	
typ_bio.H	1,03		15,85	
typ_bio.T	4,79		0,64	
Hab_F.non	1,53	ns	1,16	ns
Hab_F.oui	1,5		0,43	
Hab_P.non	0,61	ns	1,81	0,007
Hab_P.oui	1,67		10,15	
Hab_C.non	0,07	0,04		
Hab_C.oui	0,59			
Classe de masse (graine)	1,52	ns	6,24	0,08
Classe de dispersion	0,21	ns	16,87	0,003
Hauteur maximale	9,2	0,03	0,53	ns
Veget.(V)	1,54	ns	0,92	ns
Veget.S	1		2,04	
Veget.V	1,57		1,13	
CSR.s.C	0,25	0,03	0,31	ns
CSR.s.CR	0		3,39	
CSR.s.CSR	4,47		0,2	
CSR.s.R	6,07		1,23	
CSR.s.S	1,25		0	
CSR.s.SC	3,5		1,27	
CSR.s.SR	2,67		0,02	
Lj	0	ns	11	0.007
HAj	8,93	0,03	4,36	ns
HEj	3,17	ns	2,09	ns
Rj	7,97	ns	1,59	ns
Nj	19	0.03	0	0.09
Txj	8,58	0,03	0,59	ns
MOj	0,6	ns	3,82	ns

En région Centre, la discrimination des cortèges entre modalités paysagères est en lien avec les caractéristiques de l'habitat : richesse du sol, humidité atmosphérique et stratégie de Grime (Tableau 42, Figure 48). Les forêts anciennes présentent des espèces supportant des sols plus pauvres, des espèces plus thermophiles et moins hygrophiles. A l'opposé les forêts récentes nucléées présentent plus d'espèces rudérales, que l'on peut également rencontrer en culture. Les forêts agrégées présentent des assemblages de traits intermédiaires entre les assemblages de forêt ancienne et de forêt récente nucléée.

