



HAL
open science

Typification et évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers français et de leurs espèces végétales associées

Damien Marage, Romain R. Bertrand

► To cite this version:

Damien Marage, Romain R. Bertrand. Typification et évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers français et de leurs espèces végétales associées. [Rapport de recherche] ENGREF (AgroParisTech). 2012. <hal-01423296>

HAL Id: hal-01423296

<https://hal.science/hal-01423296v1>

Submitted on 29 Dec 2016

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.



HAL Authorization

RAPPORT FINAL DE CONVENTION

Acronyme : TEECH

Dans le cadre du rapportage au titre de l'article 17 de la Directive
Habitat-Faune-Flore CEE 92/43

TYPIFICATION ET ÉVALUATION DE L'ÉTAT DE CONSERVATION DES HABITATS FORESTIERS FRANÇAIS ET DE LEURS ESPÈCES VÉGÉTALES ASSOCIÉES

Damien Marage, Romain Bertrand
damien.marage@agroparistech.fr

Remis le 30/11/2012



Travaux réalisés au Laboratoire d'étude des Ressources Forêt-Bois
LERFoB UMR 1092 INRA-AgroParisTech-ENGREF
AgroParisTech-ENGREF
54042 Nancy cedex

Tél : +33 3 83 39 68 80

Fax : +33 3 83 39 68 78

Web : https://www.nancy.inra.fr/foret_bois_lerfob

Sous la responsabilité scientifique de Damien Marage damien.marage@agroparistech.fr

Réalisation Damien Marage damien.marage@agroparistech.fr
Romain Bertrand romain.bertrand@agroparistech.fr

Financement Convention MNHN-AgroParisTech-ENGREF n°SI 382-10

Table des matières

Table des matières	i
Table des figures	vii
Liste des tableaux	xi
Introduction	1
WP 1 : Modélisation des habitats et des espèces	7
1 Matériel et méthodes	9
1.1 Bases de données	9
1.1.1 Habitat	9
1.1.2 Floristiques	11
1.1.3 Environnementales	11
1.2 Modélisation de l'aire de distribution potentielle des habitats naturels forestiers	13
1.2.1 L'échantillonnage des bases de données floristique et habitat	13
1.2.2 Estimation des conditions environnementales favorables . . .	15
1.2.3 Via l'approche indirecte par les espèces	16
1.2.4 Validation	19
1.3 Spatialisation de la distribution des espèces et des habitats	20
2 Résultats et discussions	23
2.1 Approche directe par les communautés	23
2.2 Approche indirecte par les espèces	25
2.2.1 Modélisation de la distribution des espèces	25
2.2.2 Classement habitat à partir des espèces	25
2.3 Quelle approche conservée ?	27

2.4	Distribution des habitats	30
2.4.1	Synthèse	30
2.4.2	Cas des hêtraies du Luzulo-Fagetum (code EUR27 : 9110)	31
WP 2 : Base de données sur les traits de vie des espèces végétales forestières		37
3	Constitution de la base de données sur les traits biologiques	39
3.1	Introduction	39
3.2	Notion de groupes fonctionnels	40
3.3	Critères de sélection des traits d’histoire de vie	41
3.4	Elaboration de la base : justification des choix	42
4	Analyse de la base : recherche de redondance fonctionnelle	45
4.1	Objectifs	45
4.2	Matériel et méthodes	46
4.2.1	Réduction de traits écologiques quantitatifs	46
4.2.2	Définition de groupes fonctionnels	46
4.3	Résultats et discussion	46
4.3.1	Réduction de traits écologiques quantitatifs	46
4.3.2	Définition des groupes fonctionnels d’espèces	49
4.3.3	Discussion	52
WP 3 & 4 : Modèle théorique d’évaluation et validation empirique de l’état de conservation des habitats forestiers		55
5	Modèle théorique d’évaluation de l’état de conservation des habitats forestiers	57
5.1	Cadrage et objectifs	57
5.2	Etat de l’art sur les modèles de distribution d’abondance	59
5.2.1	Modélisation des distributions d’abondance	59
5.2.1.1	Diagrammes rang-fréquence	59
5.2.1.2	Revue des modèles de distributions d’abondance	61
5.2.2	Des travaux pionniers en écologie végétale	71
5.2.3	Apport et interprétations écologiques du modèle de Zipf-Pareto-Mandelbrot	72
5.3	Applications à 19 habitats forestiers d’intérêt communautaire	84
5.3.1	Les données floristiques	84

5.3.2	Création des « métacommunautés »	85
5.3.3	Calcul des indices de diversité	87
5.3.3.1	Détermination du nombre d'espèces dans une communauté	87
5.3.3.2	L'indice de biodiversité de Simpson (1949) ou Gini-Simpson	88
5.3.3.3	L'indice de Shannon-Weaver	89
5.3.3.4	Synthèse	89
5.3.4	Obtention de la liste des espèces typiques	90
5.3.5	Ajustement des modèles de distribution d'abondance	90
5.4	Résultats et discussions	91
5.4.1	Diversité spécifique des 19 habitats génériques	91
5.4.2	Ajustement des modèles de distribution d'abondance	94
5.4.2.1	A l'échelle des communautés	94
5.4.2.2	A l'échelle des méta-communautés	94
5.4.2.3	Lien avec l'état de conservation des habitats	96
5.4.3	Exemple détaillé pour les hêtraies du <i>Luzulo-Fagetum</i> du domaine continental (EUR 27-9110)	97
5.5	Perspectives	97
5.5.1	Limite méthodologique	97
5.5.2	Liens avec les groupes fonctionnels	102
5.5.3	Prise en compte du cadre spatial	105
6	Validation empirique de l'état de conservation	109
6.1	Relation entre l'abondance des espèces du tapis herbacé et leur biomasse	109
6.1.1	Objectifs	109
6.1.2	Matériel et méthodes	111
6.1.2.1	Site d'étude	111
6.1.2.2	Mesure de la biomasse	111
6.1.2.3	Analyses statistiques	111
6.1.3	Résultats	112
6.1.4	Discussion	113
6.2	Les modèles de distribution d'abondance : révélateur de l'état de conservation des habitats à l'échelle des sites?	117
6.2.1	Évaluer l'état de conservation à l'échelle des sites	117
6.2.2	Matériel et méthodes	118
6.2.2.1	Jeu de données floristiques et dendrométriques	118
6.2.2.2	Protocole et score de l'état de conservation	118
6.2.2.3	Calibration des modèles de distribution d'abondance	118

TABLE DES MATIÈRES

6.2.3	Résultats et discussion	119
6.2.3.1	Ajustement des modèles de distribution d'abondance	119
6.2.3.2	Scores de l'état de conservation	119
6.2.3.3	Les placettes en bon état s'ajustent à des modèles de Zipf et de Zipf-Pareto-Mandelbrot	120
Conclusion et perspectives		125
 Annexes		 133
A	Liste des membres du comité de pilotage du programme TEECH	135
B	Compte-rendu du COPIL Janvier 2011	137
C	Compte-rendu du COPIL mars 2012	149
D	Liste des espèces utilisées pour l'approche indirecte par habitat gé- nérique	161
E	Liste des 135 espèces utilisées pour la classification des habitats gé- nériques	163
F	Fiches synthétiques par habitat générique	165
G	Liste des 15 traits biologiques qualitatifs pour les espèces du 9130	205
H	Matrice des traits biologiques qualitatifs pour les espèces du 9130	207
I	Fiche synthétique de la liste des espèces typiques par habitat et par domaine biogéographique	211
J	Fréquence des modèles de distribution d'abondance par habitat gé- nérique et par domaine biogéographique (échelle de Géhu) - Echelle des communautés	263
K	Fréquence des modèles de distribution d'abondance par habitat gé- nérique et par domaine biogéographique (échelle de Van der Maareel)	309
K.1	A l'échelle des communautés	309
K.2	A l'échelle des métacommunautés	354

Bibliographie

397

Table des figures

0.0.1	Schéma illustrant le principe de la cartographie de l'aire de distribution des espèces à partir de la modélisation (tiré de Franklin, 2010)	2
0.0.2	Organisation des différents work package (WP) dans le programme TEECH	4
1.1.1	Répartition géographique des relevés où l'information habitat est renseigné (n=7305 relevés)	10
1.1.2	Répartition géographique des relevés floristiques (n=168112 relevés)	11
1.2.1	Protocole d'ajustement, validation et spatialisation des modèles de distribution des espèces et des habitats	14
1.3.1	Etendue de la partie française de la grille européenne LAEA utilisée pour l'évaluation Natura 2000	21
2.2.1	Répartition du niveau de contribution du déterminisme environnemental dans les modèles de distributions des espèces (n=1666 espèces)	26
2.2.2	Répartition du niveau de performance prédictive des modèles de distribution des espèces (n=1666 espèces)	26
2.3.1	Différence de performance prédictive entre les approches indirecte et directe. Plusieurs indicateurs sont représentés : différence d'AUC (ΔAUC), de succès (ΔS), de sensibilité (ΔS_n) et de spécificité (ΔS_p). Une valeur positive signifie que le classement des habitats par l'approche indirecte discrimine mieux les présences des absences de l'habitat (ΔAUC) et prédit mieux les emplacements où l'habitat est observée ou pas (S, S_n , S_p) que l'approche directe	29
2.4.1	Répartition géographique et aire de distribution potentielle de l'habitat 9110	34
2.4.2	Comparaison de la répartition spatiale de la prédiction par l'approche indirecte et l'estimation FSD de la surface occupée par l'habitat 9110 dans les SICs	35

TABLE DES FIGURES

4.3.1	ACP sur les 16 traits écologiques quantitatives : graphe de variables	47
4.3.2	ACM sur les traits qualitatifs des Hêtraies-chênaies à Aspérule odorante et Mélèze uniflore	50
4.3.3	Classification Ascendante Hiérarchique pour les Hêtraies-chênaies à Aspérule odorante et Mélèze uniflore	51
5.2.1	Distribution géométrique du modèle de Fisher avec $\alpha=30$ et $x=0,9$	62
5.2.2	Distribution du modèle de Fisher avec $\alpha=30$, $x=0,9$	63
5.2.3	Schéma illustrant le modèle du «bâton brisé» proposé par Mac Arthur (1957)	64
5.2.4	Distributions d'abondance dit du «bâton brisé» comparant les différentes hypothèses d'après Mac Arthur (1957)	66
5.2.5	Représentation schématique d'une distribution d'abondance d'après le modèle de Motomura	67
5.2.6	Graphe du modèle de Preston, avec $\mu=1.5$, $\sigma=1.2$	68
5.2.7	Densité de probabilité (à gauche) et fonction de répartition de la distribution de Pareto pour $x_{min}=1$ et pour différentes valeurs du paramètre k . Sur le graphe de gauche les axes, ne sont pas en échelle logarithmique.	71
5.2.8	Schéma montrant l'évolution du biotope et apparition d'espèces nouvelles	75
5.2.9	Diagrammes rang-fréquence obtenus avec une communauté de 13 espèces, $K=3$, $k=2$ pour la courbe avec les cercles, et avec une communauté de 31 espèces, $K=5$ et $k=4$ pour la courbe avec les carrés [Mouillot 00]	79
5.2.10	Graphique représentant l'abondance des espèces. L'aire de chaque rectangle représente l'abondance d'une des quatre premières espèces de la communauté selon le modèle fractal avec $K=1,2$ et $k=2$	80
5.2.11	Diagramme rang-fréquence obtenu pour une communauté de quatre espèces avec $K=1,2$, $k=2$	83
5.3.1	Histogramme des dates des relevés floristiques utilisés dans les analyses sur l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire	86
5.4.1	Courbe de Gini-Lorenz (Pareto) pour le 9110 CON ($n=1000$ simulations)	99
5.4.2	Liste des espèces typiques du 9110 continental	100
5.5.1	Le modèle méta-climacique de Blondel (1995)	105
5.5.2	Domaine de stabilité et état de conservation d'un écosystème	107
6.1.1	Caractéristiques dendrométriques et indices de diversité des trois placettes relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)	112

6.1.2	Relation entre biomasse et abondance-dominance (échelle de Géhu) dans une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54) (n=82)	114
6.1.3	Relation entre biomasse et abondance-dominance (échelle de Géhu) pour 7 espèces d'une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)	115
6.1.4	Intervalle de confiance des coefficients du modèle linéaire mixte pour les 7 espèces d'une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)	115
6.2.1	Fréquence des modèles de distribution d'abondance dans les 99 communautés du tapis herbacé de hêtraies du domaine continental relevant du 9130	119
6.2.2	Score de l'état de conservation en fonction du type de modèle par habitat élémentaire dans des hêtraies relevant du 9130 du domaine continental (n=99)	121
6.2.3	Variation de la pente de la droite (γ) d'un modèle de Zipf ou Zipf-Pareto-Mandelbrot selon l'état de conservation (score d'après méthode « Carnino »)	123
6.2.4	Etat actuel et futur de la distribution des probabilités de présence de l'habitat 9110 prédites par l'approche indirecte. Les prédictions futures sont calculées en 2050 à partir du scénario climatique A2 et du modèle général de circulation HadCM3	131

Liste des tableaux

1.1	Liste des 19 habitats naturels forestiers présents dans le jeu de données	10
1.2	Variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces et des habitats	12
1.3	Occurrence des habitats et nombre de relevés (n) après échantillonnage	17
2.1	Description, qualité de l'ajustement et performance des modèles de distribution des 19 habitats génériques forestiers. Sont présentés dans le tableau la contribution des variables explicatives dans le modèle (D^2 exprimé en %), la significativité du modèle (probabilité critique de la comparaison de déviance entre le modèle null ou aléatoire et le modèle complet), la performance prédictive du modèle (valeur comprise entre 0.5 et 1; AUC) et le pourcentage d'observations bien prédites (succès) estimées à partir de la validation croisée des modèles. P : probabilité de présence.	24
2.2	Performance prédictive de la classification des 19 habitats génériques forestiers à partir de la flore. Sont présentés la performance prédictive de la méthode estimée par l'AUC (valeur comprise entre 0.5 et 1), le pourcentage d'observations bien classées (succès), le pourcentage de présences (sensibilité) et d'absences (spécificité) de l'habitat correctement classées. L'ensemble de indicateurs est estimés par validation croisée	28

2.3	Estimation de la surface potentiellement occupée par les habitats forestiers (exprimée en km ²). Les résultats sont issus des prédictions de l'approche indirecte. La surface potentielle de chaque habitat est estimée pour chaque région biogéographique. Surf1 totale spécifie la surface totale prédite quelque soit l'aire biogéographique. Surf2 totale définit la surface potentielle totale prédite à l'intérieur des régions biogéographiques favorables à l'habitat. SIC définit la surface potentielle prédite de chaque habitat dans les Sites d'Intérêt Communautaire présents à l'intérieur des régions biogéographique où la présence de l'habitat est avérée	32
2.4	Qualité des prédictions de la surface potentiellement occupée par les habitats et de leur distribution géographique dans les SICs. La valeur de R ² quantifie la relation entre la surface FSD et la surface prédite des habitats dans les SICs (seules les valeurs significatives au seuil de 5% sont présentes dans la table). La performance prédictive de la classification dans les SICs est estimée par l'AUC (valeur comprise entre 0.5 et 1), le pourcentage d'observations bien classées (succès), le pourcentage de présences (sensibilité) et d'absences (spécificité) de l'habitat correctement classées	33
3.1	Traits biologiques retenus pour la base de données	43
4.1	Contribution des traits quantitatifs d'après ACP	48
5.1	Évolution de la communauté étudiée à chaque itération	77
5.2	Nombre de relevés phytosociologiques des 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire français analysées par domaine biogéographique	85
5.3	Coefficient de conversion des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet en quantité moyenne de recouvrement (d'après [Van der Maarel 79])	87
5.4	Matrice de corrélations entre les abondances médianes des espèces selon les différents coefficient de conversion pour 1000 répétitions (même résultat pour 100 répétitions) pour les habitats du 9110 ATL et 9130 CON	87
5.5	Diversité spécifique à l'échelle des communautés dans 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire français par domaine biogéographique (moyenne ± SE)	92
5.6	Matrice des corrélations des rangs de Spearman pour les quatre indices de diversité spécifique à l'échelle des communautés	93

5.7	Pool spécifique observé et estimé (méthode de Chao \pm SE) dans les 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire par domaine biogéographique	93
5.8	Fréquences des modèles de distribution d'abondance ajustés (échelle de Géhu) pour les 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire français analysés par domaine biogéographique (en %)	95
5.9	Evaluation pour le paramètre « EC3 - Structure & fonctions » des habitats forestiers d'intérêt communautaire français par domaine biogéographique d'après la table de critère basée sur les fréquences des modèles de distribution d'abondance ajustés à l'échelle des communautés. rappel pour mémoire de évaluation 2006 (- = inconnu ou non évalué)	98
5.10	Ventilation du nombre de relevés floristiques d'habitats forestiers d'intérêt communautaire par domaine biogéographique selon l'ancienneté de l'état boisé (élimination des relevés hors limite de la carte de Cassini)	104
6.1	Coefficients de régression, test de Wald et part de déviance expliquée issus d'un modèle de régression poissonnienne entre biomasse (g.m ²) et l'abondance-dominance (échelle de Géhu) pour 7 espèces d'une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54) . .	114
6.2	Source des données utilisées pour la validation empirique de l'état de conservation des habitats forestiers	118
6.3	Score [$\bar{X} \pm$ SE, 95%] de l'état de conservation de hêtraies relevant du 9130 (-n° habitat élémentaire) par sites selon la méthode Carnino (n=nombre de placettes)	120
6.4	Analyse de variance du score de l'état de conservation (méthode Carnino) en fonction du type de modèles de distribution d'abondance et du type d'habitats élémentaires (n=99) (0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 ' ' 0.1 ' ' 1)	121
6.5	Paramètres des modèles de Zipf ou ZPM selon le score de l'état de conservation pour trois habitats relevant du 9130 dans le site FR4301332 (Jura)	122
6.6	Paramètres des modèles de Zipf ou ZPM selon le score de l'état de conservation pour quatre habitats relevant du 9130 à l'échelle des sites	123

Introduction

Cadre général et objectifs

A l'échelle de l'Union européenne (UE), la prochaine évaluation du réseau Natura 2000 devra être réalisée en 2013. L'article 17 de la Directive CEE 92/43 « Habitat, Faune, Flore » (DHFF) prévoit une surveillance du réseau par le biais de l'évaluation de l'état de conservation dans et en dehors du réseau. En France, le Museum national d'histoire naturelle (MNHN) est mandaté par le Ministère en charge de l'environnement pour réaliser cette surveillance, au niveau du territoire national et au niveau des sites.

Les superficies concernées pour les 29 habitats forestiers d'intérêt communautaire (HIC) français représentent environ 2,8 M d'ha au sein du réseau Natura 2000. Les surfaces couvertes par ces 29 HIC restent inconnues en dehors de ce réseau soit au maximum 16 M d'ha de forêts. Compte tenu des enjeux liés au maintien et/ou la restauration d'un bon état de conservation de ces habitats forestiers, une approche basée sur la modélisation des espèces et des habitats (au sens d'une communauté végétale) ont été développées dans le cadre d'un programme de recherche et de développement intitulé « typification et évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers français et de leurs espèces végétales associées » (Acronyme TEECH) financé par le MNHN au profit d'AgroParisTech-ENGREF, laboratoire des Ressources Forêts-Bois UMR 1092.

Face aux enjeux de conservation de la biodiversité dans les territoires, l'un des principaux objectifs est de pouvoir cartographier les aires de répartition des espèces et des habitats, ainsi que de suivre leur évolution au cours du temps afin de déterminer et prédire leur état de conservation (ici sur le plan de l'occupation de l'espace). A large échelle spatiale (comme c'est le cas ici ; surface de la France métropolitaine $\sim 546000 \text{ km}^2$), cette tâche est bien souvent compliquée par le manque de données ou par la disponibilité de données inadaptées (échantillonnage inapproprié, ...) à la cartographie de l'aire de distribution des espèces et des habitats. Depuis le milieu des années 90, l'émergence de modèles numériques et de méthodes statistiques couplées à la disponibilité croissante d'atlas et de bases de données floristiques géoréférencées, de données environnementales spatialisées

et de Système d'Information Géographiques (SIG) a permis l'utilisation de la modélisation pour prédire l'aire de distribution des espèces (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009; Franklin, 2010) mais aussi des communautés (Ferrier & Guisan, 2006) selon le concept de niche écologique (Hutchinson, 1957) (figure 0.01). On trouve ces modèles sous les noms de Species Distribution Model (ou SDM; Guisan & Zimmermann, 2000) ou Habitat Suitability Model (ou HSM; Hirzel & Le Lay, 2008) ou Ecological Niche Model (ou ENM; Peterson, 2003) dans la littérature. Ils cherchent le plus souvent à prédire la probabilité de présence d'une espèce en fonction des conditions environnementales abiotiques, que l'on peut projeter aussi bien dans l'espace environnemental que géographique. Ces modèles sont dits statiques c'est-à-dire qu'ils cherchent à reproduire le déterminisme environnemental de la distribution des espèces ou des communautés à un instant t .

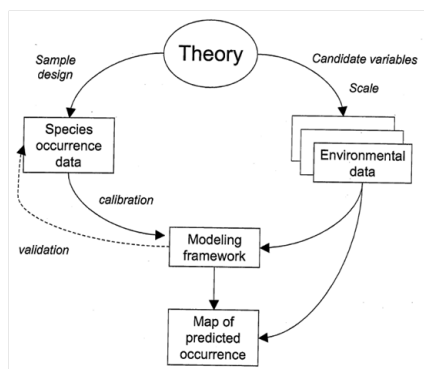


FIGURE 0.0.1: Schéma illustrant le principe de la cartographie de l'aire de distribution des espèces à partir de la modélisation (tiré de Franklin, 2010)

Trois objectifs étaient visés dans ce programme, à savoir :

1. Réaliser les cartes de répartition des habitats naturels forestiers pour l'ensemble des domaines atlantiques, continentaux et alpins, soit 23 des 29 habitats génériques forestiers au sens du manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne (manuel EUR 27). La modélisation sera réalisée au niveau des habitats génériques, dans et en dehors des sites, définis dans le document de références sur les habitats forestiers [Gegout 09],
2. Réaliser les cartes de répartition des espèces végétales qui leur sont associées, notamment les espèces typiques,
3. de déterminer les seuils en deçà desquels les surfaces, les structures et les fonctions des habitats naturels forestiers ne sont plus favorables pour maintenir un bon état de conservation.

5 grands axes de travail ont été poursuivis durant les trois années du programme, respectivement :

1. Modélisation des habitats naturels forestiers et de leurs espèces végétales associées (WP1)
2. Construction d'une base de données partagée sur les traits d'histoire de vie des espèces végétales forestières (WP2)
3. Construction des modèles théoriques d'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers (WP3)
4. Application empirique : simulation des modèles sur des sites pilotes (WP4)
5. Synthèse, conclusions et valorisation des résultats (WP5)

Afin de mener à bien ce programme, de nombreuses collaborations ont été nécessaires. Les liens anciens avec l'IFN ont été renforcés par le biais d'une convention cadre avec notre établissement (AgroParisTech-ENGREF). Une convention cadre avec la Fédération des conservatoires botaniques nationaux a également mis sur pied, notamment sur la mise à disposition de relevés phytosociologiques. Afin d'assurer l'harmonisation et la cohérence entre les différentes typologies des milieux naturels existants, des échanges ont eu lieu avec la Société française de phytosociologie. Enfin, l'Office National des Forêts a été mise à contribution dans certains secteurs tests.

La bonne réalisation d'un tel programme doit également beaucoup à la constitution d'un comité de pilotage (WP0). Son rôle a été d'orienter, de conseiller et de critiquer le projet. La liste nominative des membres de ce comité se trouve en annexe A.

Une convention entre le MNHN et AgroParisTech-ENGREF a été signée le 28/06/2010 pour fixer les termes financiers et techniques de ce programme.

Organisation du rapport

La partie WP 1 du projet TEECH a pour but de :

1. définir une méthode de modélisation, fiable et robuste, de la distribution des habitats naturels forestiers
2. de cartographier l'aire de distribution potentielle de 19 habitats génériques (au sens de la nomenclature EUR 27) des domaines atlantiques, continentaux et alpins afin de fournir aux experts en charge de l'évaluation 2013 du réseau Natura 2000 une aide à l'estimation de leur surface et de leur aire de répartition actuelle à l'échelle du territoire forestier français (métropole).

Deux types d'approches sont testés et comparés :

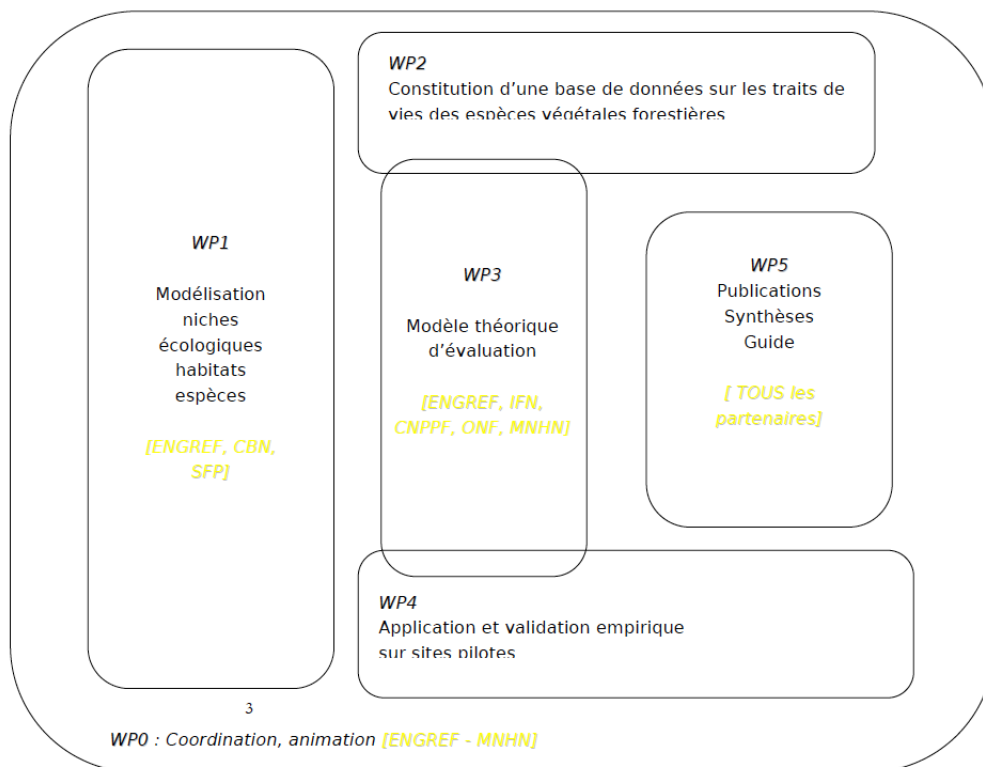


FIGURE 0.0.2: Organisation des différents work package (WP) dans le programme TEECH

-
- l’approche directe par les communautés (Ferrier et al., 2002 ; Ferrier & Guisan, 2006) qui vise (i) à estimer les conditions environnementales favorables à la présence de chaque communauté étudiée (c’est-à-dire les habitats génériques forestiers) et (ii) à projeter ces conditions dans l’espace géographique afin de caractériser l’aire de distribution potentielle des habitats.
 - l’approche indirecte par les espèces (Ferrier et al., 2002 ; Ferrier & Guisan, 2006) qui vise (i) à estimer la niche écologique des espèces constituant les habitats naturels forestiers, (ii) à projeter la niche écologique des espèces dans l’espace géographique afin de caractériser leur aire de distribution potentielle et (iii) à reconstruire spatialement les associations d’espèces caractéristiques des habitats afin de déterminer leur aire de distribution potentielle.

La partie WP 2 a pour objet la présentation et l’analyse de la base de données sur les traits de vie des espèces forestières.

La partie WP 3 & 4 aborde la définition des listes d’espèces typiques par habitats génériques et son application à des sites pilotes.

Une dernière partie aborde les principales conclusions et les perspectives.

WP 1 : Modélisation des habitats et des espèces

« On ne peut dessiner le
simple qu'après une étude
approfondie du complexe. »"

(Gaston Bachelard)

Chapitre 1

Matériel et méthodes

1.1 Bases de données

1.1.1 Habitat

Les données habitats utilisées proviennent de trois sources de données différentes :

- EcoPlant [Gégout 05] : une base de données phytoécologiques conçue par le LERFoB afin d'étudier les relations écologiques existant entre la distribution des espèces végétales et leur environnement sur le territoire français. Les habitats forestiers (au sens de la nomenclature EUR 27) sont renseignés pour 3857 relevés (période 1957-2008).
- Sophy [Brisse 95] : une base de données phytosociologiques conçue par le CNRS dans le but de décrire les groupes socio-écologiques chez les végétaux. Les habitats forestiers de 3350 relevés sont renseignés (période 1924-2001). La concaténation de ces deux sources de données constituent la base de données Habitat du LERFoB (7207 relevés), qui a notamment été utilisée pour réaliser la typologie et la caractérisation phytoécologique des habitats forestiers de la France tempérée (Gégout et al., 2009).
- Conservatoire botanique : 98 relevés avec le classement habitat (au sens de la nomenclature EUR 27) nous ont été transmis par le Conservatoire botanique de Franche-Comté (période 1993-2008).

Au total, 7305 relevés géoréférencés possédant l'information habitat sont disponibles sur la période 1924-2008 (Fig. 111). Ces données regroupent 19 habitats génériques forestiers d'après la nomenclature EUR 27, parmi lesquels sept habitats référencent l'ensemble des habitats élémentaires les composant (table 1.1).

Pour 453 des relevés de cette base, le classement habitat n'est pas unique, c'est-à-dire que les relevés ont été rattachés à plusieurs habitats différents.

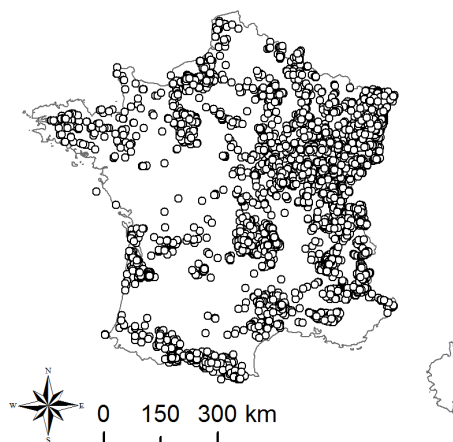


FIGURE 1.1.1: Répartition géographique des relevés où l'information habitat est renseigné (n=7305 relevés)

TABLE 1.1: Liste des 19 habitats naturels forestiers présents dans le jeu de données

Habitat (EUR27)	Occurrence	Nombre d'habitat élémentaire	Habitat élémentaire manquant
9110	672	4/4	0
9120	1168	4/4	0
9130	2314	13/13	0
9140	67	3/3	0
9150	387	6/9	9150-2, -7 & -9
9160	300	3/3	0
9170	62	2/2	0
9180	258	12/15	9180-3*, -13* & -15*
9190	69	1/1	0
91D0	37	3/5	91D0-1 & -1.1
91E0	502	8/10	91E0-2* & -3*
91F0	107	2/3	91F0-1
9230	388	3/4	9230-3
9260	293	5/7	9260-3 & -4
92A0	123	5/9	92A0-4, -5, -8 & -9
9340	96	2/12	9340-1, -2, -3, -5, -6, -7, -8, -9, -11 & -12
9410	389	11/12	9410-9
9420	99	4/5	9420-5
9430	247	11/12	9430-6*

1.1.2 Floristiques

La modélisation de l'aire de distribution potentielle des habitats naturels forestiers via l'approche indirecte par les espèces nécessite l'utilisation de bases de données floristiques afin de modéliser l'aire de distribution potentielle des espèces. Pour ce faire, 4 sources de données ont été associées et homogénéisées sur la période 1964-2008 :

- EcoPlant (Gégout et al., 2005) : 5189 relevés (période 1966-2004)
- Sophy (Brisse et al., 1995) : 34214 relevés (période 1964-2000)
- IFN [Robert 10] : 128611 relevés floristiques de la base de données de l'Inventaire Forestier français (période 1987-2008)
- Conservatoire botanique : 98 relevés transmis par le Conservatoire botanique de Franche-Comté (période 1993-2008 ; correspond aux mêmes relevés que la base de données habitat).

Au total, 168112 relevés floristiques géoréférencés étaient disponibles sur la période 1964-2008 (figure 112). Ils regroupent 2144 espèces végétales dont l'occurrence excède 20 présences dans la base de données (le nombre de présences des espèces varie de 20 à 77856).

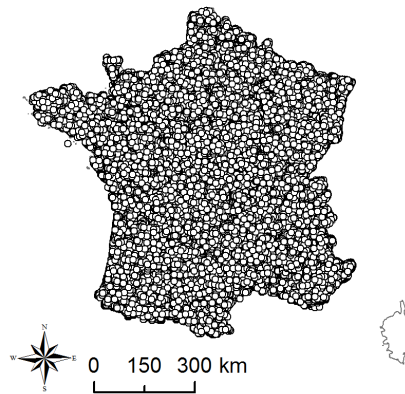


FIGURE 1.1.2: Répartition géographique des relevés floristiques (n=168112 relevés)

1.1.3 Environnementales

Les variables environnementales abiotiques utilisées pour définir conditions environnementales favorables aux habitats (méthode directe) et espèces (méthode indirecte) ont été sélectionnées de manière à couvrir les principaux facteurs expliquant leur distribution. Ainsi, les conditions énergétiques, hydriques, d'hydro-

morphie et nutritionnelles ont été pris en compte dans les modèles de distribution [Austin 11, Bertrand 11a, Bertrand 2, Coudun 06, Marage 09, Piedallu 12] (table 1.2).

TABLE 1.2: Variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces et des habitats

Dimension écologique	Variable	Source
énergétique	t°C de janvier (t1)	LERFoB
	t°C période de végétation (t4a9)	
	t°C annuelles (t13)	
hydrique	précipitation de juillet (p7)	LERFoB
	précipitation période de végétation (p4a9)	
	précipitation annuelle (p13)	
	bilan hydrique de juillet (bh7)	
	bilan hydrique période de végétation (bh4a9)	
nutritionnelle	bilan hydrique annuel (bh13)	LERFoB
	pH	
	C/N	
hydromorphie	S/T	LERFoB
	engorgement temporaire (et)	
	engorgement permanent (ep)	
	engorgement total (etep)	

Les conditions énergétiques et hydriques disponibles pour le développement des espèces ont été déterminées par les températures moyennes, le cumul des précipitations et le bilan hydrique climatique annuels et de la période de croissance (défini comme la période d'avril à septembre).

Les conditions énergétiques et hydriques limitantes ont été déterminées par les températures moyennes de janvier, ainsi que les précipitations et le bilan hydrique climatique du mois de juillet. Afin d'améliorer la définition des conditions environnementales favorables au développement des espèces, les conditions énergétiques et hydriques pour un relevé floristique correspondent aux conditions climatiques moyennées sur les 5 dernières années par rapport à la date de l'observation. Les températures et précipitations sont issues de modèles spatio-temporels mensuels couvrant chaque année de la période 1960-2008 avec une résolution spatiale d'1 km². Ces modèles ont été ajustés à partir du croisement d'observations météorologiques et de variables géographiques et topographiques (R^2 validation = 0.986 [n=179183 observations] pour les températures et 0.822 [n=219630 observations] pour les précipitations) (Bertrand et al., 2011b ; Bertrand, 2012). Le bilan hydrique climatique est issue de la différence entre les précipitations et l'évapotranspiration

potentielle calculée d'après la formule de Turc (Turc, 1961).

Les conditions d'hydromorphie (engorgement temporaire, permanent et total; total = temporaire + permanent) et nutritionnelles (pH, C/Net S/T) sont issues de données spatialisées calculées par bio-indication¹.

L'optimum de l'engorgement temporaire et permanent, pH, S/T et C/N de chaque espèce est déterminé à partir de ces ajustements. Les valeurs d'engorgement, de pH, S/T et C/N sont ensuite bio-indiquées sur les relevés IFN (la valeur bio-indiquée pour un relevé correspond à la moyenne des optimums d'au moins 5 des espèces présentes sur le relevé; Gégout et al., 2003). Les données spatialisées d'engorgement, de pH, S/T et C/N sont obtenues par l'interpolation de leurs valeurs bio-indiquées respectives à la résolution d'1 km².

Au total, il a été pris en compte 15 variables environnementales abiotiques réparties dans 4 importantes dimensions environnementales pour expliquer la distribution des espèces et des habitats forestiers. D'autres variables en lien avec l'occupation du sol ont été aussi utilisées dans un second temps (pas utilisées pour ajuster les modèles de distribution) de manière à rendre compte de l'environnement écologique particulier de certains habitats et espèces. Une cartographie potentielle des éboulis a été réalisée en identifiant les zones où les pentes étaient supérieures à 30° (résolution spatiale 50 m, agrégée ensuite à 1 km en accord avec la résolution des données environnementales). Une cartographie des zones alluviales a aussi été utilisée (source : LERFoB).

Enfin, le fond vert de l'IFN a été utilisé pour définir le territoire forestier et évaluer la surface potentielle de chaque habitat.

1.2 Modélisation de l'aire de distribution potentielle des habitats naturels forestiers

1.2.1 L'échantillonnage des bases de données floristique et habitat

Que l'approche directe ou indirecte soit utilisée, l'échantillonnage des bases de données est primordial pour ajuster des modèles de distribution robustes et non-biaisés (figure 121). Cet échantillonnage a pour but de (i) réduire le sur-échantillonnage des conditions environnementales et des zones géographiques qui pourrait fausser la relation entre espèce-environnement ou habitat-environnement,

1. <http://www.ifn.fr/spip/spip.php?rubrique182&rub=cat> pour un descriptif détaillé de la démarche pour la variable pH : ajustement de la niche écologique des plantes pour chacun de ces gradients à partir des relevés EcoPlant combinant des données de présence/absence des espèces et des mesures des variables édaphiques et d'hydromorphie (Gégout et al., 2003)

(ii) limiter l'autocorrélation spatiale qui pourrait baisser l'ajustement des modèles et (iii) équilibrer la gamme de variation environnementale des présences et absences de l'espèce. Pour ce faire, un échantillonnage indépendant est réalisé pour chaque espèce (à partir de la BD floristique) et habitat (à partir de la BD Habitat) de la manière suivante :

- Croisement de la répartition des relevés avec une grille d'1 km de résolution (en accord avec la résolution des variables environnementales).
- Séparation des relevés de présence et d'absence. L'échantillonnage est mené séparément sur chacun de ces sous-jeux de données. Les relevés uniques dans une maille sont sélectionnés et conservés. Les autres sont comparés entre eux à l'intérieur de chaque maille en confrontant les conditions climatiques des relevés (températures moyennes et cumul des précipitations annuelles). Les différences de conditions climatiques observées entre les relevés d'une même maille proviennent de la date d'observation. Deux relevés d'une même maille sont sélectionnés si la différence de température moyenne annuelle excède 0.25°C. Si les relevés n'ont pas pu être départagés alors les relevés ayant une différence de 20 mm de précipitations sont conservés. Si à nouveau les relevés n'ont pas pu être départagés alors un relevé est conservé par tirage aléatoire.

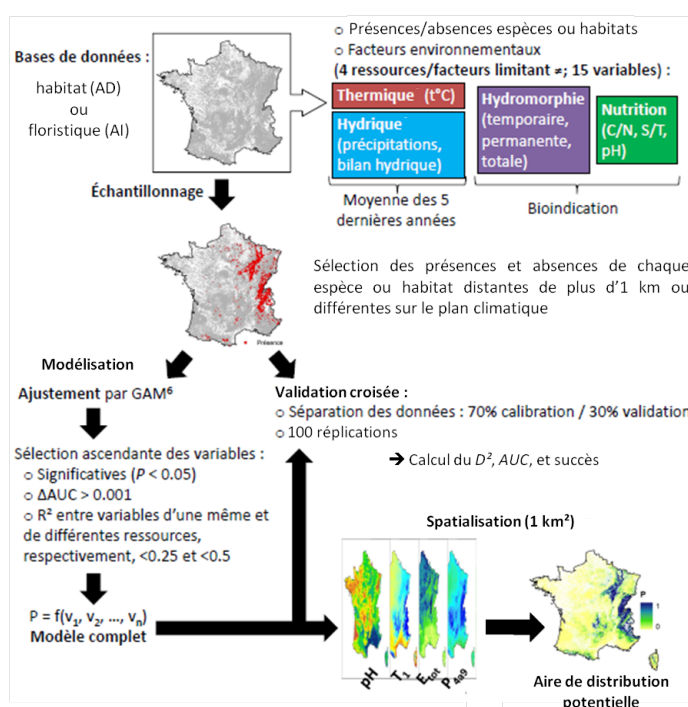


FIGURE 1.2.1: Protocole d'ajustement, validation et spatialisation des modèles de distribution des espèces et des habitats

1.2.2 Estimation des conditions environnementales favorables

La cartographie des habitats est réalisée par modélisation de leur distribution à partir de variables environnementales [Araujo 11, Marage 09]. Cette approche est basée sur la théorie de la niche écologique, soit sur le fait qu'une espèce ou un ensemble d'espèces requiert des conditions écologiques particulières pour se développer et être associées in situ [Hutchinson 57]. Pour ce faire un modèle non-paramétrique a été utilisé : Generalized Additive model (GAM; [Hastie 90]). Ce type de modèle mathématique est très utilisé pour l'ajustement de modèles de distribution [Yee 91]. Ce modèle a été préféré à d'autres (tels que MAXENT, méthode consensus, arbre de régression, réseau de neurones, modèle linéaire généralisé, ...) car (i) il est assez souple au niveau des courbes de réponses modélisées, évitant ainsi la définition arbitraire de fonction mathématique parfois inadaptée [Oksanen 02], (ii) il utilise des données de présences et d'absences qui rendent la cartographie actuelle de la distribution des habitats plus précises, et (iii) il est simple et robuste comparé à des méthodes toujours plus complexes s'apparentant pour certaines à des boîtes noires difficilement interprétables sur le plan des relations espèce-environnement ou habitat-environnement.

Le modèle définit un gradient de probabilités de présence de l'habitat ou des espèces en fonction des conditions environnementales. Le grand nombre d'habitats et d'espèces à étudier n'est pas propice à la construction de modèle au cas par cas. A la place, les variables environnementales sont sélectionnées de manière automatique à partir d'un algorithme de sélection pas à pas basé sur deux critères importants : apport d'une information significative et non redondante (figure 4) (pour un exemple voir Bertrand et al., 2012). En premier lieu chaque variable environnementale a été testée indépendamment des autres dans un modèle GAM univarié liant la présence/absence des habitats ou espèces aux facteurs environnementaux (table 1.2). L'effet de chaque variable est testé de manière indépendante dans un modèle GAM univarié. La première variable sélectionnée correspond à celle (i) dont l'effet est significativement différent du modèle null (comparaison réalisée par analyse de déviance. La déviance d'un modèle est une généralisation de la somme des carrés des écarts ou des résidus utilisée dans le cas de la régression linéaire. Sa valeur est dérivée de la fonction de vraisemblance (L) (déviante = $-2 \times \ln(L)$; Hastie & Tibshirani, 1990). Plus la valeur de la déviance est importante plus le modèle s'éloigne de l'ajustement parfait et moins les variables sélectionnées expliquent la distribution des espèces ou des habitats. probabilité critique du test inférieure au seuil de 1% Lorsque la probabilité critique du test est inférieure à 1%, nous considérons que la variable explique significativement la présence/absence de l'espèce ou de l'habitat (c'est-à-dire que l'information qu'apporte la variable explique la distribution de l'espèce ou de l'habitat plus qu'un phénomène aléatoire); Hastie & Tibshirani, 1990) et (ii) qui a la meilleure performance prédictive (valeur maximale

d'AUC).

La performance prédictive d'une variable est estimée à partir de la valeur de l'AUC correspondant à l'aire sous la courbe Receiver Operating Characteristic (ROC) et quantifiant la qualité de la séparation des présences et absences de l'espèce par le modèle (varie de 0.5 pour une différenciation aléatoire, à 1 pour une différenciation parfaite) [Manel 01].

Chacune des variables environnementales restantes est tour à tour associée à la variable déjà sélectionnée dans un nouveau modèle de distribution. Une nouvelle variable est sélectionnée si (i) elle contribue à expliquer une part supplémentaire et significative de la déviance du modèle (le modèle intégrant la nouvelle variable est comparée au modèle sans cette variable par analyse de déviance ; la variable est considérée comme significative si la probabilité critique du test inférieure au seuil de 1% ; Hastie & Tibshirani, 1990), (ii) elle améliore la performance prédictive du modèle (différence d'AUC avec le modèle sans la nouvelle variable > 0.005), et (iii) elle n'est pas fortement corrélée à une variable déjà sélectionnée ($R^2 < 0.25$ et 0.5 respectivement pour des variables appartenant et n'appartenant pas à la même dimension écologique ; table 2). Ces restrictions évitent la redondance et la corrélation entre variables explicatives qui peut nuire à la qualité et la performance des modèles. Dans le cas où plusieurs variables répondent à ces critères, nous conservons la variable améliorant le plus la performance du modèle de distribution (c'est-à-dire qui maximise la valeur de l'AUC).

L'étape 2 est répétée jusqu'à que plus aucune variable environnementale ne réponde positivement à la totalité des critères de sélections. Via l'approche directe par les communautés Cette approche est l'une des plus couramment utilisée pour prédire la distribution des habitats (voir par exemple Marage & Gegout, 2009). Dans un premier temps, les données de présence/absence de chaque habitat sont échantillonnées d'après la méthode décrite supra. Seules les données observées sur la période 1964-2008 sont utilisés en accord avec la période couverte par les données environnementales ($n=6861$ relevés). Ensuite, le déterminisme environnemental de la distribution des habitats est recherché à partir de la méthode décrite supra.

Au total les conditions environnementales favorables de 19 habitats dont l'occurrence varie de 19 (pour l'habitat 91D0) à 1524 (pour l'habitat 9130) ont pu être modélisés (table 1.3). L'ensemble de la méthodologie est décrite à la figure 121.

1.2.3 Via l'approche indirecte par les espèces

L'approche indirecte nécessite dans un premier temps la modélisation de la distribution des espèces composant les communautés. De la même manière que ce qui a été utilisé pour l'approche directe mais cette fois à l'échelle de l'espèce.

les données de présence/absence de chaque espèce sont échantillonnées à partir des 168112 relevés disponibles d'après la méthode décrite supra. le déterminisme

TABLE 1.3: Occurrence des habitats et nombre de relevés (n) après échantillonnage

Habitat (EUR27)	Occurrence	n
9110	389	4460
9120	689	4489
9130	1524	4614
9140	51	4388
9150	240	4401
9160	215	4430
9170	50	4389
9180	182	4399
9190	60	4393
91D0	19	4385
91E0	408	4449
91F0	66	4387
9230	300	4386
9260	211	4391
92A0	88	4379
9340	49	4381
9410	233	4412
9420	36	4392
9430	128	4397

environnemental de la distribution des espèces est recherché à partir de la méthode décrite supra, et le modèle de distribution de chaque espèce dont l'occurrence dans les données échantillonnées excède 20 présences² a été ajusté.

Au total, la niche écologique de 1856 espèces ou sous-espèces végétales a été modélisée.

L'ensemble de la méthodologie utilisée pour modéliser la distribution des espèces est synthétisé à la figure 4. Le passage de la distribution des espèces à la celle des habitats nécessite leur reconstitution a posteriori. Pour ce faire nous avons utilisé une méthode de classement automatique basée sur les forêts aléatoires d'arbres de classification (BRF; [Breiman 01]). Cette méthode a pour but de différencier les assemblages d'espèces propres à chaque habitat en tenant compte des interactions entre espèces. L'algorithme d'apprentissage de la classification BRF est basé sur une procédure bootstrap, soit la calibration d'une collection d'arbres de régression à partir de la sélection aléatoire d'un nombre fixe de variables explicatives (dans ce cas les espèces) et de l'échantillonnage aléatoire avec remplacement de n relevés (n correspondant au nombre de relevés présent dans le jeu de données de calibration). La calibration de chaque arbre de classification consiste en la recherche de groupe d'espèce permettant de différencier les habitats par scission répétée des données dont la position du nœud est déterminée par les espèces selon une règle simple. A chaque nœud, les données sont partagées en deux groupes aussi homogènes que possible sur le plan d'une ou des espèces [Breiman 84, Vayssières 00]. La longueur des arbres est contrôlée par des fonctions d'élagages qui suppriment de manière récursive les nœuds qui contribuent peu à différencier les habitats. La calibration d'un arbre est particulièrement sensible aux modifications du jeu de données utilisé. La collection d'arbres obtenue par le modèle BRF permet de stabiliser cet ajustement.

Dans un premier temps, une première classification a été menée à partir (i) des données de présence/absence des espèces (observations in situ) dont les modèles avaient les meilleures performances prédictives ($AUC \geq 0.75$) et (ii) des données environnementales spécifiques à certains habitats (pente supérieure à 30° pour les habitats forestiers observés dans les éboulis et zone alluviale pour les forêts alluviales). La calibration de cette classification a été menée sur l'ensemble des relevés disponibles dans la base de données Habitat ($n=7305$ relevés). Dans ce cas, l'ensemble des données a été conservée pour que l'ensemble des compositions d'espèces des habitats soient pris en compte.

De plus, il n'est pas nécessaire ici de travailler sur la période 1964-2008 puisque les données environnementales ne sont pas prises en compte dans la classification.

2. (Ce seuil est ici fixé de manière arbitraire. Il a toutefois un sens en terme écologique et statistique. Il permet d'éliminer les espèces dites rares ou les espèces dont les données ne sont pas assez complètes pour être représentative de leur distribution. Ce seuil permet aussi de diminuer l'incertitude de l'ajustement des modèles (Coudun & Gégout, 2006).)

Cette classification a pour but de déterminer les 200 espèces les plus importantes pour classer les habitats. Cette sélection permet notamment de réduire l'effet du bruit et de l'incertitude que peut générer l'utilisation d'un grand nombre d'espèces dans le classement des assemblages d'espèces en habitat. Les 10 espèces contribuant le plus à la caractérisation floristique des habitats sont sélectionnées. Ces espèces ne peuvent pas être considérées comme des espèces caractéristiques car parmi elles figurent des espèces qui sont absentes de l'habitat. Ces espèces caractérisent les habitats par leur absence. La liste est complétée par les espèces non-sélectionnées mais qui ont un rôle important pour différencier les habitats entre eux. Dans un second temps, une nouvelle classification a été menée à partir de ces 200 espèces et des variables environnementales utilisées précédemment. Cependant dans ce cas, l'ajustement est mené à partir des données de probabilité de présence des espèces extraites des modèles de distribution préalablement ajustés à l'emplacement des 7305 relevés couplant les informations floristique et habitat. La classification réalisée permet de calculer une probabilité de classement des habitats à partir de la combinaison des probabilités de présence des espèces déterminée en chaque point de l'espace (valeur comparable à la probabilité de présence calculée à partir des modèles de distribution utilisés dans l'approche directe).

1.2.4 Validation

Une validation croisée a été utilisée pour évaluer la qualité et la performance prédictive des modèles de distribution et de la classification. Pour ce faire jeu de données est scindé en deux de manière aléatoire : un jeu de données de calibration (deux tiers du jeu de données initiale) et un autre de validation (les données restantes). Le jeu de calibration est utilisé pour ajuster le modèle à partir des variables préalablement sélectionnées ou calibrer la classification.

Le jeu de validation (indépendant au jeu de données de calibration) est lui utilisé pour calculer : la qualité de l'ajustement : elle est déterminée par le pourcentage de déviance du modèle expliquée par les variables environnementales (nommé D^2 , équivalent au coefficient de détermination pour un modèle linéaire ; Hastie & Tibshirani, 1990) :

$D^2 = 100 \times (\text{déviance du modèle null} - \text{déviance du modèle testé}) / \text{déviance du modèle null avec déviance} = -2 \times \ln(L)$

L représente la vraisemblance du modèle, c'est-à-dire la probabilité d'observer les présences et les absences d'une espèce sur un échantillon à partir du modèle (plus cette valeur est importante plus l'ajustement du modèle est de bonne qualité) ;

n correspond au nombre total d'observations ;

y_i correspond à l'état de l'espèce à la i ème observation (codé 1 et 0 lorsqu'elle est respectivement présente et absente) ;

et p_i est la probabilité de présence définie par le modèle conditionnelle aux valeurs environnementales rencontrées à la i ème observation.

Cette statistique n'est calculée que pour les modèles de distribution des espèces et habitats. et la puissance prédictive : elle est estimée à partir de la valeur d'AUC, le succès global des prédictions (S , défini comme le pourcentage de présences et absences d'une espèce ou d'un habitat dans un échantillon bien prédites par le modèle), la sensibilité (S_n , défini comme le pourcentage de présences d'une espèce ou d'un habitat bien prédites par le modèle), et la spécificité (S_p , défini comme le pourcentage d'absences d'une espèce ou d'un habitat bien prédite par le modèle) [Liu 11, Manel 01].

Ces valeurs statistiques peuvent être confrontées entre modèles et méthodes car les modèles ont été ajustés à partir de données couvrant la même emprise géographique (Lobo et al., 2008). Cette méthode est répétée 500 fois par ré-échantillonnages successifs afin d'avoir une estimation robuste de la qualité de l'ajustement et de la performance du modèle.

1.3 Spatialisation de la distribution des espèces et des habitats

La probabilité de présence des espèces et des habitats ou de classement des habitats (dans le cas de l'approche indirecte) est prédite puis projetée à l'échelle de la France à une résolution d'1 km quelque soit l'occupation du sol connue (c'est-à-dire que la spatialisation de cette probabilité n'est pas exclusivement forestière).

L'aire de distribution potentielle des habitats (c'est-à-dire l'aire pour laquelle l'habitat a le plus de chance d'être observé) est déterminée par conversion de la probabilité de présence ou de classement des habitats en présence/absence. Cette conversion est réalisée à partir du seuil qui maximise les prédictions correctes des présences et des absences. Le seuil correspond à la valeur de probabilité de présence qui maximise la distance entre le taux de présences bien prédites et le taux d'absences mal prédites de l'habitat (c'est-à-dire $\max(S_n - (1 - S_p))$).

Le fond vert de l'IFN est ensuite utilisé comme masque géographique afin de prédire la présence/absence des habitats sur le seul territoire forestier. La surface potentiellement occupée par les habitats est calculée par multiplication de l'aire de distribution potentielle des habitats (codée 0 pour absence et 1 pour présence) et de la surface forestière (calculée d'après le fond vert IFN ; précision 250 m², c'est-à-dire la résolution du fond vert).

Afin de déterminer l'intervalle de la surface potentiellement occupée par les habitats, les cartes et calculs ont été réalisés à partir de deux autres seuils de probabilité :

- Le seuil maximisant le taux d’absences bien prédites de l’habitat qui permet de délimiter l’aire de distribution potentielle minimale de l’habitat.
- Le seuil maximisant le taux de présences bien prédites de l’habitat qui permet de délimiter l’aire de distribution potentielle maximale de l’habitat.

Pour le rapportage au titre de l’article 17, l’ensemble des cartes réalisées à une résolution d’1 km a été agrégé pour chaque maille de la grille européenne LAEA de résolution 10×10 km (figure 131) :

- la valeur moyenne et l’écart-type de la probabilité de présence ou de classement des habitats a été calculée et affectée à chaque maille de la grille LAEA (valeur variant de 0 à 1).
- la somme de la surface potentiellement occupée par les habitats a été calculée et affectée à chaque maille de la grille LAEA (valeur variant de 0 à 100 km²).

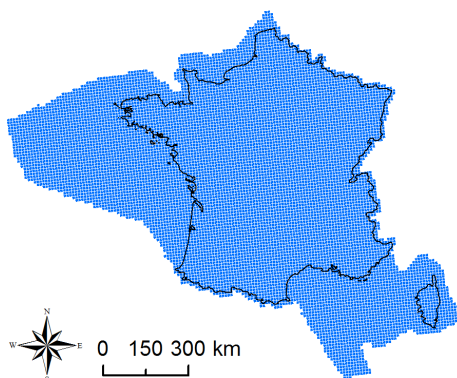


FIGURE 1.3.1: Etendue de la partie française de la grille européenne LAEA utilisée pour l’évaluation Natura 2000

La distribution ainsi que l’estimation surfacique prédite est potentielle. Il n’est donc pas aberrant de prédire un habitat ou une espèce en-dehors de son espace biogéographique connu. En effet, le déterminisme de la distribution des espèces et des habitats n’est pas seulement environnemental, l’historique de gestion et la migration des espèces, l’interaction entre celles-ci, et l’effet de perturbations sont autant de facteurs qui participent à définition de leur distribution [Bertrand 11b].

Chapitre 2

Résultats et discussions

2.1 Approche directe par les communautés

Tous les habitats ont un déterminisme environnemental expliquant significativement leur occurrence (table 4). L'environnement explique en moyenne 36.5% (écart-type=16.9%) de la distribution des habitats. Cette valeur est relativement élevée, ce qui montre l'importance de l'environnement dans le déterminisme de la distribution des habitats forestiers et donc du développement des espèces les composant. La performance prédictive des modèles est jugée excellente comme le prouve les fortes valeurs d'AUC (moyenne=0.911 ; écart-type=0.068) et de succès de prédictions (moyenne=85% ; écart-type=9.4). La performance du modèle excède la valeur d'AUC de 0.9 pour 13 des habitats. Cela signifie que pour les modèles de distributions de ces habitats sont capables de distinguer la présence ou non de l'habitat entre deux observations tirées aléatoirement avec une certitude excédant une probabilité de 0.9 [Pearce 00].