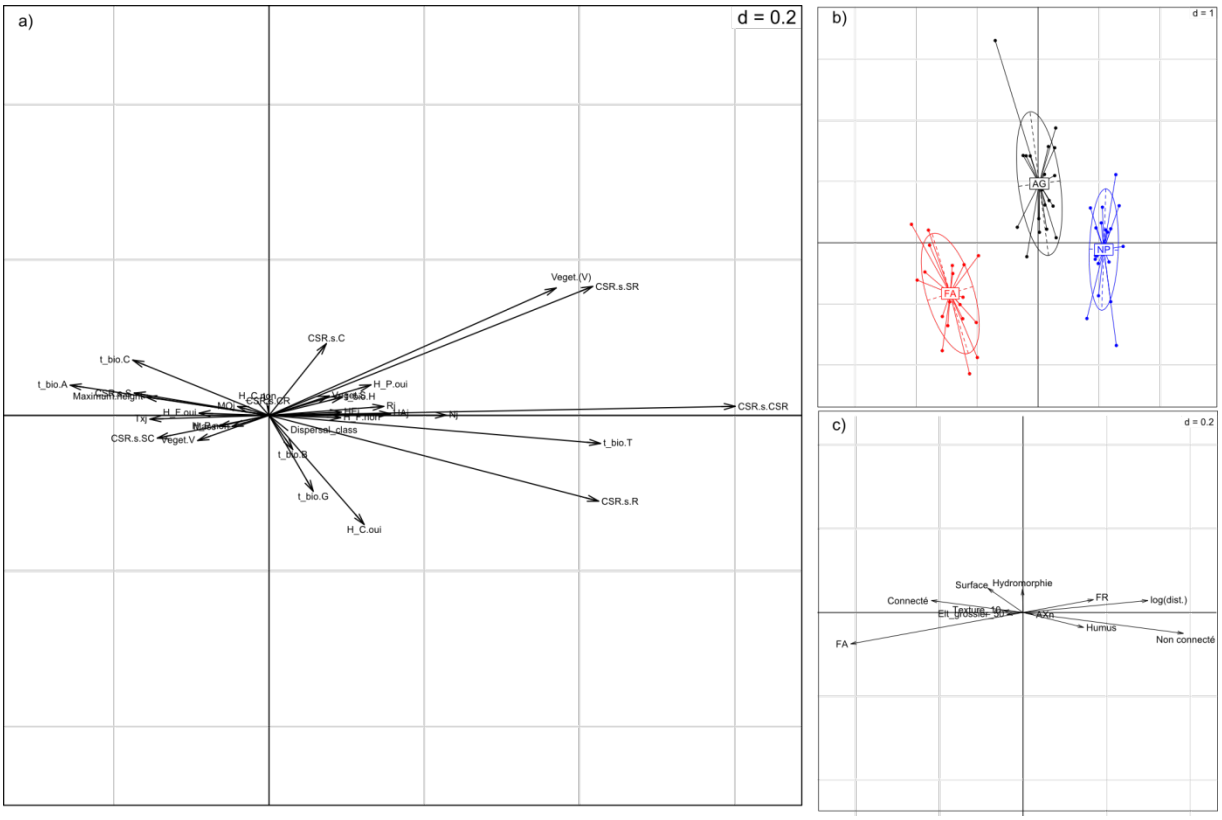

Figure 48. Analyse RLQ intra-classe des sites de la région Centre. a) coefficients des traits, b) score des sites et c) coefficients des variables environnementales.

En Lorraine, bien que la tolérance à l'ombre joue un rôle important, la discrimination entre modalités paysagères se fait principalement selon des traits en lien avec la dispersion (Classe de dispersion et classe de masse des graines) et le type biologique (Figure 49). Par comparaison à la forêt récente nucléée, il y a en forêt ancienne plus d'espèces présentant une faible capacité de dispersion, plus d'hémicryptophytes et moins de thérophytes, plus d'espèces tolérantes à l'ombre, et plus d'espèces potentiellement présentes en prairie. Les forêts récentes nucléées proches et éloignées présentent les mêmes distributions de traits et ne sont pas discriminées entre elles dans l'analyse. Les forêts récentes agrégées ont une position intermédiaire entre ces deux pôles.

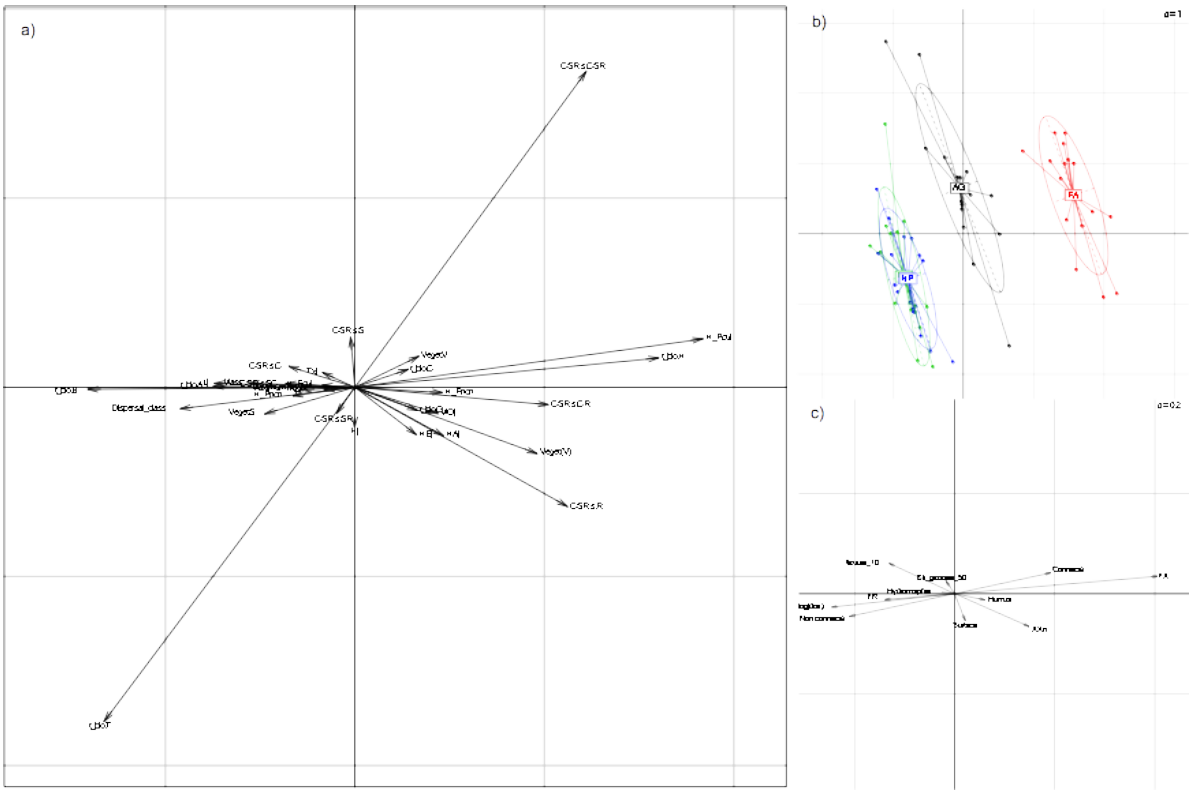

Figure 49. Analyse RLQ intra-classe des sites lorrains. a) coefficients des traits, b) score des sites et c) coefficients des variables environnementales.

4.5. Discussion

La mise en œuvre d'un protocole permettant de décorréler les effets de la distance aux effets du mode de formation des fragments récents s'est révélée ardue. Il a notamment été difficile de trouver à distance équivalente des fragments récents agrégés et nucléés. La forte corrélation entre la distance à la lisière et le type de formation du fragment complique l'interprétation des résultats. L'abandon d'une des modalités paysagères dans la région Centre nous a permis de réduire l'écart des distances entre le fragment agrégé et celui nucléé. Le choix des placettes a dans l'ensemble respecté les exigences du protocole, à savoir l'homogénéité de surface terrière, de composition de la strate arborescente, une homogénéité de substrats géologique, au moins entre les fragments récents. En termes de composition de la strate arborescente, les forêts anciennes se démarquent du reste des modalités. L'analyse des valeurs indicatrices moyennes a mis en évidence de notables différences entre les forêts anciennes et les forêts récentes suggérant des différences notables de lumière pour l'ensemble des sites, de pH et de richesse des sols pour les sites situés dans la région Centre. Ces différences écologiques, pour les sols en particulier, peuvent résulter d'un choix humain initial dans l'implantation spatiale des usages mais également être une conséquence à long termr de ces usages différentiels. Le choix d'un protocole avec placettes appariées a sans aucun doute réduit ces différences dues au choix initial d'implantation, mais ne permet pas de les effacer complètement.

Notre étude met en évidence des différences de richesse et de composition entre forêts anciennes et récentes, qui viennent conforter les nombreux résultats allant dans ce sens (Hermy et al. 1999, Hermy & Verheyen 2007, Sciama et al. 2009). Nos deux régions d'étude présentent des tendances opposées en termes de diversité : en Lorraine les forêts anciennes sont plus riches alors qu'elles sont plus pauvres dans la région Centre. Bien que des résultats contrastés aient été obtenus dans la littérature (Matuskiewicz et al. 2013), peu d'étude montrent une richesse spécifique plus faible en forêt ancienne (Bellemare et al. 2002, Goras & Orczewka 2007). Une hypothèse qui pourrait être avancée concerne la richesse minérale comparée des forêts anciennes et récentes dans les deux régions. La richesse spécifique des écosystèmes forestiers dépend avant tout des niveaux de lumière et de richesse minérale. Dans les sols globalement nettement plus acides de la région Centre, la richesse minérale plus élevée des forêts récentes (qu'elle soit préexistante ou acquise) entraine une richesse spécifique plus élevée. En Lorraine, les sols nettement plus riches échantillonnés (calcaires ou marneux) tamponnent probablement les différences édaphiques entre forêts anciennes et récentes. Le rôle de la colonisation prend alors le pas sur celui de la richesse des sols, et la dette de colonisation des forêts récentes les rend moins riches en espèces. Quoi qu'il en soit, il est intéressant de noter qu'au sein des forêts récentes, sans que cela soit significatif, les forêts agrégées présentent des richesses intermédiaires entre les forêts anciennes et les forêts nucléées dans les deux régions.