Le déterminisme environnemental des habitats est assez bien réparti entre les dimensions environnementales. L'hydromorphie et la capacité nutritionnelle ou toxicité des sols sont les dimensions écologiques les plus représentées dans les modèles (présentes chez 18 des 19 habitats). La dimension nutritionnelle est principalement portée par le gradient d'acidité et du niveau d'azote (significatif pour 7 et 6 habitats, respectivement). La dimension énergétique est significative pour 17 habitats avec une forte contribution de la température de janvier (facteur limitant ; 8 habitats sont concernés) et une contribution plus faible de la température de végétation (facteur de croissance ; 6 habitats sont concernés). La dimension hydrique explique la distribution de 16 habitats pour lesquels on observe une forte contribution de la disponibilité en eau du mois de juillet (facteur limitant ; 9 habitats sont concernés). La totalité des dimensions environnementales se retrouvent associées dans les modèles chez 14 habitats démontrant la pertinence des facteurs utilisées. Les

TABLE 2.1: Description, qualité de l'ajustement et performance des modèles de distribution des 19 habitats génériques forestiers. Sont présentés dans le tableau la contribution des variables explicatives dans le modèle (D^2 exprimé en %), la significativité du modèle (probabilité critique de la comparaison de déviance entre le modèle null ou aléatoire et le modèle complet), la performance prédictive du modèle (valeur comprise entre 0.5 et 1 ; AUC) et le pourcentage d'observations bien prédites (succès) estimées à partir de la validation croisée des modèles. P : probabilité de présence.

Habitat (EUR27)	Formule	Qualité de l'ajustement		Performance du modèle	
		D2 (%)	Significativité	AUC	Succès (S; %)
9110	P~ph+t1+p7+et	26,8	P<0.00001	0,863	79,6
9120	P~ph+bh7+t4a9+epet	26,9	P<0.00001	0,856	76,6
9130	P~bh7+cn+t4a9+ep+et	20,9	P<0.00001	0,794	69,3
9140	P~bh4a9+t4a9+et	42,0	P<0.001	0,962	91,9
9150	P~ph+epet+t13+bh7	42,8	P<0.00001	0,936	87,2
9160	P~t1+et+st+ep	24,2	P<0.001	0,871	75,2
9170	P~t4a9+bh4a9+et+ep+cn	31,2	P<0.00001	0,941	93,8
9180	P~et+bh7+cn+t1+ep	15,8	P<0.00001	0,816	76,7
9190	P~et+ph	25,0	P<0.001	0,908	78,6
91D0	P~st+p7	24,5	P<0.05	0,940	91,8
91E0	P~ep+t1+cn+et	13,5	P<0.00001	0,757	67,6
91F0	P~ep+bh13+t1+cn+et	31,5	P<0.001	0,928	88,0
9230	P~t1+p13+ph+et+ep	47,1	P<0.00001	0,945	87,7
9260	P~p13+et+t1+st	37,7	P<0.00001	0,922	82,7
92A0	P~bh7+st+t4a9+et	81,5	P<0.00001	0,999	99,6
9340	P~t13+et+bh7+ph	61,5	P<0.01	0,991	96,8
9410	P~t4a9+cn+ep+et+bh13	37,9	P<0.001	0,930	84,4
9420	P~t1+p7+st+et	50,0	P<0.001	0,984	97,1
9430	P~et+ph+t13+ep+p4a9	52,7	P<0.00001	0,970	90,4
Moyenne		36,5	P<0.00001	0,911	85,0

dimensions énergétique et hydrique interviennent souvent comme premier facteur discriminant. Le déterminisme environnemental de la distribution des habitats forestiers semble tout à fait pertinent sur le plan écologique.

Par exemple, l'engorgement permanent est la première variable discriminante des deux habitats alluviaux (91E0 et 91F0), ce qui traduit l'aptitude des espèces en place à tolérer la saturation en eau des sols (c'est-à-dire la principale particularité environnementale des zones alluviales). De plus, les dimensions énergétiques et hydriques sont les premières variables discriminantes dans les modèles des habitats présents principalement dans les régions alpine ou méditerranéenne (cas du 9140, 9260, 92A0, 9340, 9410, et 9420), ce qui traduit les limites climatiques propres à ces zones géographiques.

2.2 Approche indirecte par les espèces

2.2.1 Modélisation de la distribution des espèces

Au total, la distribution de 1666 espèces ou sous-espèces végétales (sur les 1856 disponibles dans la base de données floristique) est déterminée par au moins une variable environnementale. Ces espèces ou sous-espèces sont composées de 129 arbres, 292 arbustes, 1202 herbacées et 43 ptéridophytes. Le déterminisme environnemental explique en moyenne 25.1% de la distribution des espèces (écart-type = 12.7) (figure 6). 1416, 1348, 1334 et 1261 des espèces sont sensibles, respectivement, aux conditions nutritionnelles, aux conditions thermiques, à l'engorgement et aux conditions hydriques. Seulement 56 espèces sont uniquement sensibles au climat. Occupant majoritairement les premières places dans les modèles, les variables nutritionnelles expliquent une grande part de la distribution des espèces (1094 espèces les intègrent aux deux premières positions). Si le climat occupe une dimension importante de la niche écologique des espèces, les conditions nutritionnelles ainsi que l'engorgement la régule fortement. Les distributions de 750 espèces sont déterminées simultanément par les 4 dimensions environnementales. La performance prédictive des modèles est bonne comme le prouve les fortes valeurs d'AUC (moyenne=0.898 ; écart-type=0.073) (figure 7).

2.2.2 Classement habitat à partir des espèces

Les présences et absences observées in situ de 1598 espèces (pour lesquelles les modèles ont les meilleures performances, AUC = 0.75) ont été utilisées pour définir les 200 espèces les plus importantes pour différencier et classer les habitats (la liste des espèces est fournie aux annexes 1 et 2).

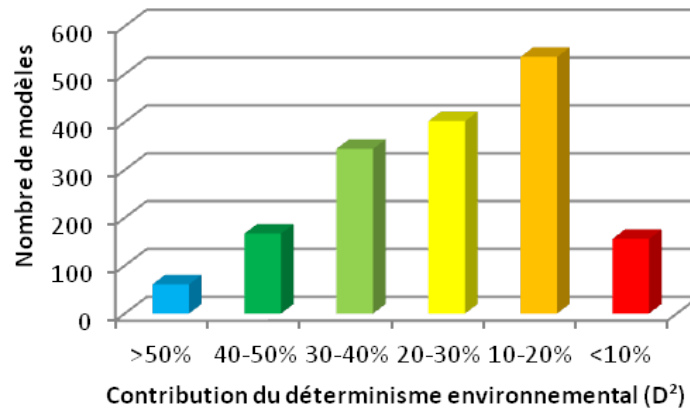


FIGURE 2.2.1: Répartition du niveau de contribution du déterminisme environnemental dans les modèles de distributions des espèces (n=1666 espèces)

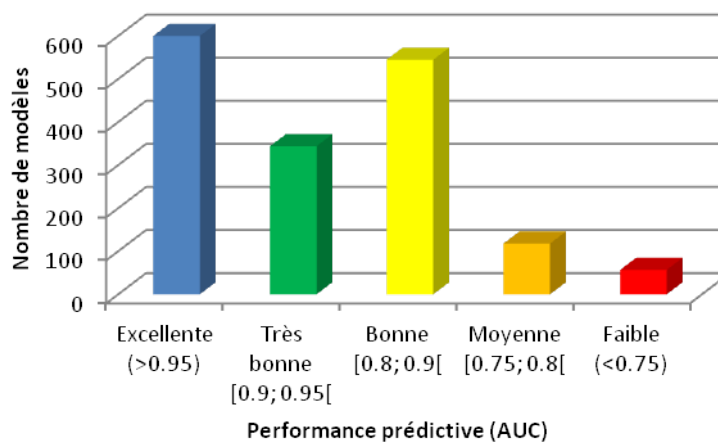


FIGURE 2.2.2: Répartition du niveau de performance prédictive des modèles de distribution des espèces (n=1666 espèces)

Les espèces sélectionnées sont composées de 41 arbres, 42 arbustes, 108 herbacées et 9 ptéridophytes. Une nouvelle classification des habitats a été réalisée à partir de la probabilité de présence de chacune des espèces sélectionnées afin de pouvoir prédire leur distribution à l'échelle de la France métropolitaine. La qualité globale du classement des habitats à partir des prédictions de la distribution des espèces est excellente comme le prouve les fortes valeurs d'AUC (moyenne=0.955 ; écart-type=0.036), du succès de classement (moyenne=91.9% ; écart-type=6), du succès de classement des présences de l'habitat (moyenne=91.4% ; écart-type=5.4) et du succès de classement des absences de l'habitat (moyenne=91.6% ; écart-type=6.6). La performance du modèle excède la valeur d'AUC de 0.9 pour 17 des habitats. Cela signifie que la méthode de classement de ces habitats est capable de distinguer la présence ou non de chaque habitat entre deux observations tirées aléatoirement avec une certitude excédant une probabilité de 0.9 (Pearce & Ferrier, 2000).

2.3 Quelle approche conservée ?

Plusieurs éléments tendent à démontrer que l'approche indirecte de prédiction de la distribution des habitats par les espèces est meilleure que l'approche directe :

Elle augmente la capacité de discrimination des absences et des présences de l'habitat dans les prédictions (+0.044 en moyenne sur la valeur d'AUC ; écart-type = 0.06) (Figure 231). Seuls trois habitats ont une capacité de discrimination inférieure à la méthode directe (habitat 9140, 9420, 9190).

Par exemple pour l'habitat 9190 cette incertitude provient d'une sous-estimation des présences prédites. Il est probable que pour ces trois habitats les espèces sélectionnées pour les caractériser soient moins adaptées que pour les autres habitats et/ou que les prédictions de leur modèle de distribution soient plus incertaines.

A l'inverse l'augmentation la plus importante de la capacité de discrimination est observée pour les habitats 91E0 et 9180, deux habitats que l'on trouve exclusivement dans des conditions particulières (éboulis pour l'habitat 9180 et zones alluviales pour l'habitat 91E0). Cela provient à la fois de la prise en compte dans la classification de la distribution potentielle des éboulis et des zones alluviales, mais aussi de modèles de distribution d'espèces de meilleure qualité du fait de conditions environnementales particulières (lorsque l'on ne prend pas en compte la distribution des éboulis et des zones alluviales, ces deux habitats profitent toujours le plus de cette approche).

Elle augmente le pourcentage de succès de classement (Figure 231) : +6.9 points en moyenne sur les présences et absences de l'habitat (S ; écart-type=5.5), +7.9 points en moyenne sur les seules présences de l'habitat (Sn ; écart-type=7) et +6.9 points en moyenne sur les seules absences de l'habitat (Sp ; écart-type=5.6).

D'un point de vue conceptuel, l'approche indirecte semble plus adaptée car il est

TABLE 2.2: Performance prédictive de la classification des 19 habitats génériques forestiers à partir de la flore. Sont présentés la performance prédictive de la méthode estimée par l'AUC (valeur comprise entre 0.5 et 1), le pourcentage d'observations bien classées (succès), le pourcentage de présences (sensibilité) et d'absences (spécificité) de l'habitat correctement classées. L'ensemble de indicateurs est estimés par validation croisée

Habitat (EUR27)	Performance prédictive				
	AUC	Succès (S; %)	Sensibilité (Sn ; %)	Spécificité (Sp ; %)	Performance
9110	0,949	87,0	89,4	86,8	Excellente
9120	0,915	81,8	89,8	80,3	Excellente
9130	0,883	79,4	86,8	76,1	Bonne
9140	0,960	95,1	89,1	95,2	Excellente
9150	0,971	93,3	91,6	93,4	Excellente
9160	0,930	82,6	91,2	82,2	Excellente
9170	0,965	96,5	90,5	96,6	Excellente
9180	0,960	91,1	87,5	91,3	Excellente
9190	0,864	87,9	75,6	88,0	Bonne
91D0	0,987	98,2	92,6	98,2	Excellente
91E0	0,967	91,6	92,1	91,6	Excellente
91F0	0,990	96,7	98,4	96,7	Excellente
9230	0,986	94,6	97,3	94,4	Excellente
9260	0,938	87,6	92,7	87,4	Excellente
92A0	1,000	99,4	99,9	99,4	Excellente
9340	0,991	97,6	98,8	97,6	Excellente
9410	0,962	91,1	91,5	91,1	Excellente
9420	0,953	97,9	88,1	98,0	Excellente
9430	0,977	95,8	94,1	95,9	Excellente
moyenne	0,955	91,9	91,4	91,6	Excellente

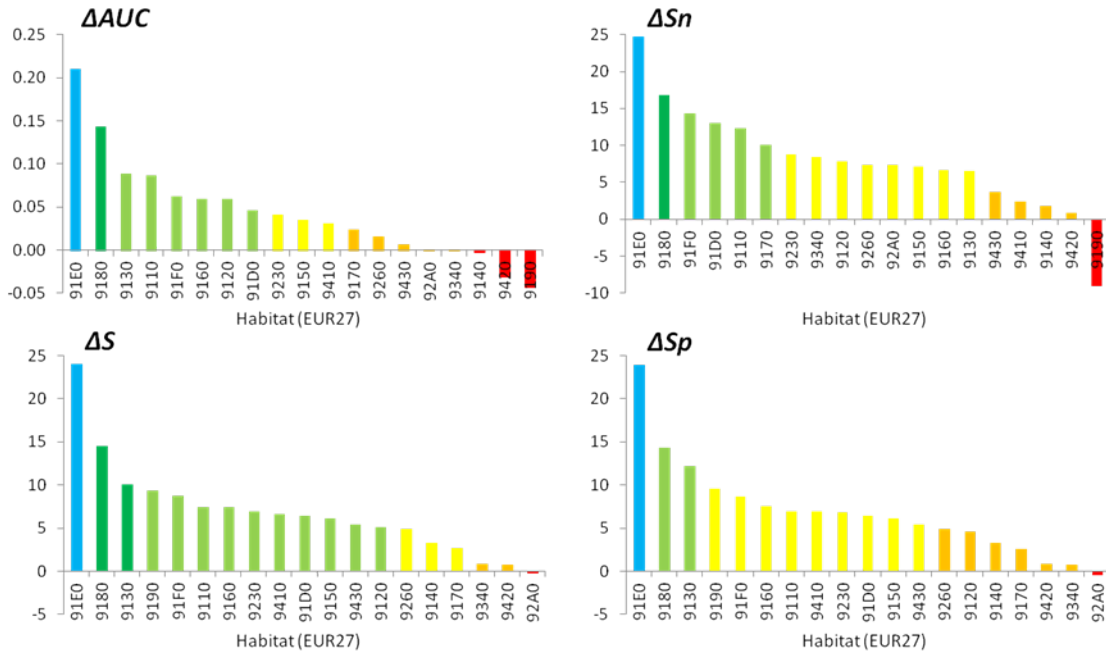


FIGURE 2.3.1: Différence de performance prédictive entre les approches indirecte et directe. Plusieurs indicateurs sont représentés : différence d'AUC (ΔAUC), de succès (ΔS), de sensibilité (ΔSn) et de spécificité (ΔSp). Une valeur positive signifie que le classement des habitats par l'approche indirecte discrimine mieux les présences des absences de l'habitat (ΔAUC) et prédit mieux les emplacements où l'habitat est observée ou pas (S , Sn , Sp) que l'approche directe

peu probable que les communautés végétales migrent en une seule et même entité [Bertrand 11b, Hobbs 06, Williams 07]. En effet, il a été prouvé que les communautés végétales ne peuvent pas (dans la plupart des cas) suivre les changements environnementaux du fait de la différence de déterminisme environnemental entre espèces (variation de tolérance et résistance des espèces aux changements environnementaux) et de la différence de capacité migratoire (variation interspécifique de la durée de vie et de la distance de dispersion des graines). Dans ces conditions, les communautés végétales ont une plus grande probabilité d'être remaniées que de se déplacer en une seule et même entité.

L'une des principales limites à l'utilisation de l'approche indirecte était que les interactions entre espèces n'étaient pas prise en compte alors qu'à l'échelle des communautés végétales elles jouent un rôle important [Ferrier 02, Ferrier 06, Marage 09, Soberon 07]. Bien que la méthode de classification utilisée ici ne permette pas d'identifier la nature des interactions entre les espèces, celle-ci a été choisie de manière à ce que les interactions biotiques soient prises en compte. L'approche indirecte de prédiction de la distribution des habitats par les espèces permet de limiter quelques incertitudes. En effet, les espèces composant les habitats sont identifiées en amont (en croisant classement habitat et composition floristique), et l'information habitat n'est ensuite plus nécessaire pour modéliser et cartographier la distribution des habitats. Cela permet d'utiliser des bases de données plus conséquentes telles que la base de données IFN. L'occurrence des espèces dans la base et la représentativité spatiale de celle-ci permet d'augmenter la précision des prédictions et de modéliser de manière plus robuste la distribution des habitats pour lesquelles nous n'avons que peu de données à disposition (sous réserve que les espèces floristiques utilisées dans l'approche indirecte soit caractéristique des habitats). A l'inverse certaines espèces rares ont été modélisées avec difficulté alors qu'elles sont cruciales dans la composition des habitats.

2.4 Distribution des habitats

L'ensemble des résultats présentés dans cette partie concerne l'approche indirecte de prédiction de la distribution des habitats à partir des espèces.

2.4.1 Synthèse

La table 2.3 synthétise l'estimation de la surface potentiellement occupée de chaque habitat par région biogéographique et à l'intérieur des SICs. D'après les prédictions réalisées, la surface potentiellement occupée s'élève en moyenne à 13403 km² par habitat. On observe une forte variation de cette surface entre habitats. On passe de 147 km² pour un habitat très localisé comme les tourbières

boisées (code EUR27 : 91D0) à 53124 km² pour un habitat plus largement représenté comme les hêtraies acidiphiles (code EUR27 : 9120). Il est toutefois difficile d'aller plus loin dans l'interprétation et la discussion des résultats du fait de l'absence de données estimant la surface des habitats à l'échelle nationale. Une fiche descriptive de la performance des prédictions et de la distribution de chaque habitat a été réalisée (annexe F).

La seule validation géographique possible des prédictions est la confrontation de nos résultats à l'estimation de la surface occupée par chaque habitat dans les SICs (données FSD) (table 2.4).

On constate que les prédictions de la surface potentielle des habitats dans les SICs est significativement corrélée à l'estimation FSD pour 18 des habitats (la relation pour les tourbières boisées n'est pas significative). On constate toutefois que la corrélation est assez faible R^2 moyen = 0.28; écart-type = 0.19). Cela provient très probablement (i) d'un problème de concordance de résolution entre les projections spatiales de la distribution des habitats et celles des SICs et (ii) du fait que les données FSD ne renseignent pas sur la distribution géographique des habitats à l'intérieur des SICs. Cette dernière raison est sûrement l'une des causes de la surestimation de la surface potentielle des habitats dans les SICs. La qualité globale de classement des habitats dans les SICs est correcte comme le prouve les valeurs d'AUC (moyenne=0.771; écart-type=0.119). Nous notons toutefois prédictions sont considérée comme bonnes à excellentes pour 8 habitats ($AUC \geq 0.8$). Le succès de prédiction des absences et présences de l'habitat dans les SICs est élevé (moyenne=88.4%; écart-type=7). Toutefois la méthode de classification des habitats a tendance à mieux prédire l'absence des habitats dans les SICs (moyenne=90.8%; écart-type=7.1) que leur présence (moyenne=63.4%; écart-type=26.9).

2.4.2 Cas des hêtraies du Luzulo-Fagetum (code EUR27 : 9110)

La qualité du classement de l'habitat 9110 est excellente comme le prouve sa forte valeur d'AUC (0.949), du succès de classement des observations (87%), du succès de classement des présences de l'habitat (89.4%) et du succès de classement des absences de l'habitat (86.8%). Cela signifie que la méthode utilisée est capable de distinguer la présence ou non de l'habitat 9110 entre deux observations tirées aléatoirement avec une certitude égale à une probabilité de 0.949 (Pearce & Ferrier, 2000).

Comme le montre la figure 241, la répartition géographique (d'après l'évaluation Natura 2000 précédente) et l'aire de distribution potentielle concordent globalement. L'habitat modélisé s'étend sur 9857 km² et sur 9840 km² dans son aire

TABLE 2.3: Estimation de la surface potentiellement occupée par les habitats forestiers (exprimée en km²). Les résultats sont issus des prédictions de l'approche indirecte. La surface potentielle de chaque habitat est estimée pour chaque région biogéographique. Surf1 totale spécifie la surface totale prédite quelque soit l'aire biogéographique. Surf2 totale définit la surface potentielle totale prédite à l'intérieur des régions biogéographiques favorables à l'habitat. SIC définit la surface potentielle prédite de chaque habitat dans les Sites d'Intérêt Communautaire présents à l'intérieur des régions biogéographique où la présence de l'habitat est avérée

Habitat	Région biogéographique				Surf1 totale	Surf2 totale	SIC
	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale			
9110	110	17	0	9730	9857	9840	674
9120	4789	21629	1367	25350	53134	53134	6841
9130	2086	11417	34	27027	40565	40565	3510
9140	736	0	0	537	1273	1273	406
9150	3731	5177	15325	3419	27652	27652	4491
9160	15	1294	0	5872	7181	7181	595
9170	0	0	0	294	294	294	87
9180	489	133	36	1975	2633	2633	381
9190	1	15181	2	4000	19184	19181	3082
91D0	9	0	0	138	147	147	24
91E0	412	4710	1558	4903	11583	11583	1471
91F0	1	429	58	440	928	928	105
9230	453	21720	771	1371	24314	23090	1081
9260	1560	3449	15255	7269	27534	15255	2475
92A0	0	4	10962	0	10966	10962	1731
9340	0	3009	5985	27	9020	8994	1293
9410	6785	10	396	4242	11433	11423	2665
9420	2656	0	103	19	2778	2656	964
9430	5220	27	1705	939	7890	7864	2355
Total	29052	88204	53559	97551	268367	254655	34231

TABLE 2.4: Qualité des prédictions de la surface potentiellement occupée par les habitats et de leur distribution géographique dans les SICs. La valeur de R^2 quantifie la relation entre la surface FSD et la surface prédite des habitats dans les SICs (seules les valeurs significatives au seuil de 5% sont présentes dans la table). La performance prédictive de la classification dans les SICs est estimée par l'AUC (valeur comprise entre 0.5 et 1), le pourcentage d'observations bien classées (succès), le pourcentage de présences (sensibilité) et d'absences (spécificité) de l'habitat correctement classées

Habitat	R^2	AUC	Succès (S ; %)	Sensibilité (Sn ; %)	Spécificité (Sp ; %)
9110	0,486	0,783	93,8	61,3	95,3
9120	0,005	0,837	76,2	93,7	73,6
9130	0,202	0,805	82,0	78,1	82,9
9140	0,108	0,882	97,1	78,8	97,6
9150	0,091	0,735	80,1	65,2	81,8
9160	0,320	0,695	90,1	44,5	94,4
9170	0,691	0,666	99,2	33,3	99,8
9180	0,094	0,610	83,6	28,6	93,4
9190	0,474	0,765	89,1	62,5	90,4
91D0		0,532	91,6	6,6	99,8
91E0	0,163	0,689	73,9	52,9	85,0
91F0	0,242	0,640	94,4	30,0	97,9
9230	0,526	0,914	87,5	95,5	87,4
9260	0,379	0,779	82,3	73,3	82,5
92A0	0,044	0,840	94,4	72,1	95,9
9340	0,116	0,684	89,5	43,0	93,8
9410	0,306	0,890	88,8	89,3	88,8
9420	0,480	0,949	93,9	96,0	93,8
9430	0,307	0,957	91,8	100,0	91,5
Moyenne	0,280	0,771	88,4	63,4	90,8

biogéographique (9730 et 110 km² respectivement dans les régions continentale et alpine ; table 6).

Par conséquent, une très faible surface de l'habitat est prédite en dehors de son aire biogéographique (17 km² dans la région atlantique, à la limite de la région continentale). La comparaison avec la répartition géographique montre que les prédictions de l'approche indirecte ont tendances à sous-estimer la présence de l'habitat et sa surface dans une partie du quart Nord-Est (entre les Ardennes et les Vosges), dans le Jura, et dans la partie sud de l'Isère. A l'inverse les prédictions semblent surestimer la présence et la surface de l'habitat dans la partie Nord du Massif central. Cette surface reflète des conditions environnementales propices au développement des hêtraies du Luzulo-Fagetum mais à un endroit où l'habitat n'est vraisemblablement pas présent, en raison de barrières de dispersion et/ou l'occupation de cet espace par un autre ensemble d'espèces plus compétitives.

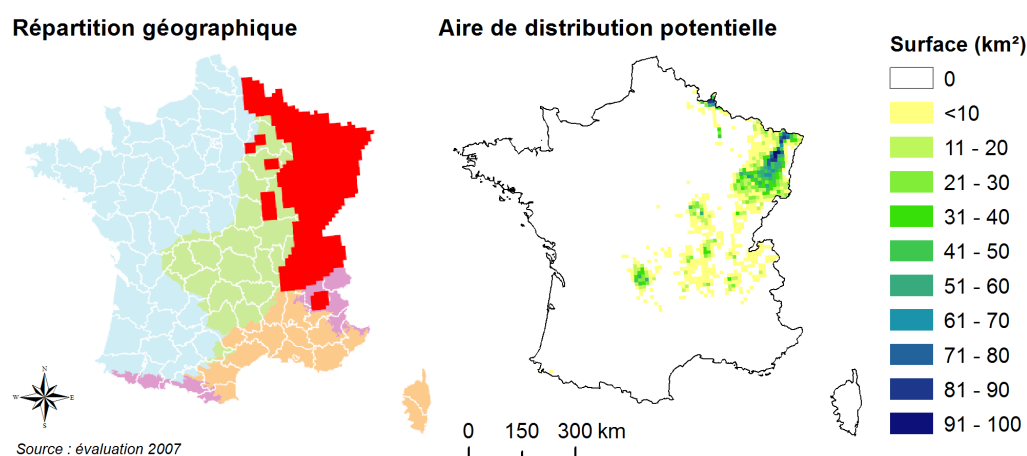


FIGURE 2.4.1: Répartition géographique et aire de distribution potentielle de l'habitat 9110

Il est difficile de conclure quant à l'incertitude spatiale des prédictions de part la différence de précision entre la répartition géographique (issue de dires d'experts) et les prédictions, et de part la non-exhaustivité possible de la répartition géographique connu de cet habitat. La distribution prédite de cet habitat dans les SICs concorde globalement avec l'estimation FSD (succès de prédiction = 93.8% ; table 24) (Figure 242). Toutefois, c'est essentiellement l'absence de l'habitat dans les SICs qui est bien prédit par l'approche indirecte (95.3% contre 61.3% de présences bien prédites dans les SICs). L'estimation de la surface FSD est également assez bien corrélée à la surface prédite de l'habitat ($R^2 = 0.486$; figure 242).

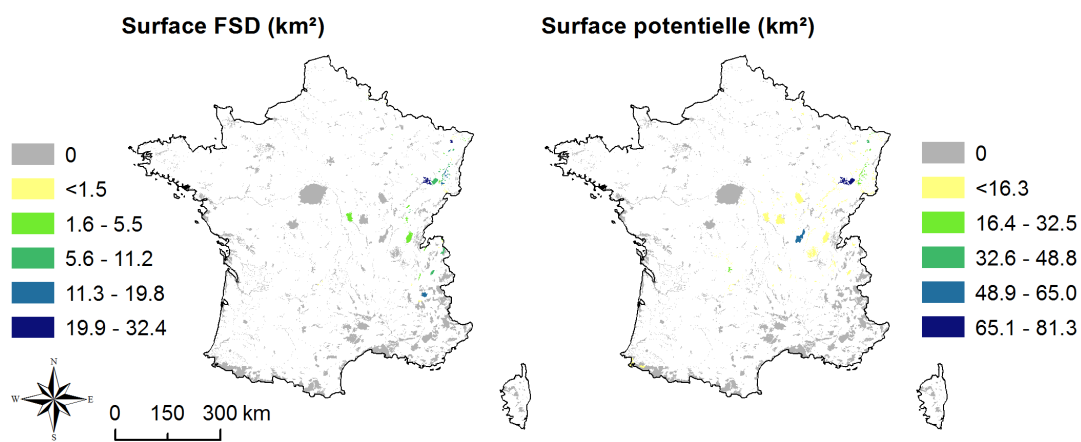


FIGURE 2.4.2: Comparaison de la répartition spatiale de la prédiction par l'approche indirecte et l'estimation FSD de la surface occupée par l'habitat 9110 dans les SICs

WP 2 : Base de données sur les traits de vie des espèces végétales forestières

« La bibliothèque de la vie
brûle et nous ne connaissons
même pas les titres des
livres. »"

(Gro Harlem Brundtland)

Chapitre 3

Constitution de la base de données sur les traits biologiques

Cette partie est la compilation du travail de master 2 réalisé par Victor Cornejo en 2011. Pour plus de détails, merci de vous y référer.

3.1 Introduction

En 2010, dans un travail préliminaire, Maciejewski a élaboré une méthodologie pour lister les espèces typiques [Maciejewski 10]. La méthode proposée est constituée de deux étapes : une partie sur l'analyse de données et de l'ajustement des modèles de distribution d'abondance des espèces par habitat et l'autre sur l'étude des traits d'histoire de vie des espèces retenues. Dans cette étude, les habitats étudiés ont en moyenne entre 43% et 63 % d'abondance de l'ensemble des espèces établies comme typiques. Ce pourcentage peut-être considéré comme un seuil donnant la proportion d'espèces typiques à retenir pour caractériser l'état de conservation. Dans la définition de la liste des espèces typiques, elle indique que «...la notion de redondance fonctionnelle peut justifier l'utilisation d'un seuil peu élevé, ce qui signifie que l'on peut observer peu d'espèces typiques et considérer que l'état de conservation au vu de ce critère est bon». Des espèces animales ou végétales peuvent avoir des rôles similaires dans l'ensemble de l'écosystème. Autrement dit, une espèce va occuper la place et les fonctions d'une espèce redondante si cette dernière disparaissait. Par conséquent, pour affiner le travail des espèces typiques il faut considérer la notion de redondance fonctionnelle pour le choix définitif de cette liste [Marage 10].

Pour cela, il faut disposer de données sur les traits d'histoire de vie pour pouvoir mettre en évidence cette redondance fonctionnelle au sein des communautés végétales forestières.

3.2 Notion de groupes fonctionnels

Deux concepts sont communément employés par la communauté scientifique : guildes et groupes fonctionnels [Blondel 95]. Selon Blondel, les guildes se réfèrent aux mécanismes de partage des ressources dans un cadre compétitive tandis que groupe fonctionnel est concerné comme un ressource ou à un autre composante écologique qui sont utilisés par différentes espèces afin de fournir un service ou une fonction spécifique à l'écosystème.

D'autres chercheurs comme Root, le premier à utiliser le terme *guilde*, a défini la *guilde* comme un groupe d'espèces apparentées qui consomment la même classe de ressources environnementales sans considérer aucune fonctionnalité des espèces (Root, 1967 ; cité par Blondel, 1995). Le terme « *guilde* » a principalement été utilisé pour le domaine animal et non végétal. De sorte que la classification et la quantification de l'utilisation des ressources est plus compliquée à déterminer chez les plantes que chez les animaux. (Simberloff et Dayan, 1991 ; de Kroon et Olff, 1995, cités par Blondel, 1995).

Par rapport à l'utilisation du terme *groupe fonctionnel*, Blondel (1995) a repéré que Cummins, en 1974, a été l'un des premiers à l'utiliser et souligne « ... la nécessité d'identifier les groupes fonctionnels des organismes, au moins partiellement d'une façon indépendante des déterminations traditionnels taxonomiques, afin de répondre aux questions importantes orientées vers les processus de l'écosystème». Quelques années après, Lavorel et al (1997) et Lavorel et Garnier (2002) ont appliqué ce terme, chez les plantes, comme les réponses similaires face aux facteurs environnementaux, qu'ils ont nommés «groupes de réponse» [Lavorel 97, Lavorel 02].

Naem va définir les groupes fonctionnels en se référant à la fonction de l'écosystème comme « ... groupes des espèces qui partagent des attributs biochimiques en commun» [Naeem 98]. Si les plantes, on utilise le terme de Types Fonctionnelles de Plantes (PFT) qui sont définies comme «... des groupes non-phylogénétiques des espèces qui effectuent un rôle similaire dans un écosystème basé sur un ensemble de caractéristiques biologiques.» (Lavorel et al, 1997).

Les auteurs ont identifié 4 types de classifications des espèces végétales à partir de leurs caractéristiques biologiques, leur «trait d'histoire de vie» :

1. Les premiers critères pour le classement des plantes étaient en fonction de leurs traits morphologiques et biologiques, comme par exemple la forme de nutrition, la durée de vie des plantes, la hauteur, entre autres [Rameau 93]. Raunkier (1934) a proposé une première classification, en fonction à l'adaptabilité, en considérant la disposition des organes qui assurent la pérennité de la plante (bourgeons, bulbes et d'autres structures qu'enferment des tissus méristématiques) par rapport à la surface du sol [Raunkiaer 05].
2. Les plantes peuvent être identifiées par leurs stratégies adaptatives qui seront

liées à l'utilisation et à la disponibilité des ressources. Les stratégies adaptatives conformeront des attributs de forme, physiologiques et/ou phénologiques qui changeront face à différents facteurs environnementaux [Grime 79]. Ce classement est traduit sur le triangle de Grime, où les espèces sont groupées en fonction de leurs réactions à la perturbation (espèces de type R), au stress abiotique (espèces de type S) et à la compétition (espèces de type C). L'utilisation de cette classification a été largement appliquée.

3. Groupes fonctionnels avec un rôle écologique similaire. Ils sont classés dans la relation de leur contribution aux processus de l'écosystème (tels que recyclage de nutriments ou de carbone) et à la fois aux réponses aux changements climatiques. Cette dernière spécification concerne plutôt leurs mécanismes de réponse [Woodward 96]
4. Groupes spécifiques par réponse à la perturbation. Ce groupe va traiter des espèces qui auront une réponse similaire aux multiples facteurs environnementaux.

3.3 Critères de sélection des traits d'histoire de vie

Pour une bonne représentation des fonctions écologiques de l'écosystème, les traits écologiques les plus importants dans le fonctionnement du système seront retenus et surtout les traits associés à la physiologie des plantes [Lavorel 02].

Kömer, en 1993, a proposé des critères que les traits doivent avoir pour la création des groupes fonctionnels. Ces critères sont :

1. Prendre les traits biologiques structuraux, physiologiques et/ou vitaux.
2. Prendre en compte les patrons spatiaux (verticalité des espèces, par exemple hauteur de la plante).
3. Prendre en compte les patrons temporels (phénologie).

Diaz et al (1997), a mis en évidence qu'il y a deux types de traits : «hard traits» et «soft traits», où les «hard traits» sont les plus difficiles à mesurer et qu'ils peuvent être remplacés par d'autres plus faciles «soft traits» [Diaz 97]. La fonction écologique qui accomplit ces hard traits pourra être corrélée avec les soft traits [Knevel 03]. Par exemple la surface foliaire (soft trait) a une corrélation positive avec le taux de croissance relative (hard trait).

Une base de données internationales compile les travaux menés sur cette thématique en se référant aux traits écologiques pour la standardisation et la mesure des traits fonctionnels dans le monde entier : TRY [Kattge 1]. Elle prends en compte les traits de la plante entière, les traits de la feuille, les traits de la tige et de la racine et finalement des traits régénératifs [Cornelissen 03].

3.4 Elaboration de la base : justification des choix

Cinq sources d'information sur des traits biologiques sont disponibles :

- LEDA Traitebase [?]
- Baseflor [?]
- Flore Forestière Française [?]
- Banque de graines du sol [?]
- La base de données du Jardin Botanique Royale de Kew (<http://data.kew.org/sid/sidsearch.html>)

En se basant sur les protocoles de standardisation de la mesure des traits fonctionnels dans le monde entier (Cornelissen et al, 2003), nous avons retenu les traits suivant :

- Traits de la plante entière
 - Hauteur maximale, hauteur minimale.
 - La taille de la plante est souvent liée à l'aspect compétitif, à la fécondité et au comportement avant les perturbations. Normalement, la taille est corrélée allométriquement aux autres traits écologiques : biomasse sur le sol, profondeur racinaire, taille de feuille et propagation latéral de la feuille (Cornelissen et al, 2003).
- Traits de la feuille
 - Surface foliaire, taille de feuille et poids de feuille.
 - La surface foliaire a de bonne corrélation sur le taux potentiel de croissance relative ou le taux photosynthétique maximal. Avoir des valeurs basses signifie avoir un investissement important dans la défense des feuilles (contre l'herbivorie) et un long cycle de vie. Les zones riches en ressources présentent souvent des plantes avec une aire foliaire plus grande et vice-versa. La taille de feuille est importante dans le bilan d'eau de la plante et dans l'énergie de la feuille. Les plantes subissant des stress (chaleur, froid, sécheresse et hautes radiations) ont tendance à avoir de petites feuilles. Dans une zone climatique, cette variation de la taille peut être corrélée aux facteurs allométriques (taille de la plante, taille de la branche, etc.) et à des stratégies écologiques avant la disponibilité de nutriments et les perturbations. Le poids sec des feuilles est corrélé avec la densité moyenne des tissus feuillus et est inversement proportionnel à la surface foliaire. Les feuilles qui ont un poids lourd sont plutôt plus résistantes aux dégâts physiques (herbivores, vent, grêle, etc.) (Cornelissen et al, 2003).
- Traits régénératives
 - Mode de dispersion et la masse du graine.
 - Le mode de dispersion a des conséquences sur les distances de dispersion et de régénération des plantes. Les petites graines sont normalement dispersées loin de la plante mère, par contre les ressources stockés dans les

grosses graines aident les plantules à s'établir et à survivre contre les dégâts environnementaux (sécheresse, herbivorie, etc). Les petits graines sont souvent enterrées plus en profondeur et liées à sa longévité (Cornelissen et al, 2003). Leishman et Westoby (1992) prennent la pollinisation (trait phénologique) comme un trait écologique à analyser . Dans un travail sur la corrélation du type de pollinisation avec la taille des plantes dans les forêts britanniques, Colleen (1996) récapitule que la pollinisation est liée aux associations animales plutôt qu'au vent. A partir de cette prémisse, on espère que les plantes pollinisées par les animaux présentent une grande flexibilité avec d'autres traits écologiques, grâce à ce succès de pollinisation par exemple dans la taille de la plante. Néanmoins, son analyse a montré que les plantes pollinisées par le vent sont généralement plus grandes que les plantes pollinisées par les animaux. Ces résultats montre probablement une double vulnérabilité des espèces, associées d'une part à une pollinisation animales (avant les changements environnementaux) et d'autre part à la dégradation des habitats.

- Type d'inflorescence, sexualité, vecteur de pollinisation, période de floraison, couleur de fleur, début de floraison, fin de floraison.
- banque de graines
 - la densité de la banque de graines : moyenne, maximal et minimal,
 - la longévité maximale de graines
 - profondeur de grains enterrés : moyenne, maximale, minimale.
 - L'âge de floraison, la durée de la vie, la période de chute des graines (vitesse terminale) et la hauteur de ses organes reproductifs (releasing heigth) des plantes seront aussi considérés.
- Vingt-sept traits écologiques seront considérés dans l'analyse (Tableau 31)

TABLE 3.1: Traits biologiques retenus pour la base de données

Caractéristique	Traits biologiques
Taille de la plante	Hauteur Maximale, hauteur minimale.
Feuille	Taille de feuilles, poids de feuilles, surface d'aire foliaire.
Banque de graines	Densité moyenne, maximale et minimale de la banque de graines, longévité maximale de graines, profondeur moyen, maximale et minimal
Phénologie	Durée de vie de plantes, âge de floraison.
Pollinisation	Inflorescence, Sexualité, vecteur de pollinisation, période de floraison, couleur de fleur, début de floraison, fin de floraison.
Dispersion	Moyenne de dissémination, type de fruit, poids de graines, vitesse terminale (maximal et minimal).

Chapitre 4

Analyse de la base : recherche de redondance fonctionnelle

4.1 Objectifs

Loreau et al, 2002 définit la redondance fonctionnelle lorsque la perte de biodiversité est compensée par d'autres espèces ou que l'introduction de celles-ci n'ajoute rien au système [Loreau 02].

Walker fait référence à la quantité d'espèces plus qu'à leur nombre et à leur abondance respective dans les groupes fonctionnels. Il distingue deux types d'espèces dites «drivers» et «passagers». Les premiers, autrement dit «déterminants», sont les espèces les plus importantes tant que leur disparition implique des changements dans le fonctionnement de l'écosystème. Par contre, les passagers dans une même échelle de temps, ne conduiront à aucun changement [Ehrlich 98, Walker 92]. Dans un contexte de changement climatique, l'élimination des espèces «passagers» auraient probablement été les espèces les plus aptes à réagir avant des nouveaux scénarios climatiques.

Une autre application de la redondance concerne la résilience de l'écosystème. Il est important de travailler sur l'ensemble des espèces qui appartiennent aux groupes fonctionnels et non sur quelques espèces [Ehrlich 98]. Walker (1992) a suggéré que le meilleur but de conserver toutes les espèces est pour assurer la continuité du fonctionnement intégral de l'écosystème et que cette stratégie nous guide vers la détermination de groupes fonctionnels et des espèces redondantes. Cette vision conservacionniste continue d'être débattu, surtout quant à la manière de mesurer cette redondance et à son application à la conservation des écosystèmes.

Pour spécifier le terme «fonction», nous retenons la formulation de Jax (2005) qui la définit comme « la relation entre les parties et l'ensemble du système, où les objets ou les organismes ne sont que «les protagonistes» des processus sinon qu'ils

deviennent les porteurs de fonctions » [Jax 05].

Autrement dit qu'ils ont été attribués d'un rôle avec le système. Par exemple, une plante peut avoir différentes fonctions écologiques dans l'écosystème comme : des producteurs de litière, des accumulateurs de biomasse, participer à la banque de graines, dispersion large ou courte de graines, du refuge pour les animaux...

Nous avons réalisé cette recherche de redondance sur les hêtraies relevant de l'Asperulo-Fagetum (code EUR27 9130).

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 Réduction de traits écologiques quantitatifs

Une Analyse en composantes principales (ACP) a été conduite sur les seize traits quantitatifs (cf. chapitre 3 - tableau 31).

Pour l'application de ce traitement statistique une matrice a été créée où les colonnes portent sur les traits et les lignes portent sur les espèces de la strate herbacée.

4.2.2 Définition de groupes fonctionnels

Les traits quantitatifs choisis précédemment se transformeront en données qualitatives au moyen d'un classement et seront ajoutés au reste des variables qualitatives où une nouvelle matrice sera formée : les colonnes avec les traits qualitatifs et les lignes avec les espèces.

Une analyse de correspondances multiples (ACM) est appliquée sur cette matrice. Une ACM va nous permettre dans le même sens qu'une ACP, d'évaluer les ressemblances entre les individus et en plus de dégager leurs profils. Elle permet également de faire un bilan des liaisons entre variables et d'étudier les associations des modalités.

Ensuite une classification ascendante hiérarchique (CAH) va grouper les espèces dans des classes plus homogènes. Un dendrogramme montrera la hiérarchie des individus (méthode Ward)

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé sous R avec le package Rcmdr.

4.3 Résultats et discussion

4.3.1 Réduction de traits écologiques quantitatifs

Le trait «Densité maximale de la banque de graines» a été supprimée lors d'analyse préliminaire car elle présentait des valeurs trop extrême chez certaines espèces.

L'ACP a été appliqué sur les traits restants en obtenant les suivantes graphiques des variables (Fig 431). Les trois premiers composantes principales extraient 45.42 % l'inertie totale. Ils possèdent 19.78%, 13.46 % et 12.17% de la proportion représentée respectivement (Fig. 431).

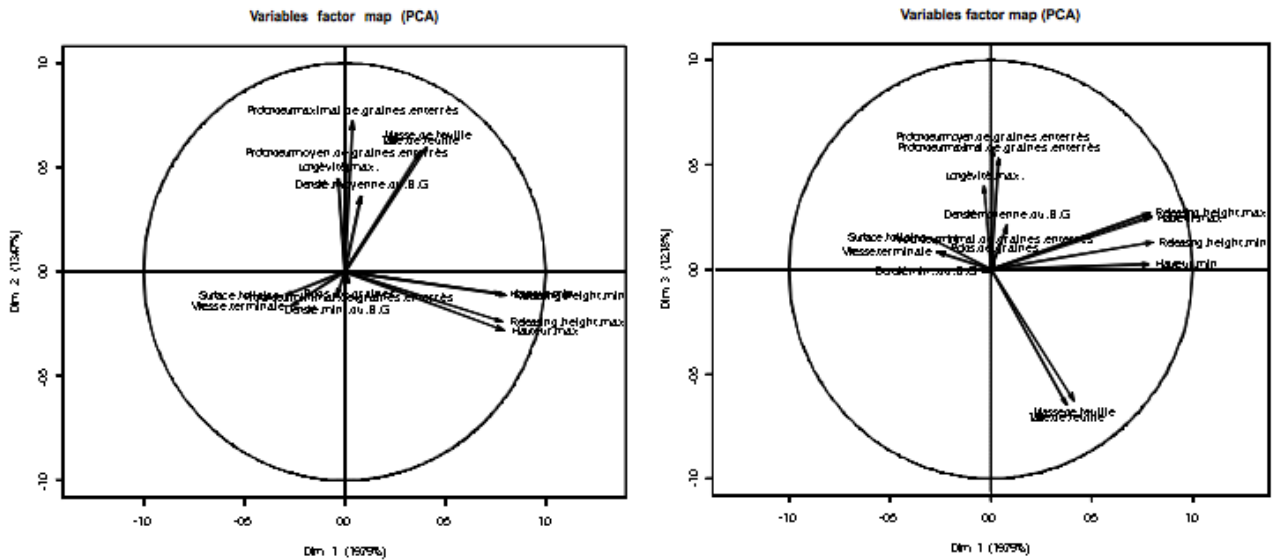


FIGURE 4.3.1: ACP sur les 16 traits écologiques quantitatives : graphe de variables

La hauteur maximale, la hauteur minimale, realising height maximum, realising height minimum sont les traits les plus importants pour l'axe factoriel 1. Pour l'axe 2, la profondeur maximale de graines enterrées et la masse de la feuille sont importants

Les traits sus-mentionnés des axes 1 et 2 sont bien corrélés. Du même, la taille et la masse de la feuille ont une bonne corrélation. La longévité maximale et la profondeur maximale et moyenne de graines enterrées aussi. Le tableau résume la contribution des traits à la construction des axes factoriels.

La réduction des variables sera donc la suivante :

- hauteur maximale car on dispose des données les plus complets et bien corrélés avec d'autres traits d'importance,
- La taille de feuille qui est corrélée à la masse de la feuille,
- La profondeur maximale de graines enterrées importante pour l'axe 2 et 3 et corrélé avec la profondeur moyenne de graines enterrées,
- La vitesse terminale pour maintenir la distribution du groupe d'espèces et à la fois est corrélée avec la surface foliaire.

TABLE 4.1: Contribution des traits quantitatifs d'après ACP

Axe factoriel 1	corrélation	p.value
Releasing.height.min	0.8010283	8.16E-37
Hauteur.max	0.7913919	2.22E-35
Releasing.height.max	0.7840761	2.43E-34
Hauteur.min	0.7823988	4.15E-34
Masse.de.feuille	0.4100047	8.00E-08
Taille de feuille	0.3723119	1.35E-06
Vitesse terminale	-0.263767	7.81E-04
Surface foliaire	-0.2927492	1.81E-04
Axe factoriel 2	corrélation	p.value
Profondeur maximale de graines enterrées	0.7196022	1.19E-26
Masse.de.feuille	0.5969152	1.01E-16
Taille.de.feuille	0.5732073	2.88E-15
Profondeur moyenne de graines enterrés	0.518044	2.68E-12
Longévité.max.	0.4463558	3.70E-09
Densité moyenne de la banque de graines	0.3603709	3.07E-06
Vitesse.terminale	-0.1634879	3.95E-02
Releasing.height.max	-0.2410617	2.21E-03
Hauteur.max	-0.2808121	3.37E-04
Axe factoriel 3	corrélation	p.value
Profondeur moyenne de graines enterrées	0.5809018	1.00E-15
Profondeur maximale de graines enterrées	0.5298563	6.88E-13
Longévité maximale	0.3988301	1.92E-07
Releasing.height.max	0.2693458	5.97E-04
Hauteur.max	0.2502072	1.47E-03
Densité moyenne de la banque de graines	0.2079173	8.54E-03
Masse de la feuille	-0.6259792	1.12E-18
Taille de la feuille	-0.6492338	2.13E-20

4.3.2 Définition des groupes fonctionnels d'espèces

Les 4 traits quantitatifs retenus précédemment ont été transformés en traits qualitatifs par un simple classement.

Au total quinze traits qualitatifs avec leurs 55 attributs ont été analysés (Annexe G et I).

Une ACM et une CAH ont été appliqués sur cette nouvelle matrice «espèces et trait» où les variables et les modalités qui auront une importance dans la formation des groupes seront :

- la pollinisation
- la couleur de la fleur
- la fin de floraison
- le type d'inflorescence

Comme le montre la figure 432, les espèces se regroupent en 5 grandes classes.

5 groupes fonctionnels ont été établis pour cet habitat c'est-à-dire, elles partagent des caractéristiques communes en permettant d'accomplir un même rôle dans l'écosystème. Les groupes fonctionnels sont les suivants :

1. Groupe 1 : *Melica uniflora*, *Carex sylvatica*, *Brachypodium sylvaticum*, *Festuca heterophylla*, *Milium effusum*, *Festuca altissima*, *Poa nemoralis*, *Deschampsia cespitosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Hordelymus europaeus*, *Poa chaixii*, *Luzula luzuloides*, *Brachypodium pinnatum* (13 espèces).
2. Groupe 2 : *Carex montana*, *Carex flacca*, *Glechoma hederacea*, *Carex digitata*, *Carex pilosa* (5 espèces).
3. Groupe 3 : *Hedera helix*, *Lamium galeobdolon*, *Ornithogalum pyrenaicum*, *Vicia sepium*, *Polygonatum multiflorum*, *Lonicera periclymenum*, *Ranunculus auricomus*, *Galium sylvaticum*, *Daphne laureola*, *Cardamine heptaphylla*, *Melittis melissophyllum*, *Clematis vitalba*, *Phyteuma spicatum*, *Hieracium murorum*, *Lilium martagon* (15 espèces).
4. Groupe 4 : *Circaea lutetiana*, *Solidago virgaurea*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Stachys sylvatica*, *Campanula trachelium*, *Geum urbanum* (7 espèces).
5. Groupe 5 : *Anemone nemorosa*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Arum maculatum*, *Viola reichenbachiana*, *Allium ursinum*, *Convallaria majalis*, *Scilla bifolia*, *Oxalis acetosella*, *Fragaria vesca*, *Stellaria holostea*, *Ranunculus ficaria*, *Asarum europaeum*, *Cardamine pratensis*, *Potentilla sterilis*, *Primula elatior*, *Paris quadrifolia*, *Alliaria petiolata* (18 espèces).

Les groupes 1, 3 et 5 possèdent assez d'espèces redondantes dans le cas contraire les groupes 2 et 4 disposent de moins d'espèces redondantes. Le groupe 2 est formé principalement des espèces du genre *Carex*. Pour déterminer quelles espèces seront les plus importantes pour maintenir le bon fonctionnement et la stabilité de

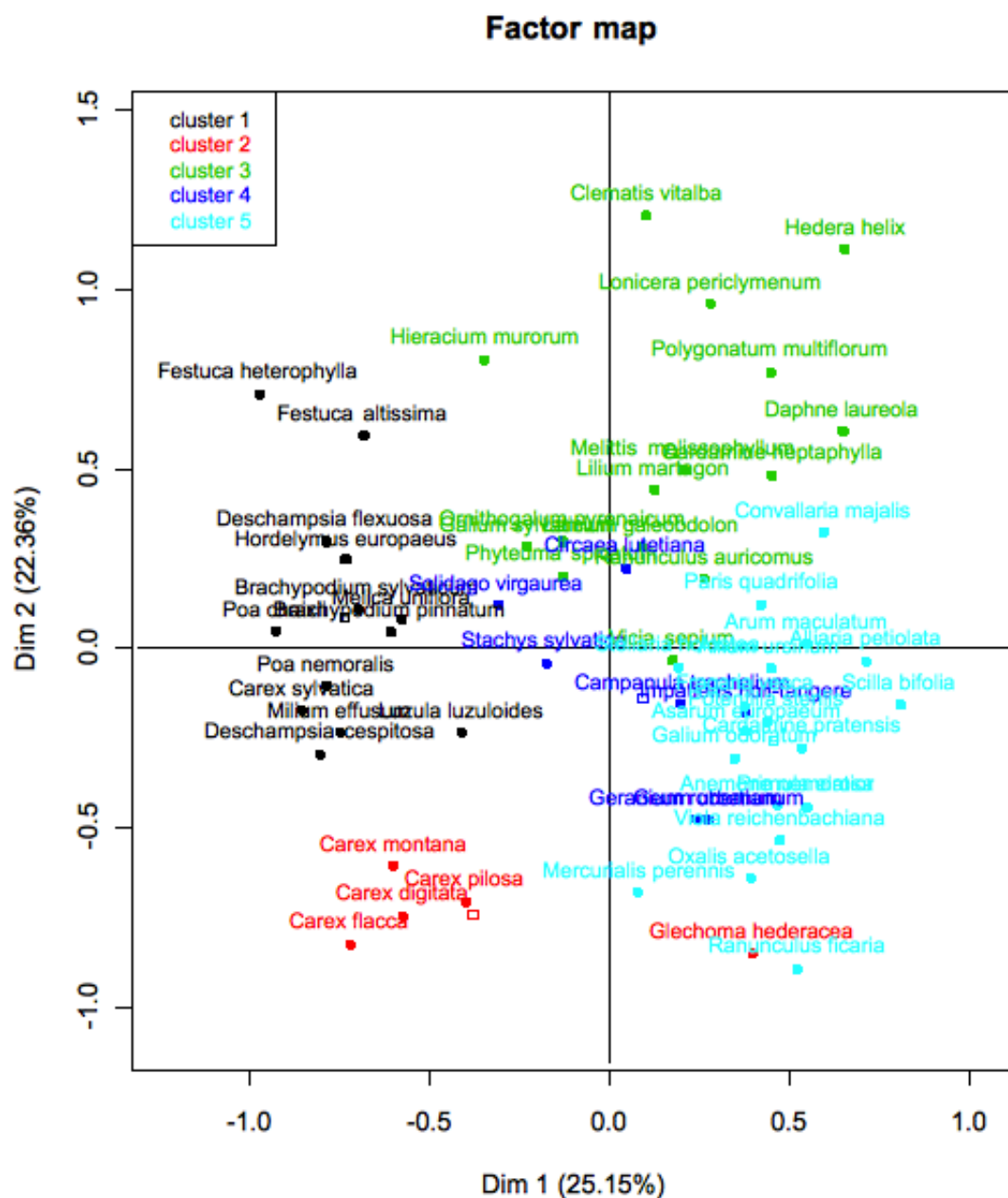


FIGURE 4.3.2: ACM sur les traits qualitatifs des Hêtraies-chênaies à Aspérule odorante et Mélique uniflore

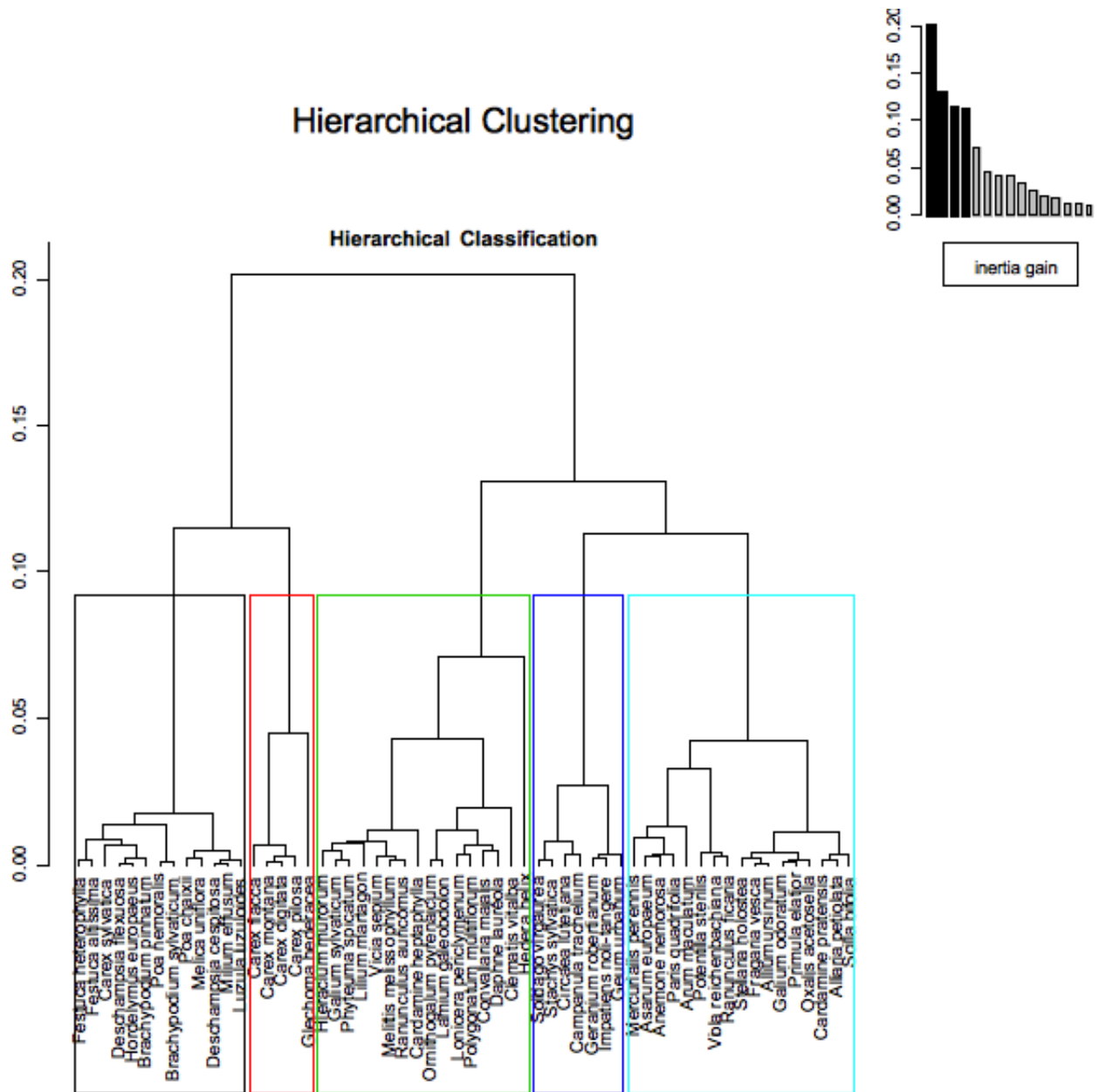


FIGURE 4.3.3: Classification Ascendante Hiérarchique pour les Hêtraies-chênaies à Aspérule odorante et Mélisque uniflora

l'écosystème, nous avons retenu l'espèce la plus abondante. Le résultat nous donne potentiellement les espèces et les groupes d'espèces qui auront une participation dans la fonctionnalité de l'écosystème. Le reste d'espèces ne seront pas assez abondantes mais de toute façon sont des espèces redondantes.