La composition floristique est également différente entre les modalités. Bien que le premier critère de discrimination de la flore entre les deux régions soit lié à l'acidité des sols, dès le deuxième axe, la discrimination entre modalités paysagères se fait pour la région Centre alors qu'elle se fait le long du troisième axe en Lorraine. Ce premier résultat montre que bien que les conditions stationnelles soient prépondérantes, les anciens usages jouent un rôle significatif. Par ailleurs, cette analyse globale montre que la discrimination entre modalités ne se fait pas de la même manière dans les deux régions. Bien qu'un pool non négligeable d'espèces soit commun aux deux régions, les espèces qui caractérisent les forêts anciennes ne sont pas les mêmes. Nous observons en particulier que les espèces déjà connues comme caractéristiques des forêts anciennes ou récentes dans la littérature distinguent bien ces deux types de forêt en Lorraine, mais très peu voire pas du tout en région Centre. Cette observation intéressante est à nouveau à relier aux substrats et sols particulièrement acides de cette dernière région. La plupart des études publiées jusqu'ici l'ont été dans des zones globalement riches. En région Centre, la différence entre forêts anciennes et récentes est majoritairement une différence entre espèces acidiphiles et neutrophiles, ce qui n'est pas le cas en Lorraine. Ce résultat est conforté par les listes d'espèces de forêts anciennes/récentes présentées dans le volet 1. Dans les deux régions et selon les deux axes de l'AFC, les forêts agrégées présentent une composition intermédiaire entre les forêts anciennes et les forêts récentes nucléées, montrant que la proximité (distance et connexion) améliore la colonisation.

Dans l'analyse réalisée pour chacune des régions, près de la moitié de la variabilité est due aux différences entre modalités paysagères. Le choix des placettes et des sites, visant à réduire les différences environnementales entre les modalités paysagères, permet d'affirmer qu'une large part de ces différences est due à l'ancienneté de l'état boisée et non aux conditions stationnelles. Au-delà des différences entre forêts anciennes et récentes, les analyses montrent des différences entre les modes de formation des fragments (nucléés versus agrégés) et ce dans les deux régions. La non-discrimination des forêts nucléées proches et éloignées en Lorraine laisse supposer que l'effet de la

distance ne se fait sentir qu'à faible distance, probablement largement en dessous d'une centaine de mètres comme suggéré dans la littérature (Dzwonko et al 2001, Dupouey et al. 2002a). La discrimination entre forêts agrégées et nucléées, observée fortement dans la région Lorraine et plus faiblement dans la région Centre, laisse supposer que le mode de formation à un effet sur la colonisation par les espèces, notamment dans la région Centre où les gammes de distances entre modalités se recoupent. Ainsi comme montré par les travaux de Lucie Arnaudet, dans le cadre du volet 1, la formation de fragments récents en périphérie directe des forêts anciennes facilite leur colonisation.

L'analyse des traits de vies montre que les mécanismes structurant les communautés présentent des points communs et des différences entre les deux régions. Dans les deux régions, l'habitat potentiel de l'espèce apparaît significatif dans la structuration des espèces. En Lorraine, les espèces potentiellement présentes en prairie caractérisent les forêts récentes et plus spécifiquement les nucléées. Dans la région Centre, les espèces de culture tiennent la même place. Ces deux résultats montrent qu'il y a une rémanence des espèces de milieu ouvert dans les forêts récentes et conduisent à penser que les usages agricoles anciens jouent un rôle dans la composition actuelle. Il y aurait donc bien une dette d'extinction bien que notre jeu de données ne nous permette pas de la quantifier. En Lorraine, bien que le niveau de lumière limite la colonisation des espèces, les principales différences entre les modalités paysagères résident dans les traits liés à la dispersion et aux types biologiques alors que, dans la région Centre, les principales différences résident dans les exigences écologiques des espèces (humidité, richesse et texture des sols) et leurs stratégies compétitives. La limitation par la dispersion telle qu'observée en Lorraine, a largement été montrée dans la littérature (Hermy et Verheyen 2007, Jacquemyn et al. 2001, Kimberley et al 2013) et suggère donc que la dette de colonisation sera d'autant plus faible que le fragment est proche/connecté à la forêt ancienne et que le temps écoulé depuis la restauration de la trame est important (Hanski 2000). Par le choix des sites et des peuplements nous supposons que le temps depuis la restauration est relativement homogène dans notre jeu de données et qu'il influe donc peu sur nos résultats. Bien que la position des placettes en Lorraine ne permette malheureusement pas de distinguer proprement l'effet de la distance du mode de formation du fragment, les résultats de L. Arnaudet dans le volet 1 montrent que le mode de formation a un rôle prépondérant. Dans la région Centre l'échantillon est plus adapté et aurait dû nous permettre de tester plus proprement nos hypothèses. Cependant la structuration des communautés de forêt récente n'y est plus dominée par les traits relatifs à la dispersion mais par les conditions stationnelles.

Verheyen et al. (2003) suggèrent que la production d'une grande quantité de graines à forte capacité de dispersion n'est pas une garantie de colonisation des sites présentant des conditions environnementales extrêmes, ce qui semble être le cas dans les sites acides de la région Centre. Ainsi la plus faible dette de colonisation observée dans les fragments agrégés, en région Centre, pourrait ne pas être liée à la capacité de dispersion des espèces mais plutôt à des conditions écologiques plus proches entre les forêts anciennes et ces dernières. La position et le mode de formation du fragment auraient ici moins d'importance que les conditions stationnelles du fragment (Flinn 2007). Afin de conclure dans ce sens, une analyse chimique des sols aurait été précieuse.

Malgré ces limites dans l'interprétation l'ensemble des résultats tendent à montrer que la connectivité joue un rôle important dans la capacité de colonisation des essences forestières : ainsi les fragments agrégés ont plus de chance d'être colonisés, soit de par leur proximité spatiale (Lorraine), soit de par leur proximité environnementale (Centre). Pour les fragments très éloignés des forêts anciennes (et à fortiori non connectés), la dette de colonisation peut persister longuement et un blocage de la succession post-agricole est possible notamment pour les sites où les conditions stationnelles limitent par ailleurs la colonisation (Baeten 2010). Au-delà de la colonisation des forêts récentes, la question de la conservation de certains pools d'espèces en forêt ancienne peut se poser, notamment dans les régions où les forêts ont été fortement fragmentées et maintenues sur les sols les plus acides et les plus pauvres. En région Centre les forêts anciennes pourraient se révéler ainsi ne pas être des réservoirs de diversité pouvant alimenter les forêts récentes.

5. Synthèse générale

- L'ancienneté des boisements, la connectivité forestière et la nature de la matrice ont une influence complexe sur les assemblages floristiques, alors que parmi ces mêmes facteurs, seule l'ancienneté semble avoir une influence sur les assemblages des coléoptères, au moins à l'échelle kilométrique retenue pour le projet. Pour la faune du sol, la surface et l'ancienneté des boisements ainsi que ma connectivité forestière ont des effets contrastés selon le taxa étudié.

- La qualité des habitats forestiers semble au moins aussi, sinon plus importante que la connectivité forestière pour la flore et la faune du sol, mais moins importante pour les coléoptères saproxyliques. Pour ce dernier groupe, ce résultat interroge la pertinence des indicateurs de qualité employés. Cela signifie aussi qu'il convient avant tout de préserver les habitats forestiers rares, fragiles, là où ils se trouvent, ou alors de les restaurer. La qualité du boisement s'exprime d'abord par la nature du sol puis par son ancienneté pour la flore comme pour la faune du sol. Pour les coléoptères saproxyliques et carabiques, l'ancienneté semble une caractéristiques plus importante que le volume de bois mort ou vivant.Il convient donc de préserver les forêts anciennes en particulier dans les conditions stationnelles les plus intéressantes.

- L'absence de réponse claire des coléoptères saproxyliques, y compris aptères, et carabiques à la connectivité de la forêt pose question sur les échelles étudiées. Une hypothèse est que ces espèces se dispersent mieux dans les paysages que nous ne le supposons et que le paysage régulerait les assemblages à des échelles supérieures à celles étudiées (au-delà de plusieurs kilomètres).

- Les réponses contrastées des taxa de faune du sol (vers de terre, isopodes, myriapodes, gastéropodes) à l'ancienneté et à la connectivité des forets complètent l'effet des caractéristiques du sol. Ce qui laisse supposer d'une part que le filtrage des espèces se fait bien en fonction de la connectivité spatiale et temporelle des fragments forestiers en ajout à celle liée à la qualité de l'habitat et d'autre part que la balance entre l'effet de ces deux niveaux (local et paysager) est propre à chaque taxon.

- Pour la flore au moins, il est préférable que les boisements récents soient au contact de boisements anciens plutôt que d'en être isolés. Il n'est cependant pas impossible que dans les secteurs les moins boisés, ces petits boisements isolés puissent alors jouer un rôle (non démontré dans notre étude) de pas japonais, plus important pour le maintien et la dispersion des espèces.

- Le déboisement ne semble pas avoir d'effet notable tant que le couvert forestier reste supérieur à 30-40% ; au-delà, la fréquence d'une partie de la flore dans les boisements restants diminue de manière linéaire. Il convient de garder à l'esprit néanmoins que certains vertébrés (oiseaux, mammifères) ont besoin de grands espaces forestiers.