Ces 58 espèces représentent 70,28 % de l'abondance de toutes les espèces de la strate herbacée. Les espèces redondantes du groupe 1 représentent 9.98% de toute l'abondance de cette strate où le 8.43 % appartiennent qu'aux espèces principales. Le groupe 2a le 4.31 % d'abondance. Tous sont importantes en abondance. Le groupe 3 représente 33.26% de toute l'abondance de cet écosystème. Le 31.55 % appartiennent aux espèces principales. Le groupe 4 représente 2.10% d'abondance. L'unique espèce importante *Circaea lutetiana* a 0.498 % en abondance. Le groupe 5 représente 20.61% d'abondance où le 18,09 % d'abondance est des espèces importantes. *Hedera helix* est la plus abondante de cet habitat et du groupe 3 avec un 24.47 % (chapitre 6).

4.3.3 Discussion

Dans cet écosystème, la strate arborée se compose de 14 espèces (Maciejewski, 2011), de la même manière la strate arbustive compte 14 espèces et finalement 269 espèces dans la strate herbacée. Cette diversité dans le sous-bois peut avoir une influence du type de couverture forestière, sa composition et son âge, ainsi que la qualité et de la quantité de litière qui se décomposera. Les groupes 1, 3 et 5 avec respectivement 13, 15 et 18 espèces sont les plus riches.

Par rapport au fonctionnement de l'habitat, Maciejewski mentionne que cet écosystème possède une grande diversité dans les vecteurs de reproduction et dissémination. Parmi le 58 espèces, 29 sont pollinisées par les insectes et 11 soient par les insectes out par le vent. Probablement cette strate dépend d'une pollinisation par insectes pour se maintenir et aussi importante pour la vie de ces invertébrés. En groupant ces espèces, la caractéristique écologique de pollinisation a été prise en compte dans les groupes 1, 3, 4. Le groupe 1, de *Melica uniflora* et de *Carex sylvatica*, est caractérisé pour avoir une pollinisation par le vent et pas pour les insectes. Ce groupe présente des inflorescences composées principalement du type racème de racèmes aux fleurs vertes. La couleur des fleurs vertes nous donne un indice que cette caractéristique n'est pas liée à la pollinisation par insectes. Le groupe 3, de *Hedera helix* et de *Clematis vitalba*, est pollinisé par les insectes, une inflorescence du type cyme et de racème principalement et des fleurs de couleurs claires. Le groupe 4, de *Circae lutetiana* et *Geranium robertianum* présentent une pollinisation diplogame (par le vent et par les insectes). Elles ne disposent pas d'une inflorescence et d'une couleur de fleur caractéristique. Les groupes 2 et 5 n'ont pas une pollinisation marquées elles sont formées pour autres caractéristiques.

Le type de dissémination de graines a plusieurs modalités en étant les espèces

plus abondantes, celles disséminées par les animaux et par les fourmis. Maciejewski, en 2010, mentionne que pour cet habitat le type de dissémination myrmécochore probablement nous donne un indice de la présence potentielle de fourmis. Néanmoins, la variable «dissémination» a été utilisée que dans la formation du groupe 3. Les graines du groupe 3 sont disséminées pour le vent principalement mais aussi pour des animaux. Ce type de dissémination, par le vent, probablement correspondent aux plantes d'une grande taille soit le cas de *Hedera helix*, *Clematis vitalba*, et *Lonicera periclymenum* qui surpassent les deux mètres d'hauteur quand elles deviennent en lianes. A la fois, quelques espèces ont un fruit du type baie, appétant, lesquelles seront disséminées par les rongeurs et les oiseaux. Si bien les espèces d'autres groupes ont différentes modalités de dissémination (par la gravité, par le vent, par les fourmis...). C'est le groupe 5 qui possède la moitié de ses espèces disséminées pour les fourmis. Ce groupe dont *Anemone nemorosa* est la plus fidèle représentante, pourrait servir au suivi des populations de fourmis.

Un autre trait biologique important est celui du début et de la fin de floraison. Cette caractéristique est importante car elle reflète comme les groupes de plantes profitent des pollinisateurs et des ressources dans temps différents. Le groupe 1 a une floraison qui commence en été mais il n'est pas pollinisé par des insectes sinon par le vent. Par contre le groupe 3 avec une pollinisation entomogame sa floraison dure en moyenne 3 mois où la fin de sa floraison est en été, proprement dit que la floraison commence en printemps. Du même mode, le groupe 5 a une floraison en printemps et comme en été mais le temps que les fleurs sont ouvertes durent que 2 mois. Ces deux mois probablement dénotent un profit de la lumière avant le feuillage complet des arbres ou de la concurrence d'autres herbacées, on peut lier ce caractéristique à que ce groupe 5 est conformé de petites plantes moins de 0.5 mètres et des fleurs solitaires comme une adaptation à ses conditions dans ce groupe on a par exemple *Viola reichenbachiana* et *Anemone nemorosa*. Le groupe 4 a une floraison marquée en été et qui dure en moyenne plus de 4 mois jusqu'à l'automne. Ce décalage dans la floraison, en comparaison d'autres groupes, nous fait supposer que ces espèces auront un effet positif pour les pollinisateurs dans l'automne.

La taille a été une autre variable dans la constitution des groupes fonctionnels. La taille est associé à la capacité compétitive, à la tolérance aux stress environnementaux et à la quantité de biomasse (Cornelissen et al., 2003). Le groupe 3 de *Hedera helix*, espèce sempervirent, présent une grande taille qui arrive à surpasser les deux mètres d'hauteur. Cette caractéristique peut donner des abris aux animaux ou de permettre aux oiseaux nidifier au sol en se cachant des prédateurs (Maciejewski, 2010). Le groupe 1 possède une taille de plantes entre 0.5 et 1 mètre d'hauteur. Dans le groupe 5 prédomine des espèces de petite taille (moins de 0.5 cm). Le groupe 2 possède inflorescence sessiles (épi, capitule...) et de couleur fon-

cée la plupart de cas. La sexualité est caractérisée par monoïques et les feuilles sont petites. Le groupe 4 possède une taille de feuille moyennes entre 1000 et 5000 mm² et elles ont une durée de vie courte (un an) principalement. Le groupe 5 la profondeur des graines entre 20 et 40 cm. Une vitesse terminale de graines supérieures à 3.5 m/s.

WP 3 & 4 : Modèle théorique d'évaluation et validation empirique de l'état de conservation des habitats forestiers

« Rien n'est aussi pratique
qu'une bonne théorie. »"

(Kurt Lewin)

Chapitre 5

Modèle théorique d'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers

5.1 Cadrage et objectifs

L'état de conservation d'un habitat naturel est défini dans l'article 1er de la Directive «Habitat, Faune, Flore» 92/43/CEE (DHFF) comme l'effet de l'ensemble des influences agissant sur un habitat naturel ainsi que sur les espèces typiques qu'il abrite, qui peuvent affecter à long terme sa répartition naturelle, sa structure et ses fonctions ainsi que la survie à long terme de ses espèces typiques.

La notion de typique, la typicité, revêt un caractère polysémique : les définitions du Littré, de l'Encyclopedia Universalis ou de l'Oxford Dictionary soulignent, toutes, qu'il s'agit de la propriété caractéristique d'un groupe mais cette notion peut également recouvrir une acception symbolique.

En première approche, le terme «espèce typique» n'est fondé sur aucune notion scientifique. En général, le sens donné à « espèce typique » fait référence à « patrimonial » ou « emblématique ».

La problématique des espèces typiques doit être discuté et précisé pour le prochain rapport d'évaluation car il est clairement apparu lors de la première évaluation de 2007 que les Etats membres ont interprété ce terme de différentes manières. En France, le Muséum national d'histoire naturelle a établi un guide méthodologique sur l'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels et des espèces par domaine biogéographique, et a présenté les espèces typiques comme les espèces les plus appropriées pour diagnostiquer l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat. Le document ne présente pas de définition précise, mais plutôt des recommandations pour le choix des espèces typiques.

Combroux et al. (2006) ont recommandé de choisir parmi les espèces de la flore [Combroux 06] :

1. les espèces caractéristiques au sens phytosociologique, c'est-à-dire des espèces localisées exclusivement ou à peu près dans une association donnée ;
2. elles doivent avoir les fréquences les plus élevées dans les relevés, et également y être plus fréquentes que dans les relevés de toutes les autres associations où elles sont susceptibles d'être inventoriées [Braun-Blanquet 32],
3. les espèces indicatrices appartenant à la liste préétablie dans les cahiers d'habitats par habitats élémentaires ([Bensettiti 01],
4. les espèces avec un fort coefficient phi [Chytry 02],
5. les espèces ni trop communes, ni trop rares, facilement identifiables même par un non-spécialiste, pérennes à moyen ou long terme.

Rappelons que l'un des fondements de la méthode phytosociologique sigmatiste repose sur la notion de fidélité, variable des espèces aux unités de végétation et leur classement en caractéristiques de divers ordres. Cette notion est trop restrictive pour pouvoir être utilisée dans le cadre de l'évaluation des habitats naturels. La notion d'espèces typiques a été réfléchiée dans la DHFF comme un bioindicateur du bon état de conservation des habitats. Depuis Noss (1990), on a défini cinq catégories d'espèces [Noss 90] :

- les espèces indicatrices de perturbations,
- les espèces «clés»,
- les espèces «parapluies»,
- les espèces «étendards»,
- les espèces intrinsèquement vulnérables.

Puisque la DHFF exige que ces espèces doivent être appropriées pour diagnostiquer l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat naturel, les critères 1 et 2 de Noss (1990) peuvent être retenus. Comme le souligne Godron (2012), la définition la plus restrictive serait qu'une espèce est typique si sa présence est nécessaire pour la survie d'un habitat où elle est présente. Les cas où cette définition s'appliquerait sont extrêmement rares. L'un des exemples les plus nets serait la disparition du pollinisateur unique d'une espèce végétale présente dans une biocénose puisqu'elle entraînerait la disparition de la plante qu'il pollinisait. Pour que l'habitat lui-même soit menacé par cette double disparition, il faudrait que l'espèce pollinisée soit indispensable pour la survie de l'habitat, et le problème est donc seulement repoussé un peu plus loin [Godron 12].

A l'échelle d'une communauté végétale, une espèce à elle seule ne peut permettre un diagnostic de l'état de conservation de la structure et des fonctions d'un habitat. Il est donc important de considérer cette notion au travers d'un pool d'espèces. C'est pourquoi, la structure des groupements végétaux et leur organisation

numérique ont été envisagée grâce aux modèles de distribution d'abondance. Ces derniers permettent de mettre en évidence une structure quantitative de la communauté, notamment à partir de relevés floristiques [Whittaker 65, Wilson 91]. La définition des espèces typiques ne pourra donc être donnée qu'en examinant dialectiquement leur relation avec la structure et les fonctions d'un habitat.

5.2 Etat de l'art sur les modèles de distribution d'abondance

Cette section est la synthèse des travaux réalisés en 2012 par Sarah Mamy, Mathieu Mure-Ravaud, Romain Tailhades, Yann Zongo, élèves ingénieurs de l'Ecole des Ponts ParisTech, sous la direction de Damien Marage.

5.2.1 Modélisation des distributions d'abondance

5.2.1.1 Diagrammes rang-fréquence

Une représentation statistique, la distribution d'abondance

Pour réaliser une représentation de la distribution d'abondance d'une communauté (ou de manière équivalente une distribution de fréquences puisque la fréquence est égale à l'abondance divisée par le nombre total d'individus), on commence par définir des classes d'abondance et on compte le nombre d'individus qui appartiennent à chacune de ces classes. On construit un histogramme en représentant chaque classe d'abondance $[X_i; X_j]$ par un intervalle de l'axe des abscisses, et en élevant au-dessus de chaque intervalle un rectangle d'aire proportionnelle au nombre d'espèces d'abondance comprise entre X_i et X_j .

Si le nombre d'espèces considérées est très grand, on peut lisser l'histogramme obtenu et mettre en place une représentation continue de la distribution d'abondance. Dans ce cas, le nombre d'espèces d'abondance comprise entre X_i et X_j sera proportionnel à l'intégrale de la fonction d'abondance entre les abscisses X_i et X_j . [Frontier 98]

Cependant, en pratique, le nombre d'espèces dans une communauté est rarement assez grand pour pouvoir lisser l'histogramme et obtenir une représentation continue. C'est pour cette raison qu'on utilise plus généralement des courbes

- de fréquences cumulées : l'aire du rectangle construit au dessus de l'intervalle $[X_i; X_j]$ est, cette fois-ci, proportionnelle au nombre d'espèces d'abondance inférieure ou égale à X_j
- ou bien des courbes de fréquences rétro cumulées : l'aire du rectangle construit au dessus de l'intervalle $[X_i; X_j]$ est, quant à elle, proportionnelle au nombre

d'espèce d'abondance supérieure ou égale à X_i).

Le diagramme rang-fréquence

Cependant, si le nombre d'espèces dans la communauté est très élevé, il est préférable de travailler avec la distribution d'abondance préalablement étudiée. Les espèces de la communauté examinée sont tout d'abord classées par ordre décroissant d'abondance. Puis, l'ensemble est représenté sur une graphique bidimensionnel où le rang de l'espèce dans ce classement est porté en abscisse, et son abondance en ordonnée. On remarque qu'un diagramme rang-fréquence est, en fait, équivalent à une courbe de fréquences rétro cumulées dont les axes ont été permutés.

Le plus souvent, les espèces les plus communes dans la biocénose présentent une abondance beaucoup plus grande que les espèces les plus rares. Ainsi, les diagrammes rang-fréquence ont tous une forme hyperbolique et il est difficile de les comparer et d'en extraire des informations concernant la diversité d'une communauté. Pour pallier ce problème, l'abondance des espèces en ordonnée est représentée en échelle logarithmique. Pour une meilleure lecture, il est possible d'en faire autant pour l'axe des abscisses et de porter le rang des espèces considérées en logarithmique. (Frontier, 1998)

Ainsi, les courbes obtenues présentent des formes très différentes qui permettent d'apprécier la diversité spécifique et d'en donner une représentation globale plus détaillée qu'une simple valeur numérique. En effet, dans un premier temps, la richesse spécifique peut être obtenue en considérant l'extension de la courbe vers la droite (plus le nombre d'espèces est important, plus l'abscisse du point d'intersection entre l'axe des abscisses et la courbe a une valeur élevée).

Puis, pour déterminer l'équitabilité, il suffit d'observer la concavité de la courbe :

- Si la courbe $\log n = f(\log r)$ (où n représente l'abondance et r le rang de la r -ième espèce la plus commune) est convexe, la communauté présente une faible équitabilité car elle est constituée d'un faible contingent d'espèces très communes (grandes abondances) et d'un nombre élevé d'espèces rares.
- Au contraire, si la courbe est concave, alors la communauté présente une grande régularité dans le partage des individus entre espèces (nombre élevé d'espèces présentant une abondance importante).

D'autre part, on observe sur les diagrammes obtenus suite aux échantillonnages une «queue» de distribution à l'extrémité droite de la courbe qui rend compte d'une rupture de pente. Cette rupture de pente va à l'encontre de la régularité attendue dans la distribution des individus en espèces. Cette «queue» s'explique par le fait que le nombre d'espèces rares est toujours fortement sous-estimé lors d'un échantillonnage. Il est en effet rarement possible d'échantillonner toutes les espèces d'une communauté.

De plus, les espèces rares recensées ont souvent une fréquence d'apparition plus

faible dans l'échantillon que dans la communauté. Une manière simple et intuitive de déterminer la richesse spécifique est d'extrapoler la courbe.

Pour finir, le diagramme rang-fréquence peut présenter des paliers. Ceci peut être le signe que l'échantillonnage a été réalisé sur une surface trop importante englobant plusieurs sous-communautés composées des mêmes espèces mais présentant une distribution des abondances différentes.

Considérons, par exemple, une biocénose présentant de forts gradients environnementaux (fortes variations de températures, d'humidité...). Cette biocénose se divise donc en une mosaïque de sous-habitats très différents les uns des autres. Ainsi, même si ces sous-habitats présentent la même richesse spécifique et les mêmes espèces, il est peu probable d'obtenir également les mêmes distributions d'abondance entre les espèces (le classement des espèces selon leur abondance relative change d'un sous-habitat à un autre) car ces dernières s'adaptent de manière différente aux conditions environnementales du sous-habitat considéré.

De ce fait, l'échantillonnage réalisé est fait non pas sur un sous-habitat mais sur l'union des sous-habitats, le diagramme rang-fréquence obtenu présente un ou plusieurs palier(s) caractéristique(s) d'une diversité β importante. Par ailleurs, un échantillonnage réalisé sur une durée trop importante peut présenter des paliers similaires. Par exemple, la distribution d'abondance peut varier au cours de la journée, d'un mois ou d'une année.

5.2.1.2 Revues des modèles de distributions d'abondance

La distribution géométrique de Fisher

Le premier modèle mathématique de la distribution d'abondance des espèces dans une communauté a été proposé par Fisher en 1943. Considérons un échantillon d'une communauté donnée. Fisher propose une série donnant l'abondance des espèces dans l'échantillon.

Notons N le nombre total d'individus échantillonnés et S le nombre d'espèces associées.

On supposera que les deux grandeurs sont reliées par

$$S = \alpha \ln\left(1 + \frac{N}{\alpha}\right)$$

qui a justement été proposé par Fisher, α étant l'indice de Fisher.

Si n_j représente le nombre d'espèces qui possèdent j individus dans l'échantillon alors, d'après le modèle de Fisher, on a pour j non nul :

$$n_j = \frac{\alpha \times x^j}{j}, \text{ où } x = \frac{N}{N + \alpha}$$

(on voit en particulier que $0 < x < 1$).

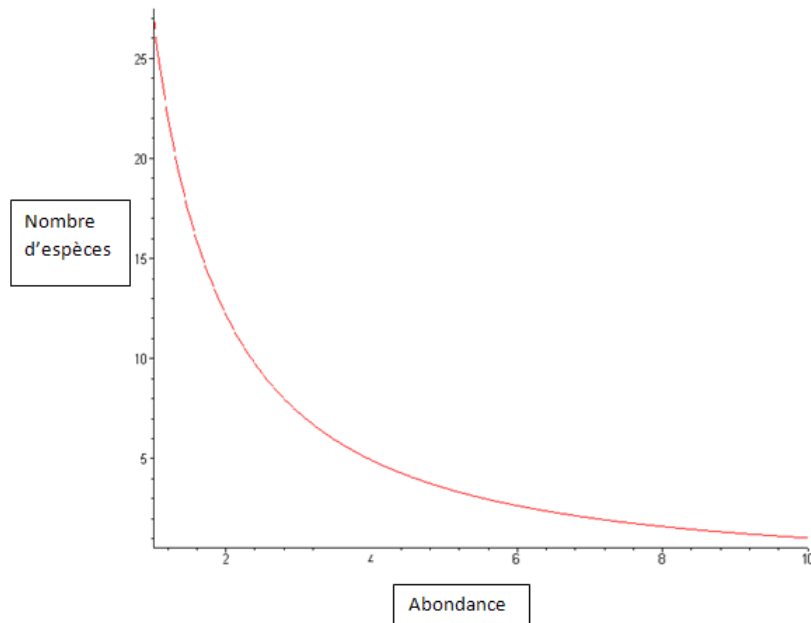
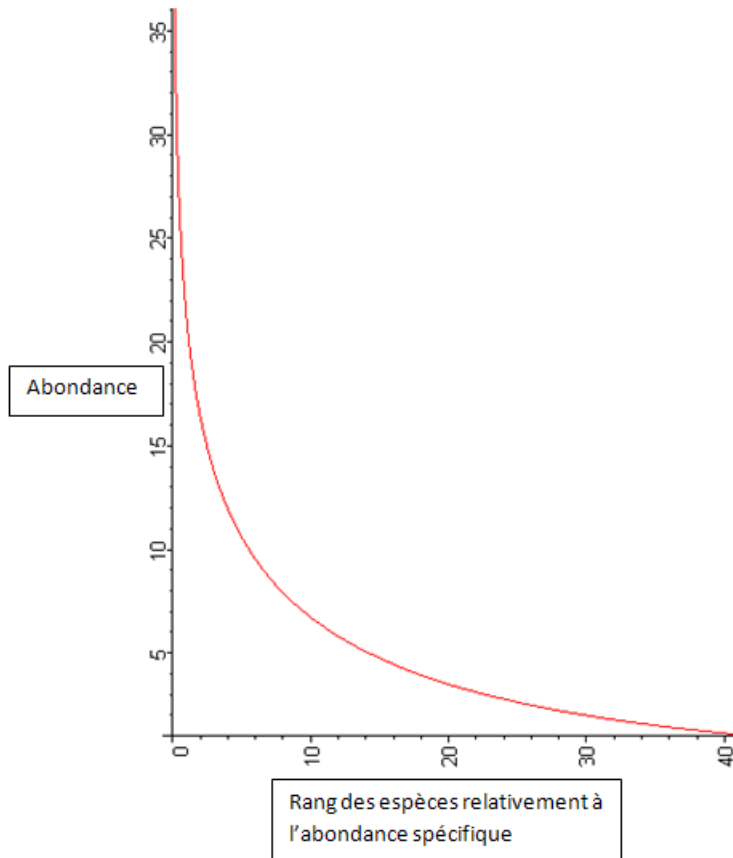


FIGURE 5.2.1: Distribution géométrique du modèle de Fisher avec $\alpha=30$ et $x=0,9$

En particulier, plus le nombre N d'individus échantillonnés augmente (ce qui signifie que la distribution d'abondance obtenue par échantillonnage se rapproche de plus en plus de la distribution réelle dans la communauté étudiée), plus le paramètre x se rapproche de 1 (et il sera possible de trouver des espèces possédant de fortes abondances).

D'autre part, la distribution de Fisher possède une propriété très intéressante : si la distribution de fréquences des espèces de la communauté est en «log-séries» alors quelque soit l'effort d'échantillonnage, la distribution de fréquences sera également en «log-séries» avec le même paramètre α mais avec un paramètre x d'autant plus élevé (proche de 1) que l'effort d'échantillonnage est important.

FIGURE 5.2.2: Distribution du modèle de Fisher avec $\alpha=30$, $x=0,9$.

En observant le diagramme rang-fréquence précédent, le modèle de Fisher prévoit peu d'espèces de fortes abondances mais un nombre élevé d'espèces d'abondances moyennes et faibles.

Le modèle du bâton brisé de Mac Arthur ou modèle nul

En 1957, Mac Arthur souligne que la distribution d'abondance dans des communautés d'oiseaux varie peu avec le temps pour un biotope fixé, et peu avec l'espace à une date t donnée [MacArthur 57]. Il propose alors trois hypothèses pour expliquer les distributions d'oiseaux observées.

Hypothèse 1

La première hypothèse est celle des «Nonoverlapping niches», c'est-à-dire l'hypothèse selon laquelle les niches écologiques des différentes espèces sont disjointes. Pour Mac Arthur, une niche écologique est «un nœud dans un réseau trophique et est strictement définie par ce que mange l'espèce et ce qui la mange» (Frontier, 1998).

Dans ce modèle, la ressource globale est représentée par un bâton de longueur unitaire sur lequel n-1 points sont jetés de manière aléatoire. Ainsi, le bâton est divisé en n segments dont la longueur est proportionnelle à l'abondance de chacune des n espèces de la communauté étudiée. Ensuite, les segments sont rangés par ordre décroissant de longueur, le plus long étant situé à l'extrémité gauche et le plus court à l'extrémité droite. En répétant cette opération un très grand nombre de fois et en calculant les moyennes pour chacun des segments, on peut obtenir la longueur attendue du r-ième segment le plus court.

Selon Mac Arthur, ce segment doit mesurer

$$L_r = \frac{1}{n} \times \sum_{i=1}^r \frac{1}{n-i+1}$$

et si l'on note m le nombre total d'individus dans la communauté, l'abondance de la r-ième espèce la plus rare est donc donnée par

$$\frac{m}{n} \times \sum_{i=1}^r \frac{1}{n-i+1}$$

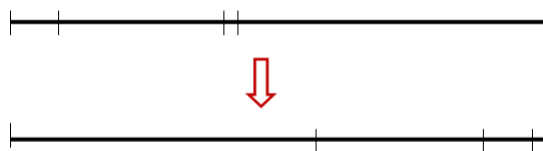


FIGURE 5.2.3: Schéma illustrant le modèle du "bâton brisé"proposé par Mac Arthur (1957)

Par exemple, un bâton de longueur unitaire est "brisé" en trois morceaux pour trois espèces, puis sont rangés par taille décroissante. Ces tailles étant proportionnelles à l'abondance spécifique.

Ce modèle est souvent assez bien réalisé pour des échantillons de petite taille (ou bien pour la «queue» du diagramme qui comme nous l'avons expliqué a une forme

caractéristique du mauvais échantillonnage des espèces les plus rares). Si le nombre d'individus devient important, les pentes obtenues sont souvent trop grandes (en valeur absolue). On observe alors théoriquement un nombre d'espèces rares trop faible par rapport à la réalité, et un nombre d'espèces communes trop élevé. La communauté peut ainsi être vue comme formée de plusieurs sous-communautés qui respectent le modèle du bâton-brisé. La différence entre la courbe d'échantillonnage et la courbe théorique du modèle mesure alors l'hétérogénéité de la communauté (et donc la diversité β).

Ce modèle du bâton brisé est souvent vérifié pour des communautés jeunes où les espèces sont indépendantes, des connexions n'ayant pas eu le temps de s'établir.

Hypothèse 2

L'hypothèse 2 est celle des «Overlapping niches», c'est-à-dire des niches écologiques qui se chevauchent : le partage de la ressource initiale ne se fait plus «d'un seul coup et au hasard». Mac Arthur explique que l'abondance d'une espèce est déterminée par la distance entre deux points jetés au hasard sur le bâton de taille unitaire. N paires de points sont ainsi jetées. La densité de probabilité de la variable aléatoire X «distance entre deux points» est alors $p(x)=2-2x$. L'abondance de la r -ième espèce la plus rare est obtenue en divisant l'aire sous la courbe représentative de p en n surfaces égales, et en prenant la r -ième distance la plus courte le long de l'axe des abscisses.

Le résultat obtenu pour l'abondance de la r -ième espèce la plus rare est alors

$$\frac{\sqrt{n-r} - \sqrt{n-r-1}}{\sqrt{n}}$$

Cependant, Mac Arthur rejette cette hypothèse car elle prévoit un nombre élevé d'espèces communes, un nombre élevé d'espèces rares et un nombre relativement faible d'espèces d'abondance moyenne, ce qui est rarement le cas dans les communautés réelles.

Hypothèse 3

Cette troisième hypothèse est celle des «niches particulières et discontinues». Dans ce modèle, les espèces sont comparées à des urnes dans lesquelles on jetterait un nombre fini de boules, les boules représentant des unités d'abondance. Ces jets se font de manière aléatoire. On voit clairement que si le nombre de jets était infini toutes les espèces auraient la même abondance (loi des grands nombres). C'est pour cette raison que la méthode n'a d'intérêt que si le nombre de jets est considéré comme fini.

Cette troisième hypothèse est également infirmée par Mac Arthur car, bien qu'il

soit plus ou moins possible d'ajuster les variables du modèle pour se rapprocher de la distribution d'abondance obtenue par échantillonnage, ce modèle ne permet pas de rendre compte des prédictions qui se fondent sur des hypothèses biologiques. D'autre part il souligne que la variance obtenue avec ce modèle est trop importante et s'éloigne de celle obtenue expérimentalement. Finalement, Mac Arthur conserve l'hypothèse 1.

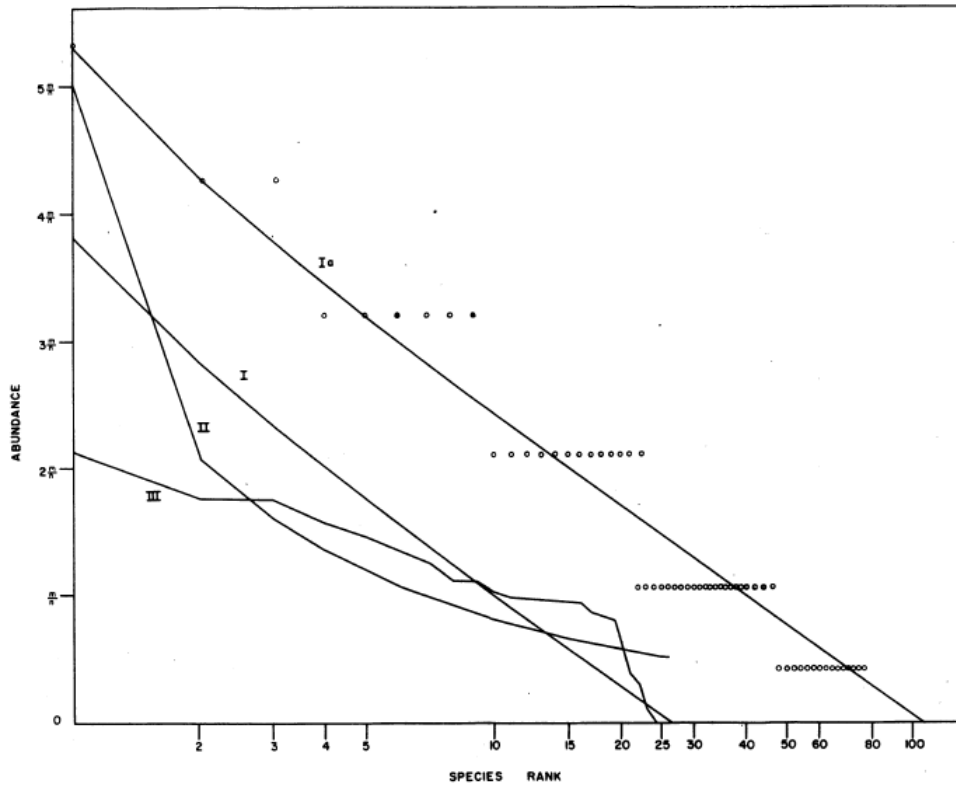


FIGURE 5.2.4: Distributions d'abondance dit du «bâton brisé» comparant les différentes hypothèses d'après Mac Arthur (1957)

La courbe I illustre l'hypothèse 1 pour 25 espèces tandis que la figure I.a illustre la même hypothèse mais pour une communauté de 106 espèces. La courbe II représente l'hypothèse pour 25 espèces. Enfin, la courbe III est la moyenne de trois jeux de lancés aléatoires de 76 individus dans 25 catégories (nombre d'espèces). m est le nombre total d'individus et n le nombre total d'espèces.

Le modèle de Motomura dit modèle de préemption

Le modèle de Motomura est caractérisé par un diagramme rang-fréquence rectiligne par tranches lorsque seul l'axe des ordonnées est passé en échelle logarithmique. On observe donc une succession de portions de droites de pentes différentes.



FIGURE 5.2.5: Représentation schématique d'une distribution d'abondance d'après le modèle de Motomura

Selon Frontier, Motomura interprète cette distribution selon les hypothèses suivantes :

- les nombres d'individus sont proportionnels à la fraction de ressource accaparée par l'espèce. En d'autres termes, chaque individu, quelque soit son espèce, utilise la même quantité de ressources ;
- la première espèce à s'installer utilise une fraction k de la ressource globale, la seconde accapare une part de ressource égale à une proportion k de ce qui reste, soit une fraction $k(k-1)$ de la ressource initiale ; la troisième espèce une fraction k de ce qui reste, soit $k(1-k)^2$, et ainsi de suite. L'espèce de rang r dans le classement par abondance décroissante a donc un nombre d'individus proportionnel à $k(1-k)^{r-1}$; son logarithme est de la forme $\log k + (r-1) \log(1-k)$, équation d'une droite de pente $\log(1-k)$ dans le diagramme $(r, \log N)$.

Le modèle log-normal de Preston

Dans le modèle de Preston, la distribution d'abondance est dissymétrique mais le logarithme de cette abondance (l'axe des abscisses est passé en échelle logarithmique) suit une loi «normale».

En effet, la densité de probabilité d'une variable aléatoire X suivant une loi log-normale est

$$f_x(x, \mu, \sigma) = \frac{1}{x\sigma\sqrt{2\pi}} \times \exp\left(\frac{-(\ln x - \mu)^2}{2\sigma^2}\right), \quad x > 0$$

où μ et σ sont respectivement l'espérance et la variance de la variable $\ln(X)$.

Le diagramme rang-fréquence associé à ce modèle a l'allure d'une sigmoïde si seul l'axe des ordonnées (représentant l'abondance) est passé en échelle logarithmique.

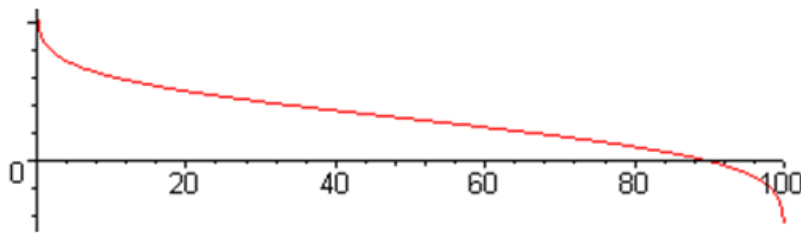


FIGURE 5.2.6: Graphe du modèle de Preston, avec $\mu=1.5$, $\sigma=1.2$

Lorsqu'on le superpose avec un diagramme rang-fréquence, l'axe des abscisses représente le rang des espèces dans la communauté (relativement à l'abondance spécifique) tandis que l'axe des ordonnées représente le logarithme de l'abondance. En particulier, on voit que cette courbe a une forme en "s" caractéristique des sigmoïdes.

Le modèle de Preston est relativement intéressant dans le sens où seuls les paramètres μ et σ permettent de caractériser la communauté étudiée. En pratique, ce modèle est très utilisé. Il s'ajuste souvent très bien avec les données empiriques. Il peut également refléter les «processus exponentiels» qui existeraient majoritairement dans la nature et qui conduiraient à cette distribution log-normale [Bell 01].

Le modèle de Zipf-Pareto-Mandelbrot

La loi de Zipf

George Kingsley Zipf est un linguiste de nationalité américaine. Il a entrepris d'analyser une œuvre de James Joyce intitulé « Ulysse », d'en compter le nombre de mots différents puis de les ranger par ordre décroissant d'apparition dans le texte. Il remarqua que le mot le plus fréquent apparaissait environ 8000 fois, le dixième mot le plus fréquent apparaissait environ 800 fois, le centième mot 80 fois, et le millième mot 8 fois. Zipf a donc conjecturé que la fréquence d'apparition d'un mot dans un texte était de la forme $f(k)=K/k$ où K est le nombre de fois que le mot le plus fréquent apparaît dans le texte et k le k -ième mot le plus fréquent. Nous pouvons remarquer que l'utilisation d'une telle loi ne permet pas de considérer que la langue utilisée contient une infinité de mot.

En effet,

$$\sum_{k \geq 1} \frac{K}{k} = +\infty, \text{ or } \sum_{k \geq 1} f(k) \neq +\infty$$

Zipf a également remarqué que, si on classe les mots d'une langue donnée par fréquence d'utilisation décroissante, et que l'on représente sur un graphique la fréquence des mots en fonction de leur rang, les axes de coordonnées étant passés en échelle logarithmique, on obtient une droite décroissante.

La relation observée est donc de la forme :

$$\ln(f(k)) = -\gamma \times \ln(k) + \ln(K)$$

où γ est l'opposé de la pente de la droite obtenue.

Ainsi, la loi donnant la fréquence d'utilisation des mots dans le livre de Joyce n'est qu'un cas particulier de la loi précédente (cas où $\gamma=1$).

Dans la pratique, on définit la loi de Zipf de la manière suivante : soit N et k deux entiers non nuls, et s un réel strictement positif. La fonction de masse de la loi de Zipf est donnée par

$$f(k) = \frac{1}{H_{N,s}} \times \frac{1}{k^s}$$

où $H_{N,s}$ est le N ième nombre harmonique généralisé égal à

$$\sum_{n=1}^N \frac{1}{n^s}$$

Dans de nombreux cas, N tend vers l'infini et la fonction de masse f de la loi de Zipf n'est définie que pour les $s > 1$, on a

$$f(k) = \zeta(s) \times \frac{1}{k^s}$$

où ζ est la fonction zêta de Riemann valant $\sum_{n \geq 1} \frac{1}{n^s}$ ($\zeta(s)$ est fini puisque l'on a choisi s strictement supérieur à 1).

La distribution de Pareto

Vilfredo Pareto était un scientifique italien qui s'est illustré dans les domaines de la sociologie et de l'économie. En Italie, Pareto observa que 20% de la population concentrait 80% des richesses. Ses travaux ont abouti à l'établissement de la loi éponyme dite la loi des 20/80.

La densité de probabilité de la loi de Pareto est donnée par

$$p(x) = \frac{k \times x_{min}^k}{x^{k+1}}$$

pour tout $x \geq x_{min}$ où x_{min} est la valeur minimale positive que peut prendre la variable aléatoire.

La loi de Pareto est, en fait, l'équivalent de la loi de Zipf pour les variables aléatoires réelles (c'est-à-dire qu'elle est l'équivalent continu du modèle de Zipf qui est discret). Par construction, les diagrammes rang-fréquence utilisés en écologie sont liés à des modèles discrets. Cependant, pour une meilleure lisibilité et lorsque certaines conditions sont réunies (nombre d'espèces échantillonnées suffisant, par exemple) il est préférable de lisser l'histogramme donnant la distribution de fréquence des espèces. Dans ce cas, on utilise plutôt la distribution de Pareto qui est un modèle continu.

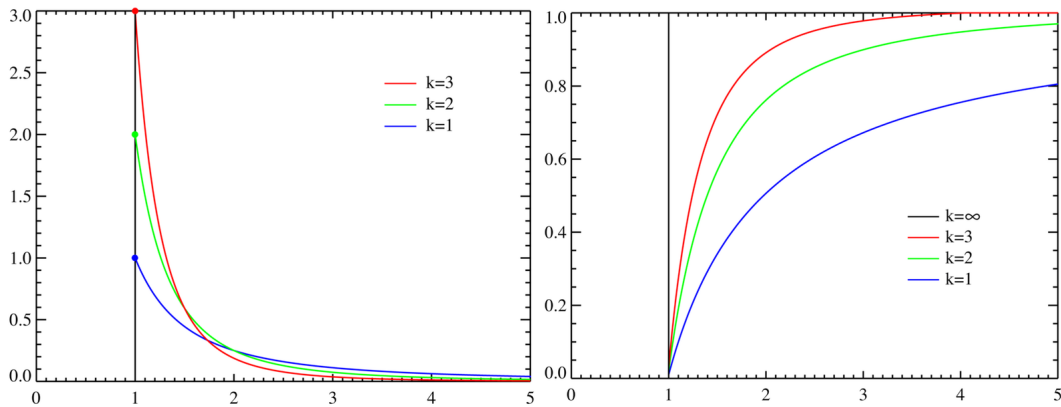


FIGURE 5.2.7: Densité de probabilité (à gauche) et fonction de répartition de la distribution de Pareto pour $x_{min}=1$ et pour différentes valeurs du paramètre k . Sur le graphe de gauche les axes, ne sont pas en échelle logarithmique.

La loi de Mandelbrot

En 1953, Benoît Mandelbrot améliore le modèle proposé par Zipf et en donne une première interprétation. Il transforme la loi de masse de la loi de Zipf, qui prend désormais la forme suivante :

$$f(k) = f_0 \times (k + \beta)^{-\gamma}$$

où β et γ sont deux paramètres de la loi et où f_0 est choisi de telle sorte que $\sum_{k=1}^{\infty} f(k) = 1$.

La valeur de β modifie, de manière notoire, la forme de la courbe pour les faibles valeurs de rang. En particulier, en échelle logarithmique, la courbe obtenue n'est plus une droite mais est concave si $\beta > 0$ et convexe si $\beta < 0$.

5.2.2 Des travaux pionniers en écologie végétale

Poissonet et Daget 1968 ont été les premiers à introduire et à utiliser la loi de Pareto dans le cadre d'études floristiques et phytosociologiques des formations herbacées [Daget 68]. Poissonet a mis en évidence que 20% des espèces d'une communauté végétale donnée cumulent 80% des présences. Poissonet considère l'indice de concentration 20/80 comme caractéristique d'une végétation en équilibre [Daget 68]. Or, Pareto a qualifié d'optimum un état de l'économie où il est impossible d'améliorer strictement la situation d'un agent sans dégrader celle d'un autre agent. Cette notion d'optimum ignore totalement celle d'équitabilité. Par exemple,

pour un ensemble de deux ménages où un ménage possède l'intégralité des actions et l'autre en est dépourvu, la situation qu'on vient de décrire est un optimum au sens de Pareto mais n'est pas équitable.

Les lois de Gini-Lorenz et de Pareto peuvent être vues comme deux façons de présenter le même résultat.

Scheel-Ybert (1999) a appliqué le calcul de ces indices aux formations végétales des forêts du littoral sud-est brésilien [SCHEEL-YBERT 98]. Les résultats montrent que les relevés présentent un indice entre 40/60 et 9/91 avec une faible fréquence de l'indice 20/80. D'après l'auteur, ces résultats indiquent que les indices inférieurs à 20/80 sont nettement plus nombreux que les indices plus élevés. Elle en tire, comme conclusion, que les formations végétales à plus forte diversité sont plus fréquentes que celles à diversité plus faible dans une région tropicale comme celle de la forêt brésilienne littorale.

Une question récurrente soulevée par de nombreux auteurs est celle de l'influence de la mesure de l'abondance dans les communautés sur les ajustements de tels modèles. En 1975, Pielou avait suggéré que cette mesure n'avait pas d'effets. Mais en 1985, Frontier pense lui au contraire que la forme de l'ajustement est différente si l'abondance est estimée à partir de la biomasse ou du nombre d'individus, ce qui semble corroborer Whittaker [Whittaker 65]. Compter le nombre d'individu n'est généralement pas recommandé car les variations de biomasse individuelles peuvent être très importantes. De plus, il est souvent délicat de distinguer les individus, surtout chez les végétaux. La plupart des travaux sur l'ajustement de modèles de distribution dans les communautés végétales ont recours à des mesures de biomasse [Kubicek 75, Al-Mufti 77, Wilson 91, ?, Wilson 1]. Ces dernières sont fastidieuses et coûteuses à réaliser. C'est pourquoi, de nombreux auteurs ont tenté de démontrer qu'il existait une estimation sans biais de la biomasse par la mesure du couvert. Nous avons choisi de tester la relation entre couvert mesuré au moyen du coefficient d'abondance-dominance et la biomasse dans le Chapitre 6.

5.2.3 Apport et interprétations écologiques du modèle de Zipf-Pareto-Mandelbrot

Une première interprétation par la théorie de l'information

Une première interprétation du modèle de Zipf-Pareto-Mandelbrot (ZPM) a été donnée par Mandelbrot en 1953. Cette interprétation se rapporte à la théorie de l'information de Shannon [Shannon 48] et fait intervenir la notion de «coût» d'un signal dans un code de communication. Mandelbrot observe que ce modèle est souvent lié à des systèmes complexes dont les composantes sont fortement interconnectées.

En écologie, un système complexe renvoie souvent à un écosystème mature. Dans

cet écosystème, on rencontre de nombreuses espèces vulnérables car très spécialisées et ayant établi un réseau complexe d'interconnexions [Couvét 10]. La spécialisation de ces espèces permet de réduire la compétition et entraîne un partage du biotope. Ce dernier est caractérisé par une grande diversité des niches écologiques, la diversité et la régularité de la communauté sont également élevées. Les espèces développent alors une stratégie démographique caractéristique dite stratégie K. Un tel écosystème est stabilisé de l'intérieur et les flux énergétiques (comme le flux trophique) qui le traversent sont régulés grâce à des homéostasies au niveau des populations. Pour revenir sur la théorie de l'information, les écosystèmes matures sont ceux qui ont réussi à optimiser les flux d'informations qui y transitent et les coûts associés à ces flux.

Mandelbrot explique que pour qu'un code soit performant, il faut que les signaux les plus coûteux soient en même temps les plus rares, sans pour autant disparaître des messages : il s'agit de la loi dite « dynamique » de Shannon. Il se trouve que le code le plus efficace est obtenu justement lorsque la fréquence d'utilisation des signaux suit la loi de Zipf-Pareto-Mandelbrot.

L'interprétation de Mandelbrot peut être facilement transposée aux communautés d'espèces. Il suffit de supposer que chaque espèce de la communauté possède un coût (dans cette première interprétation, Mandelbrot ne définit pas vraiment la nature de ce coût). Dans ce cas, la communauté qui parvient à optimiser ses propriétés de régulation de stabilité (faisant intervenir les interactions entre espèces) est celle dont la distribution d'abondance (ou de manière équivalente dont la distribution de fréquence) suit la loi de Pareto.

Cependant, Mandelbrot souligne le fait que ce modèle n'est applicable qu'à certaine échelle spatio-temporelle. En effet, un écosystème peut être parvenu à optimiser ses flux énergétiques et à s'être stabiliser, mais si l'on se place à une échelle plus petite et que l'on considère par exemple un sous-habitat et une sous-communauté rien s'assure, *a priori*, que l'on y retrouve une telle optimisation.

...ou l'on reparle de linguistique

Cette deuxième interprétation nous permet d'appréhender de manière plus précise la notion de « coût » d'une espèce.

Mandelbrot se rapporte en fait à la linguistique en étudiant l'apparition des mots dans un langage. Cette apparition est fonction d'une plus ou moins grande exigence pour un mot donné relativement à des conditions préalables. L'interprétation que propose Mandelbrot est facilement transposable à l'écologie. On étudie, dans ce cas, l'apparition de nouvelle espèce dans une communauté en fonction par exemple des conditions physico-chimiques ou biologiques du biotope considéré.

Mandelbrot considère qu'une espèce généraliste ou ubiquiste, peu exigeante vis-à-vis des conditions environnementales apparaîtra très tôt dans la communauté et

sera très abondante. En pratique ces espèces sont les espèces pionnières, opportunistes. Ce sont des espèces robustes à stratégie démographique r dans le sens où elles se reproduisent et croissent rapidement, et ont une espérance de vie plus faible que les espèces à stratégie K . Lorsque ces espèces ont suffisamment transformé le milieu, les conditions nécessaires à l'apparition d'espèces plus rares et plus spécialisées peuvent être réunies.

Nous pouvons formaliser cet aspect en terme probabiliste. Supposons qu'un premier facteur environnemental (A) puisse se présenter sous plusieurs formes notées (a_1, a_2, \dots) . Supposons également que parmi ces différentes formes, une seule configuration permet l'apparition de la première espèce dans la communauté. Dans ce cas, la probabilité d'apparition de S_1 est $p(S_1) = p(a_1) \times p(\frac{S_1}{a_1})$ où $p(a_1)$ est la probabilité que le premier facteur environnemental (A) soit dans la configuration a_1 .

Considérons maintenant un deuxième facteur environnemental (B) et supposons que ce facteur puisse exister sous différentes configurations que l'on note (b_1, b_2, \dots) . Si pour apparaître, l'espèce S_2 a besoin que a_1 et que b_2 soient réalisées par exemple, alors sa probabilité d'apparition vaut $p(S_2) = p(a_1) \times p(b_2) \times p(\frac{S_2}{a_1 \text{ et } b_2})$.

On remarque que $p(S_2) < p(S_1)$. On voit ainsi que les conditions préalables nécessaires à l'apparition de S_2 sont plus exigeantes que pour S_1 .

On obtient en itérant le processus une liste d'espèces de plus en plus rares (car ayant une probabilité d'apparition de plus en plus faible) que l'on retrouvera dans la communauté avec une probabilité $p(S_i)$.

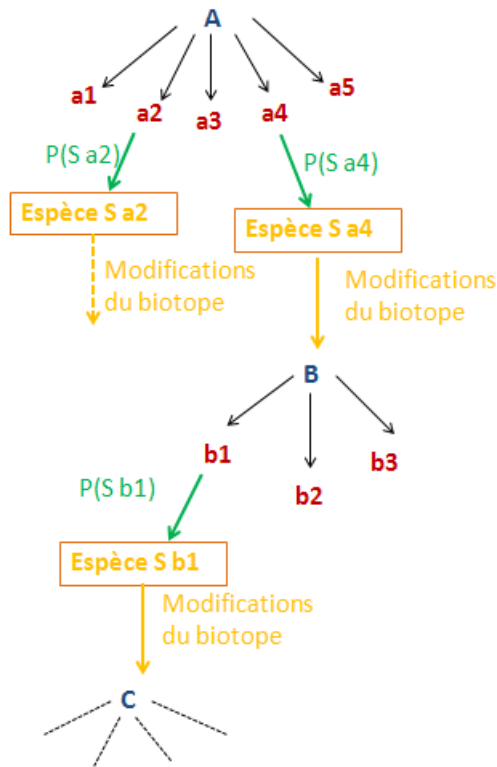


FIGURE 5.2.8: Schéma montrant l'évolution du biotope et apparition d'espèces nouvelles

Mandelbrot démontre alors que la probabilité d'apparition de la r -ième espèce de cette suite est justement de la forme

$$p(S_r) = K \times (r + \beta)^{-\gamma}$$

Ce dernier interprète le paramètre β comme étant le nombre moyen de configurations possibles pour les facteurs environnementaux. β rend donc compte de la diversité du biotope. Le paramètre γ est lié à la probabilité conditionnelle $p(S_r/a_i, b_j, \dots)$. Il caractérise la prévisibilité du système. Enfin, le dernier paramètre K est choisi de telle sorte que :

$$\sum_{r=1}^S p(S_r) = 1$$

où S est le nombre total d'espèces dans la liste (S_1, S_2, \dots) .

Mandelbrot explique que le coût d'une espèce renvoie «au temps d'évolution nécessaire de l'écosystème pour que les conditions préalables à son apparition puissent se réaliser. Le caractère "improbable *a priori*" de l'apparition d'une espèce, donc très exactement son contenu en information et sa contribution à la diversité, sont liés à la conjonction des facteurs qui ont permis son apparition».

de la dimension fractale de la biomasse

Cette troisième interprétation a été proposée par Frontier et repose également sur la théorie des fractales [Frontier 94]. Contrairement à l'interprétation donnée par Mandelbrot, on ne se place pas nécessairement dans un contexte de facilitation : l'espèce S_1 apparaît puis fait suffisamment évoluer le milieu pour autoriser l'apparition d'une autre espèce plus rare. . . .

Dans l'interprétation de Frontier, la distribution d'abondance entre les espèces obéit à la règle suivante : une espèce donnée est suivie, en moyenne, par K autres espèces (on précise ici «en moyenne» car, comme nous allons le détailler un peu plus loin, K n'est pas forcément un nombre entier), ces K espèces étant k fois plus rares que l'espèce de départ.

De plus, K et k sont reliés par la relation suivante : $K = k^d$ où d est un nombre positif. De cette manière, la distribution d'abondance dans la communauté se fait de manière fractale. Elle est en effet semblable à la construction d'un objet fractal car, à chaque étape, le motif de référence est répété K fois et est k fois plus petit que le précédent, où d est la dimension fractale, qui représente le degré d'occupation de l'espace par l'objet considéré.

K est un entier

Pour l'instant, considérons que K est un nombre entier. Il est possible de suivre l'évolution à chaque itération de la communauté étudiée en utilisant par exemple le tableau suivant.

TABLE 5.1: Évolution de la communauté étudiée à chaque itération

Itération	Nombre N_j d'espèces à l'étape j	Fréquence F_j des espèces considérées à l'étape j
		A
1	1	$A.k^{-1}$
2	K	$A.k^{-2}$
3	K^2	$A.k^{-3}$
.	.	.
.	.	.
.	.	.
j	K^j	$A.k^{-j}$
.	.	.
.	.	.

Dans ce tableau, A représente une quantité de départ arbitraire. Si k est fixé, on choisit A de telle sorte que $\sum_{j=1}^{\infty} F_j = 1$.

On se souvient que, dans un diagramme rang-fréquence, le rang r d'une espèce s'identifie au nombre d'espèces de fréquence supérieure ou égale à la fréquence de cette espèce. On observe dans le tableau précédent que toutes les espèces apparues à la j-ième étape possèdent la même fréquence F_j , elles ont donc le même rang r_j dans le classement des espèces par ordre décroissant de fréquence ou bien, on affecte arbitrairement à ces espèces les rangs de $[r_{j-1} + 1]$ à r_j .

On a donc à une étape j donnée que

$$r_j = \sum_{i=1}^j N_i = \sum_{i=0}^{j-1} K^i = \frac{K^j - 1}{K - 1} \dots$$

où N_i représente le nombre d'espèces apparues à l'étape i.

D'autre part, on a

$$F_j = A.k^{-j}$$

d'où

$$k^j = \frac{A}{F_j}$$

Frontier démontre que la distribution de fréquences des espèces de la communauté en fonction de leur rang r suit une loi de Mandelbrot.

Posons $\beta = \frac{1}{K-1}$ et $\gamma = \frac{1}{d}$. On a alors, à une étape j, que

$$r_j = \beta \times K^j - \beta$$

On obtient

$$r_j + \beta = \beta \times K^j = \beta \times k^{d \cdot j} = \beta \times \left(\frac{A}{F_j}\right)^d$$

soit

$$(r_j + \beta)^{\frac{1}{d}} = \beta^{\frac{1}{d}} \times A \times F_j^{-1}$$

Comme $\gamma = \frac{1}{d}$, finalement

$$F_j = \beta^\gamma \times A \times (r_j + \beta)^{-\gamma}$$

Puisque, nous avons affecté à toutes les espèces apparues à l'étape j le même rang r_j .

De ce fait, on retrouve la loi de Mandelbrot :

$$F_r = F_0 \times (r + \beta)^{-\gamma}$$

où on a posé $F_0 = \beta^\gamma \cdot A$.

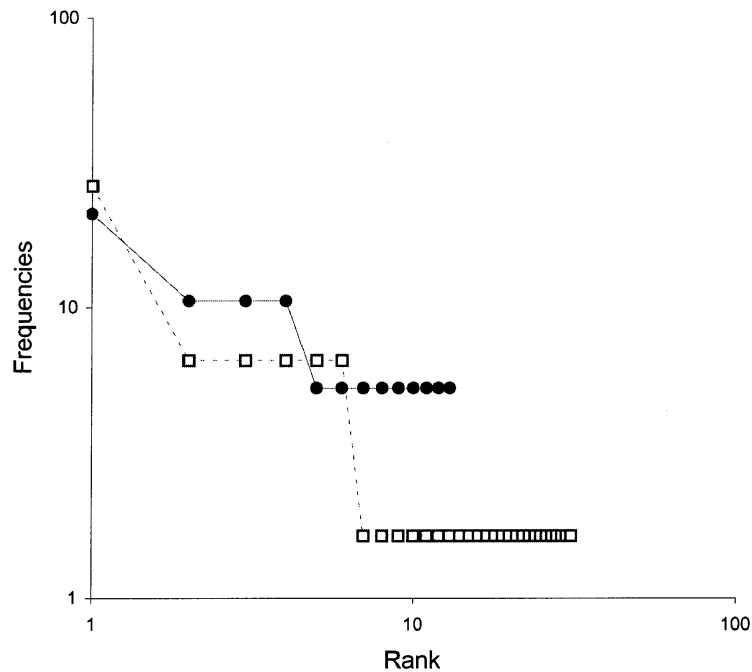


FIGURE 5.2.9: Diagrammes rang-fréquence obtenus avec une communauté de 13 espèces, $K=3$, $k=2$ pour la courbe avec les cercles, et avec une communauté de 31 espèces, $K=5$ et $k=4$ pour la courbe avec les carrés [Mouillot 00]

K n'est plus nécessairement un entier

Toutefois, que se passe-t-il lorsque K n'est plus un entier mais un réel positif quelconque ?

Dans ce cas, le modèle fractal de la distribution d'abondance entre les espèces ne peut plus être représenté par un arbre fractal comme c'était le cas lorsque K était entier. En effet, à chaque étape de la succession, il apparaît un nombre non fini d'espèces plus rares ; par exemple, on dira que 1,2 espèces succèdent à une espèce donnée. Nous sommes alors amenés à appréhender ce modèle d'un point de vue essentiellement stochastique. Nous verrons, par ailleurs, que les diagrammes rang-fréquence obtenus dans ce cas approchent de manière plus précise (que lorsque K est entier) les distributions d'abondance des communautés échantillonnées.

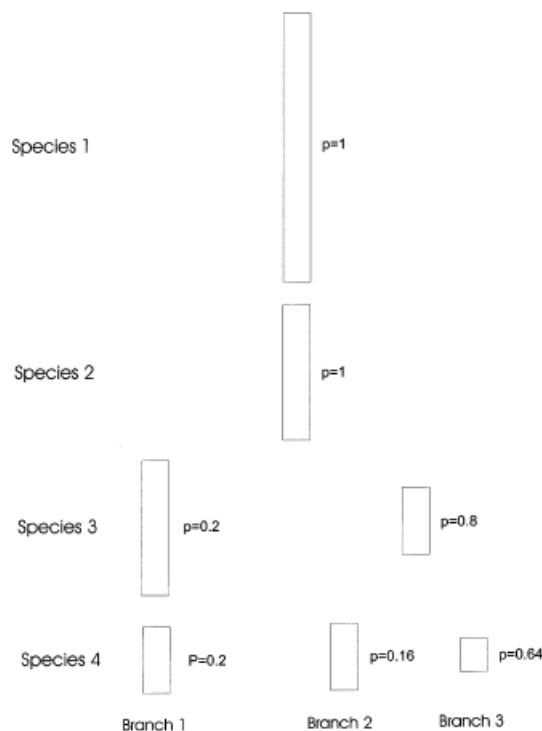


FIGURE 5.2.10: Graphique représentant l'abondance des espèces. L'aire de chaque rectangle représente l'abondance d'une des quatre premières espèces de la communauté selon le modèle fractal avec $K=1,2$ et $k=2$.