- Il semble y avoir peu d'espèces (parmi les trois groupes étudiés) qui ne puisse persister dans un paysage même très peu boisé : l'augmentation de la connectivité y aura un effet fort sur les espèces aux capacités de dispersion les plus faibles. Par contre, cet effet devient de moins en moins fort à fur et à mesure que le couvert forestier augmente (effets à seuil dont le niveau varie en fonction des espèces).

- La recolonisation des forêts depuis 1830 eu lieu majoritairement en périphérie des massifs anciens sur une grande partie de la moitié Nord de la France, ce qui fait que les forêts anciennes se situent plus souvent en cœur des massifs. Les espèces dites de cœur de massif sont souvent des espèces de forêt ancienne et les espèces de périphérie des espèces de forêt récente. Nous confirmons donc l'hypothèse formulée dans un travail précédent (Pellissier et al., 2013) qu'une partie du gradient à longue portée de distribution des espèces entre la lisière et l'intérieur des massifs s'explique en réalité par l'ancienneté des forêts.

- La flore est une bonne indicatrice de l'ancienneté des boisements. Néanmoins, pour une partie non négligeable des espèces, la réponse à l'ancienneté n'est pas observée de manière systématique, elle peut même être contradictoire entre régions. Des recherches nous semblent encore nécessaires pour comprendre dans quelles conditions (stationnelles, géographiques) telle espèce est indicatrice de forêt ancienne ou ne l'est pas. Nous faisons l'hypothèse notamment que l'acidité joue un rôle majeur dans la réponse de la flore à l'ancienneté. Il sera en outre important de dériver

de cette liste les espèces qui sont plus limitées par leur capacité de dispersion que par leur capacité de recrutement. Ces espèces pourront être utilisées comme espèces déterminantes TVB.

- L'urbanisation (qui se fait essentiellement au détriment de zones agricoles) joue un rôle complexe dans la colonisation de la flore forestière. Des analyses complémentaires sont à mener pour en comprendre les mécanismes ; l'urbanisation pourrait réguler les agents de dispersion, la nature et la quantité des dépôts atmosphériques, introduire accidentellement dans le paysage des espèces indigènes et non-indigènes, plus fréquemment qu'en contexte agricole.

6. Bibliographie

Abrahamsson, M., Jonsell, M., Niklasson, M.& Lindbladh, M. (2009). Saproxylic beetle assemblages in artificially created high-stumps of spruce (Picea abies) and birch (Betula pendula/pubescens) - does the surrounding landscape matter? *Insect Conservation and Diversity*, *2*, 284-294.

Assmann, T. (1999) The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation, 8*:1499-1517.

Badeau,V., Dambrine, E. & Walter, C. (1999). Propriétés des sols forestiers français: Résultats du premier inventaire systématique. *Etude et Gestion des Sols*, 6, 165-180.

Baeten, L., Hermy, M., Van Daele, S. & Verheyen, K. (2010). Unexpected understorey community development after 30 years in ancient and post-agricultural forests. *Journal of Ecology*, *98*(6), 1447-1453.

Baeten, L., Hermy, M. & Verheyen, K. (2009). Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science*, *20*(2), 209-223.

Bellemare, J., Motzkin, G. & Foster, D.R. (2002). Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography*, 29, 1401-1420.

Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K. & Dupouey, J.L. (2013). Unexpected long range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology*, 28, 439-453.

Berwaerts, K., Dyck, H. V., Aerts, P. (2002). Does Flight Morphology Relate to Flight Performance? An Experimental Test with the Butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, *16*(4): 484-491

Bouche, M.B. (1972). Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. Ed. INRA, Ann. zool.-écol. anim.,PU sp., 72-2, 1-671.

Bouget, C. (2005). Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part II Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management*, 216, 15-27.

Bournérias, M., Arnal, G., & Bock, C. (1968). *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. Société d'édition d'enseignement supérieur.

Brudvig, L. A., Grman, E., Habeck, C. W., Orrock, J. L. & Ledvina, J. A. (2013). Strong legacy of agricultural land use on soils and understory plant communities in longleaf pine woodlands. *Forest Ecology and Management*, *310*, 944-955.

Brunet, J. and G. Isacsson, 2009b: Restoration of beech forest for saproxylic beetles-effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 18, 2387-2404.

Brunet, J., De Frenne, P., Holmström, E. & Mayr, M. L. (2012). Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management*, *278*, 55-62.

Buse, J. (2012). “Ghosts of the past": Flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *Journal of Insect Conservation*, *16*, 93-102.

Cadenasso, M.L., Pickett, S.T., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003). A framework for a theory of ecological boundaries. *Bio Science*, 53, 750-758.

Cristofoli, S., Piqueray, J., Dufrêne, M., Bizoux, J. P. & Mahy, G. (2010). Colonization credit in restored wet heathlands. *Restoration Ecology*, *18*(5), 645-655.

Cinotti, B. (1996). Evolution des surfaces boisées en France: proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle.

Coste, H., & Ch, F. (1906). Flore descriptive et illustrée de la France, vol. 3. *Librairie Sc. Tech. A. Blanchard, Paris*.

De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B. J., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A., Kolb, A., Jansen, I., Jamoneau, A., Jacquemyn, H., Hermy, M., Diekmann, M., De Schrijver, A., De Sanctis, M., Decocq, G., Cousins, S. A. O. & Verheyen, K. (2011). Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. *Journal of Ecology*, *99*(2), 600-609.

Desender, K., Gaublomme, E., Verdyck, P., Dhuyvetter, H. & De Vos, B. (2004). Ecology and population genetics of Carabus problematicus in Flanders (Belgium): is forest history important? In: Honnay, O., Bossuyt, B., Verheyen, K., Hermy, M. (ed.). Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation. IUFRO res. Series. CAB International, Oxon, UK. 117-128.

Dolédec, S., & Chessel, D. (1987). Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I: Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta oecologica. Oecologia generalis*, *8*(3), 403-426.

Dolédec, S., & Chessel, D. (1989). Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II: Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta oecologica. Oecologia generalis*, *10*(3), 207-232.

Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C. J. F. & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, *3*(2), 143-166.

Dray, S. & Legendre, P. (2008). Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, *89*(12), 3400-3412.

Dupouey, J. L., Sciama, D., Dambrine, E. & Rameau, J.-C. (2002a). La végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, *54*(6), 521-532.

Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D. & Moares, C. (2002b). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83, 2978-2984.

Dupouey, J.L., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G. & Corvisier de Villèle, M.A. (2007). Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes*, 191, 85-98.

Dzwonko, Z. (2001). Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology*, *38*(5), 942-951.

Ellis, C.J. & Coppins, B.J. (2007). 19th Century woodland structure controls stand-scale epiphyte diversity in present-day Scotland. *Diversity & Distributions*, *13*, 84-91.

Ewers, R.M., Thorpe, S. & Didham, R.K. (2007). Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, 88, 96-106.

Flinn, K. M. (2007). Microsite-limited recruitment controls fern colonization of post-agricultural forests. *Ecology*, *88*(12), 3103-3114.

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

Fournier, P. (1946). *Les quatre flores de la France*. Paris: Lechevalier.

Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. (2002). The large scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. Journal of Ecology 90: 419-434.

Gibb, H., Hjältén, J., Ball, J., Atlegrim, O., Pettersson, R., Hilszczanski, J., Johansson, T. & Danell, K. (2006a). Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography*, *29*, 1-14.

Gibb, H., Pettersson, R., Hjältén, J., J. Hilszczanski, Ball, J., Johansson, T., Atlegrim, O. & Danell, K. (2006c). Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, *129*, 437-450.

Gignac, L.D. & Dale, M. (2007). Effects of size, shape, and edge on vegetation in remnants of the upland boreal mixed-wood forest in agro-environments of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 85, 273-284.

Gonzalez, M., Deconchat, M. & Balent, G. (2009). Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. *Plant Ecology*, 201, 305-318.

Gossner, M., Engel, K. & Jessel, B. (2008): Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodiversity and Conservation*, *17*, 3165-3180.

Grime, J. P., Hodgson, J. G., & Hunt, R. (1988). *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd.

Hanski, I (1994). A practical model of metapopulation dynamics. Journal of Animal Ecology 63:151-162.

Hanski, I. (2000). Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, *37*(4), 271-280).

Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J. E. (1999). An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation*, *91*(1), 9-22.

Hermy, M. & Verheyen, K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research* 22: 361-371.

Hilborn, R. & Mangel, M, 1997. The ecological detective: confronting models with data. Princeton University Press, Princeton (NJ)

Hill, M. O. & Smith, A. J. E. (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, 249-255.

Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999). Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, 87, 73-84.

Honnay, O., Verheyen, K. & Hermy, M. (2002). Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, 161, 109-122.