On voit que la première espèce apparaît à la première étape avec une probabilité de 1. Il en est de même pour la seconde espèce en ce qui concerne la deuxième étape. Par contre, la troisième espèce apparaît soit à la deuxième étape avec une probabilité de 0.2, soit à la troisième avec une probabilité de 0.8. Quant à la quatrième espèce, la situation est plus complexe comme le montre la figure 5210 extraite de [Mouillot 00].

Dans la suite, on notera A_i l'abondance de la i -ième espèce et $X_{i,j}$ la variable aléatoire qui représente le rang de la i -ième espèce de la communauté à la j -ième étape du processus (on considère que la 0-ième étape est celle où il n'y a qu'un individu dans la communauté, cet individu étant succédé de K individus à l'étape 1).

En particulier, on remarque que si $K \geq 2$ alors $p(X_{2,1}=1)=1$ et $p(X_{3,1}=2)=1$.

Par contre, si K est compris entre 1 et 2 strictement, alors on a $p(X_{2,1}=1)=1$ mais $p(X_{3,1}=2) \neq 1$.

Il est possible de montrer que $p(X_{3,1}=2) = K - \text{int}(K)$.

On déduit de cette relation que $p(X_{3,2}=1)=1-p(X_{3,1}=2)= \text{int}(K) +1 -K$.

D'autre part, si $X_{3,1}=2$ (c'est-à-dire si la troisième espèce apparaît à la première étape du processus), alors $A_3 = A_1/k$ (il y a k fois moins d'individus de l'espèce 1 que de l'espèce 3).

Par contre, si $X_{3,2} = 1$ (si la troisième espèce n'apparaît pas lors de la première étape mais lors de la deuxième) alors on a $A_3 = A_1/k^2$ (il y a k^2 fois moins d'individus de la première espèce que de la troisième).

Ainsi, on a

$$A_3 = \frac{A_1}{k} \times p(X_{3,1} = 2) + \frac{A_1}{k^2} \times p(X_{3,2} = 1) \quad (5.2.1)$$

Essayons désormais de généraliser l'équation obtenue à la i -ème espèce de la communauté et à la j -ième étape du processus d'accumulation. Tout d'abord, comme dans le cas où K était un nombre entier, à chaque étape j , on compte en moyenne K^j nouveaux individus.

Soit une étape j fixée du processus. Intéressons-nous, dans un premier temps, à la probabilité que la i -ème espèce soit la première espèce à apparaître lors de cette j -ième étape. Dans ce cas, il y a deux possibilités pour l'espèce $(i-1)$:

- Soit l'espèce $(i-1)$ est venue saturer le palier $(j-1)$ (c'est-à-dire que l'espèce $(i-1)$ est la $[\text{int}(K^{j-1})+1]$ -ième espèce de la $(j-1)$ -ième étape où $\text{int}(K^{j-1})+1 > K^{j-1}$ si K non entier)
- Soit l'espèce $(i-1)$ n'a pas saturé le palier $(j-1)$ (c'est-à-dire que l'espèce $(i-1)$ est la $[\text{int}(K^{j-1})]$ -ième espèce de la $(j-1)$ -ième étape où $\text{int}(K^{j-1}) < K^{j-1}$.

Ce raisonnement rapide nous permet de comprendre pourquoi on peut écrire que :

$$p(X_{i,j} = 1) = p(X_{i-1,j-1} = 1+\text{int}(K^{j-1})) + (\text{int}(K^{j-1})+1 - K^{j-1}) \times p(X_{i-1,j-1} = \text{int}(K^{j-1}))$$

Puis, examinons la probabilité que la i -ème espèce soit la dernière espèce de la j -ième étape. En d'autres termes, combien vaut $p(X_{i,j} = \text{int}(K^j) + 1)$?

On remarque que la $(i-1)$ -ième espèce appartient également à la j -ième étape du processus.

On démontre alors que

$$p(X_{i,j} = \text{int}(K^j) + 1) = (K^j - \text{int}(K^j)) \times p(X_{i-1,j} = \text{int}(K^j))$$

Enfin, considérons la probabilité que l'espèce i appartienne à la j -ième étape sans pour autant être la première ou la dernière espèce de cette étape.

Dans ce cas, on voit que

$$p(X_{i,j} = n) = p(X_{i-1,j} = n - 1)$$

où $n > 1$.

Par récurrence, on a d'ailleurs :

$$p(X_{i,j} = n) = p(X_{i-(n-1),j} = 1)$$

D'après ce qui précède, généralisons l'équation (1) donnant l'abondance de la troisième espèce à A_i , abondance de la i -ème espèce :

$$A_i = \sum_{j=1}^N \sum_{n=1}^{\text{int}(K^j)+1} \frac{A_1}{k^j} \times p(X_{i,j} = n) = \left(\sum_{j=1}^N \frac{A_1}{k^j} \right) \times \left(\sum_{n=1}^{\text{int}(K^j)+1} p(X_{i,j} = n) \right) \quad (5.2.2)$$

Les différentes courbes représentent les différentes possibilités pour la troisième espèce d'apparaître soit à la deuxième, soit à la troisième étape, et pour la quatrième espèce soit d'apparaître à la troisième, soit à la quatrième étape [Mouillot 00].

Considérons une espèce i_0 de la liste d'espèces. Il est alors possible de trouver un j_0 tel que

$$\sum_{j=0}^{j_0-1} K^j < i_0 \leq \sum_{j=1}^{j_0} K^j$$

, ce qui signifie qu'il est possible de trouver une étape j_0 telle que l'espèce i_0 apparaisse presque sûrement à cette étape, ou bien en d'autres termes telle que

$$\sum_{k=1}^{K^{j_0}} p(X_{i_0,j_0} = k) = 1$$

On utilise ici le fait que quelque soit j on a $\text{int}(K^j) = K^j$ (k étant entier).

De ce fait, l'équation (2) devient

$$A_{i_0} = \frac{A_1}{k^{i_0}} \times 1 = \frac{A_1}{k^{i_0}}$$

En utilisant la relation $K = k^d$ dans l'expression précédente, on retrouve, après calcul, la distribution de Mandelbrot.

Complexité et succession écologique

Par analogie avec l'optimisation des coûts, la distribution de Zipf-Pareto-Mandelbrot correspondrait à l'étude des écosystèmes matures et complexes. Comme nous

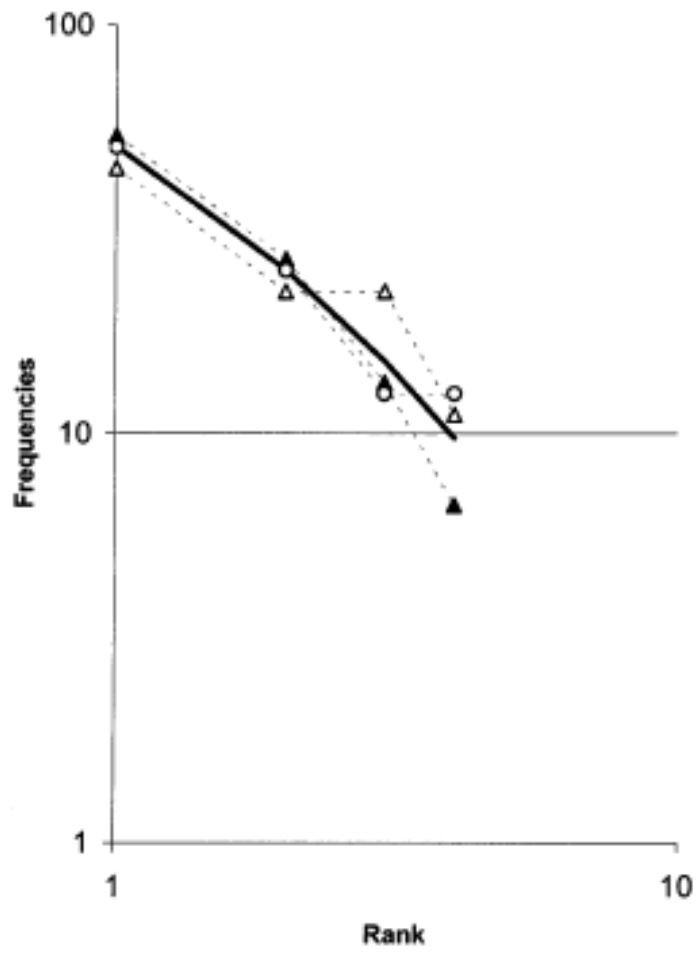


FIGURE 5.2.11: Diagramme rang-fréquence obtenu pour une communauté de quatre espèces avec $K=1,2$, $k=2$.

l'avons détaillé, ce modèle est issu d'une théorie de la gestion de l'information à l'intérieur d'un système complexe. Le signal est caractérisé par son « coût » et par sa valeur informative qui est plus ou moins liée à sa fréquence d'apparition. Ainsi, plus un signal est rare, plus il est susceptible de contenir des informations. C'est Wilson, en 1991, qui donne une première interprétation [Wilson 91]. Pour lui, la présence d'une espèce dans une communauté, est tributaire des conditions physiques et de la présence d'autres espèces précédentes. Ainsi, les espèces les plus tardives dans la succession ont un coût plus élevé contrairement aux espèces pionnières qui ne requièrent que peu de conditions préalables avant l'installation. Wilson donne une interprétation écologique des coefficients γ et β qui interviennent dans la loi de distribution de Mandelbrot. β représente la diversité de l'environnement et γ la prédictibilité de l'écosystème, à savoir la probabilité moyenne d'apparition d'une espèce. On retrouve là, les caractéristiques des communautés dites complexes ou matures. Les distributions ZPM, ne sont rencontrées que dans ces types d'écosystèmes plus évolués. Ces écosystèmes se caractérisent par une grande diversité (richesse en information) ainsi que d'une forte résilience et une durabilité sur le long terme.

Dans ce cadre, la résilience est la vitesse à laquelle un écosystème, une population d'espèce retrouve son état antérieur avant une perturbation. L'utilisation des ressources dans ces systèmes y est très efficace voire quasi-optimale car il y a peu de perte d'énergie [Bashkirov 00]. Si on se réfère à la théorie des successions écologiques de Clements (1916) [Clements 16], ces écosystèmes sont très proches du stade climacique.

5.3 Applications à 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire

5.3.1 Les données floristiques

19 habitats génériques ont été analysés car l'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels se fait au niveau de l'habitat générique et par région biogéographique selon l'article 17 de la DHFF. Cependant, il faut garder à l'esprit que de fortes variations écologiques peuvent être observées entre différents habitats élémentaires d'un même habitat générique défini par le manuel d'interprétation des habitats naturels [Commission 07] .

Par exemple, sont rangés sous le code EUR27 9130, des hêtraies continentales collinéennes relevant du *Deschampsio cespitosae-Fagetum sylvaticae* (Rameau 1994) Boeuf 2007 et des hêtraies sapinières acidiphiles relevant du *Festuco altissimae-Abietetum albae* (Moor 1952) Hubert 1986. Ainsi, les habitats pris en compte pour définir les listes d'« espèces typiques » ne seraient pertinents qu'à l'échelle de l'ha-

bitat élémentaire d'après les cahiers d'habitats forestiers. Cependant dans le cadre du rapportage au titre de l'article 17 et devant l'impossibilité de disposer de suffisamment de relevés phytosociologiques, nous avons choisi d'établir ces listes au niveau des habitats génériques.

Les relevés phytosociologiques ont été extraits des bases de données phytoécologiques EcoPlant (Gegout et al. 2005) et floristique de SOPHY (Brisse et al. 1995) et des données fournies par le Conservatoire botanique national de Franche-Comté. Au total 8208 relevés ont été utilisés (Tableau 52).

TABLE 5.2: Nombre de relevés phytosociologiques des 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire français analysées par domaine biogéographique

Habitat (EUR27)	Domaine biogéographique				Total
	ALP	ATL	CON	MED	
9110	48	-	663	-	711
9120	171	675	316	-	1162
9130	149	660	1523	-	2332
9140	32	-	70	-	102
9150	207	36	89	143	476
9160	-	31	326	-	357
9170	-	-	62	-	62
9180	323	22	163	-	508
9190	-	39	30	-	69
91D0	-	-	37	-	37
91E0	18	99	356	18	491
91F0	-	18	88	-	106
9230	82	304	-	21	407
9260	102	17	78	97	294
92A0	-	-	-	123	123
9340	-	33	-	63	96
9410	305	-	120	-	425
9420	101	-	-	-	101
9430	330	-	17	-	347
Total	1868	1934	3941	465	8208

5.3.2 Création des « métacommunautés »

Les relevés ont été sommés comme si leurs surfaces cumulées avaient été échantillonnées en une seule fois. Tous les relevés disponibles ont été utilisés quelque soit leurs dates de réalisation. Ces dernières s'échelonnent de 1924 à 2008. La

moyenne des dates de réalisation est égale à 1983. 50% des relevés ont été réalisés avant 1986, c'est à dire avant l'influence du réchauffement climatique sur la flore forestière française [Bertrand 11b, Lenoir 08](Fig. 531). L'écart inter-quartile est compris entre 1974 et 1994.

Cette opération conduit, par domaine biogéographique, à la création de « méta-communautés » par habitat générique.

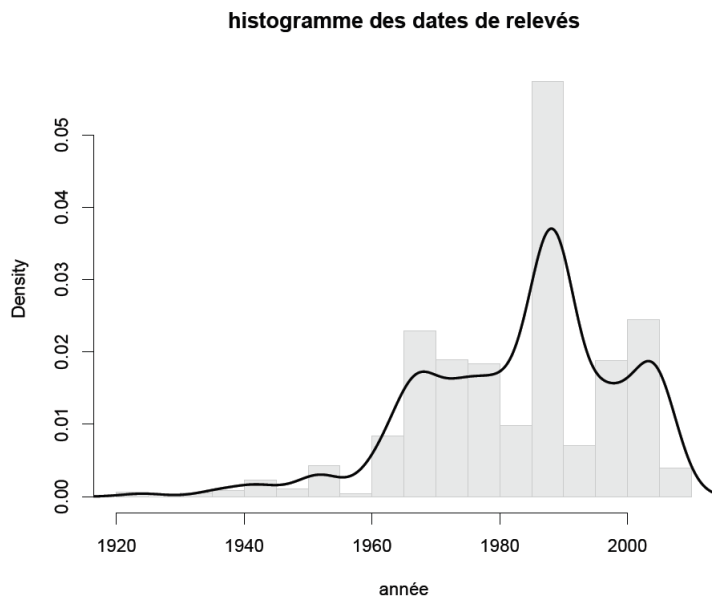


FIGURE 5.3.1: Histogramme des dates des relevés floristiques utilisés dans les analyses sur l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire

Pour sommer les relevés correspondant au même habitat générique, la formule du coefficient de recouvrement a été employée [Géhu 06]. Le calcul du coefficient de recouvrement d'une espèce dans un tableau phytosociologique détaillé est fondé sur la notion de quantité moyenne (Tableau 5.3). Celle-ci correspond à la fraction exprimée en pourcentage de la surface recouverte en moyenne par une espèce, représentée dans un relevé par son coefficient d'abondance-dominance.

Afin d'éviter à la fois tout biais lié au choix des relevés et d'augmenter la précision des estimations faites sur les abondances et par conséquent le rang des espèces, un tirage aléatoire de 1000 répétitions avec remise (bootstrap) a été réalisé par habitat et par domaine biogéographique. Un script sous R a été mise au point à cet effet (tcov) et plusieurs conversions ont été testées au cours des analyses (Tab. 5.4). C'est la conversion de Géhu qui a été retenue dans la suite des analyses.

Ces métarelevés représentent en quelque sorte des métacommunautés au sens de

TABLE 5.3: Coefficient de conversion des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet en quantité moyenne de recouvrement (d'après [Van der Maarel 79])

	Tüxen	Braun-Blanquet	Géhu	Van der Maarel
r, +	0,1	0,1	0,2	2
1	2,5	5	2,5	3
2	15	17,5	15	5
3	37,5	37,5	37,5	7
4	62,5	62,5	62,5	8
5	87,5	87,5	87,5	9

Hubbell (2001), c'est à dire des communautés en réseau qui expriment les notions d'équilibres mutation-dérive et migration-dérive dans le champ de l'écologie. Mais dans ce cas, les types d'allèles sont des espèces et le taux de mutation est un taux de spéciation. La métacommunauté est un pool d'individus fermé à grande échelle de temps et d'espace, où l'équilibre spéciation-dérive est exprimé. Les communautés au sein de la métacommunautés connaissent une dynamique interne marquée par une dérive locale et par des événements de migration depuis l'extérieur : on y exprime un équilibre migration dérive. Le modèle est neutre car toutes les espèces sont identiques (Munoz 2006).

TABLE 5.4: Matrice de corrélations entre les abondances médianes des espèces selon les différents coefficient de conversion pour 1000 répétitions (même résultat pour 100 répétitions) pour les habitats du 9110 ATL et 9130 CON

	Tüxen	Braun-Blanquet	Géhu	Van der Maarel
Tüxen	1			
Braun-Blanquet	0.99	1		
Géhu	0.99	0.99	1	
Van der Maarel	0.91	0.91	0.92	1

5.3.3 Calcul des indices de diversité

5.3.3.1 Détermination du nombre d'espèces dans une communauté

Compter le nombre d'espèces présentes dans un échantillon est la manière la plus intuitive de caractériser la richesse de ce dernier. Toutefois, mettre en avant un nombre d'espèces S présent dans une communauté n'a pas de sens dans l'absolu.

En effet, le nombre d'espèces doit être donné relativement à une aire d'échantillonnage. Théoriquement, on peut définir une aire minimale qui représente la surface nécessaire la plus petite possible pour parvenir à échantillonner l'ensemble des espèces composant une communauté. Cependant, dans les faits, on observe que le nombre d'espèces échantillonnées ne cesse d'augmenter lorsque l'aire d'échantillonnage augmente. En d'autres termes l'expérience montre qu'il est inutile d'échantillonner sur une surface immensément grande puisque de nouvelles espèces seront de toute façon rencontrées.

Par contre, il peut être intéressant d'étudier la manière dont évolue le nombre d'espèces en fonction de l'augmentation de la surface d'échantillonnage : construire une courbe aire-espèces (SAR : Species Area Relationship). Dans certains cas, le nombre d'individus inventoriés est proportionnel à l'aire d'échantillonnage. Le résultat est donc inchangé si on utilise plutôt une loi donnant le nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus recensés. Enfin, une autre possibilité est de considérer l'aire d'échantillonnage comme constante et d'étudier le nombre d'espèces dans cet échantillonnage. Dans ce dernier cas, on étudie la diversité α dans un habitat fixé.

5.3.3.2 L'indice de biodiversité de Simpson (1949) ou Gini-Simpson

L'indice de Simpson est la probabilité que deux individus i_1 et i_2 tirés au hasard dans une communauté appartiennent à la même espèce. Il vaut

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

où S est le nombre d'espèce dans la communauté et p_i est la probabilité qu'un individu «tiré» au hasard dans l'échantillon appartienne à l'espèce i .

L'indice de Simpson mesure à la fois la richesse de la communauté puisque il y a sommation sur le nombre d'espèces (D est d'ailleurs égal à 1 si le nombre d'espèce est infini), mais il mesure également l'équitabilité grâce à l'utilisation des probabilités p_i .

Deux autres formes de l'indice de Simpson peuvent être utilisées :

1. la probabilité que deux individus pris aléatoirement appartiennent à la même espèce, l'indice est alors égal à $D=1-E$ soit $1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$.
2. On peut également avoir recours à l'indice $D = \frac{1}{S}$.

5.3.3.3 L'indice de Shannon-Weaver

L'indice de Shannon provient de la théorie de l'information [Shannon 48]. Il est défini de la manière suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln(p_i)$$

où p_i est la probabilité qu'un individu choisi au hasard dans la communauté appartienne à l'espèce i et S est le nombre d'espèces dans la communauté.

Si le nombre d'individu dans la communauté est suffisamment élevé, on peut supposer que le nombre d'individus qui appartiennent à l'espèce i est égal à $n \times p_i$. Dans ce cas, il est simple de montrer que le nombre total des listes d'individus respectant cette distribution est égal à $L = \frac{n!}{\sum_{i=1}^S (n \times p_i)!}$.

On remarque que $H' = \ln(L)/n$. H' représente, en quelque sorte, l'information apportée par la communauté. Contrairement à l'indice de Simpson, cet indice donne de l'importance aux espèces rares. En effet, l'observation d'une espèce rare, lors d'un échantillonnage par exemple, va apporter relativement plus d'information sur la communauté que l'observation d'une espèce dominante.

L'indice de Shannon est maximal lorsque la probabilité p_i ne dépend pas de l'espèce considérée et est égale à $1/S$. Dans ce cas, on aura $H' = H'_{max} = \ln(S)$. Pielou a développé un indice d'équitabilité, noté J qui est égal à : $J = \frac{H'}{H'_{max}}$.

5.3.3.4 Synthèse

Les indices de diversité retenus dans cette étude sont :

- l'indice S (nombre d'espèces) donne la même importance à toutes les espèces quelque soit leur abondance au sein de la biocénose. Il mesure la richesse spécifique mais ne permet pas de déterminer l'équitabilité.

- H' est l'indice qui accorde la même importance à tous les individus. Adapté au problème des écologues qui s'intéresse à l'ensemble des interactions possibles entre les espèces et permet de mesurer à la fois la richesse spécifique et l'équitabilité au sens de Pielou (J).

- D , indice de Simpson, permet également une mesure de la richesse et de l'équitabilité. Toutefois, il donne une faible importance aux espèces rares de la communauté car il ne s'intéresse qu'au lien entre couples d'individus.

Les fonctions `specnumber` et `diversity` du package `Vegan` (<http://vegan.r-forge.r-project.org/>) ont été respectivement utilisées pour calculer ces quatre indices.

5.3.4 Obtention de la liste des espèces typiques

Pour chacun des 1000 métarelevés, l'indice de Gini-Lorenz a été calculé et la courbe de Gini-Lorenz a été réalisée [SCHEEL-YBERT 98]. Cet indice moyen nous a permis de choisir le nombre d'espèces à retenir qui est égal à : 1-indice de Gini-Lorenz.

Puis, les espèces typiques retenues ont été représentées sous la forme d'un histogramme horizontal, assorti d'un intervalle de confiance à 95% pour la moyenne des abondances relatives de chaque espèce (cf. Annexe I).

Les analyses ont été réalisées sous R© avec un script dédié au calcul de l'indice de Gini-Lorenz et l'obtention des sorties graphiques des courbes de Gini-Lorenz et de la liste des espèces typiques.

5.3.5 Ajustement des modèles de distribution d'abondance

Quatre modèles [Wilson 91, Wilson 98] en plus du modèle nul (modèle du « bâton brisé ») ont été ajustés pour la distribution d'abondance des espèces des 19 habitats forestiers retenus.

Il s'agit respectivement des modèles de :

- Motomura dit « de préemption »,
- Preston ou « log-normal »,
- de Zipf et de Zipf-Pareto-Mandelbrot (ZPM).

Pour comparer les cinq ajustements, deux critères ont été utilisés : le critère de déviance et le critère d'Akaike (AIC) qui tend à pénaliser des modèles qui intègreraient trop de paramètres.

Les modèles ont été ajusté d'une part, pour chaque relevé soit 8208 modèles et d'autre part, pour 100 métarelevés générés par habitat et par domaine biogéographique soit un total de 44 ajustements. Dans chaque cas, un histogramme des fréquences de chaque modèle a ensuite été réalisé par habitat et par domaine biogéographique (cf Annexes J1 et J2).

Les analyses ont été réalisées sous R© grâce à un script utilisant le package Vegan et la fonction radfit.

5.4 Résultats et discussions

5.4.1 Diversité spécifique des 19 habitats génériques

A l'échelle des communautés

La richesse spécifique par relevé varie de $10,89 \pm 2,29$ espèces pour le 91D0 à $49,12 \pm 12,35$ espèces pour le 9140 APL (Tab. 5.5).

Richesse, hétérogénéité (Shannon) et dominance (Simpson) sont hautement corrélés entre eux (Tab. 5.6 - $P < 0,001$). C'est pourquoi dans la suite des analyses, nous discuterons d'une part de la richesse spécifique et d'autre part l'équitabilité (indice de Pielou).

Richesse spécifique

La richesse spécifique des habitats du domaine alpin (32,62) est significativement plus élevée que celle du domaine atlantique (21,52) et continental (21,69) et non significativement pour le domaine méditerranéen (27,15) ($F=7,576$, $P < 0,001$, test multiple de comparaison de moyenne de Bonferroni). Pour un domaine biogéographique donné, la nature du type de climax (climatique, stationnel ou édaphique) a un effet significatif ($F=2,186$, $P < 0,05$) mais sans différence significative pris deux à deux.

Equitabilité

L'indice de Pielou varie de $0,47 \pm 0,13$ pour le 9110 ALP et le 9150 MED à $0,71 \pm 0,1$ pour le 9170 CON. Le type de climax a un effet significatif sur l'équitabilité ($F=2,65$, $P < 0,05$) avec respectivement, 0,63 pour les climax édaphiques, 0,59 pour les climax stationnels et 0,58 pour les climax climatiques. Cependant les tests de comparaisons multiples de moyenne ne sont pas significatifs.

A l'échelle des méta-communautés

Le pool spécifique varie de 40 espèces pour le 91D0 CON à plus de 765 espèces pour le 9430 ALP. Avec ce dernier, 2 autres habitats ont un pool supérieur à 500 espèces herbacées, soit le 9130 CON (578) et le 9410 ALP (535). Afin d'avoir une estimation sans biais, des méthodes non-paramétriques ont été développées pour estimer le pool spécifique (Tab 5.7 - méthode de Chao et en annexe K, les courbes de raréfaction).

Ainsi, les habitats du domaine alpin sont significativement plus riches que les autres domaines biogéographiques. Les habitats du domaine atlantique sont eux significativement moins riches.

TABLE 5.5: Diversité spécifique à l'échelle des communautés dans 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire français par domaine biogéographique (moyenne \pm SE)

	Type de climax	Indice de diversité								
		n	Richesse \pm SE		Shannon \pm SE		Pielou \pm SE		Simpson \pm SE	
9110ALP	Climatique	48	28.98	8.98	1.58	0.48	0.47	0.13	0.51	0.19
9110CON	Climatique	663	12.06	5.48	1.26	0.51	0.53	0.2	0.59	0.21
9120ALP	Climatique	171	27.77	9.78	1.77	0.62	0.54	0.16	0.61	0.23
9120ATL	Climatique	675	11.78	4.76	1.43	0.37	0.6	0.12	0.62	0.17
9120CON	Climatique	316	16.0	6.84	1.46	0.46	0.55	0.15	0.63	0.16
9130ALP	Climatique	149	33.36	12.56	2.01	0.47	0.58	0.1	0.77	0.12
9130ATL	Climatique	660	23.75	8.8	1.94	0.44	0.62	0.11	0.78	0.1
9130CON	Climatique	1523	24.85	10.51	1.83	0.51	0.59	0.14	0.76	0.1
9140ALP	Climatique	32	49.12	12.35	2.61	0.36	0.67	0.07	0.87	0.06
9140CON	Climatique	70	32.67	11.48	2.22	0.46	0.65	0.1	0.81	0.09
9150ALP	Stationnel	207	37.99	16.35	2.07	0.52	0.58	0.11	0.76	0.12
9150ATL	Stationnel	36	25.92	8.45	1.85	0.47	0.57	0.11	0.75	0.11
9150CON	Stationnel	89	28.67	8.1	2.03	0.44	0.61	0.12	0.78	0.12
9150MED	Stationnel	143	26.76	8.61	1.52	0.5	0.47	0.14	0.6	0.19
9160ATL	Edaphique	31	30.61	11.39	2.2	0.46	0.65	0.1	0.83	0.1
9160CON	Edaphique	326	31.65	11.41	2.26	0.49	0.67	0.1	0.84	0.08
9170CON	Climatique	62	28.15	12.02	2.31	0.42	0.71	0.1	0.85	0.09
9180ALP	Stationnel	323	32.91	9.99	2.16	0.37	0.62	0.08	0.82	0.08
9180ATL	Stationnel	22	19.82	7.01	1.76	0.53	0.59	0.15	0.75	0.12
9180CON	Stationnel	163	26.01	7.71	2.11	0.39	0.66	0.1	0.8	0.09
9190ATL	Edaphique	39	14.46	6.95	1.53	0.5	0.59	0.13	0.69	0.13
9190CON	Edaphique	30	13.97	4.7	1.67	0.26	0.66	0.11	0.76	0.06
91D0CON	Stationnel	37	10.89	2.29	1.61	0.27	0.68	0.08	0.74	0.08
91E0ALP	Edaphique	18	37.61	11.85	2.5	0.45	0.7	0.12	0.86	0.09
91E0ATL	Edaphique	99	31.22	10.88	2.26	0.51	0.66	0.11	0.83	0.08
91E0CON	Edaphique	356	26.15	10.31	2.12	0.48	0.67	0.11	0.81	0.1
91E0MED	Edaphique	18	38.44	5.7	2.37	0.21	0.65	0.05	0.84	0.04
91F0ATL	Edaphique	18	18.17	6.22	1.64	0.54	0.57	0.16	0.7	0.18
91F0CON	Edaphique	88	24.08	7.43	1.94	0.4	0.62	0.1	0.78	0.09
9230ALP	Climatique	82	32.99	11.8	2.06	0.53	0.6	0.14	0.75	0.14
9230ATL	Climatique	304	22.74	10.58	1.75	0.41	0.58	0.12	0.74	0.13
9230MED	Climatique	21	28.14	10.43	1.6	0.4	0.5	0.15	0.61	0.14
9260ALP	Climatique	102	30.19	12.4	1.87	0.67	0.56	0.17	0.69	0.2
9260ATL	Climatique	17	22.24	12.53	1.86	0.54	0.63	0.11	0.74	0.11
9260CON	Climatique	78	15.1	7.02	1.41	0.49	0.53	0.17	0.61	0.18
9260MED	Climatique	97	23.06	8.32	1.88	0.34	0.62	0.14	0.74	0.11
92A0	Edaphique	123	24.33	11.84	1.53	0.56	0.49	0.14	0.65	0.19
9340ATL	Climatique	33	16.09	5.11	1.55	0.34	0.57	0.1	0.72	0.09
9340MED	Climatique	63	22.22	4.75	1.98	0.26	0.64	0.07	0.78	0.06
9410ALP	Climatique	305	26.86	11.63	1.72	0.52	0.53	0.13	0.7	0.15
9410CON	Climatique	120	17.06	7.96	1.61	0.46	0.58	0.14	0.68	0.14
9420ALP	Climatique	101	24.17	8.14	1.87	0.35	0.6	0.09	0.77	0.08
9430ALP	Climatique	330	29.82	11.83	1.84	0.55	0.56	0.15	0.72	0.14
9430CON	Climatique	17	18.18	4.99	1.54	0.29	0.54	0.1	0.71	0.1

TABLE 5.6: Matrice des corrélations des rangs de Spearman pour les quatre indices de diversité spécifique à l'échelle des communautés

	Richesse	Shannon	Pielou	Simpson
Richesse	1			
Shannon	0.76	1		
Pielou	0.22 NS	0.74	1	
Simpson	0.48	0.65	0.59	1

TABLE 5.7: Pool spécifique observé et estimé (méthode de Chao \pm SE) dans les 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire par domaine biogéographique

	Pool spécifique							
	observé				estimé			
	ALP	ATL	CON	MED	ALP	ATL	CON	MED
9110	168	-	221	-	243 \pm 27		262 \pm 15	
9120	381	191	268	-	516 \pm 34	260 \pm 24	366 \pm 30	
9130	330	321	578	-	448 \pm 36	406 \pm 26	692 \pm 27	
9140	189	-	261	-	253 \pm 24	364 \pm 22		
9150	384	162	282	352	508 \pm 37	232 \pm 23	350 \pm 21	465 \pm 30
9160	-	163	336	-		202 \pm 15	396 \pm 19	
9170	-	-	237	-			340 \pm 33	
9180	397	107	324	-	481 \pm 25	163 \pm 23	381 \pm 17	
9190	-	111	86	-		160 \pm 20	124 \pm 17	
91D0	-	-	40	-			90 \pm 59	
91E0	172	321	426	148	231 \pm 22	401 \pm 23	554 \pm 33	194 \pm 17
91F0	-	91	181	-		132 \pm 19	227 \pm 18	
9230	322	327	-	163	402 \pm 22	423 \pm 27		241 \pm 26
9260	346	126	176	277	413 \pm 18	175 \pm 17	302 \pm 42	
92A0	-	-	-	387				562 \pm 40
9340	-	89	-	126		119 \pm 14		132 \pm 4
9410	535	-	212	-	675 \pm 31		285 \pm 24	
9420	267	-	-	-	341 \pm 22			
9430	765	-	63	-	937 \pm 32		93 \pm 17	

5.4.2 Ajustement des modèles de distribution d'abondance

5.4.2.1 A l'échelle des communautés

Nos modèles s'ajustent à des distributions de Zipf pour tous les habitats analysés, à l'exception du 9180 ATL, du 9190 CON et du 91D0, avec des fréquences variant de 3% pour le 9340 ATL à 81% pour le 9230 MED (Tab. 5.8). 27% des habitats ont plus de 50% des relevés qui s'ajustent à la distribution de ZPM. Il s'agit majoritairement d'habitats du domaine alpin et quelques habitats du domaine méditerranéen. 31% d'habitats s'ajustent à une distribution ZPM mais avec des valeurs ne dépassant pas 20%. Selon Wilson, les coefficients γ et β des distributions de Zipf ou ZPM représentent respectivement la prédictibilité de l'écosystème et la diversité des conditions écologiques. Ce sont des caractéristiques des communautés dites complexes et/ou matures. Dans notre cas, cela signifie que le tapis herbacé représente des communautés végétales saturées et en état d'équilibre dynamique stable. Ces écosystèmes se caractérisent par une grande diversité et richesse (Tab 5.4), ce que nous confirmons effectivement. En moyenne, les habitats concernés en majorité par des modèles de Zipf et ZPM ont des richesses spécifiques supérieures à ceux s'ajustant aux autres types de distribution (Tab. 5.4). Le modèle nul a été ajusté dans 43% des 44 communautés analysées, mais dans de faibles proportions (maximum de 15% pour le 91D0 CON. Le modèle de Motomura a été ajusté dans quasiment tous les types d'habitats à l'exception du 91E0 MED et 9230 MED dans des proportions variant de 1 (9150 ALP) à 65% (91D0 CON). Le modèle de Preston a été très peu ajusté en prenant l'échelle de Géhu, en revanche avec l'échelle de Van der Maarel, les proportions sont très supérieures (cf. Annexe K).

Le nombre de cas où les modèles nuls et de Motomura s'ajustaient en important, ce qui est surprenant car ces modèles sont l'apanage d'écosystèmes pionniers ou paucispécifiques.

5.4.2.2 A l'échelle des méta-communautés

C'est le modèle de Zipf (échelle de Géhu) ou le modèle de Preston (échelle de Van der Maarel) qui s'ajuste dans 100% des cas, à l'exception pour le 9120, du 9130 et du 9410 ALP, 9430 ALP, 91E0, 9150 ATL et MED. Le modèle de Preston s'ajuste souvent très bien avec les données empiriques (Cf. Annexe K). Il peut également refléter les «processus exponentiels» qui existeraient majoritairement dans les communautés et qui conduiraient à cette distribution log-normale [Bell 01]. Il n'est pas étonnant de trouver un tel résultat à l'échelle des métacommunautés puisqu'il s'agit d'une concaténation de plusieurs dizaines voir milliers de relevés qui ont été sélectionnés et qui représentent des forêts le plus souvent matures. Mais également cela vient du fait que la concaténation de relevés augmente nécessairement la richesse spécifique et qu'il est très difficile, voir impossible de décorréler les

TABLE 5.8: Fréquences des modèles de distribution d'abondance ajustés (échelle de Géhu) pour les 19 habitats forestiers d'intérêt communautaire français analysées par domaine biogéographique (en %)

Habitat (EUR27)	Type de climax	Modèle de distribution d'abondance				
		Null	Motomura	Preston	Zipf	Zipf-Mandelbrot
9110 ALP	Climatique	0	6	0	52	42
9110 CON	Climatique	7	37	3	40	13
9120 ALP	Climatique	1	8	2	59	30
9120 ATL	Climatique	7	55	6	14	19
9120 CON	Climatique	3	23	4	52	17
9130 ALP	Climatique	0	7	2	42	48
9130 ATL	Climatique	1	23	8	15	53
9130 CON	Climatique	2	20	5	37	37
9140 ALP	Climatique	0	3	3	31	63
9140 CON	Climatique	0	13	2	53	33
9150 ALP	Stationnel	0	1	6	55	38
9150 ATL	Stationnel	0	8	0	39	53
9150 CON	Stationnel	0	13	4	33	48
9150 MED	Stationnel	0	2	0	75	23
9160 ATL	Edaphique	0	23	0	10	67
9160 CON	Edaphique	3	22	7	17	52
9170 CON	Climatique	10	27	10	8	45
9180 ALP	Stationnel	0	16	2	22	60
9180 ATL	Stationnel	0	41	5	0	54
9180 CON	Stationnel	1	21	4	38	35
9190 ATL	Edaphique	0	54	5	13	28
9190 CON	Edaphique	0	59	14	0	28
91D0 CON	Stationnel	15	65	3	18	0
91E0 ALP	Edaphique	0	17	0	55	28
91E0 ATL	Edaphique	0	9	10	27	53
91E0 CON	Edaphique	6	26	1	28	37
91E0 MED	Edaphique	0	0	0	39	61
91F0 ATL	Edaphique	0	41	0	41	18
91F0 CON	Edaphique	1	11	7	20	61
9230 ALP	Climatique	0	1	6	66	27
9230 ATL	Climatique	0	28	6	28	38
9230 MED	Climatique	0	0	9	81	10
92A0 MED	Edaphique	1	8	0	55	35
9260 ALP	Climatique	0	5	5	65	25
9260 ATL	Climatique	0	23	12	41	23
9260 CON	Climatique	0	22	4	56	18
9260 MED	Climatique	2	3	11	43	40
9340 ATL	Climatique	0	42	6	3	48
9340 MED	Climatique	2	5	6	32	55
9410 ALP	Climatique	0	9	2	43	46
9410 CON	Climatique	5	21	4	44	25
9420 ALP	Climatique	1	24	0	21	54
9430 ALP	Climatique	1	6	5	55	33
9430 CON	Climatique	6	23	0	18	53

effets combinés de l'augmentation de l'échelle spatiale et de la richesse spécifique compte tenu de la relation Aire-espèces [Preston 48, Wilson 98].

5.4.2.3 Lien avec l'état de conservation des habitats

Si pour un habitat donné, la distribution d'abondance des espèces passe d'un modèle de Motomura à Zipf, c'est que l'organisation numérique de la communauté se modifie; et si nous reprenons les hypothèses évoquées dans le chapitre 5.2, la communauté a été affectée par un stress ou une perturbation ou bien encore à changer de stade dynamique.

Nous pourrions donc envisager de faire correspondre pour chaque type de distribution d'abondance un état de conservation de l'habitat comme cela a été fait pour des habitats littoraux ou marins. La distribution d'abondance des espèces pourrait refléter notamment le degré de maturation sylvigénétique [Rameau 87]. Climax stationnels ou édaphique pour le modèle de Motomura ($\chi^2_{0,95} = 0,92$ NS) et de Preston ($\chi^2_{0,95} = 4,89^*$) et climax climatiques pour les modèles de Zipf ($\chi^2_{0,95} = 2,88$ NS) et ZPM ($\chi^2_{0,95} = 4,6^*$). Puis au sein d'un même type d'habitat, la distribution d'abondance pourrait indiquer un certain niveau de perturbation, qui en modifiant l'abondance relative des espèces et la richesse de la communauté, modifie sa structure et son fonctionnement.

Nous proposons donc d'indexer le type de distribution d'abondance à l'état de conservation de la structure et des fonctions de la manière suivante (critères du guide méthodologique de l'Agence européenne de l'environnement [Evans 11]) :

- Si plus 60% des communautés s'ajustent aux modèles nul et/ou de Motomura : Etat défavorable mauvais (U2)
- Si plus de 70% des communautés s'ajustent aux modèles de Zipf et/ou de ZPM et moins de 20% aux modèles nul et/ou de Motomura : Etat favorable (FV)
- Autres cas : Etat défavorable inadéquat (U1)

Par exemple, pour le 91E0 ATL, 9% des communautés s'ajustent à un modèle de Motomura, 10% à un modèle de Preston et 27% restant à un modèle de Zipf. Dans les 9% de relevés s'ajustant au modèle de Motomura, on a pu relever l'abondance d'espèces invasives comme *Impatiens glandulifera* et/ou *Reynoutria japonica* ou bien encore l'abondance de *Pteridium aquilinum* ou la dominance exclusive d'*Alnus glutinosa* : il semble qu'il y ait donc bien un lien entre les modèles de distribution d'abondance et l'état de conservation des habitats.

Nous avons repris les éléments du rapportage de 2006 pour le paramètre EC3 « structure et fonctions et classé les habitats évalués en fonction de la fréquence du type de modèles ajustés. Malheureusement, seulement 19 sur 44 combinaisons habitat X domaine avaient été évalué en 2006. Pour les trois habitats évalués en bon état, la fréquence du modèle Zipf et de ZPM dépasse les 70 %. Pour les 4

habitats évalués dans un état défavorable inadéquat la proportion des modèles nuls et de Motomura dépassent largement les 20% tandis que chute la proportion des modèles de Zipf. Pour les 12 habitats évalués dans un état défavorable mauvais, il est nécessaire de distinguer les habitats riverains (91E0 et 91F0, 92A0) des autres. En effet, ces habitats ont des distributions qui s'ajustent à des modèles de Zipf alors qu'ils ont été évalué défavorablement. Mais à l'échelle des métacommunautés, ce sont des habitats qui présentent des fréquences élevés de modèle de Motomura. Pour les autres habitats, la proportion des modèles nuls et de Motomura peut atteindre 70% (9120 ATL).

D'autres critères structuraux tels que la quantité de très gros bois et de bois mort sont surement à prendre en compte. Nous tenterons d'approfondir au chapitre suivant la recherche de ce lien entre état de conservation et modèle de distribution d'abondance par une validation empirique.

5.4.3 Exemple détaillé pour les hêtraies du *Luzulo-Fagetum* du domaine continental (EUR 27-9110)

La distribution d'abondance des espèces végétales de cet habitat s'ajuste à un modèle de Preston pour 85% et 15% à un modèle de Zipf.

L'indice moyen de Gini-Lorenz est égal à 0,92, c'est à dire qu'à l'échelle des 1000 métacommunautés simulées, la courbe moyenne de Gini-Lorenz est du type 8/92 (Figure 541).

26 espèces ont été retenues comme typiques sur les 221 du pool total. Les dix espèces les plus abondantes sont respectivement par ordre décroissant : *Fagus sylvatica*, *Quercus petraeae*, *Abies alba*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula luzuloides*, *Pteridium aquilinum*, *Picea abies*, *Molinea caerulea*, *Pinus sylvestris*. Ces 10 représentent 75% des abondances cumulées, c'est dire leur importance dans la structure et le fonctionnement de ce type d'écosystème. Parmi ces espèces, 7 sont mentionnées dans le manuel EUR27 (*Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Luzula luzuloides*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Pteridium aquilinum*) et ces espèces sont également des espèces indicatrices des cahiers d'habitats (Bensettiti et al. 2001).

5.5 Perspectives

5.5.1 Limite méthodologique

Comme Géhu l'exprime si justement : “ Si la phytosociologie reste fondée sur la priorité donnée à la composition floristique, elle a abandonné les “ exagérations de la fidélité ” des espèces réparties en caractéristiques de divers ordres au profit de la

TABLE 5.9: Evaluation pour le paramètre « EC3 - Structure & fonctions » des habitats forestiers d'intérêt communautaire français par domaine biogéographique d'après la table de critère basée sur les fréquences des modèles de distribution d'abondance ajustés à l'échelle des communautés. rappel pour mémoire de évaluation 2006 (- = inconnu ou non évalué)

Habitat (EUR27)	Etat de conservation	
	Eval. 2006	Eval. 2013 proposé
9110 ALP	-	FV
9110 CON	U1	U1
9120 ALP	-	FV
9120 ATL	U2	U2
9120 CON	-	U1
9130 ALP	-	FV
9130 ATL	U1	U1
9130 CON	U1	U1
9140 ALP	-	FV
9140 CON	-	FV
9150 ALP	-	FV
9150 ATL	-	FV
9150 CON	-	FV
9150 MED	-	FV
9160 ATL	-	U1
9160 CON	-	U1
9170 CON	FV	U1
9180 ALP	-	FV
9180 ATL	-	U1
9180 CON	-	U1
9190 ATL	-	U1
9190 CON	U1	U1
91D0 CON	U1	U2
91E0 ALP	U2	FV
91E0 ATL	U2	FV
91E0 CON	U2	U1
91E0 MED	U2	FV
91F0 ATL	U2	U1
91F0 CON	U2	FV
9230 ALP	-	FV
9230 ATL	U1	U1
9230 MED	-	FV
92A0 MED	U2	FV
9260 ALP	U2	FV
9260 ATL	U2	U1
9260 CON	U2	U1
9260 MED	U2	FV
9340 ATL	-	U1
9340 MED	FV	FV
9410 ALP	-	FV
9410 CON	-	U1
9420 ALP	-	U1

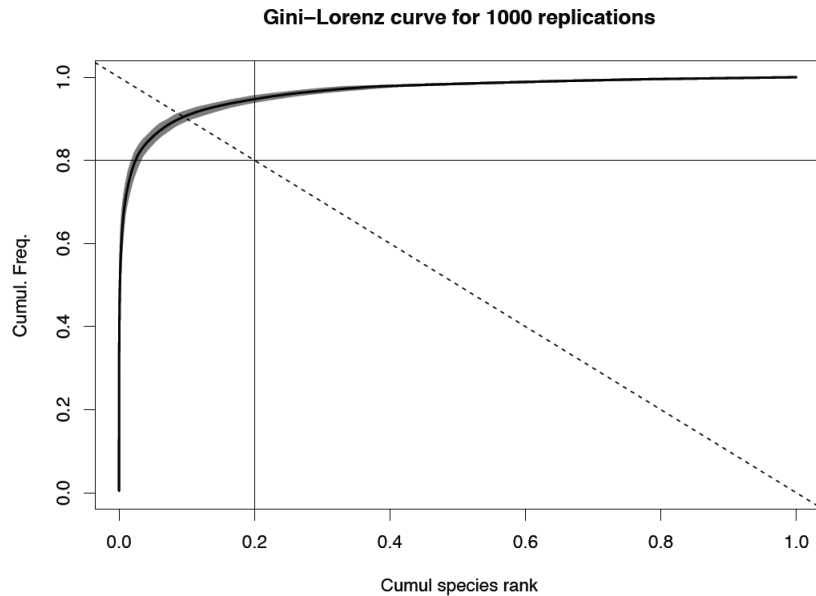


FIGURE 5.4.1: Courbe de Gini-Lorenz (Pareto) pour le 9110 CON (n=1000 simulations)

notion plus réaliste et plus universelle de “ combinaison floristique ” caractéristique ou différentielle. ” Nous pensons que la création de ” métacommunautés ” ne contredit pas ces propos et renforce, compte tenu du grand nombre de relevés et du nombre de répétitions (n=1000), la notion de combinaison floristique. Nous avons choisi pour notre approche un certain type de conversion des coefficients d’abondance-dominance en couvert, à la fois le plus usité et celui qui représente les meilleures corrélations avec la biomasse, l’estimateur le moins biaisé [Moelder 8, Whittaker 65, Wilson 91, Wilson 1]. Nous verrons une application empirique dans le chapitre suivant.

D’autre part, nous avons autant que possible réduit la variance de la date du relevé mais cela n’a pas toujours été possible. Il aurait été intéressant de calibrer les modèles de distribution d’abondance uniquement avec des relevés pour la période 2006-2012. Bien évidemment, le nombre de relevés par habitat générique est très réduit, moins de 100 relevés !. Or, la variabilité des communautés végétales du tapis herbacé des habitats forestiers tempérés est attestée depuis de nombreuses années [Al-Mufti 77]. A cette variabilité temporelle s’ajoute celle du cycle sylvi- cole. De même, il est attesté que la structure et la composition du tapis herbacé sont déterminées par des paramètres d’abondance [Barbier 09] et de composition de la strate arborescente [Auclair 71, Moelder 8]. C’est pourquoi, tous les relevés retenus sont des relevés effectués dans les phases de maturité des peuplements fo-

The 26 typical species of the 9110_CON

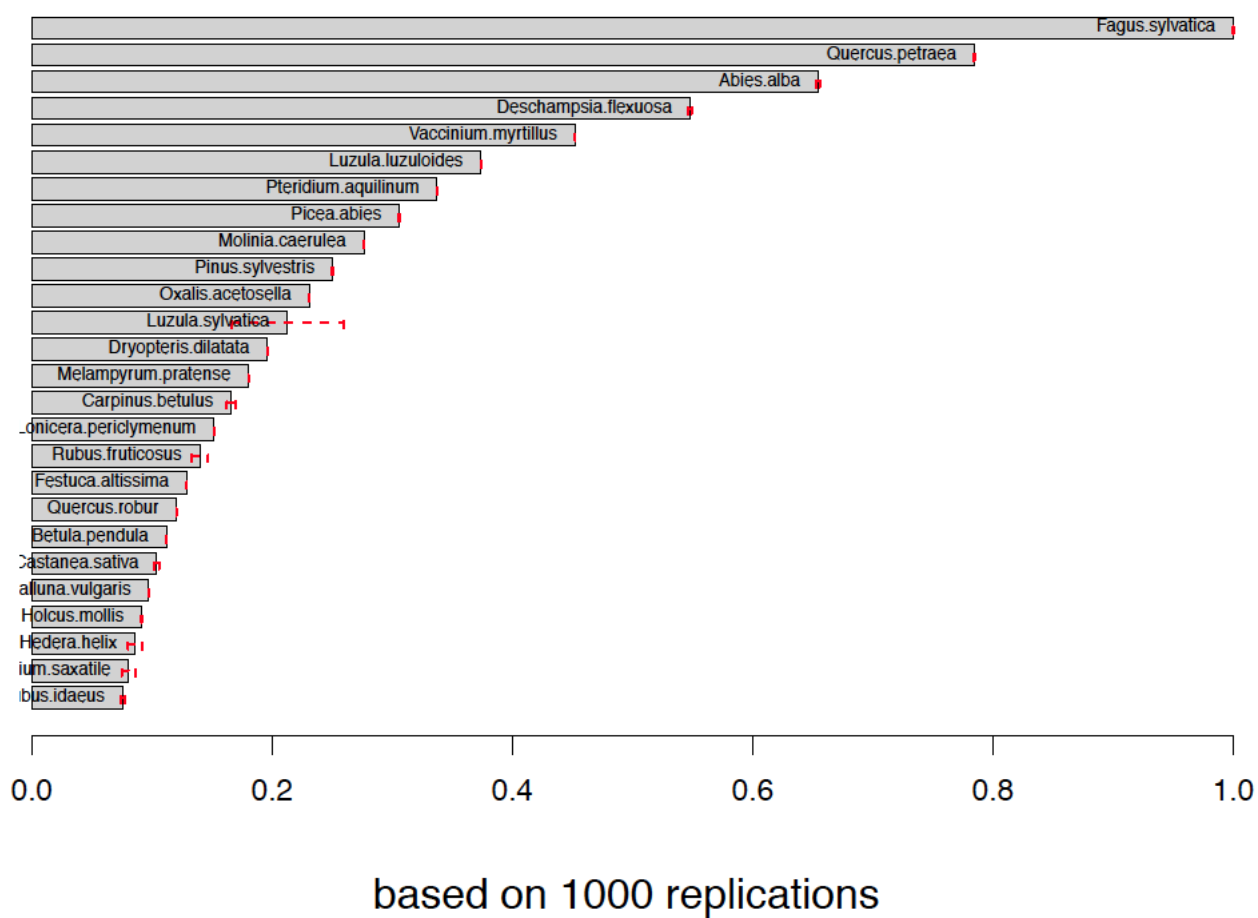


FIGURE 5.4.2: Liste des espèces typiques du 9110 continental

restiers avec des couverts fermés. Ce qui est confirmé par l'ajustement des modèles de distribution d'abondance à des distributions de Zipf ou ZPM.

Ceci étant, des analyses de la variabilité de l'abondance des espèces selon les phases sylviculturales et/ou sylvigénétiques seraient indispensables dans le cadre de la surveillance et la mise en place du futur réseau. Dans ce cas, les modèles de distribution d'abondance ajustés permettraient de suivre dans le temps la structure numérique et fonctionnelle des communautés et de prédire l'état de conservation comme nous avons commencé à le démontrer.

La notion et la définition des listes d'espèces typiques, dans le cadre de la DHFF, doit rapidement aboutir et de façon harmonisée à l'échelle des domaines biogéographiques. D'ores et déjà, les documents de travail indiquent que ces espèces doivent indiquer un état de conservation favorable. La surveillance de l'espèce doit être non-destructive et il doit y avoir une méthodologie documentée. L'espèce doit être facilement identifiable, idéalement par des non experts. L'aspect géographique doit être pris en compte, une « espèce typique » n'a pas besoin d'être présente dans toute l'aire de répartition de l'habitat. Les « espèces typiques » sont susceptibles d'être relativement peu communes, mais toujours assez présentes dans la plupart des sites accueillant l'habitat en question. En se basant sur le rang d'abondance relative des espèces, la probabilité de les observer est nécessairement augmentée.

Enfin, le choix d'« espèces typiques » ne devrait pas être limité aux plantes vasculaires. La prise en compte des autres espèces végétales, notamment la bryoflore, d'autant plus que certaines d'entre elles figurent dans les annexes II, IV et V de la DHFF. Mais des problèmes liés à l'estimation de leur abondance, à leur détermination, souvent affaire de spécialiste limitent leur intégration dans les listes d'espèces typiques. Pourtant, ce sont de bons indicateurs car ces organismes répondent plus rapidement à certains changements environnementaux comme la qualité de l'air, la l'hygrométrie notamment. La prise en compte d'autres taxons, comme la fonge, les cortèges d'oiseaux, d'insectes, de mammifères n'a pas été abordé dans notre étude.

Grâce à notre approche, le nombre d'espèces à retenir par habitat n'est plus arbitraire : il est fonction de la distribution d'abondance de l'ensemble de la communauté. Ceci peu conduire dans certains cas à des listes d'espèces assez longue (e.g. 91F0) et donc peu opérationnel pour la qualification de l'état de conservation à l'échelle des sites.

C'est pourquoi, il est nécessaire d'analyser la place de chacune des espèces dans la communauté en se focalisant sur les plus abondantes ou les plus fonctionnellement indispensable. Enfin, il est nécessaire d'améliorer les connaissances en lien avec les flux de matières, notamment de la matière organique (MO) et son devenir (minéralisation, humification).

5.5.2 Liens avec les groupes fonctionnels

Un écosystème montre une plus grande sensibilité aux variations de la composition spécifique lorsque les groupes fonctionnels ont peu d'espèces. L'extinction locale d'espèces au sein des groupes fonctionnels est souvent suivie par une croissance compensatoire des autres, ce qui conduit à un remplacement de la contribution des espèces disparues au fonctionnement global du groupe. Pour cela, l'accès aux traits d'histoire de vies tel que le mode de pollinisation, le mode de dispersion, le poids des graines, le type de mycorrhization sont des paramètres d'importance. Marage et Maciejewski, en 2011, ont proposé implicitement une perspective fonctionnelle dans le choix des espèces typiques, où ils considèrent mettre un poids supérieur aux espèces plus abondantes et que chacune d'elles vont accomplir un rôle différent dans l'ensemble de l'écosystème. Dans son choix final d'espèces typiques, Maciejewski (2010) a considéré en plus les traits d'histoire de vie de certaines espèces tels que : pollinisation, dissémination, floraison, fructification, type biologique...

Si nous reprenons le cas détaillé des Hêtraies-chênaies à Aspérule odorante et Mélique uniflore du domaine continental (code EUR27 9130), les espèces *Hedera helix*, *Anemone nemorosa*, *Galium odoratum*, *Melica uniflora* sont des espèces typiques de la strate herbacée. Ces espèces se répartissent respectivement dans les groupes fonctionnels n°3, n°5 et n°1. Il n'y a pas d'espèces des groupes 2 et 4 dans cette liste. Les groupes 1, 3 et 5 présentent assez d'espèces importantes pour le fonctionnement de l'écosystème, ainsi que des espèces redondantes. Le groupe 2 est représenté par 5 espèces principalement du genre *Carex*, où l'espèce plus abondante sera *Carex sylvatica*. Par contre, le groupe 4 dispose d'une seule espèce (*Circaea lutetiana*) mais assez redondantes. Cette espèce peut être considéré comme une espèce-clé à suivre pour être la principale et l'unique de son groupe.

En conclusion, une liste préliminaire serait laquelle prendra l'espèce la plus abondante de chaque groupe fonctionnel. Autre considération à prendre en compte dans la formation de cette liste sera l'état de protection des espèces à niveau de la France. Pour cet habitat de 58 espèces il y a 16 espèces qui possèdent un statut de protection tant au niveau départementale que régionale (INPN, 2011).

Les espèces typiques doivent être facilement identifiables. Une attention particulière doit-être donnée aux espèces du genre *Carex* (groupe fonctionnel n°2). Les risques de confusion majeur existe par exemple entre *Carex sylvatica* et *C. strigosa* : *C. sylvatica* fait partie de la liste des espèces typiques pour le 9130 et 91F0 du domaine continental. Or, *C. strigosa* est souvent confondu avec *C. sylvatica* dans les habitats de forêts alluviales. Selon Walker (1992) les groupes avec peu de redondance vont justifier les priorités en matière de conservation.