Horak, J., Vodka, S., Pavlicek, J. & Boza, P. (2013). Unexpected visitors: flightless beetles in window traps. *Journal of Insect Conservation*, *17*, 441-449.

Irmler, U., Arp, H. & Nötzold, R. (2010). Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation*, *14*, 227-235

Jackson, S. T. & Sax, D. F. (2010). Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(3), 153-160.

Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermy, M. (2001). Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, *28*(6), 801-812.

Jongman, R. H. & Pungetti, G. (Eds.). (2004). *Ecological networks and greenways: concept, design, implementation*. Cambridge University Press.

Julve, Ph., 1998 ff. - Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 2013/12/07. http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm

Kadoya, T. (2009). Assessing functional connectivity using empirical data. *Population ecology*, *51*(1), 5-15.

Kimberley, A., Blackburn, G. A., Whyatt, J. D., Kirby, K. & Smart, S. M. (2013). Identifying the trait syndromes of conservation indicator species: how distinct are British ancient woodland indicator plants from other woodland species? *Applied Vegetation Science*, *16*(4), 667-675.

Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E. & Benoît, M. (1997). Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, 85, 351-358.

Landolt, E., Bäumler, B., Erhardt, A., Hegg, O., Klötzli, F., Lämmler, W. & Wohlgemuth, T. (2010). *Flora indicativa: ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. Bern: Haupt.

Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Entomol. Soc. Am. 15: 237-240.

Lindstrom, M.J.& Bates, D.M. (1988). Newton-Raphson and EM algorithms for linear mixed-effects models for repeated-measures data, *Journal of the American Statistical Association*, 83, 1014-1022.

Magura, T., Ködöböcz,,V. & Tothmeresz, B. (2001). Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography*, *28*(1), 129-138.

Matuszkiewicz, J. M., Kowalska, A., Kozłowska, A., Roo-Zielińska, E. & Solon, J. (2013). Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *Forest Ecology and Management*, *310*, 567-576.

May F., I. Giladi, M. Ristow, Y. Ziv and F. Jeltsch (2013) Metacommunity, mainland-island system or island communities ? Assessing the regional dynamics of plant communities in a fragmented landscape, Ecography, 36: 842–853.

Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 58-62.

Lira, P. K., Ewers, R. M., Banks-Leite, C., Pardini, R. & Metzger, J. P. (2012). Evaluating the legacy of landscape history: extinction debt and species credit in bird and small mammal assemblages in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Applied Ecology*, *49*(6), 1325-1333.

Ouborg, N. J. & Eriksson, O. 2004. Toward a metapopulation concept for plants. In Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations. Ed. Hanski & Gaggiotti.

Ovaskainen, O. & Hanski, I. 2004. Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. In Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations. Ed. Hanski & Gaggiotti.

Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.C., Avon, C., Cluzeau, C. & Dupouey, J.L. (2013). Understory plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, 24, 9-24.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I. & Cerabolini, B. E. (2013). Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, *27*(4), 1002-1010.

Rameau, J.-C., Mansion, D. & Dumé, G. (1989). Flore forestière française. Guide écologique illustré. 1. Plaines et collines. Insitut pour la Développement Forestier, Ministère de l'Agriculture et de la forêt, Paris.

Rameau, J.-C., Mansion, D. & Dumé, G. (1993). Flore forestière française. Guide écologique illustré. 2. Montagnes

. Institut pour la Développement Forestier, Ministère de l'Agriculture et de la forêt, Paris.

Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E., & Keller, R. (2008). Flore forestière française, guide écologique illustré 3, région méditerranéenne. *Institut pour le développement forestier/Ministère de l'agriculture et de la pêche, Paris*.

Ries, L., Fletcher, R.J. Jr, Battin, J. & Sisk, T.D. (2004). Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 491-522.

Rudel, T. K., Coomes, O. T., Moran, E., Achard, F., Angelsen, A., Xu, J., & Lambin, E. (2005). Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change*, *15*(1), 23-31.

Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J. L., Gonzalez, M., & Moares Domínguez, C. (2009). Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and management*, *258*(5), 600-608.

Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K. M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Graae, B.J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F. & Hermy, M. (2007). Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, *95*(3), 565-573.

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, 12:3302-3312.

Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, *117*(2), 109-124.

Wesuls, D., Oldeland, J. & Dray, S. (2012). Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, *23*(1), 98-113.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(1): 3-14.