Le mode de reproduction est capital à considérer pour la connectivité entre populations. On aurait tort de penser que les listes d'espèces typiques doivent forcément refléter le caractère naturel ou ancien de la végétation. Pour des écosystèmes fores-

tiers en particulier pour les hêtraies européennes, leurs mises en place ont été tardives au cours de l'Holocène et nettement perturbées par des activités anthropiques telles que le défrichement et l'exploitation forestière [Hannon 00, Lindbladh 08]. Un travail récent a permis de numériser les cartes de Cassini pour la France entière [Vallauri 12]. Disposant de cette information spatialisée, nous avons voulu tester s'il y avait un effet de l'ancienneté de l'état boisé sur le type de modèles de distribution d'abondance. Le tableau 5.10 apporte déjà un éclairage intéressant à ce sujet. Dans les habitats de hêtraies, hêtraies-sapinières et hêtraies-chênaies, le % de relevés est assez bien équilibré. Les relevés de hêtraies sèches relevant du 9150 n'ont pas été réalisés dans des forêts anciennes. Les relevés de Chênaies pédonculés édaphiques du 9190 sont même majoritairement des relevés effectués dans des forêts anciennes. En revanche, la plupart des relevés d'habitats de forêts alluviales ne sont pas des forêts anciennes, de même que les relevés de forêts d'éboulis (9180). Nous avons testé pour quelques habitats la relation entre l'ancienneté de l'état boisé et le type de modèle. Selon nos hypothèses, les relevés réalisés dans des forêts anciennes devraient s'ajuster à des modèles de Zipf ou ZPM. Pour cela, nous avons retenu les habitats qui présentaient un nombre de relevés à peu près équilibrés entre forêts anciennes et les autres cas de figures. Les relevés des forêts anciennes du 9120 ATL, 9130 CON, 9140 CON ont significativement plus de modèles Zipf et ZPM que les relevés réalisés dans d'autres modes d'occupation anciens du sol. En revanche pour le 9110 CON, les modèles de Zipf sont significativement plus nombreux dans les autres cas de figure (Tab 5.10). Les relevés réalisés dans le 9120 ALP, 9160 CON, 9170 CON et 9420 ALP ne présentent pas de différence significatives. D'autres mécanismes doivent intervenir comme par exemple les contraintes édaphiques pour le 9160 CON et climatiques pour le 9170 et le pâturage pour le 9420 ALP.

Les listes d'espèces établies le sont au niveau de l'habitat générique comme précisé plus haut, mais le suivi doit se faire sur des sites, à l'échelle locale, donc au niveau d'habitats élémentaires. Comment passer des uns à l'autre ?

Quand la directive s'inquiète de "la survie à long terme des espèces typiques" d'un habitat, elle implique que ces espèces sont présentes de manière permanente dans cet habitat. Cette introduction de la dynamique de la végétation dans le raisonnement est un progrès considérable. En effet, un raisonnement synchronique classique montre que, quand le nombre des relevés est grand, les espèces qui sont souvent trouvées ensemble appartiennent à des habitats permanents, même si la réciproque n'est pas toujours vraie. Il reste alors à voir si les ensembles de relevés rattachés à un habitat possèdent une structure floristique caractérisable et pérenne.

Le modèle adopté permet de préciser le rôle que les espèces typiques peuvent jouer dans le fonctionnement de l'habitat, puisqu'il suffit de retirer les présences de chacune des candidates dans la matrice des présences et de voir si les critères

TABLE 5.10: Ventilation du nombre de relevés floristiques d'habitats forestiers d'intérêt communautaire par domaine biogéographique selon l'ancienneté de l'état boisé (élimination des relevés hors limite de la carte de Cassini)

Habitat (EUR27)	Forêt ancienne	Autres	χ^2	d.f.	<i>P-value</i>
9110ALP	3	4			
9110CON	316	347	53,84	5	0,00***
9120ALP	53	106	3,09	4	0,54
9120ATL	369	305	12,87	5	0,02*
9120CON	127	187			
9130ALP	19	39			
9130ATL	381	277			
9130CON	825	690	20,4	5	0,00***
9140ALP	12	5			
9140CON	31	39	8,42	3	0,03*
9150ALP	15	75			
9150ATL	5	31			
9150CON	24	63			
9150MED	34	90			
9160ATL	15	14			
9160CON	123	171	3,81	5	0,57
9170CON	28	34	5,03	4	0,28
9180ALP	13	46			
9180ATL	2	16			
9180CON	37	126			
9190ATL	15	24			
9190CON	22	8			
91D0CON	15	22			
91E0ALP	2	15			
91E0ATL	23	63			
91E0CON	96	259			
91E0MED	4	14			
91F0ATL	0	18			
91F0CON	23	65			
9230ALP	22	60			
9230ATL	47	238			
9230MED	4	17			
9260ALP	28	74			
9260ATL	1	16			
9260CON	18	60			
9260MED	14	83			
92A0MED	6	117			
9340ATL	0	33			
9340MED	10	53			
9410ALP	63	107			
9410CON	29	84			
9420ALP	22	23	2,927	3	0,40
9430ALP	47	147			
9430CON	0	17			

de bon état de conservation sont modifiés. C'est ce que nous aborderons dans le chapitre suivant.

5.5.3 Prise en compte du cadre spatial

Pour améliorer la résilience des écosystèmes, il faut cependant de tenir compte, comme le rappellent Lindenmayer et al. (2008), du régime de perturbations [Lindenmayer 08]. A l'échelle d'un patch d'habitat, la disparition des espèces dominantes modifierait tout l'équilibre de la biocénose localement. La loi 20-80 montre que les espèces dominantes sont interchangeableables et qu'une espèce dominante qui disparaît est rapidement remplacée par une autre espèce qui peut devenir dominante à son tour, comme nous avons pu le démontrer au chapitre 4 avec la redondance fonctionnelle. Le problème à résoudre est par conséquent plus complexe : une espèce qui disparaîtrait est généralement présente dans plusieurs habitats où ses fonctions peuvent-être différents, et c'est l'équilibre dynamique de cet ensemble d'habitats qu'il faudrait étudier. Les états d'équilibre d'un système si complexe ne peuvent donc être découverts qu'en faisant appel à des modèles plus complexes, des modèles qui permettraient de tester la modification du fonctionnement d'un habitat en particulier si l'espèce supposée typique était absente.

Or, pour Blondel (1995), des successions asynchrones déclenchées par des perturbations entretiennent la diversité des conditions environnementales requises par toutes les espèces léguées par l'histoire biogéographique. Ces perturbations vont être à l'origine d'une mosaïque paysagère, si bien que le pool d'espèces total de cette dernière ne peut-être maintenue que s'il existe des habitats de structure différente (Fig. 551). Blondel appelle cela un méta-climax.

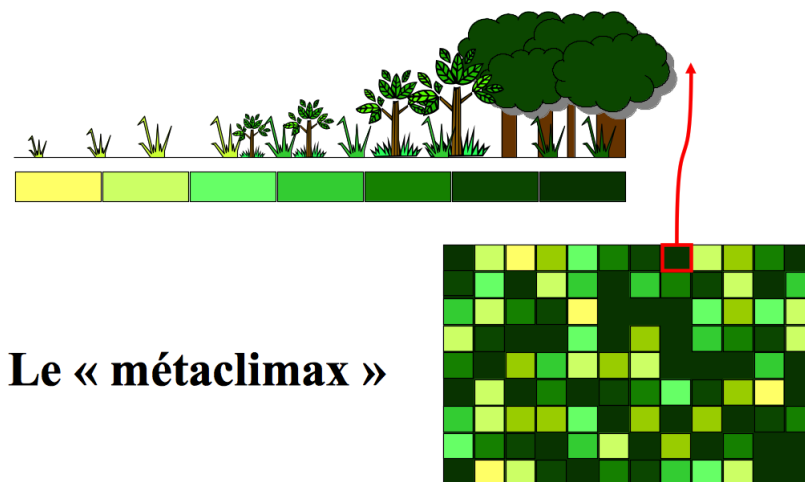


FIGURE 5.5.1: Le modèle méta-climacique de Blondel (1995)

Prédire l'état dans lequel se trouve un habitat de cette mosaïque est donc fonction du gradient de perturbations. Les écosystèmes sont soumis à des perturbations récurrentes. Leur composition change continuellement. Pour paraphraser Héraclite, « *On ne voit jamais deux fois la même communauté* » : la structure et la composition ne sont qu'apparence car il résulte de multiples interactions tant positives (facilitation) que négatives (compétition), qui certes s'affrontent de prime abord mais se concilient ensuite, sous les contraintes environnementales, pour créer une nouvelle communauté. Le changement est une condition intrinsèque de cet équilibre dynamique qui se dessine sous nos yeux. De prime abord, ce qui semble hétérogène à une échelle peut devenir homogène à une autre et vice-versa. Tout dépend du grain avec lequel on appréhende la mosaïque paysagère. Prenons par exemple, le cas d'une pessière de 100 ha traitée en futaie régulière. A l'équilibre, on obtient 4 classes d'âge (de diamètre) de 25 ha chacun. L'homogénéité locale (chaque 25 ha) est grande, l'hétérogénéité globale (100 ha) est importante. Dans un autre cas, cette pessière est traitée en futaie jardinée sur les 100 ha. Localement, l'hétérogénéité est maximale, globalement elle est plus faible : tout dépend du grain à laquelle on analyse la mosaïque paysagère. C'est la combinaison des deux modes de traitements sylvicoles qui générera une hétérogénéité maximale à l'échelle du paysage. Cet état étant dynamique, il varie dans un certain domaine qualifié de stabilité (Fig. 552). A mesure que le gradient de perturbation augmente, l'état de conservation va chuter jusqu'à sortir du domaine : composition, structure et fonctions de l'habitat seront alors affectés.

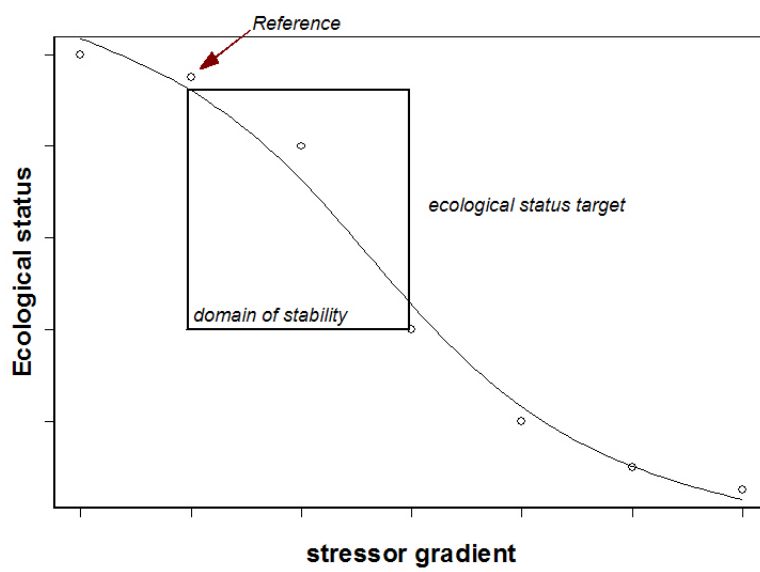


FIGURE 5.5.2: Domaine de stabilité et état de conservation d'un écosystème

Chapitre 6

Validation empirique de l'état de conservation

6.1 Relation entre l'abondance des espèces du tapis herbacé et leur biomasse

Cette section est la compilation des résultats obtenus dans le cadre d'un travail de master réalisé par Cécile Diddelot en 2011[Diddelot 11].

6.1.1 Objectifs

La biomasse est la quantité de matière vivante produite par unité de surface. Elle peut se quantifier à tous les niveaux d'organisation du vivant et quelque soit l'échelle spatiale. Whittaker (1965) puis May (1975) proposaient déjà que l'utilisation de l'énergie par les organismes soit à la base de la mesure de la diversité au sein des peuplements. Compte tenu des difficultés majeures qui résident dans la quantification in situ des flux énergétiques espèces par espèces, la biomasse en est l'estimation la moins biaisée [Frontier 98].

Dans le but de comprendre les perturbations passées et d'appréhender les modifications de composition floristique futures dans un environnement sans cesse soumis aux variations, les expérimentations actuelles semblent se restreindre à l'étude de la strate arborescente. Or des travaux récents ont présenté la strate herbacée comme révélatrice de l'organisation fonctionnelle des communautés végétales, grâce à son pouvoir de résolution, vis à vis des conditions écologiques, bien plus élevé que celui des espèces arbustives et arborescentes [Decocq 05]. Gilliam montre également que la strate herbacée est à l'origine d'une compétition intense avec les semis de certaines espèces ligneuses, influençant ainsi le type de forêt pouvant s'établir [Gilliam 03].

L'étude de la strate herbacée, et plus particulièrement l'étude de sa biomasse, peut également s'avérer être un outil précieux pour les forestiers car il est possible de déduire la production de bois d'arbre à partir de la phytomasse du sous-bois d'une forêt [Kubicek 75, Moelder 8]. La biomasse herbacée est également le témoin des flux de matière et d'énergie, difficiles à étudier in situ, à l'échelle de la communauté végétale (Frontier 1998). De plus, plusieurs travaux ont permis d'établir une relation entre le recouvrement d'une espèce et sa biomasse [Gilliam 03, Hermy 88, Muukkonen 06]. L'intérêt de sa mesure réside dans sa capacité à fournir de l'information : la plante cherche en effet à optimiser son énergie interne. Cette énergie a une valeur informationnelle puisqu'elle nous renseigne, à l'instant du prélèvement, sur cette optimisation. La biomasse offre en quelque sorte un bilan sur le flux de matières et d'énergie. A l'échelle de l'organisme, la biomasse est la résultante de l'optimisation des voies métaboliques vis à vis des perturbations et stress d'origine biotiques et abiotiques. En faire la somme revient à caractériser la stratégie démographique de la population. Il est en effet admis que dans la dynamique des populations, la logique d'occupation de l'espace se fait dans le sens d'une optimisation des rendements énergétiques. L'indice de Shannon-Wiener s'avère justement le plus approprié pour passer de l'échelle microscopique (voie métabolique-individu) à l'échelle macroscopique (population) en compactant cette information. Comme nous l'avons montré au chapitre 4, la théorie de l'information établie une égalité entre l'information et l'inverse de l'entropie i.e. néguentropie. Il y a donc équivalence entre information et biomasse : cela signifie qu'un système biologique qui accroît sa biomasse, en adéquation fluctuante avec son environnement, augmente sa néguentropie donc sa capacité à nous fournir de l'information. D'ailleurs, la diversité spécifique n'a-t-elle pas avant tout une signification adaptative et fonctionnelle ? (Blondel, 1995). L'approche par la biomasse permet d'entrer réellement dans le champ de l'écologie fonctionnelle : un jardin botanique peut-être d'une richesse sans égale mais la teneur des interactions entre espèces nulles.

Les relevés phytosociologiques classiques utilisent des mesures de recouvrement dans le but de décrire l'organisation numérique des communautés végétales. Ce taux de recouvrement peut être attribué par un indice, propre à chacune des espèces présente et permet d'apprécier à la fois le nombre d'individus (abondance) et son recouvrement en surface et en volume (dominance).

Cette étude vise à étudier la relation entre les valeurs de biomasse des espèces herbacées et leurs coefficient d'abondance dans l'objectif de permettre une estimation de la biomasse d'une espèce en fonction de l'indice d'abondance qui lui a été attribué. Cette analyse permettra a posteriori de valider les hypothèses formulées au chapitre 5 sur l'ajustement des modèles de distribution d'abondance.

6.1.2 Matériel et méthodes

6.1.2.1 Site d'étude

L'expérimentation a été menée en forêt domaniale de Haye (54) dans les hêtraies neutrophiles relevant de l'*Asperulo-Fagetum* (code EUR27 9130-5) traitées en futaie régulière.

Trois placettes circulaires de 400 m² (soit 11,28 m de rayon) ont été sélectionnées au hasard, au sein de la forêt domaniale de Haye, en croisant la couche des peuplements (IFN) avec celle des stations de (ONF).

Sur chaque placette, quatre quadrats de 1m² ont été disposés. Ces derniers ont été placés à cinq mètres du centre de la placette, aux quatre points cardinaux.

A l'échelle de la placette, des mesures dendrométriques ont été effectuées en ne prenant en compte que les arbres présentant un diamètre à hauteur de poitrine > à 7,5 cm. Un relevé floristique complet a également été réalisé selon la méthode phytosociologique classique. Pour chaque quadrat, un relevé floristique a également été réalisé. Après détermination des espèces et de leur abondance/dominance au sein du quadrat, la totalité des parties aériennes des espèces herbacées présentes a été prélevée et mise en sachets dans le but d'en déterminer la biomasse.

6.1.2.2 Mesure de la biomasse

Les espèces prélevées sur les quadrats ont ensuite été placés à l'étuve à 80°C pendant 72 heures. Leur poids sec a été mesuré au dixième de gramme près. Les résultats seront exprimés par espèce en g.m².

6.1.2.3 Analyses statistiques

La structure hiérarchique de plan d'expérience (i.e. quadrats au sein de placettes) du jeu de données implique une dépendance au sein des variables mesurées puisque les observations d'une même placette sont probablement très corrélées. Ainsi, nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes afin de tenir compte de la variance de chaque niveau hiérarchique, dans notre cas des quadrats au sein des placettes. Ce type de modèle est utilisé lorsque les quadrats ne peuvent pas être traités comme des échantillons indépendants [Fox 02].

La biomasse totale du tapis herbacé (y) a été modélisé comme une fonction du couvert selon l'échelle de Géhu avec un modèle linéaire mixte. La biomasse par espèce a été modélisé de même.

La régression poissonnienne a été mise en œuvre pour étudier les liens entre la biomasse par m² et par espèce et leur coefficient d'abondance-dominance. L'erreur de distribution des résidus de la variable indépendante suit une loi de Poisson (McCullagh & Nelder, 1989; Nicholls, 1989; MathSoft, 1999). La fonction de lien

est le $\log(Y)$. le test F a été employé à la place du χ^2 car, dans la majorité des modèles testés, la déviance est sur-dispersée (Hastie & Pregibon, 1993).

6.1.3 Résultats

Diversité spécifique

Le pool d'espèce est constituée de 45 espèces à l'échelle des placettes et de 23 espèces à l'échelle des quadrats (Tab. 6.1.1). La richesse spécifique moyenne est de 30 ± 3 par placette et de $6,8 \pm 2,29$ espèces par quadrat. A cette échelle, la richesse n'est pas corrélé significativement à l'hétérogénéité, ni à la dominance, ni à l'équitabilité. En revanche, Dominance, équitabilité et hétérogénéité sont corrélés positivement. L'indice de Shannon moyen est de $1,04 \pm 0,45$ ($n=12$), l'indice de Pielou de 0,54 et celui de Simpson de 0,52.

Placette d'étude	1	2	3									
Strate Arborescente des placettes												
Richesse spécifique (S)	3	4	4									
Indice de Shannon-Weaver (H')	0,97	1,66	1,5									
Indice de régularité (R)	0,61	0,83	0,75									
Indice de Simpson (D')	0,47	0,54	0,45									
Proportion d'arbres	80	90	80									
Surface terrière totale (m ² /ha)	24,75	30,25	31,25									
Volume (m ³ /ha)	30	77,5	40									
Strate Herbacée des placettes												
Richesse spécifique (S)	34	10	14									
Indice de Shannon-Weaver (H')	5,02	3,74	6,24									
Indice de régularité (R)	1,64	0,63	0,78									
Indice de Simpson (D')	0,66	0,91	0,76									
Biomasse(g/m ²)	31,6	16,82	16,25									
Proportion d'espèces herbacées	50	60	70									
Placette d'étude	1	2	3									
Strate herbacée des quadrats												
Richesse spécifique (S)	12	9	8	5	6	6	7	3	8	7	5	6
Indice de Shannon-Weaver (H')	1,5	1,14	1,67	0,71	1,01	0,45	1,83	0,45	2,07	2,32	0,73	1,12
Indice de régularité (R)	0,42	0,36	0,56	0,31	1,95	0,18	0,65	0,28	0,69	0,83	0,31	0,43
Indice de Simpson (D')	0,58	0,73	0,44	0,8	0,64	0,95	0,2	0,83	0,08	0,03	0,78	0,63

FIGURE 6.1.1: Caractéristiques dendrométriques et indices de diversité des trois placettes relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)

Relation entre variables dendrométriques et biomasse du tapis herbacé

L'augmentation de la surface terrière de la strate arborescente entraîne une diminution significative de la biomasse herbacée. Il existe alors une corrélation négative entre la surface terrière arborescente et la biomasse herbacée. Cependant, le faible nombre de répétition ($n=3$) ne nous permet pas de développer plus avant cette relation.

Puisque volume et surface terrière sont hautement corrélées, toute augmentation du volume de la strate arborescente se traduit par une diminution de la diversité spécifique au niveau de la strate herbacée. Il existe donc une corrélation négative entre le volume de la strate arborescente et la diversité de la strate herbacée.

Relation entre l'abondance-dominance et la biomasse pour les principales espèces du tapis herbacé

Une relation positive entre biomasse et abondance-dominance a été mise en évidence. L'effet aléatoire du aux quadrats dans les placettes était non significatif. Ainsi, un simple modèle linéaire a été ajusté ($r^2 = 0,59$). Il est de la forme :

$$Y(\text{Biomasse}) = 0.56 + 0.27X(\text{couvert})(n = 82)$$

La figure ci-contre rend compte de cette relation linéaire par placette et par quadrat (Fig.612)

Pour les espèces, on pouvait s'attendre également à une réponse différente selon les espèces. 7 espèces ont été testé compte tenu du faible nombre de répétition. Le modèle linéaire mixte n'est pas significatif (Fig 613).

La réponse ne diffère pas significativement entre espèce même en tenant compte de l'effet placette (Fig 614). Nous avons donc décider d'ajuster un modèle linéaire simple pour les 7 espèces les plus fréquentes (Tab. 6.1).

6.1.4 Discussion

La composition de la strate herbacée est étroitement liée à la structure et à la composition de la strate arborescente. Cette étude vient de nouveau conforter l'existence d'une corrélation négative entre la surface terrière de la strate arborescente et la biomasse herbacée. Mölder et al. (2008) considèrent que l'augmentation de la proportion de hêtre dans la strate arborescente interfère avec la biomasse de la strate herbacée. La composition de la strate herbacée est donc étroitement liée à celle de la strate arborescente. De nombreux auteurs ont montré que la diversité du tapis herbacé soit indirectement influencée par les espèces de la strate arborescente par altération des facteurs environnementaux, notamment pH et l'épaisseur

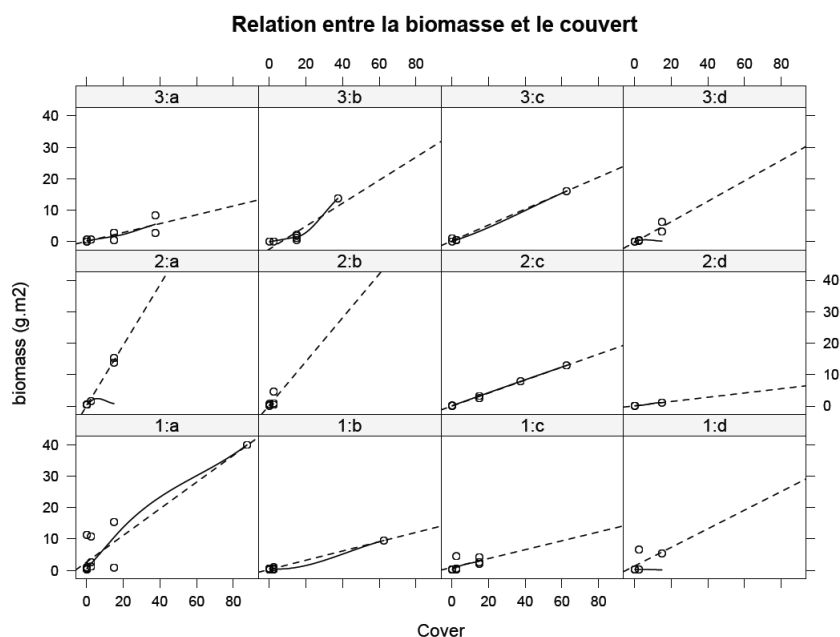


FIGURE 6.1.2: Relation entre biomasse et abondance-dominance (échelle de Géhu) dans une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54) (n=82)

TABLE 6.1: Coefficients de régression, test de Wald et part de déviance expliquée issus d'un modèle de régression poissonnienne entre biomasse (g.m2) et l'abondance-dominance (échelle de Géhu) pour 7 espèces d'une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)

	n	Biomasse (g.m2)±SD	β_0	β_1	Wald Statistics	d^2
<i>Fagus sylvatica</i>	10	02,37 ± 4,6	-1,18	0,19	03,78***	0,51
<i>Fraxinus excelsior</i>	10	01,63 ± 2,34	-0,53	0,07	04,44***	0,87
<i>Rubus fruticosus</i>	5	01,48 ± 1,55	-0,49	0,12	02,27**	0,92
<i>Hedera helix</i>	12	10,53 ± 3,22	-1,33	0,02	08,79***	0,76
<i>Galium odoratum</i>	5	01,44 ± 1,46	-0,47	0,07	01,75*	0,46
<i>Lamium galeobdolon</i>	7	03,11 ± 5,4	-1,02	0,19	03,43**	0,58
<i>Melica uniflora</i>	4	00,52 ± 0,43	-1,82	0,11	00,84 NS	0,80

6.1 Relation entre l'abondance des espèces du tapis herbacé et leur biomasse

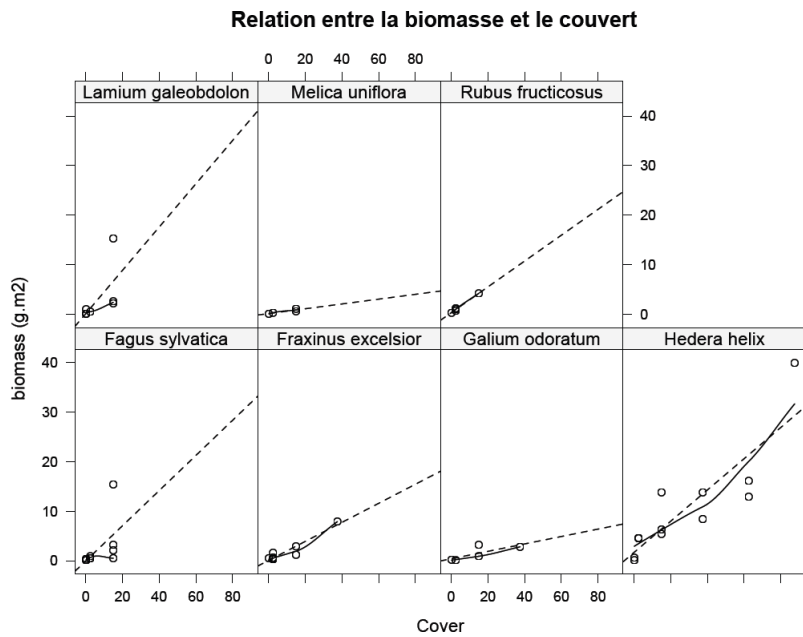


FIGURE 6.1.3: Relation entre biomasse et abondance-dominance (échelle de Géhu) pour 7 espèces d'une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)

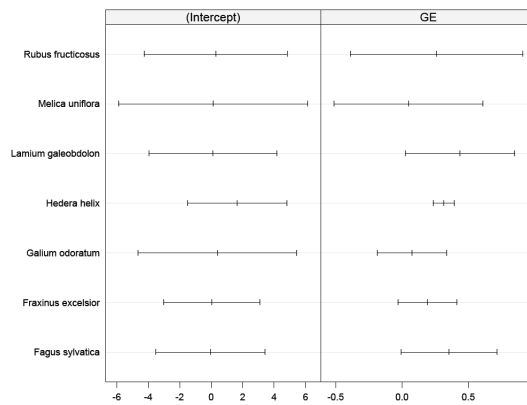


FIGURE 6.1.4: Intervalle de confiance des coefficients du modèle linéaire mixte pour les 7 espèces d'une hêtraie relevant du 9130 en forêt domaniale de Haye (54)

de la litière.

L'estimation du couvert herbacé permet d'estimer la biomasse aérienne (Hermy, 1988). Selon cet auteur, le recouvrement expliquerait 51% de la biomasse aérienne herbacée en moyenne. Cette valeur dépend de la justesse de l'estimation visuelle, qui diminue avec l'augmentation du couvert herbacé, des saisons, ainsi que des espèces. A titre d'exemple, la variation de biomasse aérienne est peu expliquée par le couvert herbacé pour *Urtica dioica* ($R^2=0,38$), alors qu'elle est bien expliquée pour *Ranunculus ficaria* ($R^2=0,90$) (Hermy, 1988). Pour la seule poaceae de notre analyse, *Melica uniflora*, la relation est non significative. La surface foliaire et par conséquent le couvert estimé par le coefficient d'abondance-dominance, ne rend pas bien compte, dans notre cas, de la biomasse aérienne. Röttgermann (2000) a également mesuré une relation moins forte entre biomasse et couvert chez une poaceae, *Deschampsia flexuosa* [Röttgermann 00].

Pour une espèce donnée, la relation entre la biomasse et le couvert herbacé est différente selon le taux de recouvrement. Ainsi Gilliam (1993) a vérifié que :

- Si le couvert est supérieur à 10%, on a la relation suivante : biomasse = $0,18 \cdot \text{couvert}^{1,29}$;
- si le couvert est inférieur à 10%, la relation est la suivante : biomasse = $0,38 + 0,48 \cdot \text{couvert}$

Il faut garder à l'esprit que les modèles prédictifs sont établis pour un stade de succession végétale, un mode de régénération et une productivité donnés (Elliott, 1993).

Cette étude a démontré qu'il existait une relation log-linéaire significative entre la biomasse et l'abondance de la strate herbacée permettant ainsi l'établissement de modèles prédictifs de la biomasse d'espèces herbacées parmi 6 espèces sur les 7 les plus fréquentes, à savoir *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Rubus fruticosus*, *Hedera helix*, *Galium odoratum* et *Lamium galeobdolon* à partir de leur coefficient d'abondance-dominance.

A titre de comparaison, Kubicek et al. (1975), dans des hêtraies du *Dentario bulbiferae-Fagetum* des Carpates, ont estimé des biomasses (g.m²) de 0,028, 0,32 et 7,8 respectivement pour le Hêtre, le lierre rampant et l'Aspérule odorante. Plus récemment, les travaux de Bolde (2006) et de Mölder et al. (2008) visent également à mesurer des biomasses herbacées au sein des habitats forestiers. Ces travaux ont permis de bâtir un modèle prédictif de la biomasse (PHYTOCALC) basé sur les valeurs de recouvrement et sur la longueur moyenne de l'appareil aérien avec une incertitude d'environ 7% [Bolte 06]. Les modèles présentés dans cette étude ont l'avantage de s'être affranchi des mesures fastidieuses de la longueur des pousses mais leur application est restreinte aux peuplements de futaie des hêtraies neutrophiles de la France tempérée.

Nous validons, mais le nombre de répétitions est très limité, le fait d'utiliser

les coefficients d'abondance-dominance pour ajuster des modèles de distribution d'abondance. Compte tenu du lien significatif entre couvert et biomasse, il est possible par la suite de quantifier la biomasse sans passer par des méthodes destructives, à condition cependant d'ajuster la droite en fonction des différentes formes de croissance en présence [Röttgermann 00]. Il faudrait étendre ces travaux à d'autres habitats et à d'autres domaines biogéographiques.

La mesure de phytomasse herbacée aérienne implique *de facto* la destruction des végétaux. Dans le cas d'espèces à haute valeur patrimoniale, la destruction peut remettre en cause la survie de l'espèce sauf s'il s'agit de géophytes. C'est un aspect non négligeable à prendre en compte.

La biomasse herbacée peut-être également modélisée grâce à la mesure de la réflectance spectrale grâce à l'outil ASTER (Advanced spaceborne thermal emission and reflection radiometer) [Muukkonen 07]. Néanmoins, il est nécessaire de souligner que le couvert herbacé a peu été considéré jusqu'à maintenant dans la construction de modèles établissant la relation entre biomasse et réflectance (Muukkonen et al., 2006).

Enfin, des essais d'estimation de la biomasse herbacée utilisant le LIDAR terrestre sont également à l'étude.

6.2 Les modèles de distribution d'abondance : révélateur de l'état de conservation des habitats à l'échelle des sites ?

6.2.1 Evaluer l'état de conservation à l'échelle des sites

Nous avons vu au chapitre 5 que les communautés (échelle de la placette) et les métacommunautés (échelle biogéographique) s'ajustaient à différents modèles de distribution d'abondance. Nous avons également fait l'hypothèse qu'il existe un lien entre le type de modèles ajustés et l'état de conservation de l'habitat a priori. Nous souhaitons, dans cette section, analyser et tester ce lien avec des données empiriques, à l'échelle de sites Natura 2000 sur des habitats forestiers relevant du 9130.

A cette échelle, l'état de conservation d'un habitat peut être évalué à l'aide du protocole mise au point par Carnino en 2008 et validé par le MNHN depuis [Carnino 08, CARNINO 10]. Ce protocole requiert des données dendrométriques par placette afin de pouvoir calculer le % d'espèces invasives, le % d'essences typiques de l'habitat, le nombre de TGB à l'hectare, le nombre ou le volume de bois mort à l'hectare, des problèmes de renouvellement du peuplement (abrutissement)...

Nous ne disposons pas de ces informations sur le jeu de données utilisés pour calibrer les modèles de distribution d'abondance. Il s'agit uniquement de données floristiques. Aussi, nous avons utilisé d'autres sources de données qui combinaient à la fois des données floristiques qui permettent notamment le rattachement des relevés à la syntaxonomie et des données dendrométriques.

6.2.2 Matériel et méthodes

6.2.2.1 Jeu de données floristiques et dendrométriques

Le jeu de données utilisé comprenait les relevés de Lise Maciejewski (2010), de Cécile Didellot (2011) et de Petr Müller (2011) (Tab. 6.2) réalisés dans trois sites Natura 2000 du domaine continental.

TABLE 6.2: Source des données utilisées pour la validation empirique de l'état de conservation des habitats forestiers

Site Natura 2000	Auteur	Année	Nb.	EUR27	Programme
FR4301332/FR4301322	Maciejewski	2010	72	9130-5,-6,-8,-12	TEECH
Hors réseau	Didellot	2011	3	9130-5	TEECH
FR4301348	Müller	2011	24 (12 hors site)	9130-7	BEFOFU ¹

Les 99 placettes relèvent toutes des hêtraies du 9130 (habitat générique) mais de plusieurs habitats élémentaires (9130-5, -6,-7,-8 et -12).

6.2.2.2 Protocole et score de l'état de conservation

Grace aux données dendrométriques, nous avons pu calculer, par placette, l'état de conservation selon le protocole mise au point par Carnino (2009). Pour cela, nous avons réalisé une fonction sous R, nommée CONSTAT (CONservation STATus) qui calcule le score et permet de récupérer un graphique synthétique et un tableau standard avec les résultats pour chaque paramètre. La fonction CONSTAT a trois arguments, à savoir, le nom du tableau de données, le facteur à tester (choix parmi l'effet habitat, actions et site) et enfin la méthode (pour le moment, uniquement la méthode « Carnino »).

6.2.2.3 Calibration des modèles de distribution d'abondance

Après transformation des coefficients d'abondance-dominance selon l'échelle de Géhu, les 99 relevés floristiques (strate herbacée) ont fait l'objet d'un ajustement de modèles de distribution d'abondance grâce à la fonction radfit du package Vegan

sous R. Des graphiques et tableaux standards ont été réalisés grâce à un script nommé RAD, développé par nos soins.

6.2.3 Résultats et discussion

6.2.3.1 Ajustement des modèles de distribution d'abondance

36% des placettes s'ajustent à une distribution de Zipf-Pareto-Mandelbrot, 19% à une distribution de Zipf, 5% à une distribution log-normal, 36% à une distribution de Motomura (modèle de préemption) et 4% à une distribution en bâton brisé (modèle nul)(Fig.621). On retrouve ici la même « signature » fréquentielle que celle obtenue pour le même habitat générique (9130 du domaine continental) réalisé à partir de 1523 placettes (cf. Tab 5.8). La table de critère utilisé au chapitre 5 donne un état de conservation du paramètre « structure et fonction » global défavorable inadéquat.

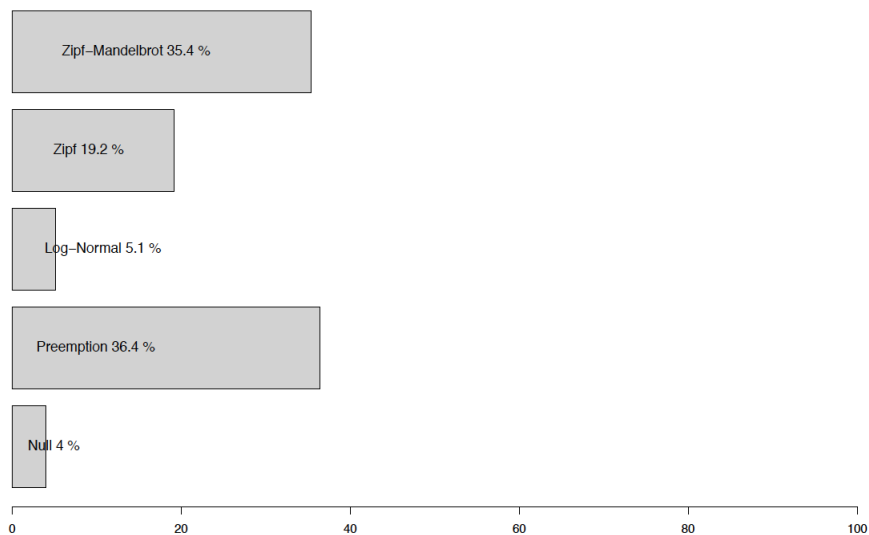


FIGURE 6.2.1: Fréquence des modèles de distribution d'abondance dans les 99 communautés du tapis herbacé de hêtraies du domaine continental relevant du 9130

6.2.3.2 Scores de l'état de conservation

Le score global est de $68,9 \pm 9,9$, ce qui correspond à un état altéré ou bon-correct selon l'erreur standard selon la grille de Carnino.

Les scores varient selon le type d'habitats élémentaires et le site (Tab.6.3). Le

meilleur score est obtenu pour le 9130-7 dans le réseau Natura 2000 et le plus faible pour le 9130-8. Pour le 9130-7, le score est significativement différent dans et hors réseau (Tab. 6.3). Au sein d'un même site, les scores sont significativement différents entre habitat (Tab 6.3). Pour les sites jurassiens, les scores étaient respectivement de 65 pour le 9130-5, 78 pour le 9130-6, 60 pour le 9130-8 et de 85 pour le 9130-12 [Maciejewski 10]. Nos résultats obtenus par la fonction CONSTAT concordent donc tout à fait avec ceux obtenus par Maciejewski et Carnino [Carnino 08]. Le mauvais score obtenu dans le 9130-8 est dû à la présence d'essences allochtones, à une quantité insuffisante de très gros arbres vivants et de bois morts. Dans ce secteur géographique, *Buxus sempervirens* pose d'importants problèmes de renouvellement des peuplements. Autrefois son bois était très recherché et utilisé en tournerie. Son exploitation a été abandonnée depuis et cette espèce devient dominante dans la strate arbustive. Elle colonise le sous-bois et aucune autre espèce ne peut s'installer sous son couvert très dense, ce qui entraîne une très forte perte de diversité floristique au niveau du tapis herbacé.

TABLE 6.3: Score [$\bar{X} \pm SE$, 95%] de l'état de conservation de hêtraies relevant du 9130 (-n° habitat élémentaire) par sites selon la méthode Carnino (n=nombre de placettes)

Région	Site Natura 2000	EUR27	n	Score	Etat
Franche-Comté	FR4301322	9130-5	21	56,9 [54,6-59,2]	altéré
		9130-6	20	63,8 [61,5-66,1]	altéré
	FR4301332	9130-8	12	51,2 [44,7-57,7]**	altéré
Lorraine	-	9130-12	19	78,7 [74,3-83,1]**	bon-correct
		9130-5	3	60 [-]	altéré
Territoire de Belfort	FR4301348	9130-7	12	93,7 [89,1-98,2]**	bon-optimal
	-	9130-7	12	77,9 [72,8-83,0]**	bon-correct

6.2.3.3 Les placettes en bon état s'ajustent à des modèles de Zipf et de Zipf-Pareto-Mandelbrot

Le score est très significativement dépendant du type de modèles ($F=7.995$, $df=4$, $P=0,000$) mais également du type d'habitats sachant le modèle ($F=6.178$, $df=12$, $P=0,000$) (Tab. 6.4 et Fig. 6.2.2).

Une comparaison multiple de moyenne (test de Tukey - t-value) montre une différence hautement significative entre Zipf et ZPM et au seuil de 10% entre Preemption, Zipf et Preemption et ZPM. Pour le 9130-5, -6, -7 et -8, les modèles de Zipf et ZPM ont des moyennes significativement supérieures à celle des autres modèles (Fig. 6.2.2). **L'évaluation à l'échelle des sites doit donc se faire impérativement au niveau de l'habitat élémentaire.**

6.2 Les modèles de distribution d'abondance : révélateur de l'état de conservation des habitats à l'échelle des sites ?

TABLE 6.4: Analyse de variance du score de l'état de conservation (méthode Carmino) en fonction du type de modèles de distribution d'abondance et du type d'habitats élémentaires (n=99) (0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '0.1 ' ' 1)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
RAD	4	4988	1246.9	7.995	1.79e-05 ***
RAD :EUR27	12	11564	963.6	6.178	1.46e-07 ***
RAD :EUR27	80	12477	156.0	-	-

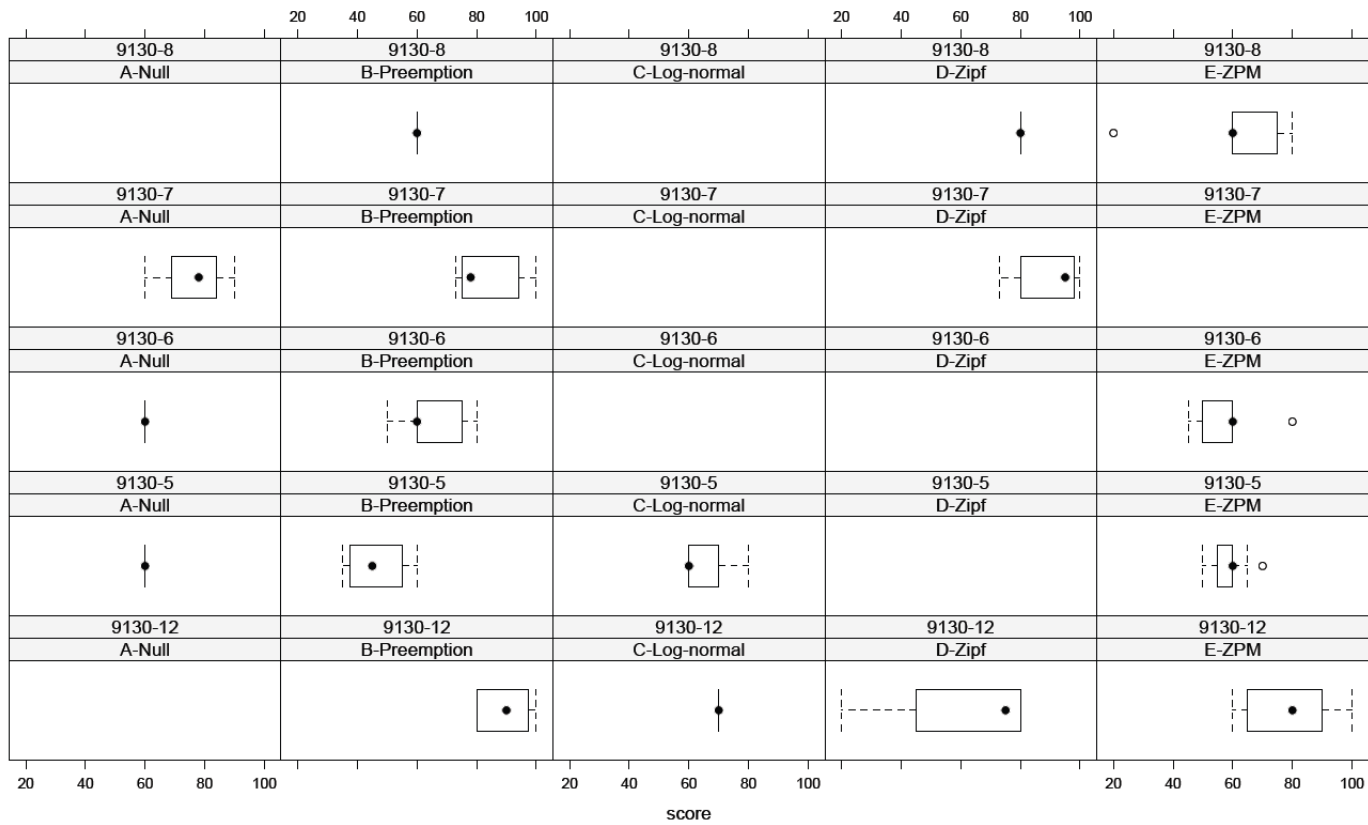


FIGURE 6.2.2: Score de l'état de conservation en fonction du type de modèle par habitat élémentaire dans des hêtraies relevant du 9130 du domaine continental (n=99)

Pour un même habitat, les variations de score pour un même modèle peuvent s'interpréter également selon les coefficients directeurs des droites ajustées. Rappelons que selon Wilson (1991) et Frontier (1998), les coefficients γ et β des distributions de Zipf ou ZPM représentent respectivement la prédictibilité de l'écosystème et la diversité des niches écologiques.

A titre d'exemple, nous avons choisi parmi les trois habitats présent au sein du site FR4301332, 7 placettes avec des scores allant de 20 à 80.

TABLE 6.5: Paramètres des modèles de Zipf ou ZPM selon le score de l'état de conservation pour trois habitats relevant du 9130 dans le site FR4301332 (Jura)

Habitat (EUR27-n°)	Score	Richesse	Abondance	γ	β
9130-12	20	14	120	-1,54	-
	80	19	130	-1,67	-
9130-6	45	30	246	-2,21	3,3
	60	17	238	-5,0	11,8
9130-8	20	11	134	-3,6	2,8
	60	22	156	-2,5	3,9
	80	18	192	-5,0	8,5

L'augmentation du paramètre β correspond à une augmentation de la diversité des niches écologiques ce qui est cohérent avec les scores obtenus : ce paramètre augmente de 2,8 à 8,5 dans le 9130-8 lorsque la quantité de bois mort et de très gros bois augmente. Il en va de même pour le 9130-6. Concernant le paramètre γ , plus ce paramètre diminue (en valeur absolue), plus la prévisibilité de l'écosystème augmente : les processus déterministes prennent le pas sur les processus stochastiques (Tab.6.5). Ceci est cohérent avec l'augmentation des très gros bois et du bois mort et la diminution du couvert d'essences non typiques (ici *Abies alba*).

Cette analyse peut-être conduite placette par placette mais être également agrégée à l'échelle d'un site par habitat.

Nous avons créé 4 métacommunautés et ajusté des modèles de distribution d'abondance pour les deux sites Natura 2000 jurassien (cf. Tab. 6.2). Les 2 métacommunautés s'ajustent à un modèle de ZPM, respectivement le 9130-6 et -8 et 2 à un modèle de Zipf pour le 9130-5 et -12 (Tab. 6.6).

Pour les habitats du 9130-6 et -8, nous confirmons ce que nous avons pu analyser à l'échelle des communautés : **les paramètres de diversification des niches (β) et de prévisibilité du système (γ) augmente avec le score de l'état de conservation.**

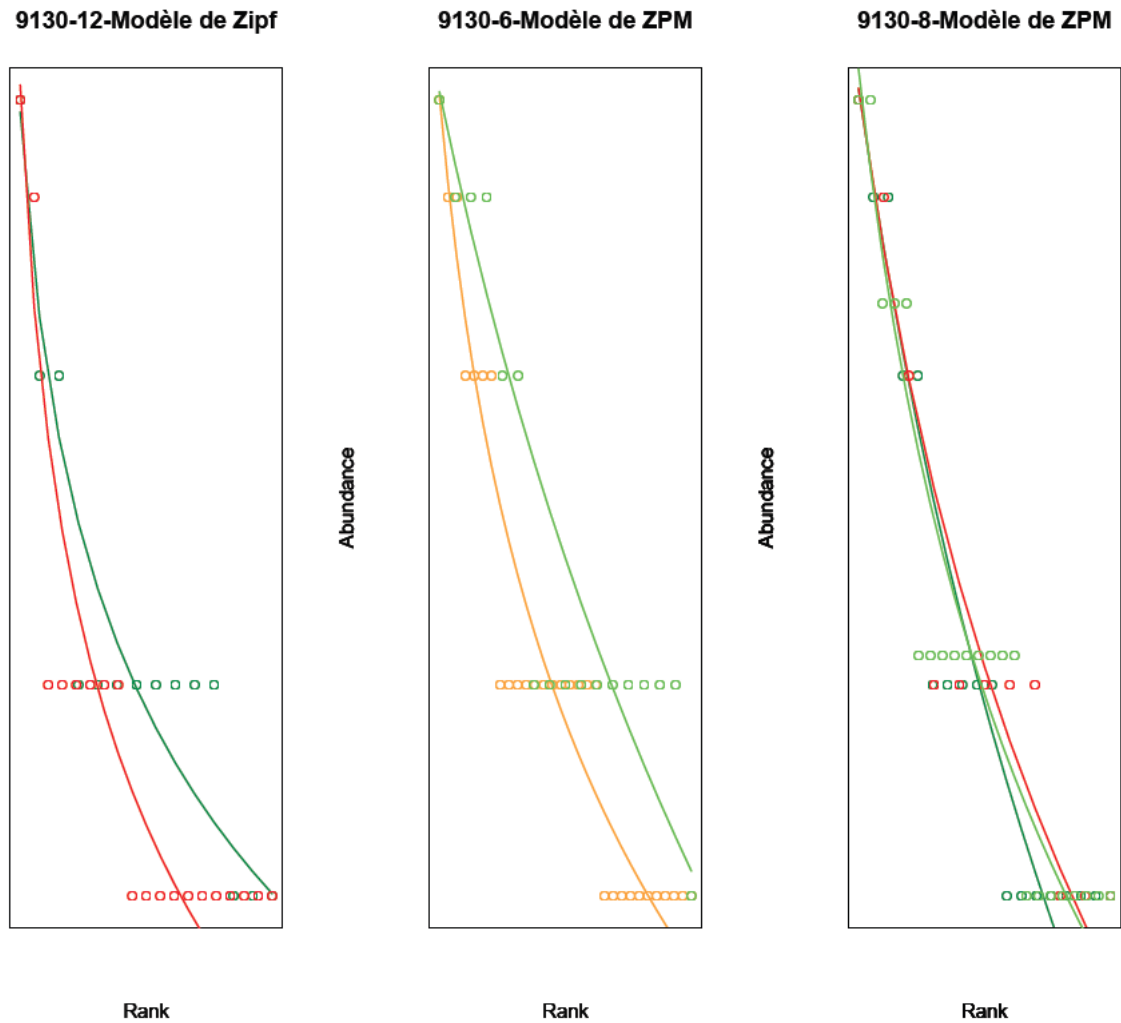


FIGURE 6.2.3: Variation de la pente de la droite (γ) d'un modèle de Zipf ou Zipf-Pareto-Mandelbrot selon l'état de conservation (score d'après méthode « Carnino »)

TABLE 6.6: Paramètres des modèles de Zipf ou ZPM selon le score de l'état de conservation pour quatre habitats relevant du 9130 à l'échelle des sites

Site Natura 2000	EUR27	n	Score	γ	β
FR4301322	9130-5	21	56,9 [54,6-59,2]	-0.997	-
	9130-6	20	63,8 [61,5-66,1]	-1.419	0.701
FR4301332	9130-8	12	51,2 [44,7-57,7]	-0.853	0.113
	9130-12	19	78,7 [74,3-83,1]	-0.902	-

Conclusion et perspectives

Rappel des objectifs

Nous rappelons ici les termes de la lettre de commande :

1. Modélisation des habitats et de la niche écologiques des espèces typiques
 - a) Cartes des aires de répartition des 93 habitats forestiers élémentaires dans et en dehors des sites Natura 2000 (Date espérée : mi 2011)
 - b) Cartes des aires de répartition des espèces végétales typiques (Date espérée : fin 2011)
 - c) Publications dans des revues à comité de lecture international (référéncé ISI)
2. Constitution d'une base de données sur les traits de vies des espèces végétales forestières (Date espérée : mi 2011)
3. Modèle théorique d'évaluation (Date espérée : fin 2011)
 - a) Définition et harmonisation vocabulaire
 - b) Liste d'espèces typiques
 - c) Seuil et vulnérabilité par habitat
4. Application et validation empirique sur sites pilotes (Date prévue : mi 2012)
 - a) les observations aux modèles théoriques d'évaluation sur des sites pilotes, sites sur lesquels des protocoles d'évaluation de l'état de conservation ont déjà été entrepris c'est à dire ou a été déployé le protocole Carnino [Carnino 08]
 - b) Sur les placettes IFN préalablement classées (programme de classement automatique des relevés, [Gégout 12], validation des probabilités de présence des habitats
 - c) Validation cartographique à l'échelle des sites d'après cartographie des habitats présents dans les DOCOB

5. Synthèses

Cette dernière phase a pour objectif de synthétiser les différents résultats obtenus et de fournir des recommandations quant à l'orientation à prendre dans l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers. Ce travail pourra prendre la forme d'un guide méthodologique destiné aux gestionnaires forestiers et d'espaces naturels en général.

- a) Rapport final
- b) Guide méthodologique pour l'évaluation de l'état de conservation
- c) Publications dans des revues à comité de lecture international (référencé ISI)

Bilan des travaux effectués

Année 2010

En 2010, plusieurs réunions de calage ont été nécessaires pour aboutir à la définition des termes de la lettre de commande ainsi qu'à la validation du budget. Souhaitant néanmoins avancer sur ce projet, Lise Maciejewski (élève-ingénieur de la Formation des Ingénieurs Forestiers) a réalisé son mémoire de fin d'étude auprès du Service du Patrimoine Naturel (SPN) du MNHN et encadré par Farid Bensettiti (MNHN) et Damien Marage, AgroParisTech-ENGREF. Ce mémoire a permis d'établir une méthodologie pour discerner les espèces typiques dans les habitats forestiers [Marage 10] et de dégrossir les premiers ajustements de modèles de distribution d'abondance et réaliser un test sur site. Une partie de ce travail a été présentée lors du colloque de phytosociologie de Brest en décembre 2010 pour les habitats relevant du 9130.

Parallèlement, une première liste pour la constitution du comité de pilotage a émergé.


Année 2011

Le programme a réellement démarré en 2011 avec le recrutement en post-doctorat de Romain Bertrand. Une première réunion du comité de pilotage s'est déroulée le 26 janvier 2011 au MNHN (Annexe B). Cette réunion a permis de présenter la méthodologie à l'ensemble des membres du comité, de faire le point sur l'état d'avancement et d'étudier les synergies entre d'autres projets. La même année, Cécile Diddelot (Master 1 Univ. Nancy I - Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement Mention « Espaces, Ressources, Milieux » Spécialité « Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes ») a réalisé un stage de 3 mois sur la calibration des données de couvert et de biomasse herbacée dans les hêtraies relevant du 9130 [Diddelot 11]. Parallèlement, Victor Cornejo a effectué son mémoire de Master 2

(Univ. Nancy I - Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement Mention « Espaces, Ressources, Milieux » Spécialité « Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes ») sur l'apport des traits d'histoire de vie pour l'établissement de la liste des espèces typiques et la mesure de la redondance fonctionnelle [Cornejo 11] (WP2). En octobre 2011, un premier rapport d'étape a fait état de l'avancement du programme sur le WP1. Au vue des résultats obtenus, une réunion en comité restreint s'est tenue en novembre afin de préciser les attentes et les rendus nécessaires au titre de l'article 17 de la DHFF.

Année 2012

En 2012, notre équipe a fourni :

- l'ensemble des cartes de répartition de 19 habitats génériques par domaine biogéographique, y compris méditerranéen
- Un script développé sous  pour établir la liste des espèces typiques des 20 habitats génériques par domaine biogéographique,
- Une deuxième réunion du comité de pilotage s'est déroulé le 22 mars 2012 au MNHN (Annexe C),
- Les résultats ont été présentés lors du colloque ECOVEG en mars à Nancy sous forme de poster,
- Rendu du rapport final en novembre 2012

Evaluation des tâches

1. Modélisation des habitats et de la niche écologiques des espèces typiques : **objectif atteint à 100%**
2. Cartes des aires de répartition des **19 habitats forestiers génériques** dans et en dehors des sites Natura 2000 (Date de livraison : début 2012)
 - a) Cartes des aires de répartition des espèces végétales typiques : **objectif atteint à 100%**
 - b) Publications dans des revues à comité de lecture international (référéncé ISI) : **objectif atteint à 0%**
3. Constitution d'une base de données sur les traits de vies des espèces végétales forestières (Date : mi 2011)
4. Modèle théorique d'évaluation (**Date : fin 2012**)
 - a) Définition et harmonisation vocabulaire : **objectif atteint à 100%**
 - b) Liste d'espèces typiques : **objectif atteint à 100%**
 - c) Seuil et vulnérabilité par habitat : **objectif atteint à 50%**

5. Application et validation empirique sur sites pilotes (Date : mi 2012)

- a) Les observations aux modèles théoriques d'évaluation sur des sites pilotes, sites sur lesquels des protocoles d'évaluation de l'état de conservation ont déjà été entrepris c'est à dire ou a été déployé le protocole Carnino [Carnino 08] : **objectif atteint à 100%**
- b) Sur les placettes IFN préalablement classées (programme de classement automatique des relevés, [Gégout 12], validation des probabilités de présence des habitats : **objectif atteint à 50%**
- c) Validation cartographique à l'échelle des sites d'après cartographie des habitats présents dans les DOCOB : **objectif atteint à 25%**

6. Synthèses

Cette dernière phase a pour objectif de synthétiser les différents résultats obtenus et de fournir des recommandations quant à l'orientation à prendre dans l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers. Ce travail pourra prendre la forme d'un guide méthodologique destiné aux gestionnaires forestiers et d'espaces naturels en général.

- a) Rapport final : **objectif atteint à 100%**
- b) Guide méthodologique pour l'évaluation de l'état de conservation : **objectif atteint à 0%**
- c) Publications dans des revues à comité de lecture international (référencé ISI) : **objectif atteint à 0%**

En 2013, un important travail sera consacré à la valorisation scientifique de ce projet. Trois projets d'articles sont en cours, respectivement sur la modélisation des habitats par approche indirecte, sur l'obtention de la liste des espèces typiques et sur le lien entre état de conservation et modèles de distribution d'abondance. Les parties les moins abouties du projet sont celles faisant intervenir des partenaires extérieurs et la validation terrain.

Apports, limites et perspectives

Incertitudes des prédictions

Malgré que la pertinence de l'utilisation de l'approche indirecte ait été démontrée sur le plan statistique et écologique comparée à l'approche directe, elle contient comme toutes méthodes de modélisation une part d'incertitude liée :aux données habitats : les données que nous avons utilisé présentées plusieurs manques qui peuvent nuire à la prédiction de la distribution des habitats.

Le premier est que certains habitats élémentaires n'étaient pas présents dans la base de données et/ou que l'occurrence de ces habitats était très déséquilibrée au

sein d'un même habitat générique. Du fait que les habitats élémentaires sont caractérisés par des cortèges d'espèces et des conditions environnementales spécifiques, il est évident qu'un tel déséquilibre ou l'absence de données pour certains habitats élémentaires participe à l'incertitude des prédictions et limite leur représentativité.

Le second est la faible couverture spatiale de ces données renforcée par la distribution grégaire des relevés (liée au fait que les données proviennent de la conca-ténation d'études locales). Cela limite la représentativité des prédictions et peut même les biaiser au bénéfice des conditions les plus inventoriées. Notons toutefois que l'approche indirecte limite très probablement plus ce type d'incertitude comparé à l'approche directe du fait que le classement habitat est basée sur des modèles de distribution d'espèces qui sont ajuster sur des données représentatives du territoire forestier français.

La dernière incertitude provient de la possible présence d'erreurs dans le ren-seignement de l'habitat des relevés. En effet pour 453 d'entre eux le classement habitat n'est pas unique. Toutefois, cette incertitude est limitée par le fait que l'in-formation habitat a été renseignée sur le terrain par des experts dans la majorité des cas :

- à l'incertitude des modèles de distribution des espèces : bien que les espèces utilisées pour le classement des habitats soient celles dont les modèles de distri-bution sont les plus performants, il n'en est pas moins vrai que les prédictions réalisées à partir de chacun de ces modèles sont entachées d'un certain niveau d'incertitude qui peut se cumuler lors de la classification habitat. L'incerti-tude provient de l'ajustement des modèles de distribution des espèces mais aussi des variables environnementales utilisées pour les calibrer. En effet, l'er-reur de classement des habitats obtenue à partir des observations in situ de la flore (19.5% d'erreur) est inférieure à celle obtenue lorsque les prédictions des modèles de distributions sont utilisées (33.7% d'erreur).
- à l'utilisation d'un seuil pour définir l'aire de distribution potentielle de l'ha-bitat et sa surface : bien que nécessaire le passage d'un gradient de probabilité de présence ou de classement des habitats à des données de présence/absence à partir d'un seuil de probabilité n'est pas optimal. L'incertitude liée à cette méthode est d'autant plus forte que la capacité de discrimination du classe-ment est faible.

Perspectives

Quatre perspectives principales peuvent être avancées :

1. les prédictions de la distribution des habitats forestiers par la flore réalisées dans le cadre de ce projet pourraient être utilisées pour prédire et anticiper l'effet des changements environnementaux futurs sur la distribution des ha-bitats. La figure 631 illustre l'évolution de la distribution des probabilités de

présence de l'habitat 9110 prédite à l'horizon 2050 d'après le scénario climatique A2 et le modèle général de circulation HadCM3 (Johns et al., 2003). Ce scénario décrit un monde dans lequel le développement économique, social et environnemental est local permettant le maintien de traditions et des valeurs familiales. Le niveau de développement économique et de croissance de la population mondiale y est soutenu (IPCC, 2007). Ce type de prédiction future est d'autant plus intéressant dans le cadre de l'évaluation Natura 2000 que l'anticipation est un critère pris en compte dans l'évaluation. Comme nous naviguons vers l'avenir, nous avons besoin de prévoir ce qui nous attend [?]. Les climats régionaux futurs représentent les parties inexplorées de cet espace climatique, où nous n'avons pas de données d'observation pour paramétrer et valider les modèles de niches écologiques du présent. Ils sont l'équivalent climatique des régions inexplorées du monde, pour lesquelles les premiers explorateurs européens étaient censés trouver des dragons. Bien sûr, les dragons n'ont jamais été retrouvés... d'autres risques et de splendides découvertes l'ont été. Alors que les dragons peuvent ou non se cacher dans notre avenir, le problème de nouveaux espaces climatiques a besoin d'être confronté rigoureusement avec des modèles de niches écologiques actuels. Les prédictions de ces modèles seront toujours moins sûres parce qu'ils sont intrinsèquement des extrapolations. Étant donné le risque de «surprises» écologiques et la perte des services écosystémiques déjà constatées, la confrontation des modèles prédictifs avec les valeurs et les objectifs du réseau Natura 2000 revêt un enjeu considérable pour l'avenir.

2. Les méthodes employées pourraient être testées dans le cadre d'autres projets de cartographie des habitats, notamment le projet CARHAB porté par le MEDDE.
3. Mise en place d'un dispositif de surveillance : Les listes d'espèces typiques prendront leur réel intérêt lors de la mise en place d'un réseau de surveillance national. Pour les habitats forestiers, il paraît pertinent d'utiliser les placettes de l'Inventaire Forestier National pour bâtir ce futur réseau de surveillance. Enfin, s'il faut disposer de listes d'espèces typiques pour l'évaluation de 2013, il faudra veiller à retenir, dès maintenant, des espèces typiques qui pourraient également être sensibles aux changements globaux[Lenoir 08].
4. Enfin à l'échelle d'un site Natura 2000 ou de tout autre espaces naturel forestier, le lien entre modèle de distribution d'abondance et l'état de conservation qui a été démontré permettra aux gestionnaires de mieux suivre l'évolution de l'état de conservation.

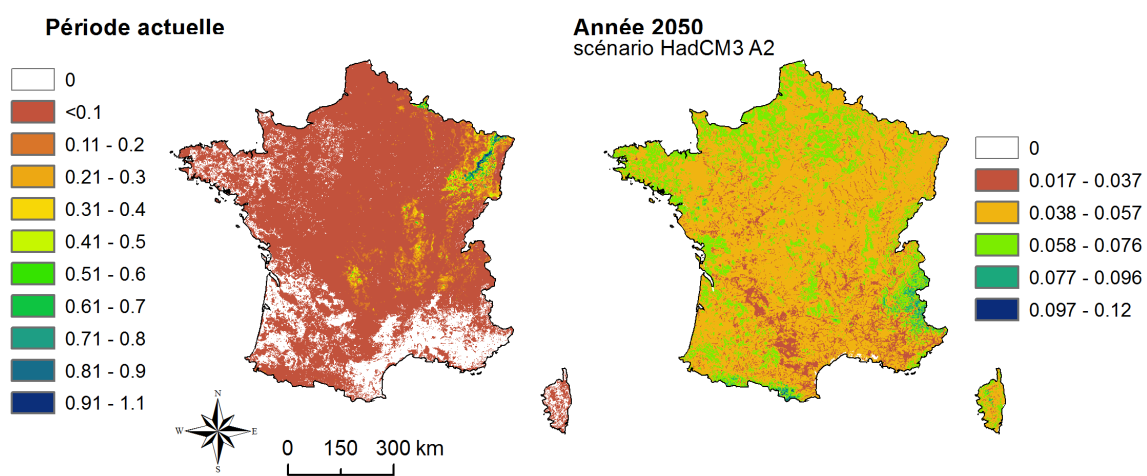


FIGURE 6.2.4: Etat actuel et futur de la distribution des probabilités de présence de l'habitat 9110 prédites par l'approche indirecte. Les prédictions futures sont calculées en 2050 à partir du scénario climatique A2 et du modèle général de circulation HadCM3

Annexes

Annexe A

Liste des membres du comité de pilotage du programme TEECH

Typification et évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers français et de leurs espèces végétales associées

Porteur du projet

Damien Marage, Maître de conférences, Equipe *Ecologie Forestière*, UMR 1092 INRA-AgroParisTech-ENGREF – Annexe 1

Durée du projet : 3 ans – 2010-2012

Constitution du comité de pilotage du projet

La validation scientifique du projet sera du ressort du MNHN.

Un comité national consultatif sera mis en place pour orienter, conseiller et critiquer le projet.

Il comprendra les personnes suivantes :

- pour le MNHN : Farid Bensettiti / Vincent Gaudillat / Katia Herard
- pour l' INRA-AgroParisTech-ENGREF : Damien Marage / Jean-Claude Gégout
- pour Société Française de Phytosociologie : Frédéric Bioret - Vincent Boulet
- pour la Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux : Frédéric Hendoux -
- pour le Centre National Professionnel de la Propriété Forestière : Christian Gauberville
- pour l'Inventaire Forestier National : Fabienne Benest / Jean-Marc Frémont
- pour l'Office National des Forêts : Patrice Hirbec
- pour le Cemagref : Frédéric Gosselin
- IMEP : Sophie Gachet

Partenariats

- Office National des Forêts
- Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux
- Inventaire Forestier National
- CNPPF- IDF et CRPF Poitou-Charentes, Champagne-Ardenne, PACA, Centre, Lorraine
- Société Française de Phytosociologie
- Réserves Naturelles de France
- Parcs Nationaux de France

Annexe B

**Compte-rendu du COPIL Janvier
2011**

Compte Rendu Du COPIL du 28 janvier 2011

1. *Typification et évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers et de leurs espèces végétales associées'(TEECH) - Matin*
2. *Groupe de travail national sur le rapportage des habitats forestiers dans le cadre de l'article 17 DHFF – Après-midi*

La réunion a débuté à 9 :45.

1. **Typification et évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers et de leurs espèces végétales associées'(TEECH)**

Accueil et tour de table de présentation, était présent :

Présents :

Benest Fabienne, IFN
Bensettiti Farid, MNHN/SPN
Bertrand Romain, AgroParisTech
Bioret Frédéric, SFP
Boulangier Vincent, ONF
Breton Vincent (CEMAGREF, Grenoble)
Gachet Sophie, IMEP Marseille
Gauberville Christian, CNPF
Gaudillat Vincent, MNHN/SPN
Godron Michel
Gosselin Frédéric, CEMAGREF
Lalanne Arnault, MEDDTL
Luquet Sandra (CEMAGREF, Grenoble)
Maciejewski Lise, MNHN/SPN
Marage Damien, AgroParisTech
Olivier Jean, FCBN
Touroult Julien, MNHN/SPN

Absents :

Bouillet Vincent, CBN massif Central/FCBN (excusé)
Barbéro Marcel, IMEP Marseille
Hendoux Frédéric, CBN Bassin Parisien/FCBN

Première partie (matinée)

1. ***Présentation de la procédure, organisation et calendrier du rapportage de l'évaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces dans le cadre de l'article 17 de la DHFF (Bensettiti F., MNHN/SPN)***
 - Rappel des objectifs de l'article 17 de la DHFF, le maintien ou le rétablissement dans un état de conservation favorable des habitats et des espèces d'intérêt communautaire ;
 - L'article 17 de cette directive invite les États membres à entreprendre une surveillance (art. 11) de ces habitats et espèces et de réaliser tous les six ans une évaluation de leur état de conservation sous un format commun

(rapportage), mais il est précisé que l'évaluation prévu pour 2012 sera réalisée avec les meilleures données disponibles recensées depuis le dernier exercice ;

- La Directive Oiseaux n'est pas concernée par ce rapportage, mais fera l'objet d'une première évaluation dans une autre procédure ;
- Sur les 132 habitats génériques et sur les 29 habitats forestiers 22 sont concernés par le projet TEECH ;
- Rappel des principes de l'évaluation, en mettant l'accent sur les paramètres à renseigner au niveau biogéographique et sur lesquels le projet TEECH doit y répondre : aire de répartition, surface de l'habitat et les espèces typiques liées aux structures et fonction de l'habitat ;
- Dans le cadre européen, les données demandées dans le cadre de l'exercice 2012 ne changent pas fondamentalement de celles demandées en 2006. Révision des formulaires de rapportage avec un formulaire général simplifié présentant les principaux résultats de la mise en œuvre de la DHFF où doit être précisé les sources de données, plan de gestion des sites, ...
- Présentation de quelques changements du formulaire habitat, L'outil de calcul automatique de l'aire de répartition à partir de la distribution (ArcGIS, facultatif) => carte de l'aire de répartition optionnelle...elle sera réalisée par le CTE/bd ; de nouvelles sections pour les sources de données (carte de distribution, surface habitat, structure et fonction, pressions et menaces, ...) ; la clarification de la période à prendre en compte pour les tendances (12 et 24 ans glissant) ; la possibilité de rapporter « inconnu » pour les tendances ; liste

actualisée de pressions et de menaces avec le niveau d'impact, nouvelle section sur l'impact du réseau Natura 2000 sur l'état de conservation, ...

-

Amélioration du rapportage pour 2013

- Augmentation « mécanique » des connaissances (structuration croissante des bases de données)
- Synergies avec d'autres projets nationaux (habitats) :
 - Modélisation (base prédictive) habitats forestiers (AgroParisTech-ENGREF/MNHN)
 - Projet de cartographie nationale des végétations ; surveillance des habitats forestiers dans le cadre des placettes IFN (?) ; méthodes évaluation au niveau du site pour préciser le paramètre structure et fonction de l'habitat
- Poursuite de la mise en place de méthodologie par grands types de milieux (agropastoraux, aquatiques, habitats des dunes littorales) comme pour les habitats forestiers (Carnino, 2009) et Poursuite des travaux engagés sur les « espèces typiques » du bon état de la structure et fonction de l'habitat (Maciejewski, 2010).

Organisation du rapportage

- Mise en place d'un groupe de coordination nationale le 7/12/2010 qui sera responsable du pilotage du rapportage sous l'animation du MNHN dont les missions sont :
 - fixer le cadre général du rapportage (principes de l'expertise, calendrier général, circulation de l'information, etc.) ; contribuer à la rédaction du guide méthodologique français et valider sa version finale ; valider la

liste des groupes d'expertise et leur composition ; s'assurer de la cohérence des procédures d'expertise entre les différents groupes thématiques ; arbitrer les désaccords qui n'auraient pas été réglés dans les groupes thématiques ; valider scientifiquement le rapport final

Discussions

- demande ministérielle sur la constitution des groupes pour définir les Aire/distribution et superficie des habitats qui sont des enjeux importants ;
- Le paramètre sur structures et fonctions (dont les espèces typiques) sont prises en compte dans l'approche au niveau du site qui reste une démarche de l'état de conservation de l'habitat au niveau local. Cette démarche est distincte de celle à l'échelle biogéographique (art. 17).

2. Présentation du programme de recherche TEECH : Introduction : cadre conceptuel et méthodologique, planning, état d'avancement (Marage D., AgroParisTech)

L'objectif et les grandes lignes du programme sont présentés en introduction : Mesurer un écart à une référence, c'est-à-dire un état observé vs. état attendu (favorable) basé sur des critères quantifiables :

- Aire de répartition
- Superficie
- Présence/Abondance d'espèces ' *typiques* '

et hiérarchisés une échelle de valeurs en fonction des objectifs (État favorable) pour poser un diagnostic écologique.

Planification du projet : le projet est coordonné et animé par LERFOB et le MNHN, plusieurs volets sont abordés sous forme de « package » avec les différents partenaires du projet :

WP1 : Modélisation niches écologiques habitats/espèces [LERFOB, IFN, CBN, SFP]

1. Cartes aire de répartition des habitats forestiers élémentaires dans et en dehors des sites Natura 2000
2. Cartes aire de répartition des espèces typiques
3. Articles scientifiques

WP2 : Constitution d'une base de données sur les traits de vies des espèces végétales forestières [LERFOB, GIP ECOFOR ??? ca-SIF]

Base de données sur les traits de vies : l'objectif vise à l'élaborer une base de données sur les traits de vie des espèces de la flore forestière française des domaines atlantiques, continentales et alpins avec une mutualisation de différentes bases existantes au niveau national (FORETRAIT, en développement au LERFOB, BASECO, ANDROSACE, VISTA, Flora Sys)

WP3 : Modèle théorique d'évaluation [LERFOB, IFN, CNPPF, ONF, MNHN]

1. Diagramme Rang Fréquence
2. Définition et harmonisation vocabulaire
3. Liste d'espèces typiques
4. Seuil et vulnérabilité par habitat

Analyse de la place des espèces végétales dans la communauté

- Modèles de distribution d'abondance du tapis herbacé et du cortège dendrologique ;
- pour chacun des habitats élémentaires à partir soit des tableaux de références des auteurs (tab. phyto) ou des données extraites des bases de données EcoPlant et SOPHY ;
- Dans ces modèles, les positions des espèces typiques, diagnostiques et caractéristiques seront identifiées ;
- Une comparaison du modèle « observé » par rapport au modèle ajusté permettra d'évaluer l'état de conservation de l'habitat.

Ce travail se fera en lien étroit avec les sites pilotes (WP4)

Bilan 2010 :

- Stage Lise Maciejewski, sur la notion d' « espèces typiques »
- Développement d'un script de programmation sous R (Damien Marage)
- Ajustement de modèles de distribution d'abondance de 35 habitats élémentaires de hêtraies
- Participation au Colloque Brest

Pour 2011 : Stage M1 – Cécile Diddelot (Calibration biomasse herbacée/ couvert)

WP4 : Application et validation empirique sur sites pilotes [ONF, IFN, RNF, PN, PNR]

Évaluation des habitats sur sites ' pilotes ' : il s'agit ici de confronter les observations aux modèles théoriques d'évaluation sur des sites pilotes :

- *sites sur lesquels des protocoles d'évaluation de l'état de conservation ont déjà été entrepris – déploiement du protocole Carnino et al. ?*
- *Retenir deux habitats génériques par domaine*
 - o *Sur les placettes IFN préalablement classées, utilisation de la Macro. de classement automatique des habitats (Prof. Gégout)*
- *=> mise en place d'un réseau de suivi*

WP5 : Synthèses Guide [TOUS les partenaires]

1. Rapport final
2. Guide méthodologique pour évaluation
3. Articles scientifiques

Cette dernière phase de l'étude a pour objectif de synthétiser les différents résultats obtenus et de fournir des recommandations quant à l'orientation à prendre dans l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers. Ce travail pourra prendre la forme d'un guide méthodologique destiné aux gestionnaires forestiers et d'espaces naturels en général.

Planification prévisionnelle du projet :

3. Méthodologie d'élaboration des listes d' « espèces typiques » (Maciejewski L., MNHN/SPN)

- Contexte : besoin de méthodologie standardisée de l'évaluation de l'état de conservation au niveau du site, la notion d'espèce typique n'a pas été prise en compte dans la méthodologie des habitats forestiers
- *Ces espèces doivent être les plus appropriées pour diagnostiquer l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat (concept considéré au travers d'un « pool » d'espèces)*
- Méthodologie : Phase de modélisation pour avoir des "métarelevés de référence"
- Ajustement des modèles de distribution d'abondance des espèces, Sélection des espèces de 1^{er} rang comme espèces potentiellement « typiques » puis comparaison des données et les habitats pour faire un lien entre structure et fonction de l'habitat
- Phase d'étude des traits biologiques : Optimisation de la richesse spécifique et des capacités de résilience avec un choix priorisé des traits de vie, pollinisation et dissémination, floraison et fructification, mycorhization, propriétés et usages, ...lien avec la structure et fonction de l'habitat et sélection des « espèces typique » :
 - o Prise en compte indirecte de tous les groupes taxonomiques
 - o Maximisation de la variance de chaque donnée retenue
 - o Individus arrivés à maturité sexuelle
 - o Pas de bryophytes et de ptéridophytes
- Présentation de résultat illustré par les « espèces typiques » du 9130-5 Hêtraies-chênaies à Aspérule odorante et Mélisque uniflore
- Discussion des avantages et limites de cette approche en mentionnant que c'est approche novatrice, la prise en compte de tous les groupes taxonomiques et pas de redondance avec les autres critères d'évaluation par contre il n'y a pas eu de possibilité de comparer avec des listes établis à dire d'expert, l'incapacité de s'extraire de l'impact anthropique dans l'étude des habitats et surtout le manque de connaissance et de référence d'où le principe de précaution pris !
- Dans les perspectives, il est prévu de mener une réflexion sur les seuils, tester la méthode au niveau des habitats génériques et mise en place de modèle de référence.

4. ***WP1. Modélisation des habitats naturels forestiers et de leurs espèces végétales associées (Bertrand R., AgroParisTech)***

La modélisation porte sur 93 habitats élémentaires constituant 22 habitats génériques forestiers des domaines atlantique, continental et alpin selon 2 approches :

- Directe par les communautés
- Indirecte par assemblage d'espèces typiques

A partir d'environ 10000 relevés (Gégout et al. 2005; Gégout et al. 2007) + données CBN et de Variables environnementales, environ 200 variables spatialisées disponibles au LERFoB (climatiques + nutritionnelles).

Modélisation de la distribution potentielle par régression logistique, de nombreuses méthodes utilisables: GLM, GAM, PLS logistique, BRF, NN. La validation du modèle se fait par comparaison à des données indépendantes (Base de données SOPHY)

Calendrier : début en avril 2011

- Programmation d'un outil de modélisation automatique sous R (une grosse partie a déjà été réalisée lors de la thèse de Romain),
 - Construction et uniformisation des BD utilisées,
 - Sélection d'un pool de variables environnementales,
 - Modélisation par approche directe,
 - Modélisation par approche indirecte,
- En Janvier/février 2012 :
- fin de la modélisation
 - Début de la validation
 - Comparaison des méthodes
 - Interprétation
 - publication

Discussions

WP1 – Modélisation niches écologiques habitat espèces

- Pas prise en compte des bryophytes problème de détermination et surtout la qualité des relevés en terme d'échelle des stations de bryophytes par rapport aux phanérogames.
- Ptérydophytes : non pris en compte également, mais pour certains habitats forestiers elles constituent de bonnes espèces typiques ! problème pour d'autres habitats.
- Cartographie de l'habitat 9190 – Vieilles chênaies acidiphiles : calibrage des modèles - origine des données (être sur du bon classement).
- Espèces typiques : a été évoqué le problème des sylvofaciès et notamment du Chêne sessile pour le *Galio-Odorati Fagetum*.
- Il semble important par rapport au « sous-échantillonnage » de la partie atlantique d'Ecoplant de mettre un filtre biogéographique problème biogéographique, donc inclure domaine biogéographique dans le modèle.
- attention pas de validation sur la carto des sites (qui peut être mauvaise)
- Nécessité de définir et donner des clarifications sur les notions de structure & fonctions ; structure d'abondance ? structure spatiale ?
- fonctions : cf. au guide méthodologique européen

WP2 – Constitution de base de données sur les traits de vie

- Sophie Gachet (IMEP) présente les principales bases de données liées aux traits de vie et l'importance de la synergie dans le cadre de programmes nationaux.
- Milieux ouverts (FCBN et CBN)
- Ontologie de traits de vie - Eco-informatique
- GIP ECOFOR – autoécologie des espèces forestières
- Base Ecoline (IMEP)
- GALIUM en ligne en mars

WP3 – Modèle théorique d'évaluation

- pas de microhabitats !
- Apport de l'IFN (7000 points par an)
- structure & fonctions : liste espèces typiques
- pas de fonge, voire Société Française de Mycologie (inventaire des champignons supérieurs)

Après-midi : Réunion de lancement du groupe thématique forêt

Présentation des différents projets en cours ou à venir et de leur articulation avec le programme de cartographie nationale des végétations

1. Présentation des travaux de CBN Alpin, approche complémentaire (Godron M., CBN Alpin)

Approche cartographique ; base de traits de vie, travaux de Alexis MIKOLAJCZAK

Travaux Luc Garraud- base bionomique

Travaux Jérémie Van Es : caractérisation et identification des habitats, notamment les cariçaies.

Valorisation des données du CBNA modèle spatiotemporel qui peut expliquer l'analyse fréquentielle

- production d'une liste d'espèces typiques,
- groupement végétal,
- concordance avec EUR27,
- espèce caractéristique au sens de Theurillat
- ajout des traits bionomiques,
- profil écologique,
- filtre sur les Diagramme Rang-Fréquence => construction des modèles ?
- structure temporelle = > remplacement dans la succession écologique
- Evaluation de l'état de conservation de *J. thurifera*, Hêtraies
- Forêt de plaine (A. Brethes) - relevés de Normandie. Hêtraie à Houx
- Comment aborder la question pour les habitats méditerranéens ?.

2. Cartographie et modélisation des habitats forestiers (Luque S., Cemagref)

Ce travail a été fait dans le PNR du Vercors et s'inscrit dans le cadre de l'axe 4 de l'équipe Ecosyst. Montagnards du Cemagref de Grenoble: apport de la télédétection

- Analyse spatiale, modélisation spatio-temporelle et indicateurs des écosystèmes forestiers et des habitats pastoraux d'altitude
- Écologie du paysage, changement global, évaluation biodiversité/indicateurs, modélisation, dynamique systèmes spatiaux, connectivité habitats, télédétection/SIG

Les données de la télédétection portent sur 206 000 ha soit 139 000 ha de forêt sur 7 régions naturelles différentes soit 6 sous-ensembles basés sur 5 images SPOT 4/5 (2004 - 2005 - 2009) ; plus de 20 000 relevés phytosociologiques (!) du CBN Alpin ont été utilisés ; Les données « environnementales » issues du MNT 50m de l'IGN et des bases de données de Météo-France (1km, méthode Aurelhy) ;

- L'approche « objet » en télédétection
- Proposition méthodologique pour la cartographie des habitats
 - Classification par la méthode « plus proche voisin »
 - Niveaux hiérarchiques / typologies
 - Cartographie forestière : 1^{er} niveau
 - Définition des courbes de tendance environnementales
 - Cartographies potentielles des habitats par type de niveau 1

- Cartographie finale par affectation des postes CB en fonction de la cartographie de niveau 1
- Résultats : la précision globale = 50%, ex., pour le 41.1 = 60%
- Bilan : apports de la télédétection, cartographie des habitats probables, niveau de précision entre une cartographie classique et la télédétection
- Perspectives :
 - Modélisation « MAXENT » (Maximum d'entropie)
 - Projet CARTOVEG
 - Nouvelles données (LIDAR, image à très haute résolution)

3. Recensement et mise en correspondance des typologies de végétations et d'habitats (Gaudillat V., SPN/MNHN)

Différentes typologies de végétations sont aujourd'hui en usage, il s'agit principalement de la typologie phytosociologique, de Corine Biotope et, dans le contexte de l'application de la directive « Habitats », de la typologie Natura 2000. Il faut également mentionner la classification des habitats du Paléarctique et EUNIS, ainsi que les Cahiers d'habitats, déclinaison française de la typologie Natura 2000.

Mise en correspondance des différents référentiels en ligne sur le site de l'INPN

- "**Référentiels Habitats**" : (<http://inpn.mnhn.fr/isb/download/fr/refHabitats.jsp>) :
- "**Correspondances entre typologies d'habitats**" : (<http://inpn.mnhn.fr/isb/download/fr/refHabitatsCorresp.jsp>)

Echéancier :

- Mise en correspondance Corine Biotope - EUR27- Prodrome : fin de 2011
- Mise en correspondance avec EUNIS pour 2012

4. Surveillance des habitats forestiers dans le cadre des placettes IFN (Fabienne Benest, IFN)

Quatre points sont soulevés :

1. cartographie forestière par département (10 Dpt./an) et il y a environ 40 départements avec deux méthodes.
 - Inventaire des stations forestières avec un échantillonnage systématique...5 échantillons successifs avec 7000 points en forêt et chaque point possède un relevé phytoécologique et un inventaire floristique (rayon de 15 m, soit 700 m²)
 - Les données floristiques brutes sont téléchargeables (nouvelle méthode 2005), mais comportent une erreur de localisation. Les données floristiques IFN pour la calibration des modèles dans l'ancienne méthode soit 130 000 placettes disponibles avec des coordonnées géographiques exactes, sont utilisées par les équipes du LERFOB (cf. Thèse Romain)
2. Masque forêt : possibilité de mise à disposition
3. points IFN pour validation et utilisation de la Macro J.-C. Gégout- => dépôt d'un projet + Stagiaire - faiblesse dans le domaine atlantique
4. Identification : formation IFN/IDF + Clé de détermination pour le domaine méditerranéen à l'échéance fin 2012.

5. Société Française de Phytosociologie et déclinaison du Prodrome des végétations de France (Frédéric Bioret, SFP)

Créée en 2002, la Société Française de Phytosociologie est une association loi 1901 dont les objectifs généraux sont la promotion et le développement de la Phytosociologie tant fondamentale qu'appliquée, en France et en contexte de francophonie.

- Prodrome des végétations de France (PVF 1)

Publié en 2004 avec le concours du Muséum National d'Histoire Naturelle, ce Prodrome constitue le premier référentiel national des végétations. Il a été conçu comme la première étape d'une déclinaison plus fine jusqu'au niveau des associations, et a servi de référence nationale pour la déclinaison des Cahiers d'habitats (Natura 2000), pour les correspondances phytosociologiques.

- Déclinaison du Prodrome des végétations de France (PVF 2)

Le « Prodrome des végétations de France 2 » a pour but de poursuivre le travail réalisé entre 1996 et 2004. Initié en 2006, en partenariat avec le Muséum National d'Histoire Naturelle, la Fédération des Conservatoires botaniques nationaux, l'Office national des forêts, et l'ENGREF de Nancy, il répond à un objectif multiple : poursuivre la déclinaison jusqu'au niveau des syntaxons élémentaires que représentent les associations végétales, faciliter l'identification des syntaxons, et permettre l'identification des correspondances avec les classifications européennes des habitats naturels et semi-naturels (CORINE Biotopes, EUR 27...).

Le travail de déclinaison proprement dit s'organise classe par classe. Pour chaque classe, un responsable coordonne la déclinaison au niveau national. Les déclinaisons des Classes seront publiées dans le Journal de Botanique, suite à une convention avec la Société Botanique de France.

Un bref bilan est donné sur l'état d'avancement des déclinaisons au niveau association

- 4 classes publiées dans le Journal de botanique
- 13 classes ont été achevées
- 30 en cours de déclinaison
- 29 classes qui ne sont pas commencées

Discussions

- par rapport au groupe forêt, la SFP peut organiser des sessions de formation et participer aux travaux de CARToVEG ;
- relation avec le catalogue Habitat de l'AgroParisTech et le PVF2 = > Le responsable Jean Timbal de la classe des *Querco-Fagetea* et les membres apporteront les informations nécessaires sur les syntaxons et la structure retenus dans cette classe.
- carto des geosigmetum ? le travail peut se faire au niveau local avec une approche sur les séries de végétation

6. Présentation de CARToVEG (Olivier J., FCBN)

Le ministère a initié une démarche de structuration de la connaissance sur les végétations naturelles et semi-naturelles (ou habitats naturels et semi-naturels) et une étude a été confiée au MNHN-SPN, à la FCBN et au CEMAGREF en 2009 - 2010 pour mettre un cadre méthodologique pour une cartographie nationale des végétations naturelles et semi-naturelles terrestre en France.

Ce programme est lancé afin de :

- être en capacité de répondre aux enjeux communautaires relative au rapportage de la directive « Habitats-Faune-Flore » ;
- intégrer la problématique « habitats » dans les politiques publiques telles que SCAP, TVB, connaissance (ZNIEFF...), politiques de protection, gestion des espaces naturels...

La démarche :

- Niveau national – cartographie nationale des végétations au 1/50 000 au niveau alliance en 2018 :
 - o Pré-carto Vége – typo existant et fond blanc,
 - o Au niveau local cartographie standardisée fine des enjeux patrimoniaux (Natura 2000, ZNIEFF, ZH...,
 - o Partenaires : Réseau des CBN, MNHN/SPN, CEMAGREF, IFN, ...

- Deux approches, une approche de terrain avec délimitation d'unité cartographique de végétation (phytosociologie paysagère) et une approche de « prédiction de la végétation » à partir de données floristiques et/ou écologique
 - o Approche terrain : besoin du Prodrome des végétations de France au niveau « association », de la déclinaison de ce Prodrome au niveau des régions, d'une liste de série de végétation, ...
 - o Cartographie probabiliste : besoin d'espèce ou assemblage d'espèces, caractéristiques des communautés végétales.
- travail sur la Corse et les Pyrénées Orientales en 2011 : avec une harmonisation des typologies.

Discussion générale

- Le lancement du groupe thématique forêt dont l'après-midi était consacré est reporté pour mieux identifier tous les partenaires potentiels dans le cadre du rapportage de l'article 17.
- Après présentation des différents projets en cours ou à venir et de leur contribution potentielle, la discussion a porté essentiellement sur l'articulation (synergie) entre projets notamment autour du programme de cartographie nationale !
- La question s'est posée sur l'articulation du travail du CEMAGREF et TEECH, les deux approches sont différentes, le niveau hiérarchique/typologique n'est pas le même (association végétale pour TEECH et le niveau 2 de CORINE pour la télédétection) donc il est difficile de trouver des complémentarités entre ces deux approches ! Le programme TEECH apporte une vision nationale pour trois domaines biogéographiques. Pour le moment, le programme du Cemagref a abordé uniquement le PNR du Vercors.
- Le débat s'est engagé sur le type de rendu de la cartographie nationale de végétation au 1/50 000, cartographie potentielle ou des sylvofaciès ?, la FCBN n'a pas donné de réponse claire ! mais il s'agit bien de carte potentielle !
- projet TEECH = Contribution au fond blanc /contribution Modèle de prédiction et quel moment considère-t-on que la validation externe est bonne ? se baser sur le FSD est une mauvaise solution; plutôt se baser sur de la cartographie existante des SIC (docob validé, CBN).
- Se pose le problème pour l'évaluation des habitats méditerranéens et quels partenaires pour ce domaine ?
- Partenariat avec fédéCBN : quand est-il de la convention et de l'intégration du CNPF dans le programme d'évaluation : validation des cartes
- IFN : travail sur la Corse et travail sur la macro de classement de J.-C. Gégout
- Le muséum souhaite qu'il y ait une réflexion sur les valeurs de référence : surface de référence, ...
- Les débats se sont clôturés à 17 :00.
-

Annexe C

Compte-rendu du COPIL mars 2012



Le 18 avril 2012

COMPTE-RENDU DE REUNION

<p>Rédacteurs : R. BERTRAND, J. CHAURAND, D. MARAGE</p> <p>Liste de diffusion :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Groupe d'expertise rapportage européen « Habitats forestiers » - Membres COFIL TEECH 	<p>Présents :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Romain BERTRAND (AgroParisTech-ENGREF) - Catherine BIACHE (ONF) - Julie CHAURAND (Equipe FCBN) - Gilles CORRIOL (CBN Pyrénées Midi-Pyrénées) - Thierry FERNEZ (CBN Bassin-Parisien) - Christian GAUBERVILLE (CRPF-IDF) - Michel GODRON (retraité) - Frédéric GOSSELIN (IRSTEA Nogent sur Vernisson) - Arnaud LALANNE (MEDDTL) - Sandra LUQUE (IRSTEA Grenoble) - Lise MACIEJEWSKI (MNHN) - Damien MARAGE (AgroParisTech-ENGREF) - Benoît RENAUX (CBN Massif-Central) - Julien TOUROULT (MNHN) <p>Excusés :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Olivier ARGAGNON (CBN méditerranéen de Porquerolles) - Fabienne BENEST (IGN-IFN) - Farid BENSETTITI (MNHN) - Vincent BOULLET (CBN Massif-Central) - Vincent GAUDILLAT (MNHN)
<p>Objet : Evaluation de l'état de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire à l'échelle biogéographique : Rapportage européen 2013 et COFIL du programme TEECH</p>	<p>Date et lieu : Paris, 28 mars 2012</p>

9h45 – 10h

Accueil et tour de table

Matinée : Rapportage européen 2013, groupe d'expertise thématique « Habitats forestiers »

► **10h00-10h30 Rappels et organisation générale proposée de l'exercice pour le volet habitat, Julie Chaurand – FCBN, Cf. .ppt JC**

FG (IRSTEA) indique que la définition, donnée dans la directive européenne, de l'état de conservation d'un habitat n'est pas claire et mériterait d'être explicitée. C'est l'effet (ou résultante) de l'ensemble des influences (dont les menaces et pressions) agissant sur un habitat.

LM (MNHN) précise que la définition de l'état de conservation 'favorable' d'un habitat est plus explicite :

« L'état de conservation d'un habitat naturel sera considéré comme 'favorable' lorsque:

- son aire de répartition naturelle ainsi que les superficies qu'il couvre au sein de cette aire sont stables ou en extension

et

- la structure et les fonctions spécifiques nécessaires à son maintien à long terme existent et sont susceptibles de perdurer dans un avenir prévisible

et

- l'état de conservation des espèces qui lui sont typiques est favorable au sens du point i) » [cf. état de conservation d'une espèce]

► 10h30-12h15 Discussion sur les "structures et fonctions" des habitats

- a) identification des grandes catégories de S&F à considérer « dans l'idéal » (s'abstenir, dans un premier temps, des contraintes liées à la disponibilité des données) pour évaluer l'état de conservation des grands types d'habitats forestiers ;
- b) valorisation des informations existantes en fonction des habitats forestiers.

a) Les participants échangent sur les différentes catégories de S&F à considérer :

- **Intégrité de la composition du cortège dendrologique** ✓

→ Intéressant à conserver bien que cela puisse être considéré davantage comme dans les menaces et pressions.

- **Très gros arbres vivants** X

→ La méthode Carnino décline ce critère en fonction des différentes essences.

JC (FCBN) indique que ce critère ne cible pas une S&F de l'habitat forestier mais correspond à la valorisation des données existantes : la S&F ciblée serait l'identification des **stades mûres-sénescents**.

- **Structuration des classes d'âge (dont stades mûres-sénescents), cycle sylvigénétique** ✓

→ Le critère est à conserver.

CG (IDF) précise que ce sont les stades jeunes et vieux qui sont importants. GC (CBN-PMP) indique que les stades mûres ont un rôle plus élevé que les stades jeunes dans le fonctionnement des habitats forestiers. AL (MEDDTL) ajoute que cela dépend des régions et que les experts doivent s'adapter.

- **Dynamique de renouvellement** ✓

→ Le critère est à conserver.

BR (CBN-MC) donne l'exemple des forêts alluviales avec l'apport d'alluvions lors des crues. La durée et la fréquence des crues peuvent être des critères importants à considérer selon les habitats.

- **Bois mort au sol, sur pied** ✓

→ Le critère est à conserver. Les participants soulignent son importance au niveau de la forêt (et non de l'habitat).

- **Ancienneté de l'état boisé** ✓

Bien qu'il n'existe actuellement pas de carte nationale répondant à ce critère (cartes anciennes non entièrement utilisables, avec un niveau de précision faible pour l'habitat), l'ensemble des participants s'accordent sur son **importance sur le fonctionnement** des habitats forestiers. BR

(CBN-MC) ajoute que cela permettra de différencier les forêts anciennes de celles jeunes, même si la superficie totale augmente.

GC (CBN-PMP) précise que les travaux avancent bien dans les Pyrénées avec la digitalisation des cartes de l'Etat-major.

JT (MNHN) s'interroge sur l'invariance du critère.

- **Epiphytes (présence, diversité) ✓**

Ce critère est intéressant pour certains habitats, avec des communautés différentes en fonction du climat. Certains habitats présentent une diversité et une abondance en épiphytes, mais d'autres en sont naturellement pauvres.

- **Ratio lichens foliacés/crustacés ✓ , Densité arbres porteurs de micro-habitats ?**

→ Ratio intéressant pour les micro-habitats.

Un critère basé sur la couleur ou la forme des lichens serait potentiellement intéressant à réfléchir.

La densité d'arbres porteurs de micro-habitats est intéressante mais non vraiment discutée.

- **'Équitabilité' de la surface par type hab. ?**

Le terme d' « équitabilité » ne correspond pas car les surfaces d'habitat n'ont pas vocation à être équitables mais davantage « équilibrées » et celles-ci sont dépendantes des habitats considérés. Les participants précisent que ces surfaces sont à définir *a priori* indépendamment des autres habitats liés dynamiquement aux forêts (ex des landes), en ne considérant pas forcément une surface maximale (des forêts partout) mais suffisamment importante pour que l'habitat s'exprime.

La question de la surface de référence favorable est également posée (cf. ci-après).

L'idée est de développer un indice de diversité pour appréhender les mosaïques d'habitat.

- **Structure verticale – nombre de strates ✓**

→ Critère intéressant mais non réellement discuté en réunion, retenu 'par défaut'.

- **Fragmentation de l'habitat (ou connectivité) ✓**

→ Critère intéressant à retenir avec une analyse multi-spatiale (échelle du massif forestier et de l'habitat générique/élémentaire) mais peut être considéré davantage comme une pression.

- **Acidification des sols ?**

Des cartes existent mais dispersées sur le territoire.

- **Eutrophisation (distance des zones agricoles, phénomènes de lisières...) ?**

- **Intrants forestiers X, Tassement du sol ?**

Critères relevant davantage des atteintes et difficiles à évaluer (bien que les participants soulignent l'importance du tassement du sol sur le fonctionnement de l'habitat).

La **productivité des arbres** n'est pas retenue. **X**

BR (CBN-MC) propose d'analyser le **fonctionnement de guildes d'espèces**, telles que par exemple les grands prédateurs et/ou les insectes saproxyliques. Toutefois, les espèces typiques devraient pouvoir être des espèces 'clés de voûte' permettant d'appréhender le fonctionnement général de la guildes : ce critère n'est actuellement pas retenu. **X**

La question de la **redondance des critères** est posée : si cela est problématique dans le cadre d'une notation (comme c'est le cas pour les méthodologies développées à l'échelle des sites Natura 2000), ce n'est actuellement pas le cas pour l'évaluation à échelle biogéographique où les

informations sont croisées par l'expert afin qu'il évalue directement le paramètre (dire d'expert objectif et harmonisé, autant que possible, avec les autres experts).

TF (CBN-BP) s'interroge sur la **cohérence inter-rapportages** : la réflexion devrait être européenne et non uniquement nationale.

GC (CBN-PMP) demande s'il serait possible d'ajouter à l'outil de saisie en ligne des formulaires un **menu déroulant permettant de cocher les critères considérés**. Si cela est techniquement faisable, l'outil est commun à l'ensemble des formulaires habitats (pas uniquement ceux forestiers) et cela n'est peut-être pas opportun.

b) Les participants échangent sur la valorisation des informations existantes disponibles :

– **données de l'IGN-IFN**, non affectées par habitat :

Ces données sont exploitables pour les habitats couvrant de grandes surfaces mais sont difficilement voire non-exploitable pour les habitats peu fréquents. GC (CBN-PMP) précise que les habitats rares sont généralement bien connus et que l'information est ainsi disponible auprès des experts.

Les informations sur les très gros bois (à lier aux stades mûres-sénescents) et le bois mort peuvent être valorisées en identifiant les essences dominantes par sylvo-écorégions (SER) (les grandes régions écologiques n'étant pas assez précises). Les participants indiquent qu'il serait intéressant que les CBN identifient les habitats dominants pour les SER présentes sur leurs territoires d'agrément (proposition de 2 habitats par SER). Les données étant disponibles par SER, chaque expert les traiterai directement.

Les informations sur la flore sont jugées peu fiables.

- **données de l'ONF** :

SL (IRSTEA) précise que les données de l'ONF sont plus précises que celles de l'IGN-IFN, bien que non disponibles pour l'ensemble du territoire métropolitain français. Les données ONF sont utilisables *ad minima* dans les Alpes.

- **digitalisation des cartes de l'Etat-major** dans le sud-ouest de la France métropolitaine ;

- **données issues des documents d'objectifs Natura 2000** :

Ces données sont mises à disposition des rédacteurs et peuvent être exploitées pour les habitats rares.

DM (ENGREF) précise que, dans le cadre du programme «Efficacité des mesures incitatives dans les sites Natura 2000 forestiers français », environ 500 DOCOB ont été examinés afin d'extraire les surfaces d'habitats mais que de nombreux DOCOB sont peu fiables et ainsi non exploitables.

'Evaluer l'état des S&F par rapport à quoi ?'

Des publications existent concernant les seuils au-delà desquels les critères identifiés pour les S&F sont jugés défavorables (mauvais et/ou inadéquat), mais ne sont pas identifiés par habitat d'intérêt communautaire. FG (IRSTEA) précise qu'il sera possible de hiérarchiser les sites par rapport aux seuils.

JT (MNHN) propose de se concentrer sur les « tendances » d'évolution des critères plutôt que sur des « seuils ». La proposition n'est pas débattue.

Les participants indiquent que le 'bon état de conservation' n'est pas un objectif à atteindre sur l'ensemble du territoire, compte tenu des réalités et des besoins de la gestion forestière. Ceux-ci s'interrogent ainsi sur la définition d'un seuil suffisant où l'habitat est en 'bon état' (10% de la surface totale en 'bon état' suffisante ? 25% ? 50 % ? etc.).

Le guide méthodologique préconise que lorsque les S&F sont jugées défavorables mauvaises sur au moins 25% de l'habitat, le paramètre soit évalué défavorable mauvais. JT (MNHN) précise que ce seuil de 25% peut être très important pour des habitats rares et beaucoup moins pour des habitats répandus.

LM (MNHN) indique que l'échelle d'analyse est également importante : est-ce au niveau des SER ?

En résumé, les critères S&F retenus (au niveau national, bien que la réflexion serait à mener à l'échelle européenne) sont :

- Intégrité de la composition dendrologique ;
- Dynamique de renouvellement ;
- Bois mort au sol, sur pied ;
- Ancienneté de l'état boisé ;
- Structuration des classes d'âge (dont stades matures-sénescents), cycle sylvigénétique ;
- Epiphytes (présence, diversité) en fonction des habitats ;
- Ratio lichens foliacés/crustacés ;
- Structure verticale – nombre de strates ;
- Fragmentation (ou connectivité).

Sont en question : l'« équitabilité » de la surface par type d'habitat, l'acidification des sols, l'eutrophisation et le tassement des sols.

Les données de l'IGN-IFN sur les très gros bois et le bois mort sont valorisables pour les habitats couvrant de grandes surfaces en identifiant les habitats dominants par sylvo-écorégions : les CBN sont sollicités, si possible, pour identifier 2 habitats forestiers dominants par SER.

Les données de l'ONF ainsi que les cartes de l'Etat-major digitalisées, quand disponibles, sont jugées particulièrement intéressantes. En revanche, les DOCOB sont jugés peu fiables et à exploiter avec prudence.

La question du 'seuil' au-delà duquel le paramètre est évalué favorable est soulevée : la bibliographie donne des pistes permettant de hiérarchiser les sites où l'habitat est présent entre eux mais le 'bon état de conservation' n'est pas à rechercher pour tous les sites. Le 'seuil' suffisant de sites en 'bon état' par rapport à l'ensemble des sites dépend notamment de la surface couverte par l'habitat et de l'échelle d'analyse privilégiée.

Les participants s'accordent sur le fait que les approches par habitat et par espèce sont complémentaires : chacun des critères des S&F n'étant pas obligatoirement lié à une espèce, et une espèce n'étant pas obligatoirement liée à un des critères S&F pré-identifiés (ces derniers correspondant à ce que peuvent appréhender les scientifiques, ainsi limité).

► 12h15 – 12h45 Discussion sur les "espèces typiques"

- grands critères de choix pour les espèces 'typiques' (groupes d'espèces à considérer en fonction des types d'habitats, des stades dynamiques et des grandes catégories de S&F identifiées) ;

L'Europe préconise de se limiter à l'identification de 20 espèces tous groupes taxonomiques confondus. Les participants précisent que cela semble peu et serait à adapter en fonction des habitats évalués. JT (MNHN) indique que le nombre peut effectivement être discuté.

BR (CBN-MC) propose de fonctionner en deux temps, en identifiant dans un premier temps toutes les espèces pouvant être intéressantes puis en sélectionnant 20 dans un second temps.

BR (CBN-MC) indique que les bryophytes sont particulièrement intéressantes à considérer pour les habitats forestiers, bien que l'information soit difficilement mobilisable.

LM (MNHN) précise que les espèces 'typiques' sont à lier aux **critères de S&F à prendre en compte indirectement** ; pour les critères pouvant être évalués directement, les espèces 'typiques' n'ont pas de plus-value directe (ex : *Buxbaumia viridis* ne serait pas à choisir pour le bois mort car ce critère peut être appréhendé directement).

Les participants rappellent que ces espèces doivent être indicatrices du 'bon état de conservation' de l'habitat et que celles-ci ne sont pas spécifiques d'un habitat en particulier : GC (CBN-PMP) donne l'exemple du hêtre qui peut être structurant pour plusieurs habitats.

MG (retraité) indique que le CBN-Alpin travaille sur l'identification de ces espèces et que ces travaux pourraient être mis à disposition du groupe au besoin.

Pour JT (MNHN) ces espèces sont avant tout les arbres pour les habitats forestiers (rôle clé de voûte). GC (CBN-PMP) précise que cela dépend des espèces et que le bouleau dans les hêtraies acidiphiles n'est par exemple pas à prendre en compte.

Concernant les espèces rares, GC (CBN-PMP) indique qu'il n'y a pas de réponse absolue et que cela dépend des habitats avec des cas où celles-ci seront intéressantes et inversement.

DM (ENGREF) indique que les 20 espèces pourraient permettre de 'refaire un réseau trophique' pour chaque habitat.

Les participants précisent que les espèces 'typiques' devraient être représentatives de **différents groupes taxonomiques** (avec une notion de clé de voûte), des **différentes phases dynamiques** de l'habitat et des **différents niveaux trophiques** (logique de chaîne trophique) ; en plus d'être des indicateurs du 'bon état de conservation' de l'habitat et d'être sensibles aux changements. Ces espèces visent à **appréhender les critères de S&F qui ne peuvent l'être directement**. Le nombre de 20 espèces maximum, jugé trop faible, peut être discuté.

► 12h45 – 13h Discussion sur les surfaces recouvertes, aires de répartition

- valorisation des informations existantes ;
- réflexions de Rodriguez *et al.* (2011) sur la Liste Rouge des Ecosystèmes Menacés.

Ce point n'a été que très rapidement abordé au cours de la matinée.

Il est rappelé que la valeur de référence favorable n'est pas l'optimum de l'habitat mais la valeur au-delà de laquelle le paramètre est évalué 'favorable'. JT (MNHN) rappelle la distinction entre l'idéal et l'objectif opérationnel.

Les surfaces de référence favorable sont dépendantes des habitats (très différentes entre une forêt et une pelouse, etc.) et les généralisations sont difficiles.

Les préconisations du guide national pour l'aire de répartition de référence favorable et la surface de référence favorable ne sont pas cohérentes. Le calcul de « 2000 x nombre d'associations végétales » laisse les participants perplexes.

Les surfaces-aires de répartition de référence favorable sont à relier à la notion d' 'aire minimale' pour l'expression de l'habitat. A la végétation s'ajoute la superficie de l'espace vital des espèces animales liées à l'habitat.

BR (CBN-MC) ajoute que l'esprit de la DHFF évolue et que la politique Natura2000 vise les zones de 'nature anthropisée' et également des zones de 'nature vierge' ou redevant sauvage (en libre évolution). Cf. la résolution du parlement européen du 3 février 2009 sur les zones de 'nature vierge' (ci-jointe).

SL (IRSTEA) rappelle les travaux de l'AEA permettant d'identifier les différences depuis 1950.

L'identification de « contributeurs » complémentaires pour les différents formulaires n'a pas pu être traitée par les participants.

DEJEUNER

Après-midi : Comité de pilotage du programme « Typification et Evaluation de l'état de conservation des habitats forestiers et de leurs espèces typiques »

► **13h30-14h00** **Présentation du rapport d'étape de 2011 - Damien Marage (DM)**

DM présente les résultats du rapport d'étape 2011.

Romain Bertrand a été recruté en qualité de post-doctorant afin de réaliser la première étape du travail. Cécile Diddelot a réalisé un stage de Master 1 (Univ. Nancy I - Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement Mention « Espaces, Ressources, Milieux » Spécialité « Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes ») sur la calibration des données de couvert et biomasse herbacée dans les hêtraies relevant du 9130 et Victor Cornejo a effectué son mémoire de Master 2 (Univ. Nancy I - Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement Mention « Espaces, Ressources, Milieux » Spécialité « Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes ») sur l'apport des traits d'histoire de vie pour l'établissement de la liste des espèces typiques et la mesure de la redondance fonctionnelle.

Suite à une présentation en octobre 2011 auprès du commanditaire (MNHN/SPN), il a été décidé de poursuivre les travaux uniquement au niveau des habitats génériques pour être en phase avec les attendus du rapportage au titre de l'article 17.

► **14h30-17h00** **Modélisation des espèces et des habitats, Romain Bertrand (RB)– AgroParisTech**

RB présente les résultats de la modélisation directe et indirecte (la présentation est jointe au présent document).

- a) BDs utilisées et abandon de la modélisation de la distribution potentielle des habitats élémentaires :

Suite à une réunion avec le commanditaire (MNHN/SPN) depuis le rapport d'étape, il a été décidé que seuls les habitats génériques seront modélisés. Malgré la perte d'information soulignée par les participants, cette décision est nécessaire du fait du faible nombre d'occurrences de certains habitats élémentaires dans la base de données disponible pouvant biaiser la modélisation (remarque de FG (IRSTEA) sur la pertinence du nombre degrés de liberté des GAM comparé au faible nombre d'occurrence de certains habitats élémentaires présentée dans le rapport d'étape). La base de données comporte 7229 relevés (EcoPlant et CBN Massif Central) pour lesquels 19 habitats génériques ont un nombre d'occurrences suffisant pour être modélisés. Les participants font remarquer que la répartition spatiale des relevés est biaisée (forte pression d'échantillonnage

dans le Nord-est de la France dans EcoPlant). RB et DM ont consciences de ce problème et c'est pour cela qu'ils ont contacté les CBNs pour compléter la BD. Vu l'état d'avancement du travail et du délai avant rendu final, il n'est pas envisageable de recommencer le travail à partir de nouveaux relevés. Par conséquent, les aires de répartitions potentielles modélisées devront être interprétées et utilisées avec prudence en gardant à l'esprit le possible biais spatial ainsi que la non-exhaustivité des habitats (absence d'au moins un habitat élémentaire pour 12 des 19 habitats génériques) dans la base des données.

b) Données environnementales utilisées :

15 variables environnementales parmi 4 types de ressources sont utilisées pour modéliser la distribution potentielle des habitats. SL (IRSTEA) se pose la question de la provenance et de la résolution spatiale réelle des données climatiques. Les données climatiques (température et pluviométrie) ont été modélisées par RB (AgroParisTech) au cours de son travail de thèse à partir d'observations Météo France mensuelles pour chaque année de la période 1960-2008. La projection spatiale des modèles climatiques a une résolution d'1 km² (pour plus de détails cf. Bertrand et al. 2011*). GC (CBN Pyrénées Midi-Pyrénées) fait remarquer que le résultat de la modélisation des habitats est très dépendant de la qualité des données environnementales utilisées. L'incapacité des données environnementales à rendre compte de spécificités locales peut expliquer une partie de l'incohérence spatiale de certaines distributions des habitats modélisées. RB (AgroParisTech) précise que le choix des variables environnementales est un compromis entre cohérence écologique et qualité des données environnementales. Dans le cas présent, selon RB, le résultat de la modélisation des habitats est principalement dépendant de la qualité des données floristique/habitat (représentativité spatiale et exhaustivité des données ; cf. partie précédente pour plus de détail concernant les biais liée à la BD).

*Bertrand, R. et al. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. - Nature 479: 517-520.

c) Calcul de la surface

Le calcul de la surface de l'aire de distribution potentielle d'un habitat a été réalisé en comptabilisant le nombre de pixels d'1km caractérisé par une probabilité de présence de l'habitat supérieur à un seuil. Le seuil est déterminé par la probabilité de présence qui discrétise au mieux les présences et absences de l'habitat. FG (IRSTEA) détaille les limites de l'utilisation d'un seuil pour quantifier la surface potentielle que peut occuper un habitat. Notamment, le seuil va prendre en compte des fausses présences (présence de l'habitat prédite par le modèle alors que l'habitat est absent de la localisation) et à l'inverse ne pas prendre en compte des vraies présences de l'habitat pour le calcul de la surface. Le seuil utilisé est lui-même discutable, faut-il utiliser un seuil qui discrétise au mieux les présences et absences de l'habitat (plus proche de l'observation réelle) ou un seuil qui prédit au mieux les présences de l'habitat (tendance à surestimer l'observation réelle et donc, donne une vision plus potentielle de la distribution) ? De plus, cette méthode est binaire ce qui ne permet pas de tenir compte de l'incertitude de la prédiction, ni du niveau de probabilité d'observer l'habitat. FG (IRSTEA) et LM (MNH) propose de pondérer la surface par la probabilité de présence de l'habitat prédite par les modèles. Les prédictions étant spatialisées à une résolution d'1km², la somme des probabilités de présence d'un habitat à l'échelle de la France constituera la surface potentielle de l'habitat. RB émet toutefois des réserves sur cette méthode car le lien entre probabilité de présence et surface n'est pas trivial, et car la surface potentielle de l'habitat peut être surestimée par un niveau de probabilité de présence élevé en-dehors de l'aire réellement occupée par l'habitat. Cette méthode sera testée et comparée à la méthode actuelle. La plus fiable sera conservée en vue du rapportage.

d) Qualité des modèles

La qualité des modèles est globalement assez bonne que ce soit par modélisation directe et indirecte ($AUC > 0.8$). FG (IRSTEA) considère que l'évaluation des modèles par l'AUC (qui quantifie la véracité des prédictions du modèle par rapport à une prédiction aléatoire ; varie de 0.5 à 1) n'est pas la meilleure. Il propose l'utilisation du taux de succès ou encore de l'indice de Kappa.

e) Modélisation indirecte vs. modélisation directe

La modélisation directe des habitats est terminée. Les résultats ont été passés en revue lors de la présentation. Le retour des participants est mitigé. En effet, la répartition potentielle de certains habitats est très satisfaisante alors que pour d'autres le résultat était moins convaincant avec la surestimation et la sous-estimation de la présence de l'habitat dans certaines régions. RB souligne qu'il faut garder en tête que (i) les prédictions décrivent une distribution potentielle (cette raison a elle seule explique la divergence entre distribution réelle et le résultat issu de la modélisation), et sont dépendantes (ii) de la quantité et qualité des données d'entrées et (iii) des modèles utilisées qui ne peuvent que rendre compte d'une vision simplifiée des processus expliquant la distribution des habitats. Par exemple, la répartition des hêtraies de l'*Asperulo-Fagetum* semblent, selon les experts, être surestimée dans le Massif Central et à l'inverse sous-estimée dans le Nord-Ouest. Comme le souligne BR (CBN Massif Central), les prédictions de l'habitat dans le Massif Central n'est pas incohérente avec la répartition des observations utilisées pour ajuster le modèle. En effet, un nombre jugé important d'occurrences de cet habitat dans les données utilisées est observée sur cette zone (une erreur de classement dans la BD ? invérifiable) augmente très vraisemblablement leur poids dans l'ajustement du modèle ayant pour effet de surestimer l'importance des conditions environnementales du Massif Central pour la distribution de l'habitat 9130. De même, le déséquilibre d'observation entre Est et Ouest de la France dans EcoPlant donne plus de poids aux présences de l'habitat dans l'Est de la France (et donc aux conditions environnementales spécifiques à cette zone) pour l'ajustement du modèle, ce qui peut expliquer la sous-estimation de la répartition de l'habitat dans le Nord-ouest. Il est vraisemblable que ce type de problème soit récurrent dans les prédictions. Cependant, en l'état il n'y a pas de solutions envisageables (sans doute que la modélisation des habitats élémentaires aurait permis de régler une partie du problème mais cette approche n'est plus envisagée du fait d'un nombre insuffisant d'occurrences pour certains habitats).

Les premiers résultats de la modélisation indirecte des habitats ont été présentés. Dans un premier temps la distribution potentielle de 1666 espèces a été modélisée à partir des relevés EcoPlant, Sophy et IFN. Une classification des habitats selon le cortège floristique (présent ou absent) est aussi réalisée. Celle-ci couplée aux modèles de distributions des espèces permet de prédire la répartition potentielle des habitats. Les premiers résultats sont encourageants. La qualité prédictive pour chaque habitat a été augmentée par rapport à la méthode directe (avec ou sans prise en compte de variables indirectes telles que la zone biogéographique, le relief, ...). L'importante quantité d'observations et l'excellente représentativité spatiale des relevés floristiques utilisées pour modéliser la distribution potentielle des espèces est très vraisemblablement la principale raison de cette augmentation. En effet, les données habitats (ayant une faible représentativité spatiale) sont seulement utilisées pour la classification par la flore. Au sein d'un habitat, il existe une assez bonne similarité floristique qui permet de définir un pool d'espèces caractéristiques définissant l'habitat à partir d'un nombre de relevés moins importants que ce qui est nécessaire si on veut échantillonner l'ensemble conditions environnementales sur lesquelles est présent ou non l'habitat. Par conséquent, avec la méthode indirecte, la faible représentativité spatiale des données habitat (et donc de l'échantillonnage des conditions environnementales) est compensée par une forte représentativité spatiale des données floristiques. De plus, dans une optique de prédictions futures de la distribution de l'habitat (pour

par exemple prévoir la sensibilité de l'aire de répartition potentielle des habitats aux changements environnementaux futurs), il est peu vraisemblable que l'habitat réponde en une seule entité écologique. La réponse aux changements environnementaux semble avant tout propre à l'espèce (dépendant principalement de la tolérance vis-à-vis des changements et de la capacité de migration des espèces), ce qui implique que la composition d'un habitat peut être remaniée, l'habitat pouvant à terme disparaître d'une zone (si sa composition en espèces caractéristiques est affectée) ou se déplacer (si les espèces le composant convergent vers une même localisation). Les premiers résultats semblent plus en accord avec la connaissance des experts. En-dehors des résultats de la distribution potentielle des habitats, les participants sont intéressés par la liste des espèces utilisées pour la classification des habitats (aide pour la définition de la liste des espèces typiques).

f) Le rendu final

JT (MNHN) précise que deux types de rendus sont attendus en vue du rapportage 2013.

Le premier est la mise en ligne de la répartition potentielle de chacun des habitats génériques pour consultation par les rédacteurs (carte de probabilité de présence (résolution 1km²) et présences/absences prédites de l'habitat d'après le seuil optimal pour chaque maille 10*10km de la grille européenne).

Le second est un rapport faisant la synthèse des travaux et analyses réalisés. Il devra expliquer les données, méthodes, et protocoles utilisés pour modéliser et spatialiser la distribution potentielle des habitats. La seconde partie sera une sorte d'atlas présentant les résultats pour chaque habitat (déterminisme environnemental, qualité prédictive, carte de probabilité de présence (résolution 1km²) et présences/absences prédites d'après le seuil optimal de l'habitat pour chaque maille 10*10km de la grille européenne ; la surface de l'aire de répartition potentielle et potentiellement occupée à l'intérieur de celle-ci par zone biogéographique, ZIC et ZPS).

Annexe D

Liste des espèces utilisées pour l'approche indirecte par habitat générique

rang	9110	9120	9130	9140	9150
1	<i>Luzula luzuloides</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
2	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Cicerbita alpina</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
3	<i>Hedera helix</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Adenostyles alliariae</i>	<i>Quercus petraea</i>
4	<i>Galium odoratum</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>
5	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Luzula luzuloides</i>	<i>Milium effusum</i>	<i>Rumex arifolius</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>
6	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Hedera helix</i>	<i>Polygonatum verticillatum</i>	<i>Milium effusum</i>
7	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Prenanthes purpurea</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Hedera helix</i>	<i>Carpinus betulus</i>
8	<i>Carex sylvatica</i>	<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Sorbus aria</i>
9	<i>Quercus petraea</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Dryopteris filix mas</i>	<i>Quercus humilis</i>
10	<i>Milium effusum</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Festuca altissima</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>

rang	9160	9170	9180	9190	91D0
1	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
2	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
3	<i>Quercus robur</i>	<i>Carex alba</i>	<i>Dryopteris filix mas</i>	<i>Frangula alnus</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
4	<i>Quercus petraea</i>	<i>Glechoma hederacea</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Calluna vulgaris</i>
5	<i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Tilia platyphyllos</i>	<i>Lonicera periclymenum</i>	<i>Hedera helix</i>
6	<i>Corylus avellana</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Molinia caerulea</i>
7	<i>Arum maculatum</i>	<i>Melica nutans</i>	<i>Asplenium scolopendrium</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
8	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Quercus petraea</i>
9	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Betula pubescens</i>	<i>Carpinus betulus</i>
10	<i>Crataegus laevigata</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>

rang	9,10E+01	91F0	9230	9260	92A0
1	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
2	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Ulmus laevis</i>	<i>Lonicera periclymenum</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
3	<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Carex remota</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Cornus sanguinea</i>
4	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Carpinus betulus</i>
5	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Teucrium scorodonia</i>	<i>Quercus petraea</i>
6	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>
7	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Rubus caesius</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Milium effusum</i>	<i>Rubus caesius</i>
8	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Fraxinus angustifolia</i>	<i>Castanea sativa</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
9	<i>Urtica dioica</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Milium effusum</i>	<i>Luzula luzuloides</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
10	<i>Galium odoratum</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Carex sylvatica</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>

rang	9340	9410	9420	9430
1	<i>Quercus ilex</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Pinus cembra</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
2	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Hedera helix</i>	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	<i>Pinus uncinata</i>
3	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Hedera helix</i>
4	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
5	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>
6	<i>Galium odoratum</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Hedera helix</i>	<i>Quercus petraea</i>
7	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Carpinus betulus</i>
8	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>
9	<i>Dryopteris filix mas</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Homogyne alpina</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
10	<i>Milium effusum</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>

Annexe E

Liste des 135 espèces utilisées pour la classification des habitats génériques

rang	espèce	rang	espèce	rang	espèce
1	<i>Ilex aquifolium</i>	50	<i>Viburnum opulus</i>	101	<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>
2	<i>Rubus fruticosus</i>	51	<i>Pulmonaria affinis</i>	102	<i>Geranium sylvaticum</i>
3	<i>Oxalis acetosella</i>	52	<i>Lonicera nigra</i>	103	<i>Heracleum sphondylium</i>
4	<i>Rosa arvensis</i>	53	<i>Primula elatior</i>	104	<i>Populus alba</i>
5	<i>Rubia peregrina</i>	54	<i>Polypodium vulgare</i>	105	<i>Valeriana officinalis</i>
6	<i>Luzula nivea</i>	55	<i>Angelica sylvestris</i>	106	<i>Ranunculus auricomus</i>
7	<i>Hieracium murorum</i>	56	<i>Evonymus europaeus</i>	107	<i>Melittis melissophyllum</i>
8	<i>Hepatica nobilis</i>	57	<i>Phyteuma spicatum</i>	108	<i>Silene dioica</i>
9	<i>Crataegus monogyna</i>	58	<i>Brachypodium pinnatum</i>	109	<i>Scrophularia nodosa</i>
10	<i>Lonicera xylosteum</i>	59	<i>Rubus idaeus</i>	110	<i>Ulmus glabra</i>
11	<i>Ruscus aculeatus</i>	60	<i>Ulmus minor</i>	111	<i>Luzula sieberi</i>
12	<i>Athyrium filix femina</i>	61	<i>Amelanchier ovalis</i>	112	<i>Adoxa moschatellina</i>
13	<i>Carex pilulifera</i>	62	<i>Maianthemum bifolium</i>	113	<i>Ranunculus tuberosus</i>
14	<i>Buxus sempervirens</i>	63	<i>Carex flacca</i>	114	<i>Ribes uva-crispa</i>
15	<i>Deschampsia cespitosa</i>	64	<i>Polygala chamaebuxus</i>	115	<i>Cornus mas</i>
16	<i>Acer campestre</i>	65	<i>Prunus padus</i>	116	<i>Pulmonaria longifolia</i>
17	<i>Juniperus communis</i>	66	<i>Poa chaixii</i>	117	<i>Digitalis purpurea</i>
18	<i>Mercurialis perennis</i>	67	<i>Epilobium montanum</i>	118	<i>Hieracium lachenalii</i>
19	<i>Dryopteris carthusiana</i>	68	<i>Fraxinus angustifolia subsp. oxycarpa</i>	119	<i>Rosa canina</i>
20	<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	69	<i>Prunus spinosa</i>	120	<i>Hordelymus europaeus</i>
21	<i>Betula pendula</i>	70	<i>Euphorbia dulcis</i>	121	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>
22	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	71	<i>Daphne laureola</i>	122	<i>Galium rotundifolium</i>
23	<i>Melampyrum sylvaticum</i>	72	<i>Caltha palustris</i>	123	<i>Ranunculus aconitifolius</i>
24	<i>Fragaria vesca</i>	73	<i>Sorbus torminalis</i>	124	<i>Cardamine pratensis</i>
25	<i>Hippocrepis emerus</i>	74	<i>Ribes alpinum</i>	125	<i>Clinopodium vulgare</i>
26	<i>Veronica officinalis</i>	75	<i>Moehringia trinervia</i>	126	<i>Lathyrus vernus</i>
27	<i>Senecio ovatus</i>	76	<i>Tilia cordata</i>	127	<i>Acer platanooides</i>
28	<i>Luzula sylvatica</i>	77	<i>Clematis vitalba</i>	128	<i>Festuca ovina</i>
29	<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	78	<i>Galium saxatile</i>	129	<i>Galium mollugo</i>
30	<i>Luzula pilosa</i>	79	<i>Rosa pendulina</i>	130	<i>Lysimachia nemorum</i>
31	<i>Ligustrum vulgare</i>	80	<i>Allium ursinum</i>	131	<i>Cephalanthera rubra</i>
32	<i>Acer opalus</i>	81	<i>Lathyrus linifolius subsp. montanus</i>	132	<i>Silene nutans</i>
33	<i>Convallaria majalis</i>	82	<i>Potentilla sterilis</i>	133	<i>Cruciata glabra</i>
34	<i>Tamus communis</i>	83	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	134	<i>Arenaria montana</i>
35	<i>Pinus pinaster</i>	84	<i>Polygonatum odoratum</i>	135	<i>Euphorbia hyberna</i>
36	<i>Circaea lutetiana</i>	85	<i>Cephalanthera damasonium</i>		
37	<i>Geum urbanum</i>	86	<i>Rubus ulmifolius</i>		
38	<i>Sesleria caerulea</i>	87	<i>Impatiens noli-tangere</i>		
39	<i>Dryopteris dilatata</i>	88	<i>Mycelis muralis</i>		
40	<i>Blechnum spicant</i>	89	<i>Conopodium majus</i>		
41	<i>Galeopsis tetrahit</i>	90	<i>Carex digitata</i>		
42	<i>Orthilia secunda</i>	91	<i>Sambucus racemosa</i>		
43	<i>Paris quadrifolia</i>	92	<i>Populus nigra</i>		
44	<i>Viburnum lantana</i>	93	<i>Epipactis atrorubens</i>		
45	<i>Holcus mollis</i>	94	<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>		
46	<i>Stachys sylvatica</i>	95	<i>Sambucus nigra</i>		
47	<i>Populus tremula</i>	96	<i>Galium aparine</i>		
48	<i>Vicia sepium</i>	97	<i>Cardamine heptaphylla</i>		
49	<i>Ranunculus ficaria</i>	98	<i>Sanicula europaea</i>		
50	<i>Viburnum opulus</i>	99	<i>Carex brizoides</i>		
51	<i>Pulmonaria affinis</i>	100	<i>Festuca flavescens</i>		

Annexe F

**Fiches synthétiques par habitat
générique**

Hêtraies du Luzulo-Fagetum
CODE CORINE 41.11

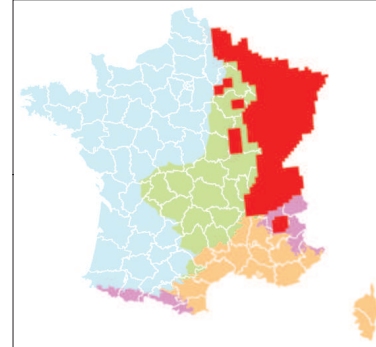
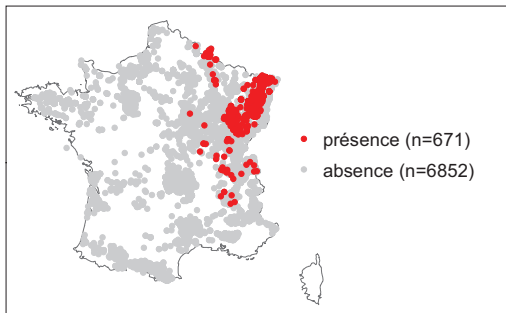
CODE EUR27
9110

Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.949/1)
Taux de présences bien prédites : 0.894/1
Taux d'absences bien prédites : 0.868/1

Répartition géographique

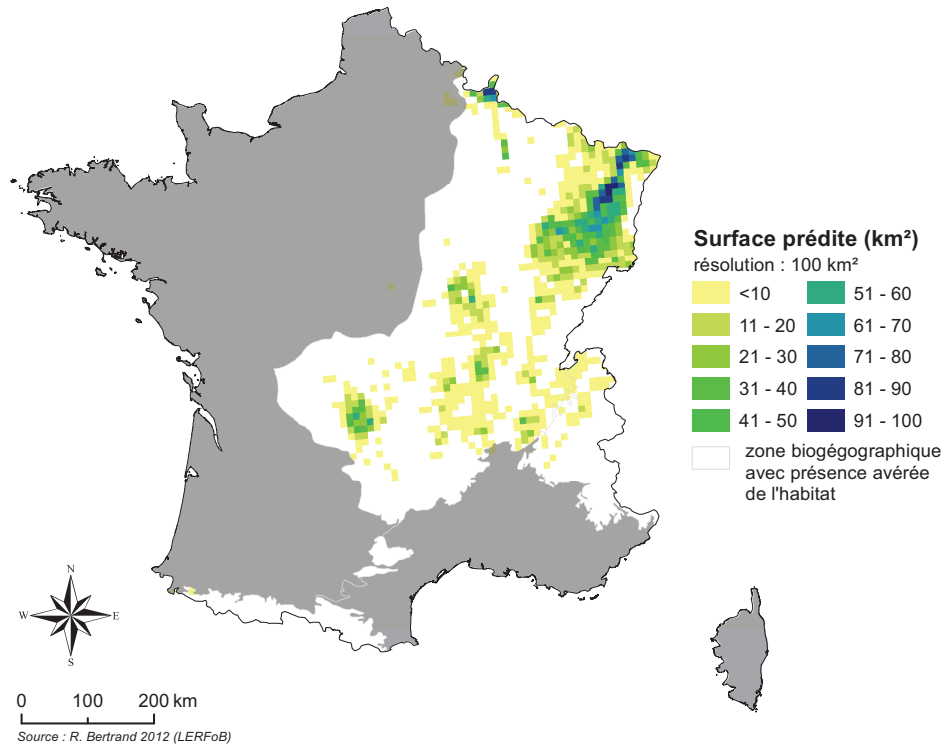
Répartition des relevés



Habitat élémentaire :4/4

Aire de distribution potentielle

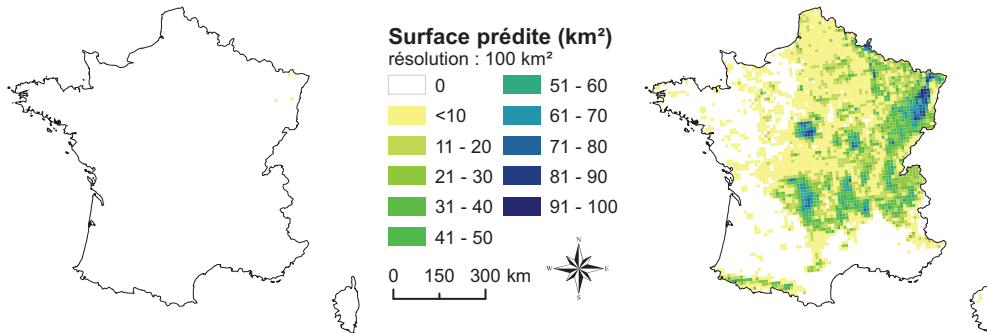
Surface totale : 9857 km²
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 9840 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 7 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 54695 km²)

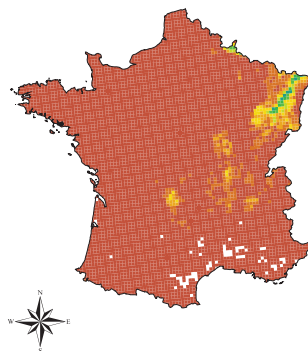
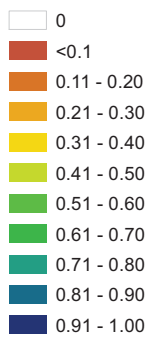


taux d'absences bien prédites = 0.999

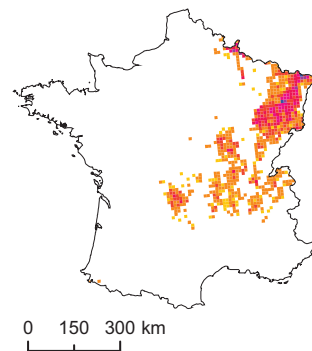
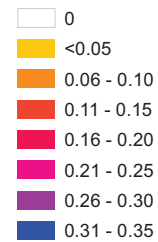
taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

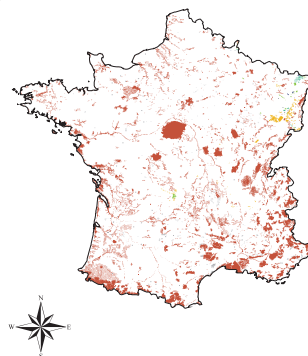
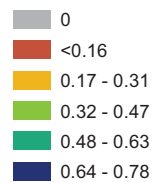


Ecart-type

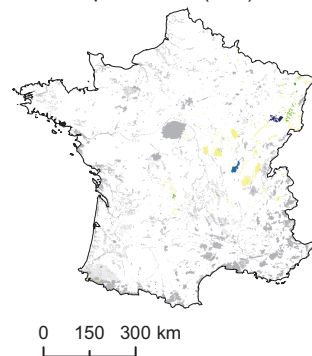
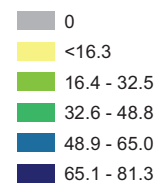


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	110	17	0	9730	9857
SIC	2	5	0	672	679

**Hêtraies atlantiques, acidophiles à sous-bois
à Ilex et parfois Taxus**
CODE CORINE 41.12

CODE EUR27
9120

Statistique du modèle

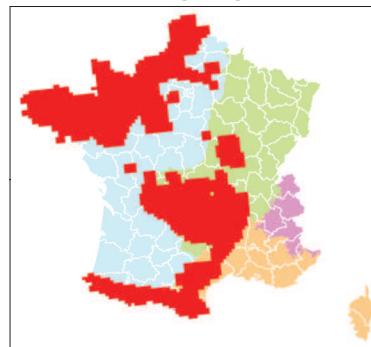
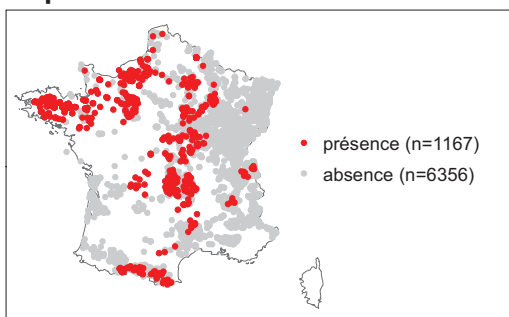
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.915/1)

Taux de présences bien prédites : 0.898/1

Taux d'absences bien prédites : 0.803/1

Répartition géographique

Répartition des relevés



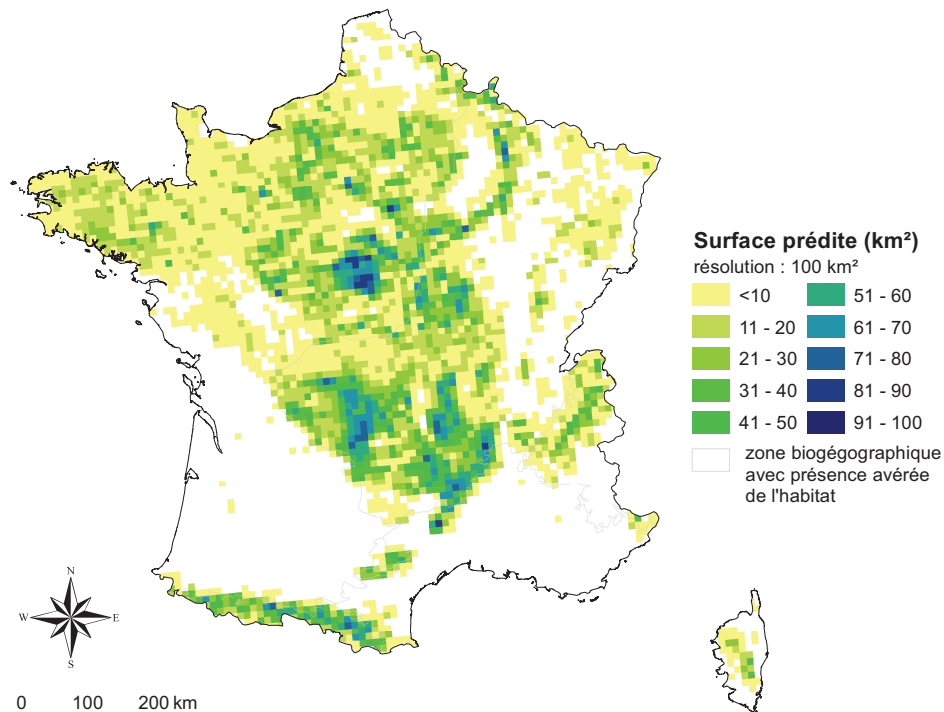
Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire :4/4

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 53134 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 53134 km²



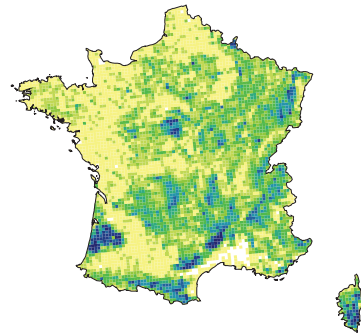
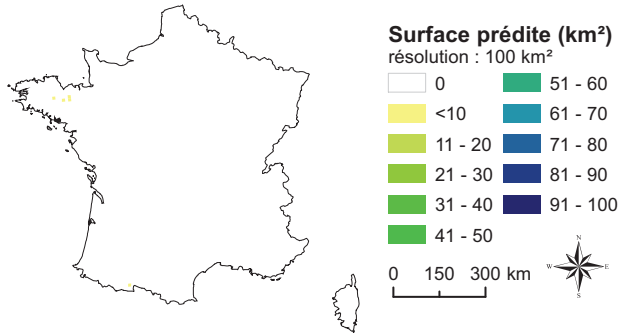
0 100 200 km

Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 5 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 133523 km²)

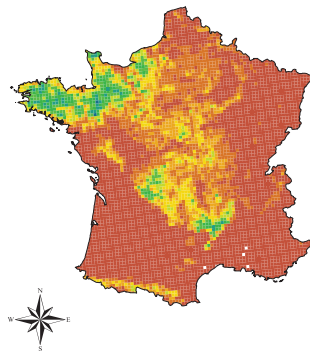
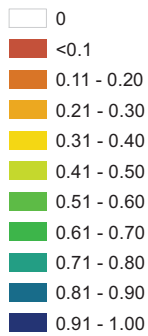


taux d'absences bien prédites = 0.998

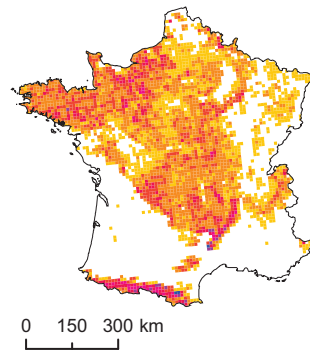
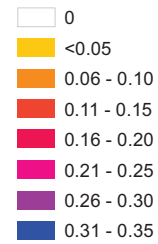
taux de présences bien prédites = 0.997

Probabilité de présence

Moyenne

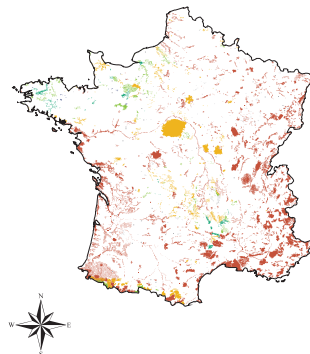
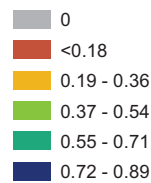


Ecart-type

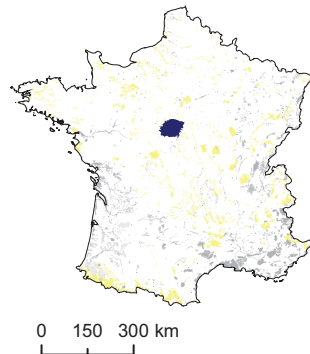
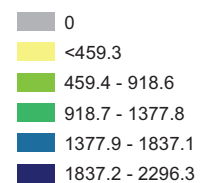


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	4789	21629	1367	25350	53134
SIC	1473	3476	294	1597	6841

Hêtraies de l'Asperulo-Fagetum

CODE CORINE 41.13

CODE EUR27

9130

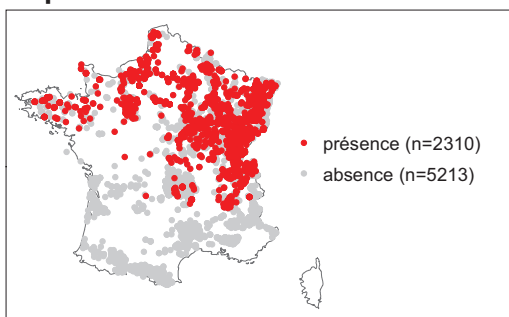
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Bonne (0.883/1)

Taux de présences bien prédites : 0.868/1

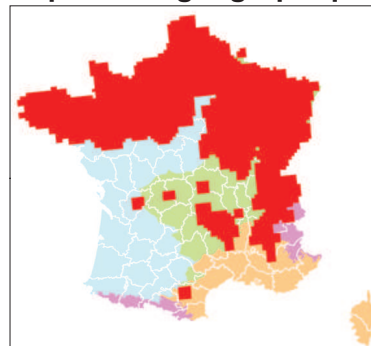
Taux d'absences bien prédites : 0.761/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire : 13/13

Répartition géographique

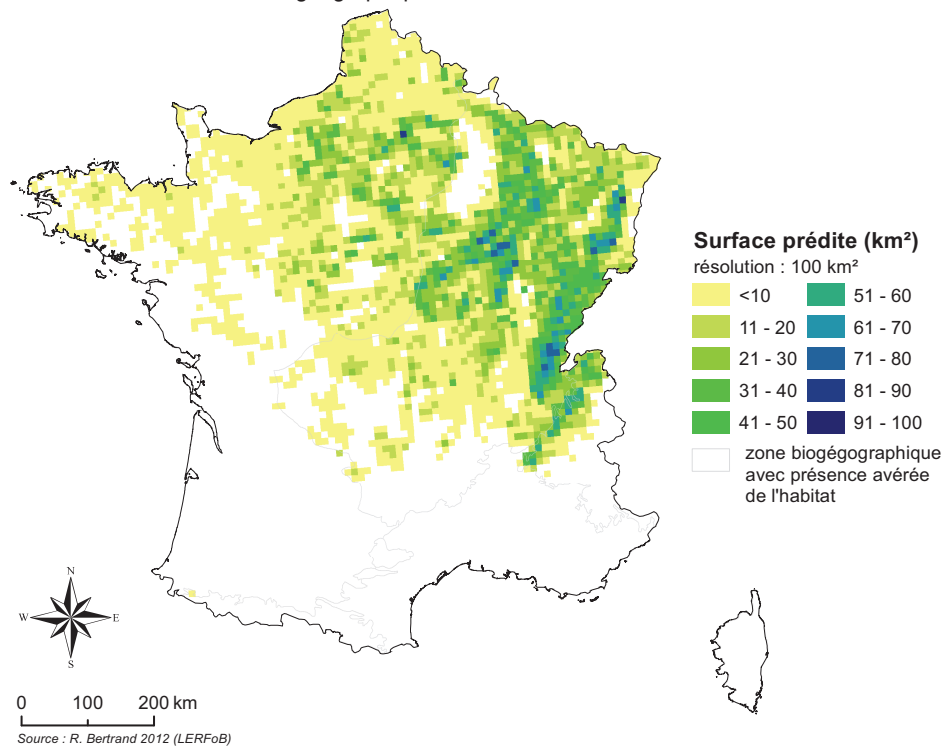


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 40565 km²

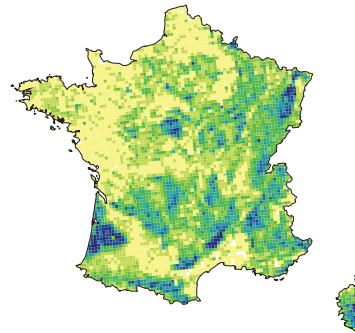
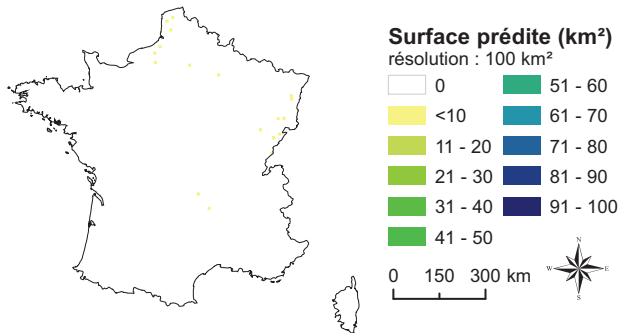
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 40565 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 24 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 144651 km²)

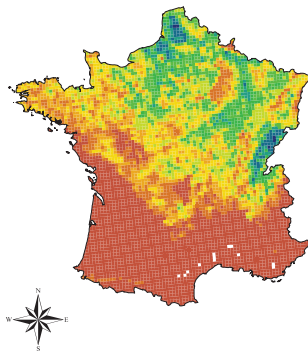
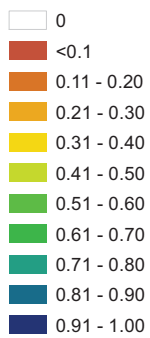


taux d'absences bien prédites = 0.999

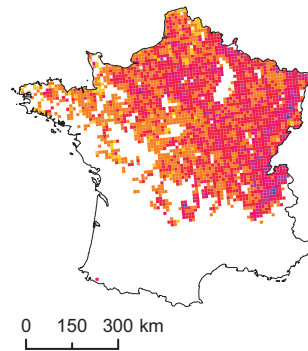
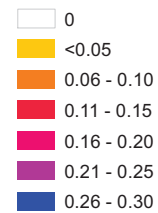
taux de présences bien prédites = 0.994

Probabilité de présence

Moyenne

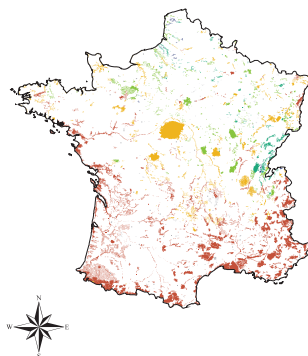
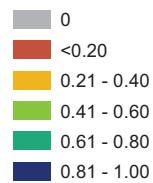


Ecart-type

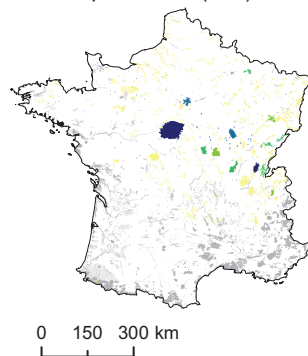
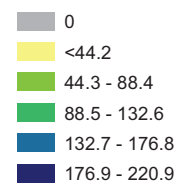


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	2086	11417	34	27027	40565
SIC	237	783	4	2487	3510

Hêtraies subalpines médio-européennes à *Acer* et *Rumex arifolius*

CODE CORINE 41.15

CODE EUR27
9140

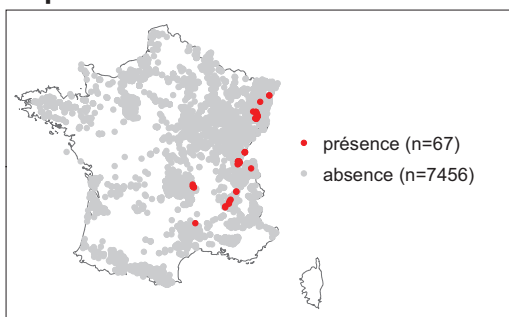
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.960/1)

Taux de présences bien prédites : 0.891/1

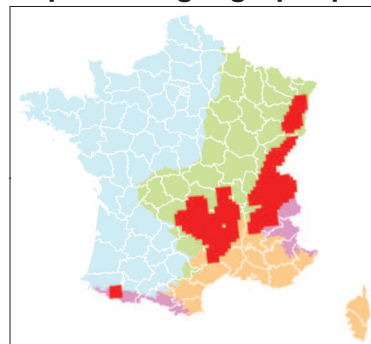
Taux d'absences bien prédites : 0.952/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire : 3/3

Répartition géographique

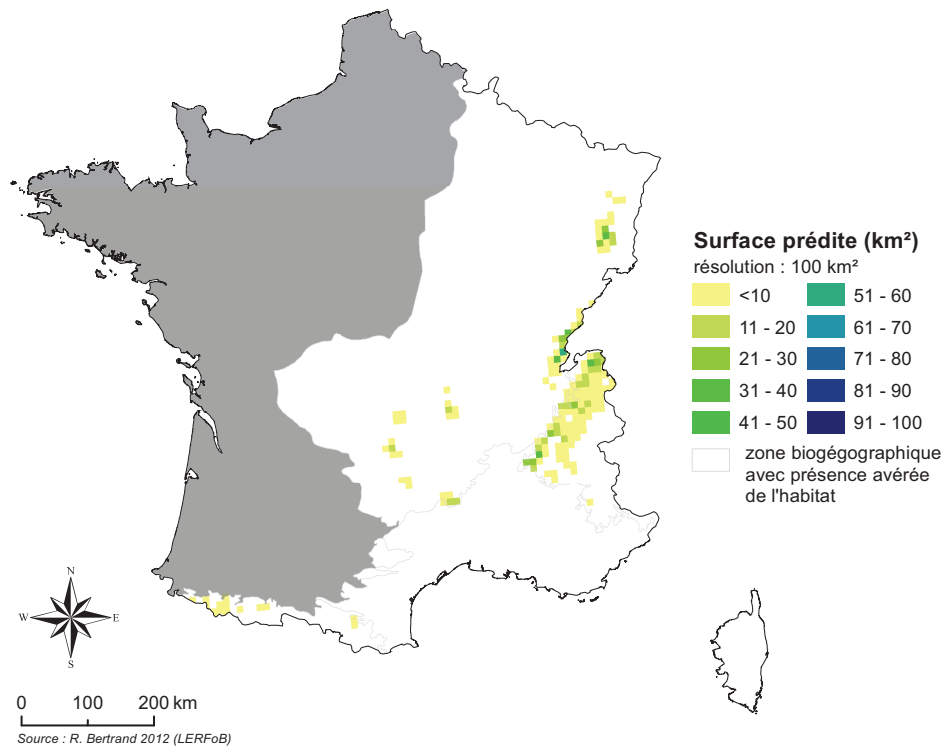


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 1273 km²

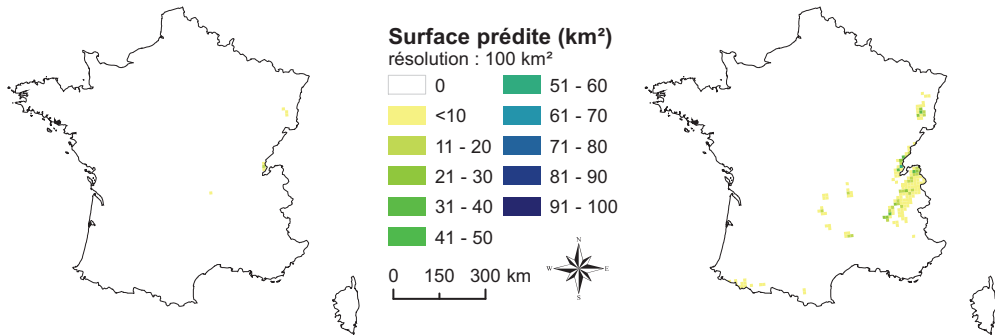
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 1273 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 19 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 1273 km²)

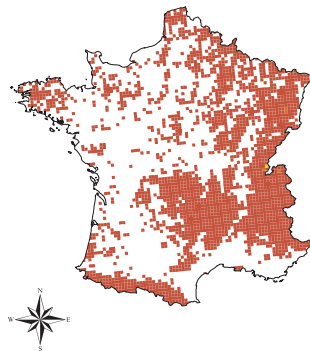
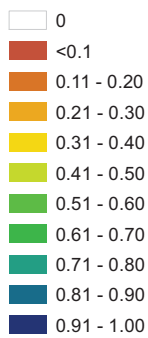


taux d'absences bien prédites = 1

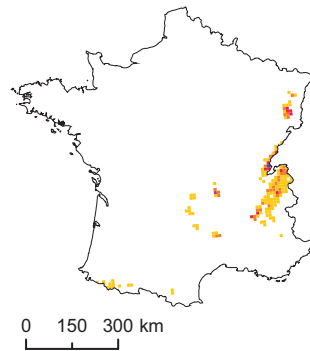
taux de présences bien prédites = 0.97

Probabilité de présence

Moyenne

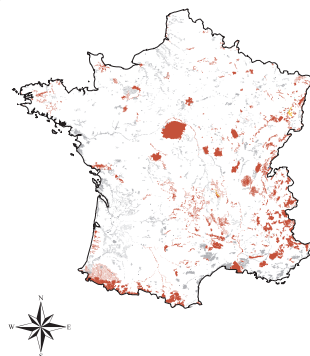
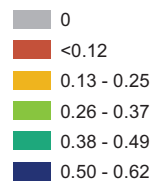


Ecart-type

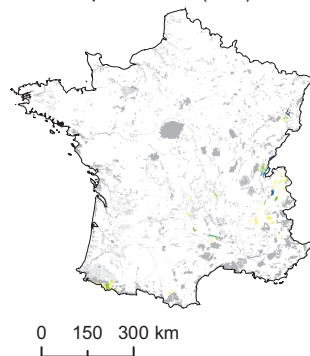
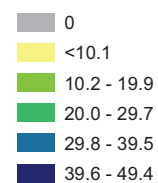


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	736	0	0	537	1273
SIC	160	0	0	246	406

**Hêtraies calcicoles médio-européennes
du Céphalanthero-Fagion**
CODE CORINE 41.16

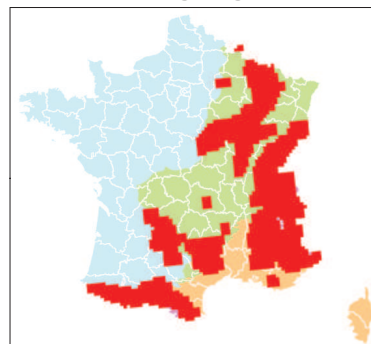
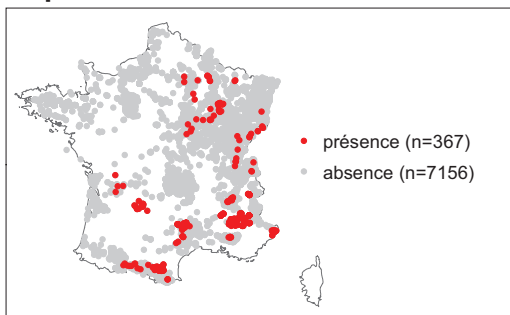
CODE EUR27
9150

Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.971/1)
Taux de présences bien prédites : 0.916/1
Taux d'absences bien prédites : 0.934/1

Répartition géographique

Répartition des relevés

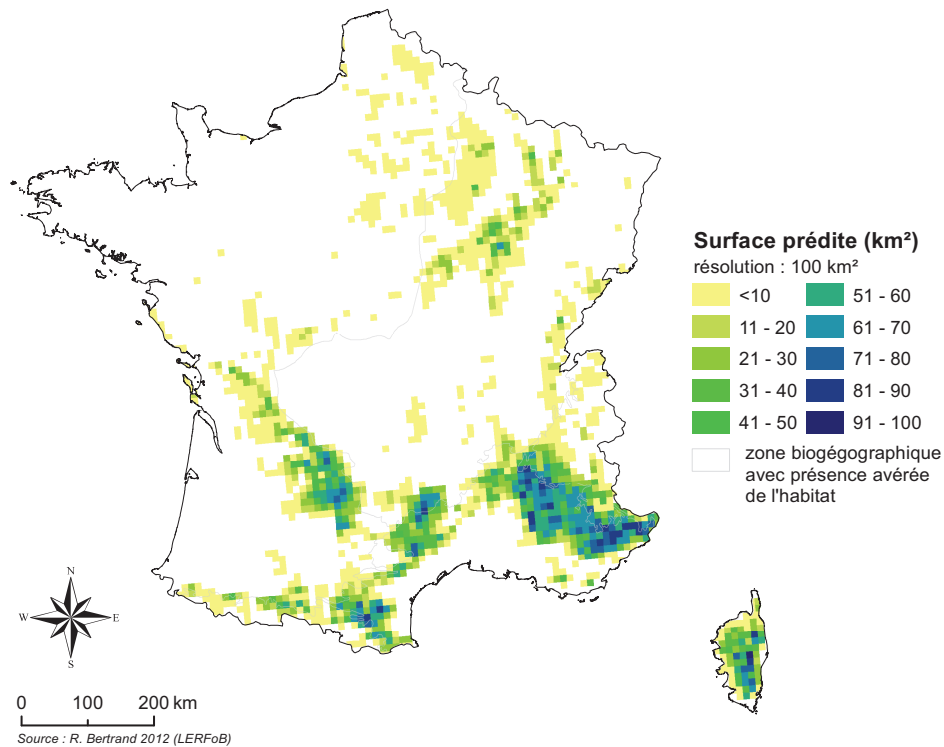


Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire (absent) : 6/9 (9150-2, -7 & -9)

Aire de distribution potentielle

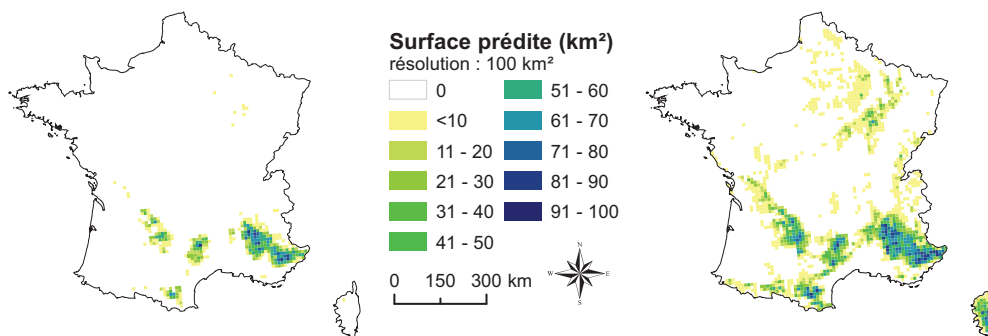
Surface totale : 27652 km²
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 27652 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 9152 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 27652 km²)

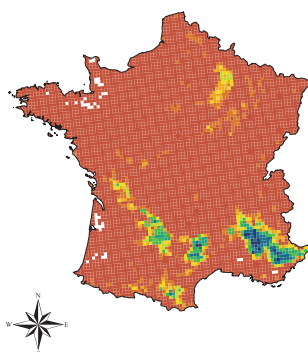
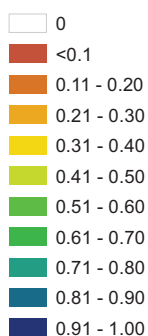


taux d'absences bien prédites = 0.998

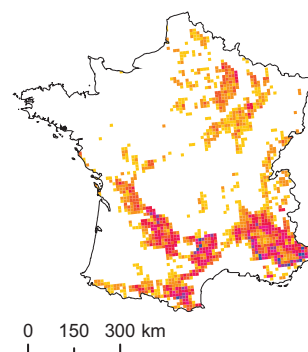
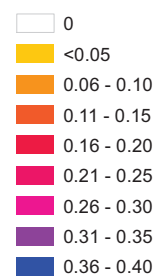
taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

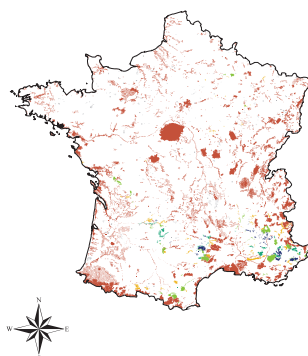
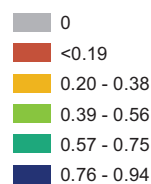


Ecart-type

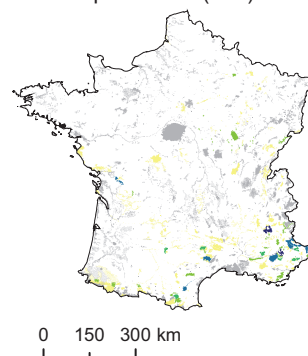
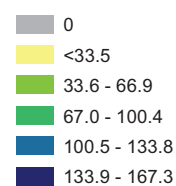


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	3731	5177	15325	3419	27652
SIC	820	734	2569	368	4491

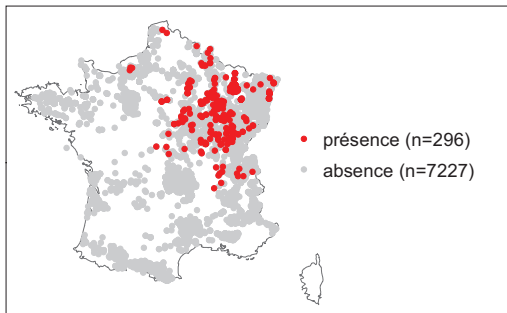
**Chênaies pédonculées ou chênaies charmaies
subatlantiques et médio-européennes
du *Carpinion-betuli***
CODE CORINE 41.24

CODE EUR27
9160

Statistique du modèle

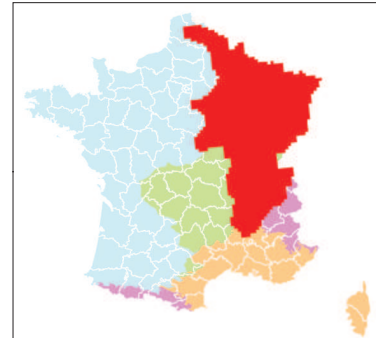
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.930/1)
Taux de présences bien prédites : 0.912/1
Taux d'absences bien prédites : 0.822/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire : 3/3

Répartition géographique

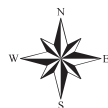
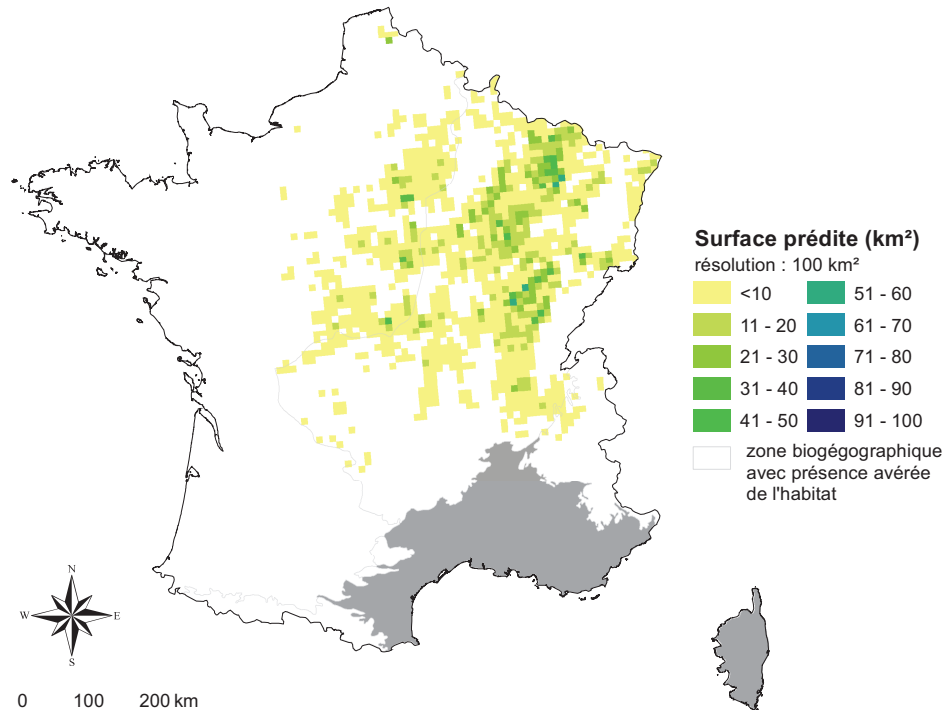


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 7181 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 7181 km²



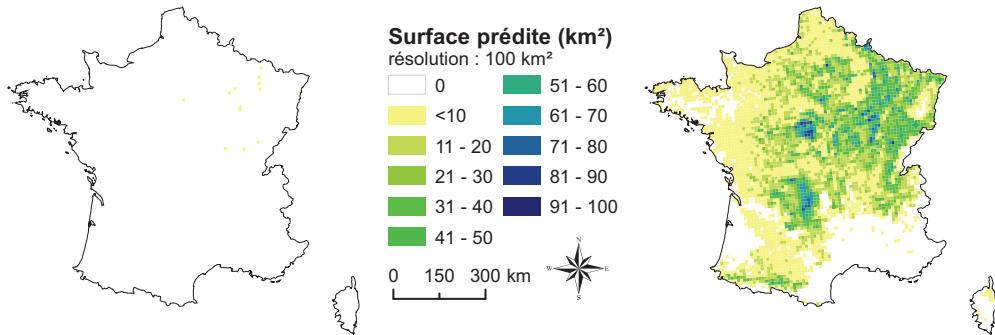
0 100 200 km

Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 11 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 68275 km²)



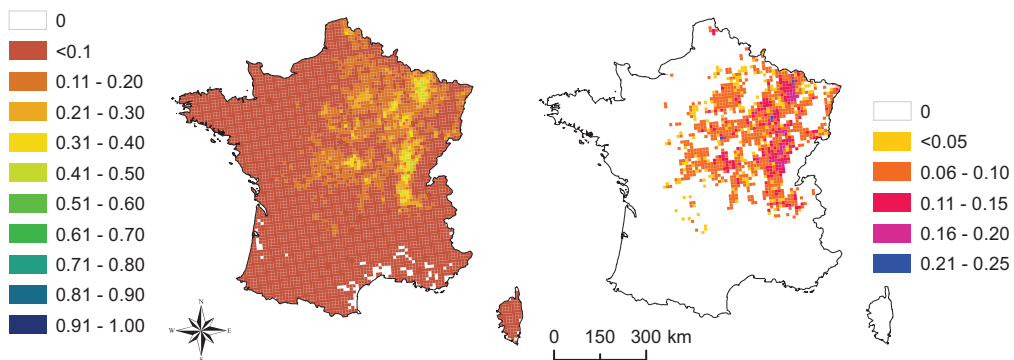
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 0.99

Probabilité de présence

Moyenne

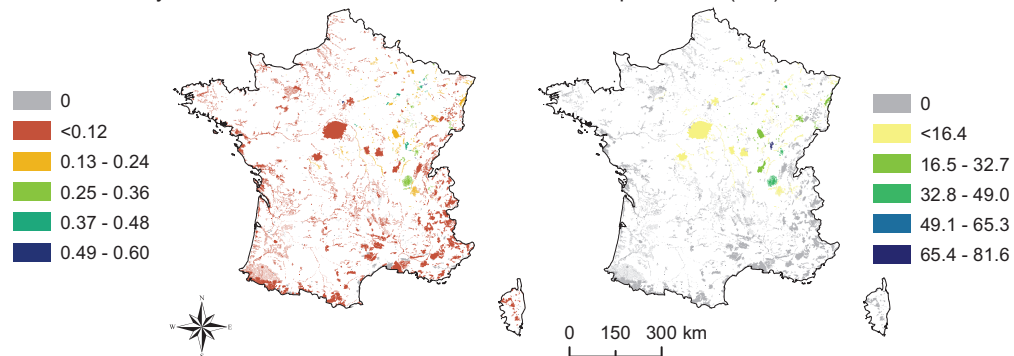
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	15	1294	0	5872	7181
SIC	2	39	0	555	595

Chênaies-charmaies du Galio-Carpinetum
CODE CORINE 41.26

CODE EUR27
9170

Statistique du modèle

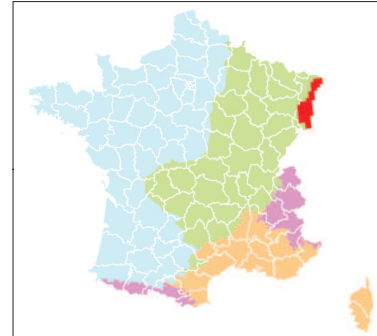
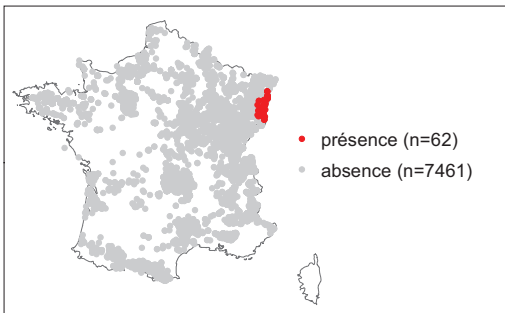
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.965/1)

Taux de présences bien prédites : 0.905/1

Taux d'absences bien prédites : 0.966/1

Répartition géographique

Répartition des relevés

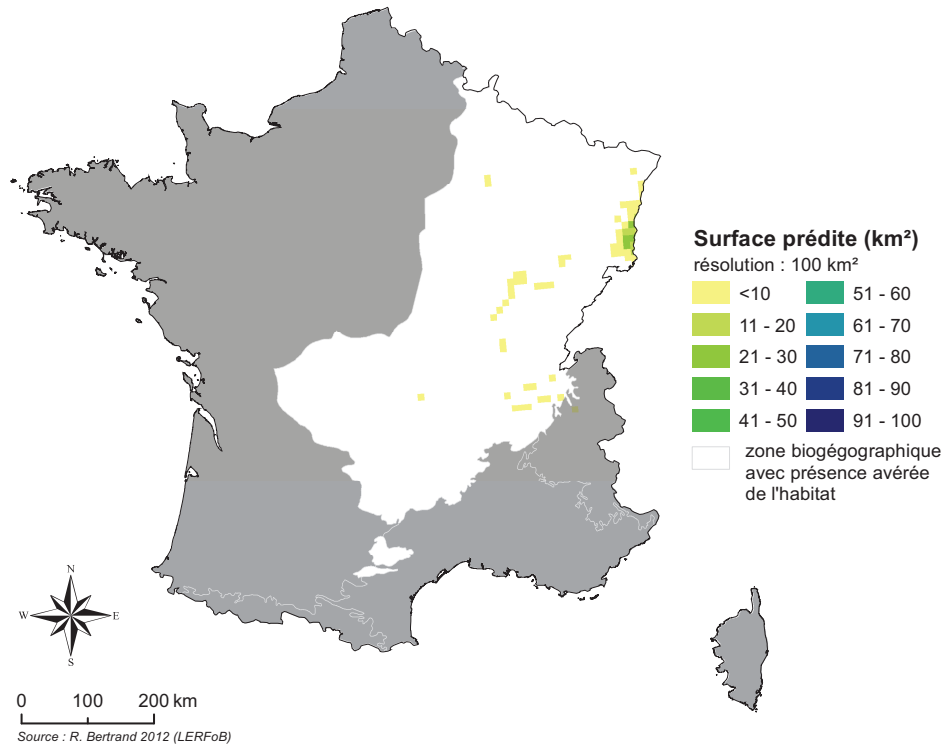


Habitat élémentaire : 2/2

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 294 km²

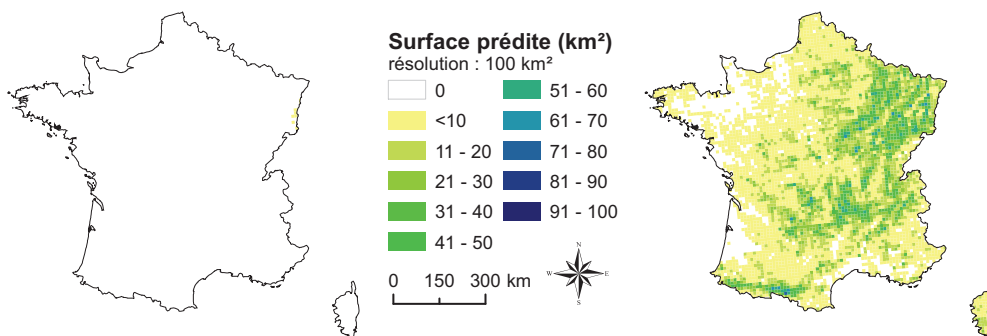
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 294 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 15 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 57873 km²)



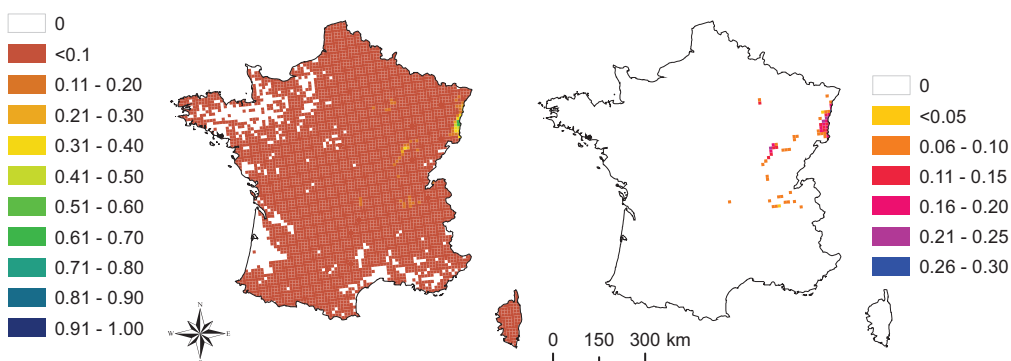
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

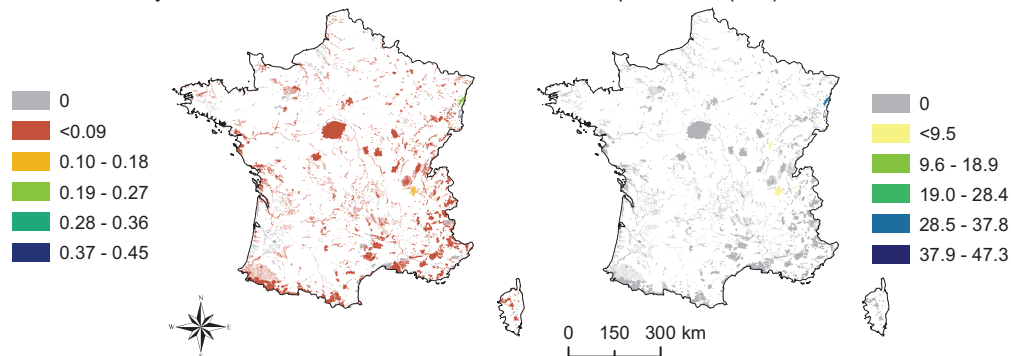
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	0	0	0	294	294
SIC	0	0	0	87	87

Forêts de pentes, éboulis, ravins du *Tilio-Acerion**

CODE CORINE 41.4

CODE EUR27

9180*

* *Habitat prioritaire*

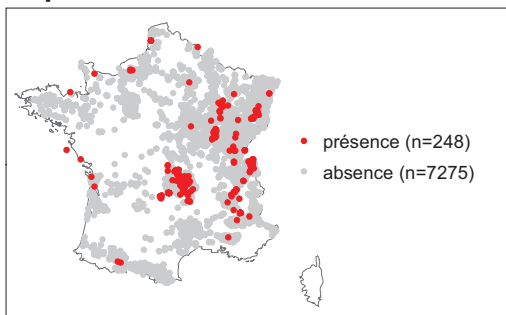
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.960/1)

Taux de présences bien prédites : 0.875/1

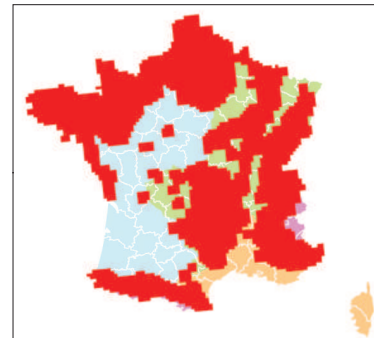
Taux d'absences bien prédites : 0.913/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire (absent) : 12/15 (9180-3*, -13* & -15*)

Répartition géographique

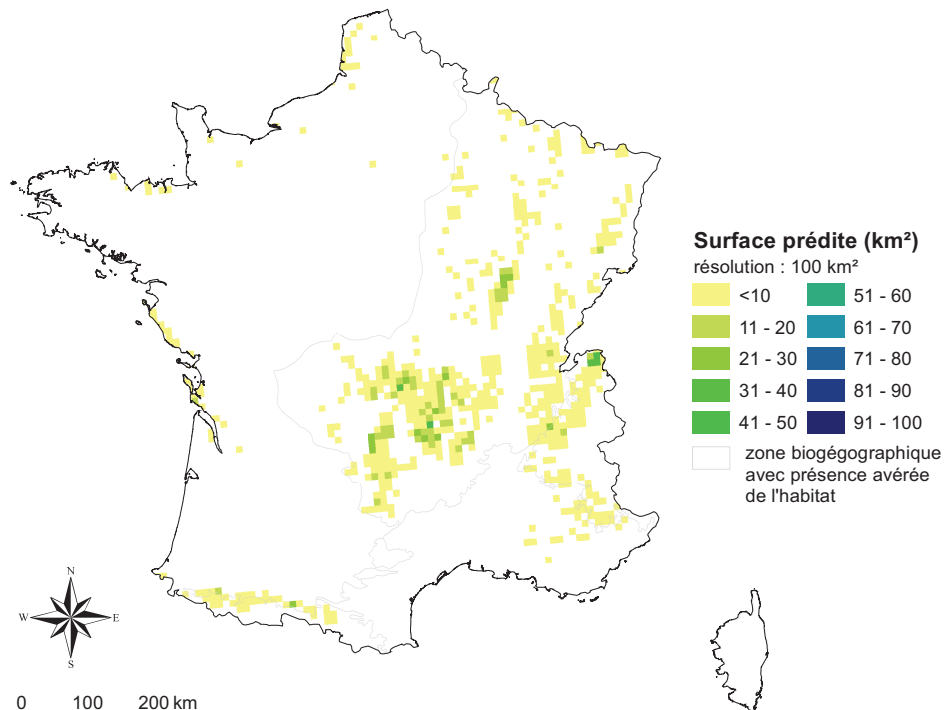


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 2633 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 2633 km²



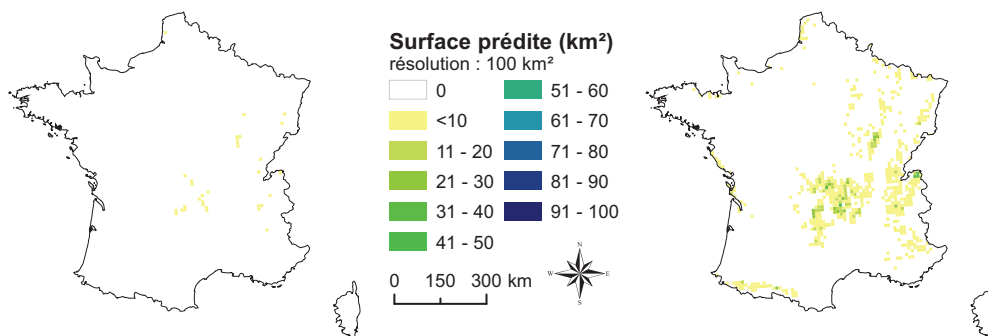
0 100 200 km

Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 53 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 2633 km²)



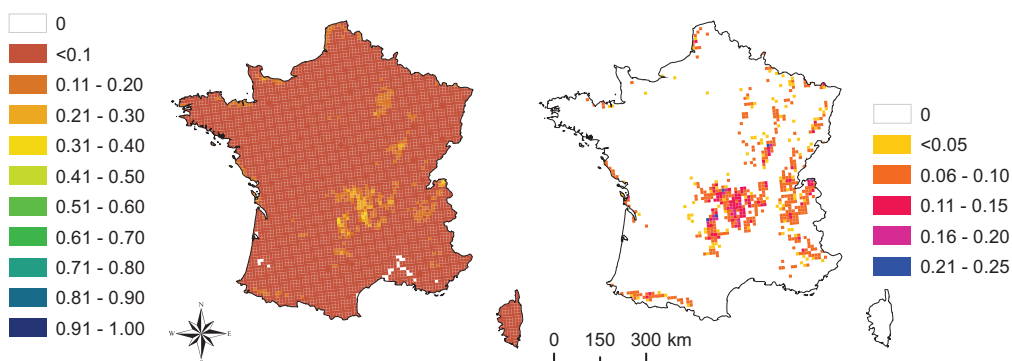
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

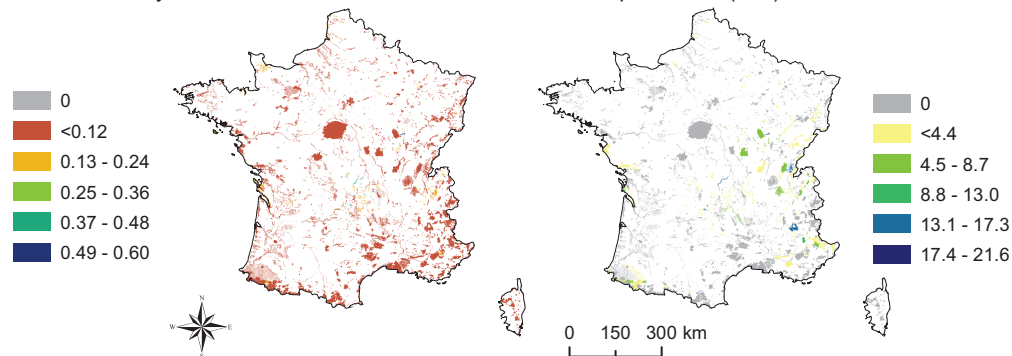
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	489	133	36	1975	2633
SIC	97	39	21	224	381

***Vieilles chênaies acidiphiles
 des plaines sablonneuses à Quercus robur***
 CODE CORINE 41.51 et 41.54

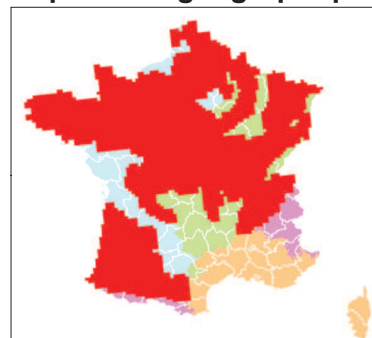
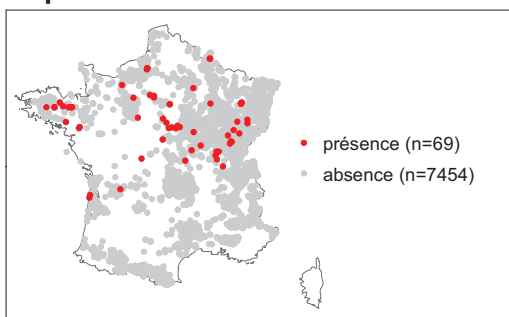
CODE EUR27
9190

Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Bonne (0.864/1)
 Taux de présences bien prédites : 0.756/1
 Taux d'absences bien prédites : 0.880/1

Répartition géographique

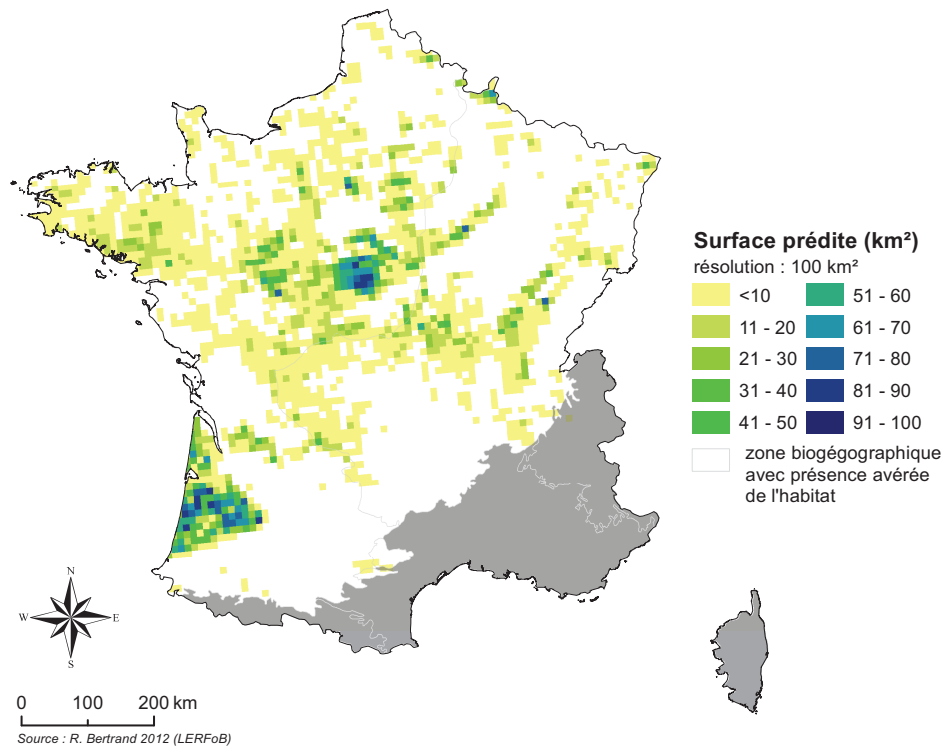
Répartition des relevés



Habitat élémentaire : 1/1

Aire de distribution potentielle

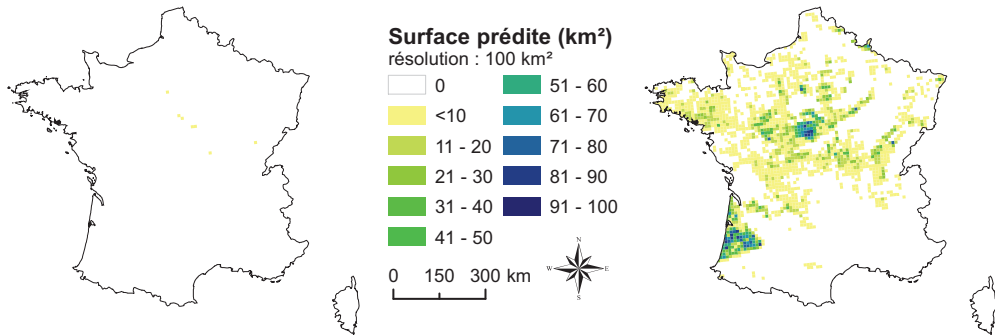
Surface totale : 19184 km²
 Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 19181 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 8 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 19184 km²)



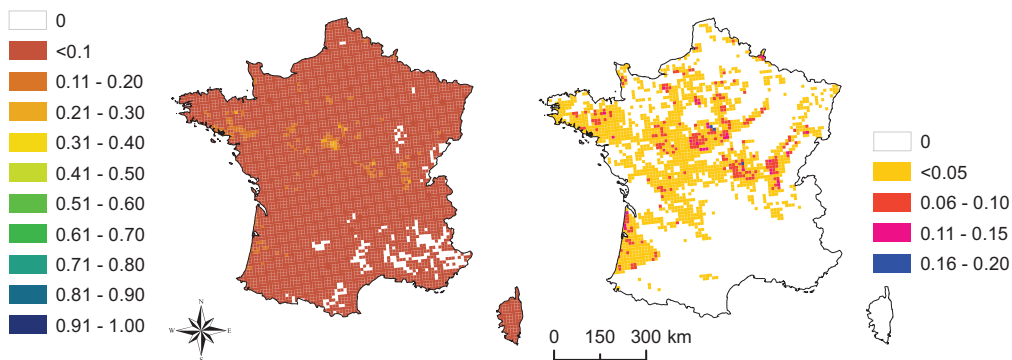
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 0.899

Probabilité de présence

Moyenne

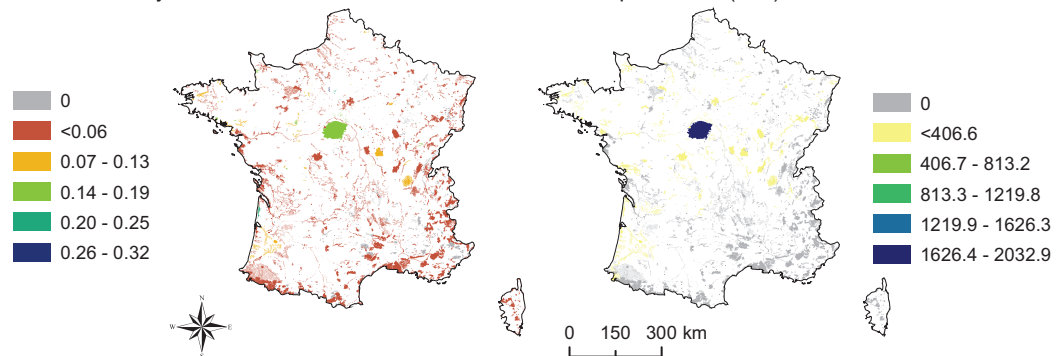
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	1	15181	2	4000	19184
SIC	0	2687	0	395	3082

Tourbières boisées*

CODE CORINE 44.A1 à A4

CODE EUR27

91D0*

* *Habitat prioritaire*

Statistique du modèle

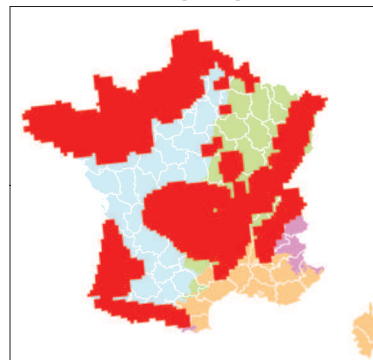
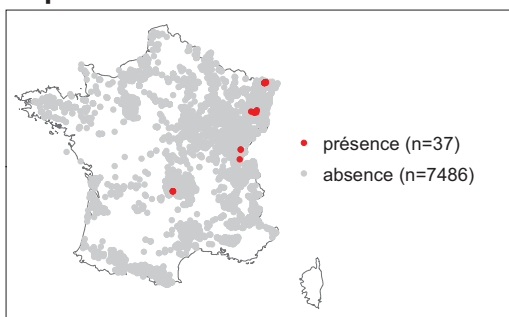
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.987/1)

Taux de présences bien prédites : 0.926/1

Taux d'absences bien prédites : 0.987/1

Répartition géographique

Répartition des relevés



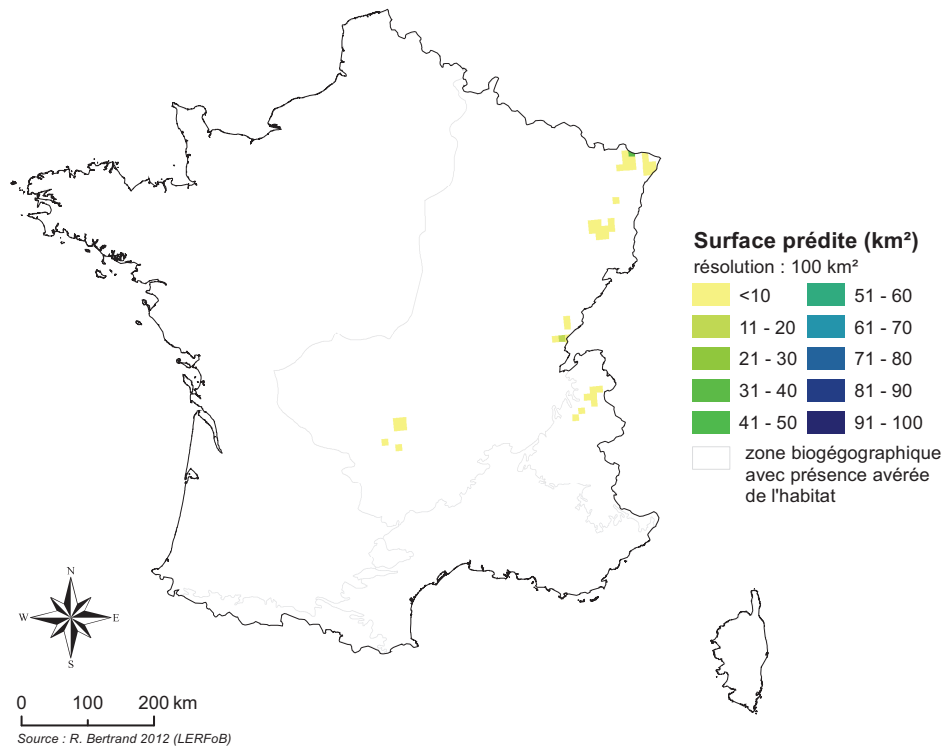
Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire (absent) : 3/5 (91D0-1 & -1.1)

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 147 km²

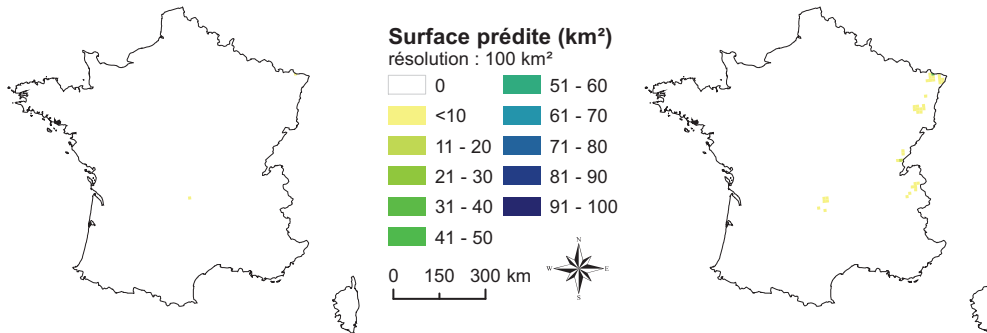
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 147 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences
bien prédites (surface = 3 km²)

Maximisation du taux de présences
bien prédites (surface = 147 km²)



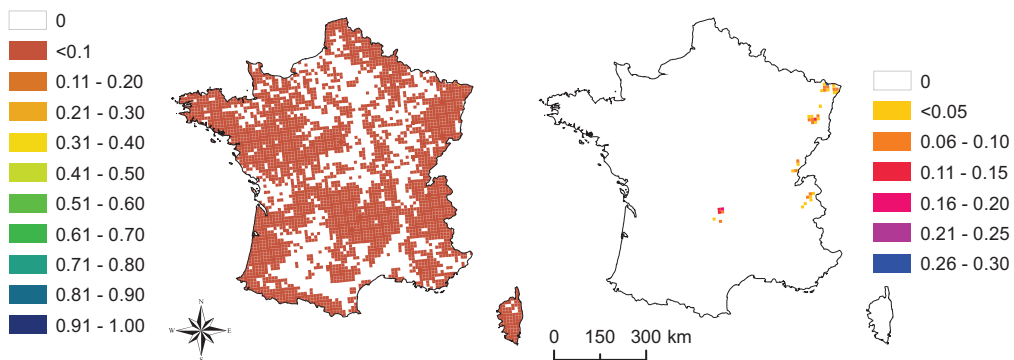
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

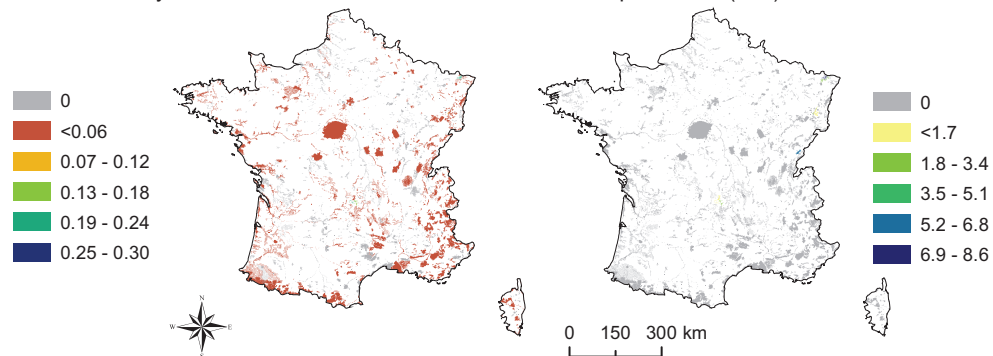
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	9	0	0	138	147
SIC	0	0	0	24	24

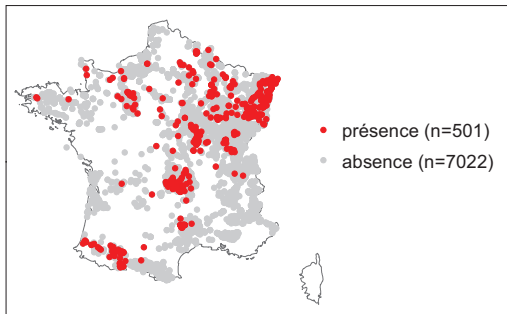
**Forêts alluviales à *Alnus glutinosa*
et *Fraxinus excelsior* (Alno-Padion,
Alnion incanae, *Salicion albae*)***
CODE CORINE 44.2, 44.3 et 44.13

CODE EUR27
91E0*
* *Habitat prioritaire*

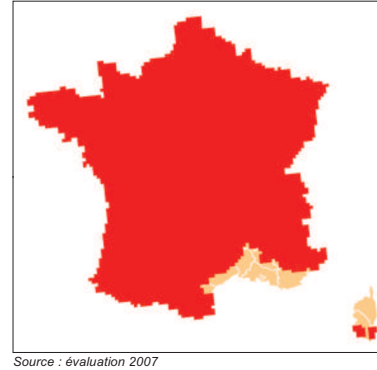
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.967/1)
Taux de présences bien prédites : 0.921/1
Taux d'absences bien prédites : 0.916/1

Répartition des relevés



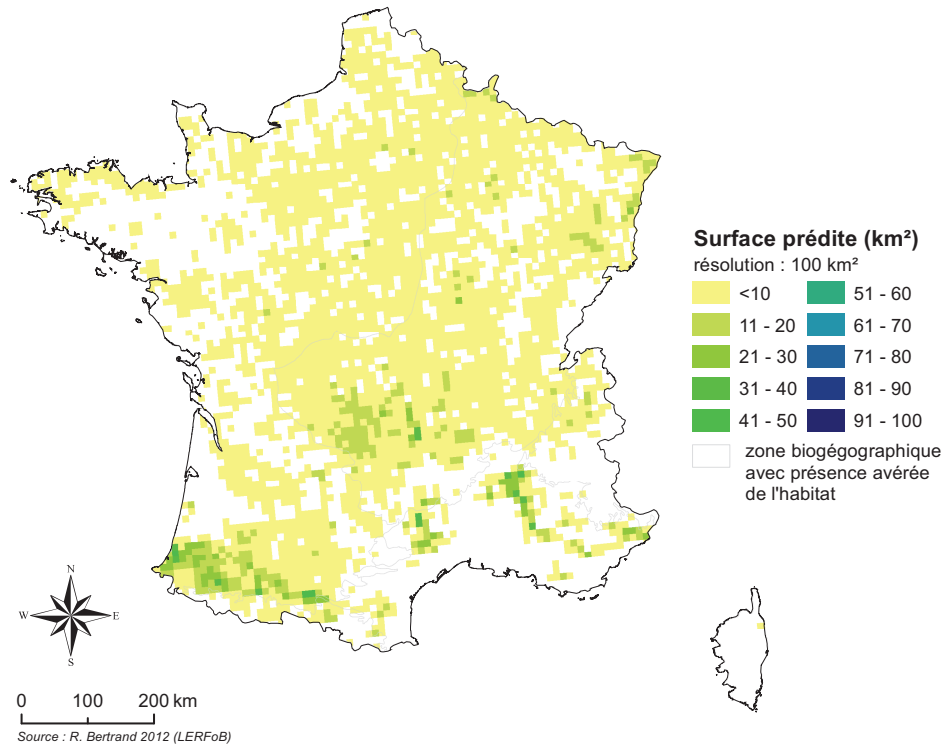
Répartition géographique



Habitat élémentaire (absent) : 8/10 (91E0-2* & -3*)

Aire de distribution potentielle

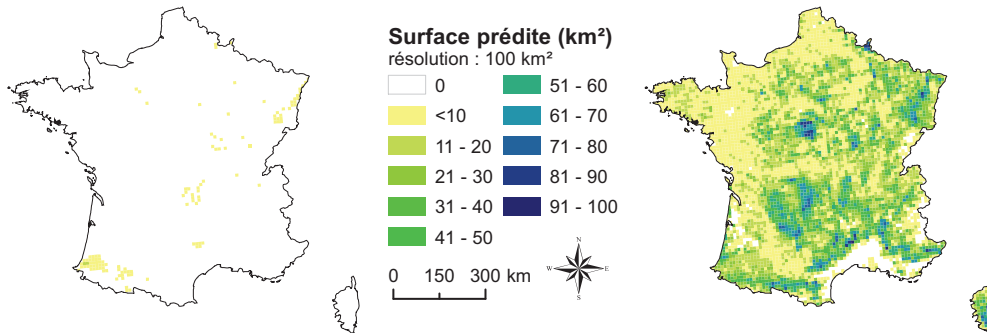
Surface totale : 11583 km²
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 11583 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences
bien prédites (surface = 186 km²)

Maximisation du taux de présences
bien prédites (surface = 101389 km²)



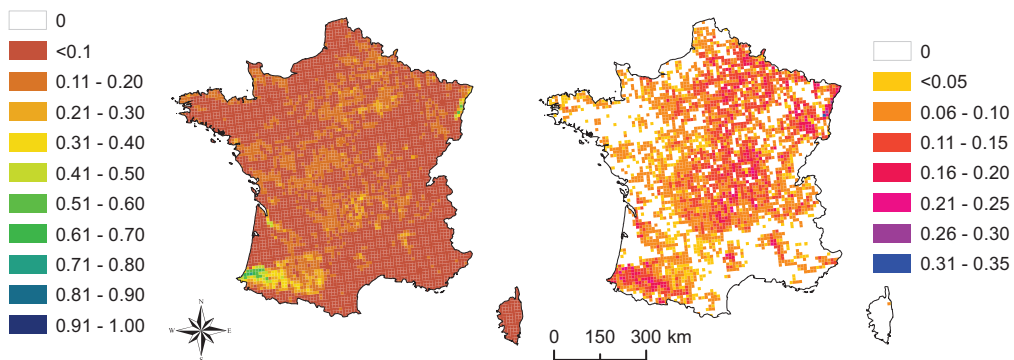
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

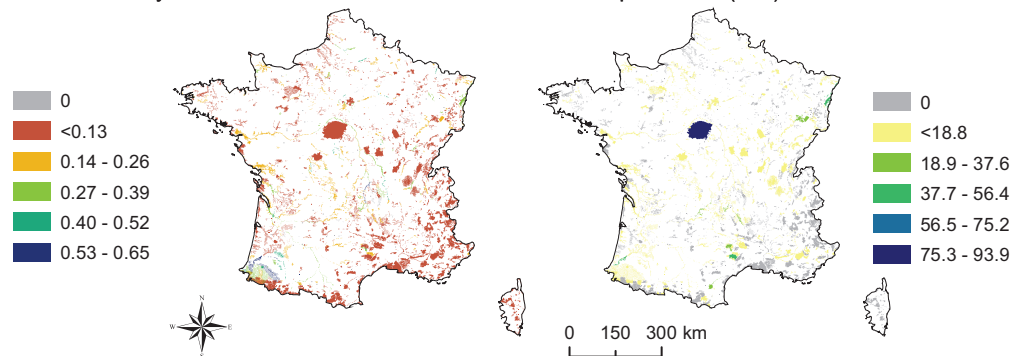
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	412	4710	1558	4903	11583
SIC	27	494	322	628	1471

**Forêts mixtes de *Quercus robur*, *Ulmus laevis*,
Ulmus minor, *Fraxinus excelsior*
ou *Fraxinus angustifolia* riveraines
des grands fleuves (*Ulmion minoris*)**

CODE CORINE 44.4

CODE EUR27
91F0

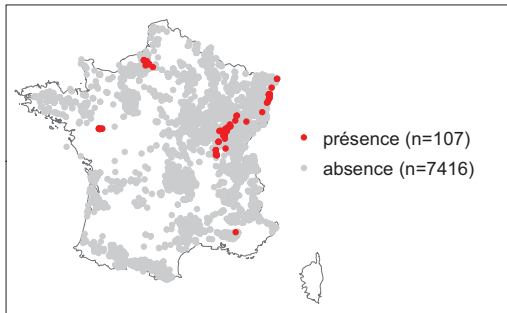
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.990/1)

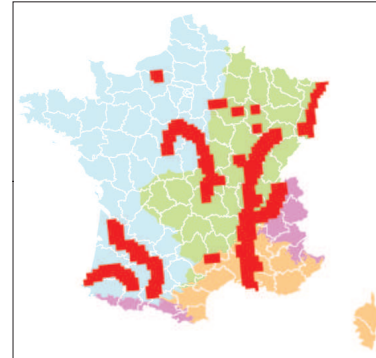
Taux de présences bien prédites : 0.984/1

Taux d'absences bien prédites : 0.967/1

Répartition des relevés



Répartition géographique



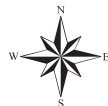
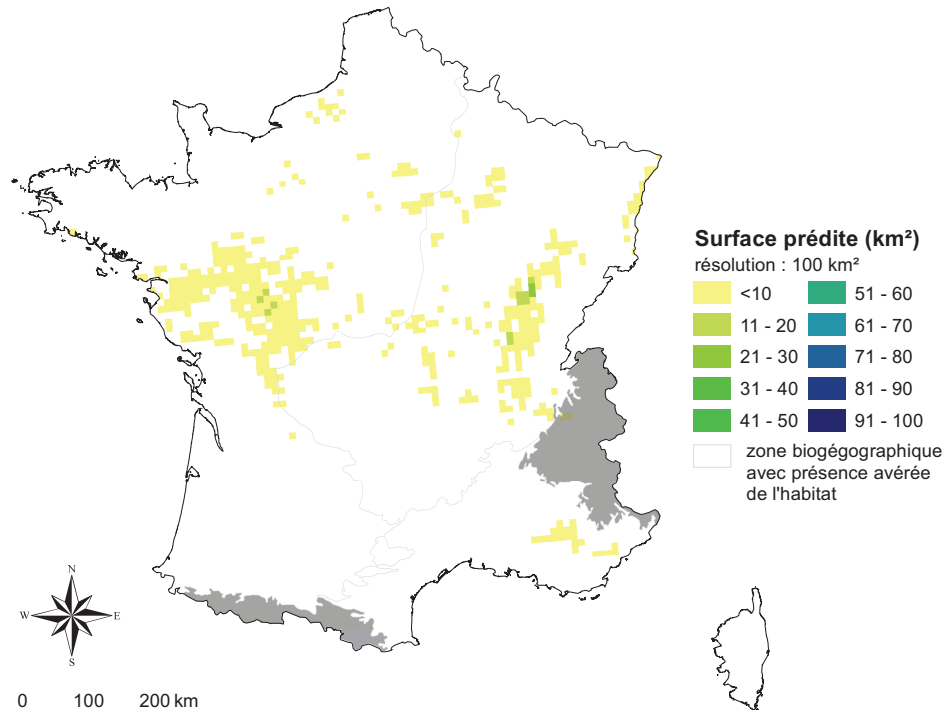
Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire (absent) : 2/3 (91F0-1)

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 928 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 927 km²



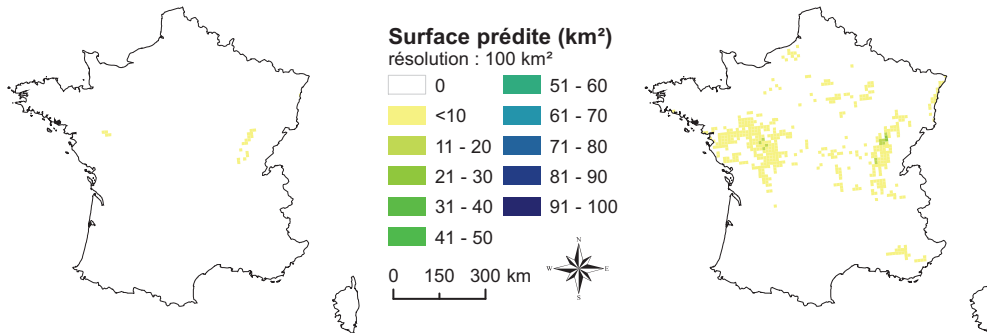
0 100 200 km

Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences
bien prédites (surface = 24 km²)

Maximisation du taux de présences
bien prédites (surface = 928 km²)



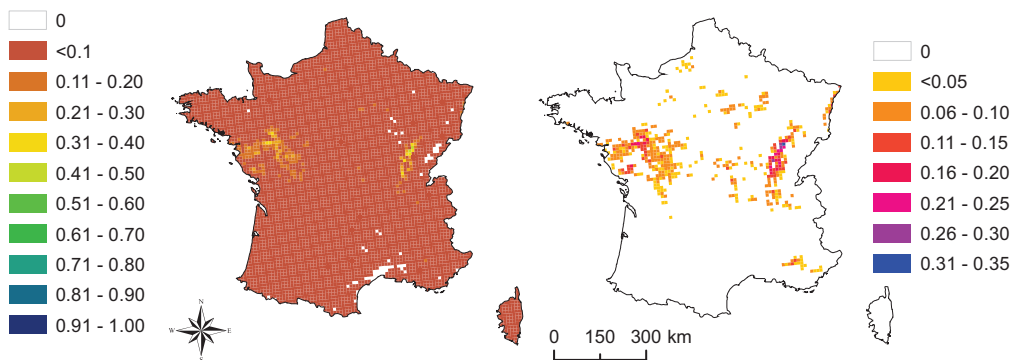
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

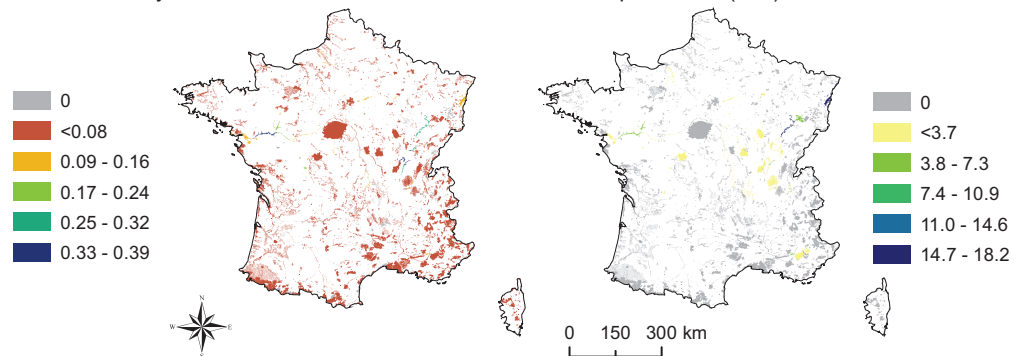
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentele	Totale
Aire potentielle	1	429	58	440	928
SIC	0	15	8	82	105

**Chênaies galicio-portugaises
à *Quercus robur* et *Quercus pyrenaica***
CODE CORINE 41.6

CODE EUR27
9230

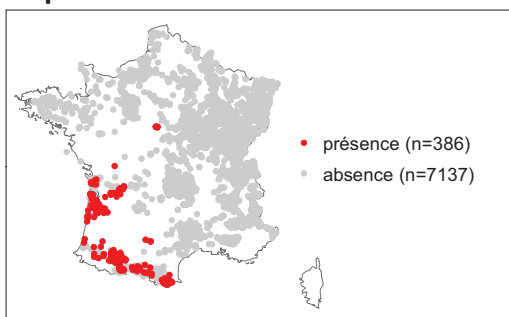
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.986/1)

Taux de présences bien prédites : 0.973/1

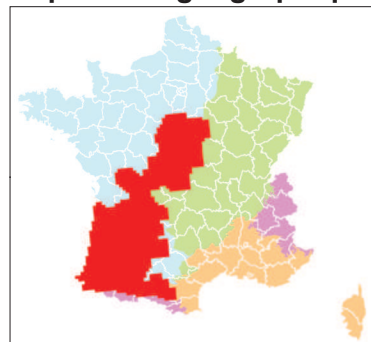
Taux d'absences bien prédites : 0.944/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire (absent) : 3/4 (9230-3)

Répartition géographique

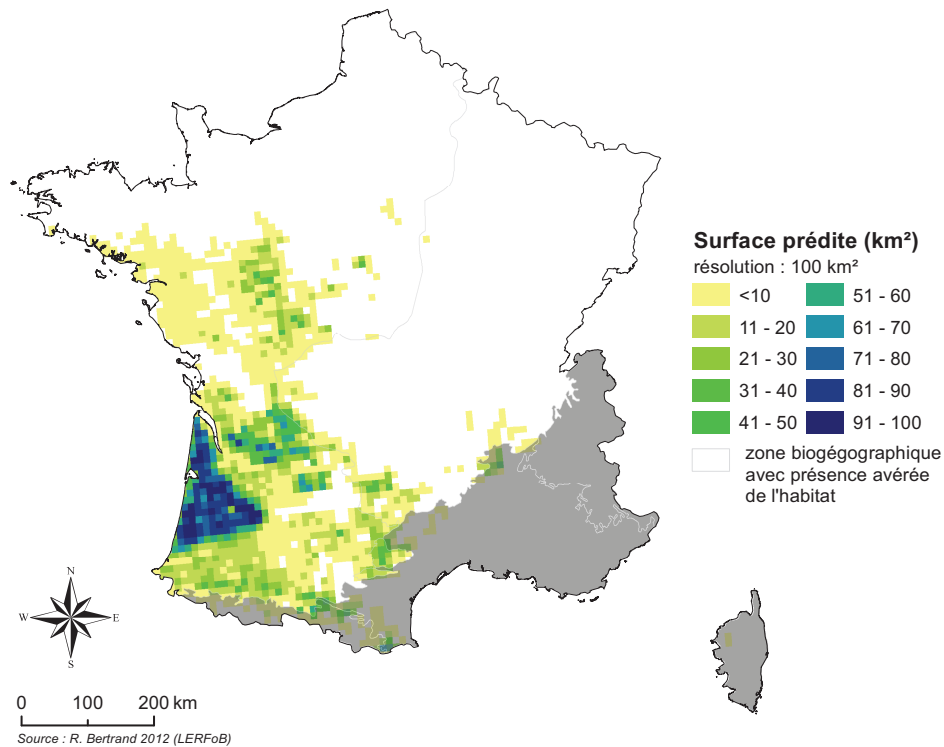


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 24314 km²

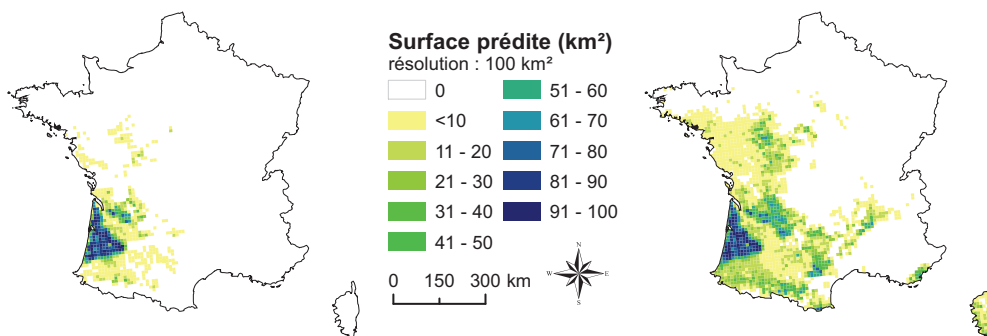
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 23090 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 13972 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 35975 km²)

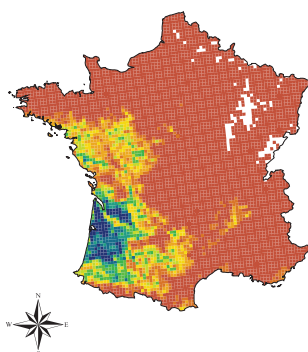
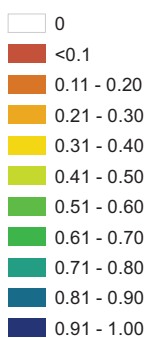


taux d'absences bien prédites = 1

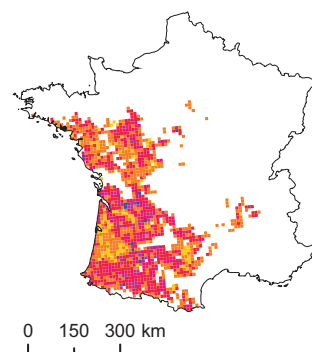
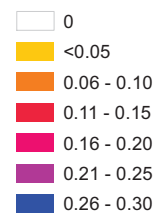
taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

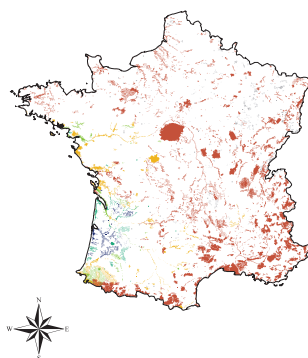
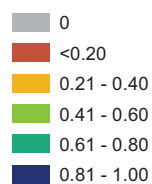


Ecart-type

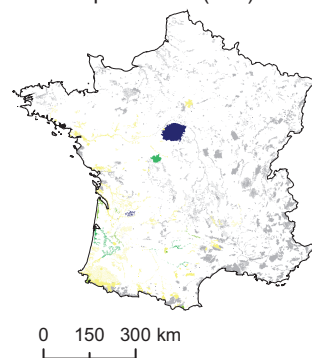
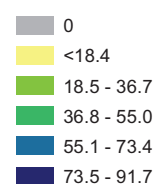


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	453	21720	771	1371	24314
SIC	46	1022	40	60	1168

Forêts à *Castanea sativa*
CODE CORINE 41.9

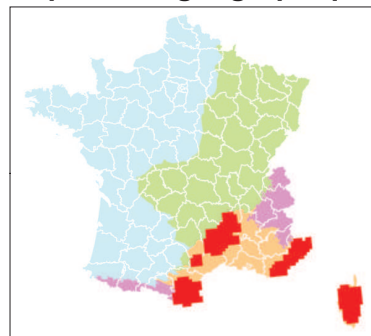
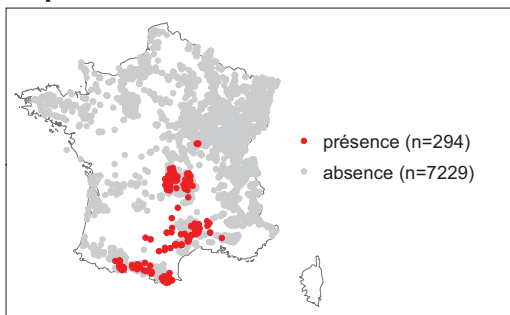
CODE EUR27
9260

Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.938/1)
Taux de présences bien prédites : 0.927/1
Taux d'absences bien prédites : 0.874/1

Répartition géographique

Répartition des relevés

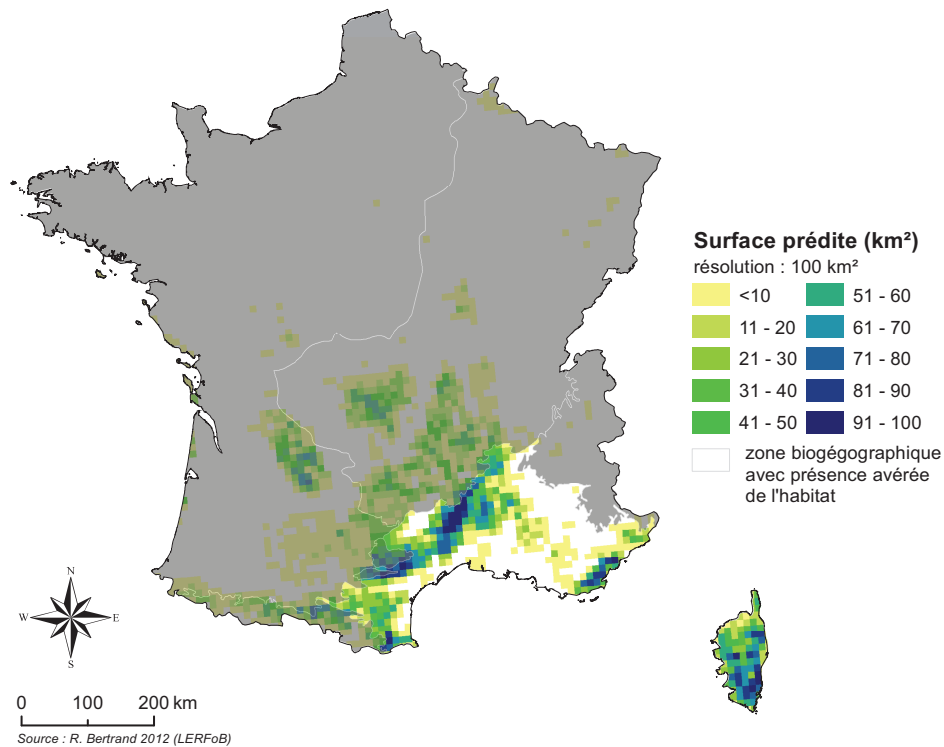


Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire (absent) : 5/7 (9260-3 & -4)

Aire de distribution potentielle

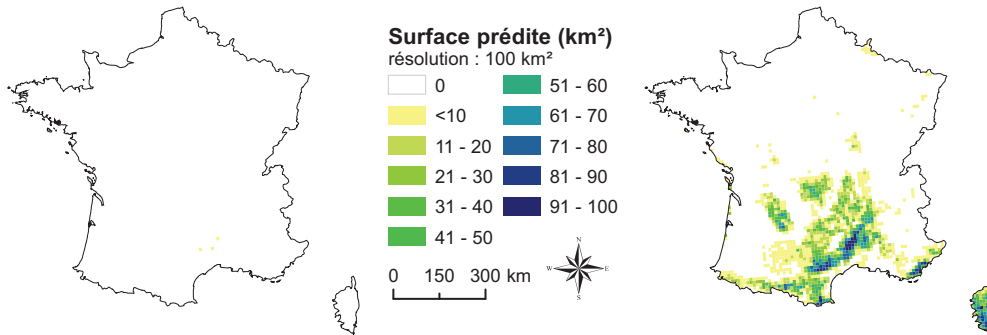
Surface totale : 27534 km²
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 15255 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 2 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 27534 km²)



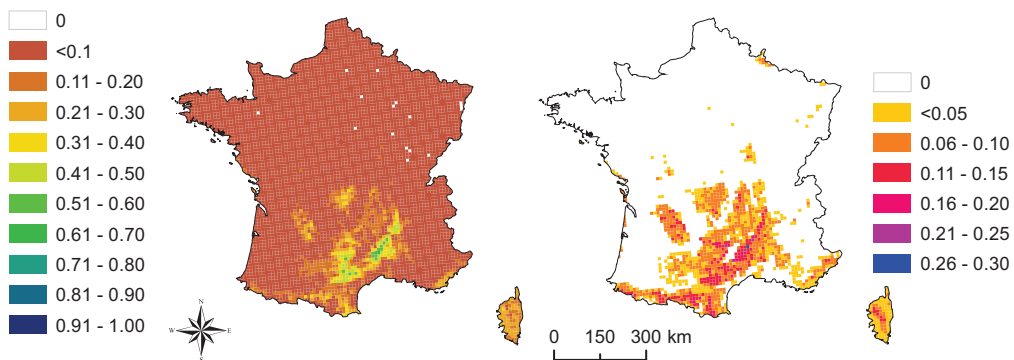
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

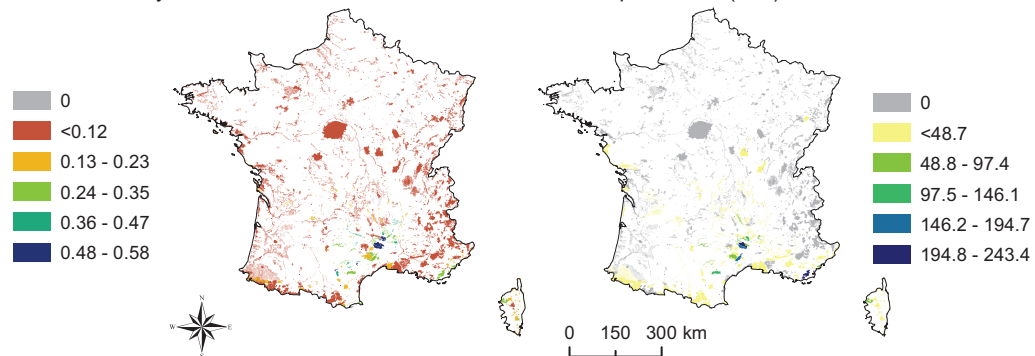
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	1560	3449	15255	7269	27534
SIC	316	327	2475	380	3497

Forêts galeries à *Salix alba* et *Populus alba*

CODE CORINE 44.141 et 44.6

CODE EUR27
92A0

Statistique du modèle

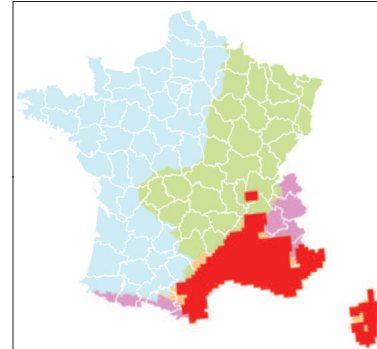
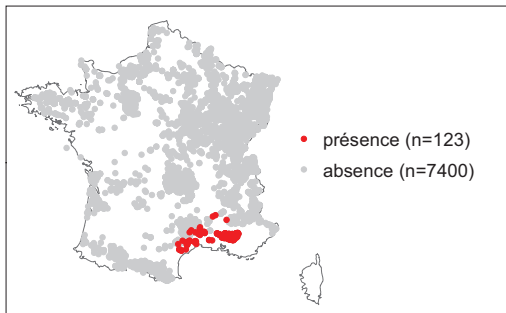
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (1/1)

Taux de présences bien prédites : 0.999/1

Taux d'absences bien prédites : 0.994/1

Répartition géographique

Répartition des relevés



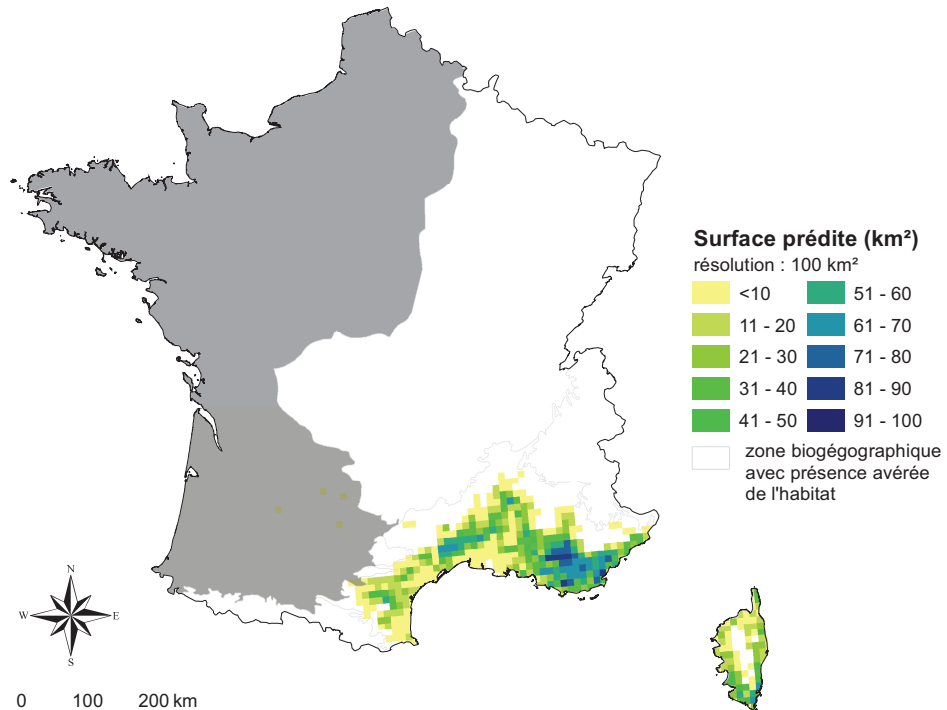
Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire (absent) : 5/9 (92A0-4, -5, -8 & -9)

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 10966 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 10962 km²



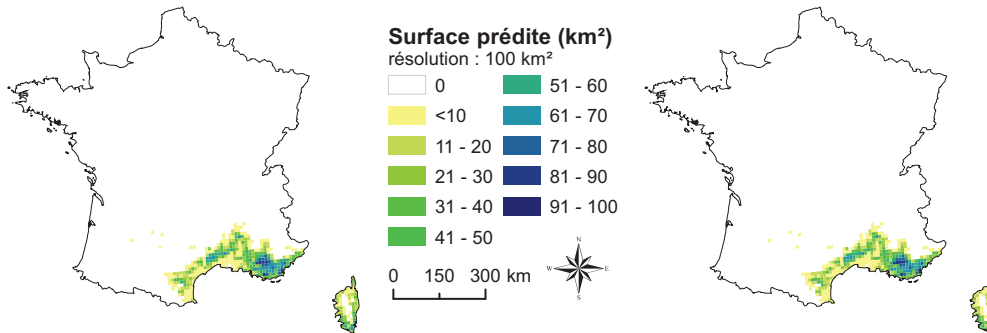
0 100 200 km

Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 10966 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 10966 km²)

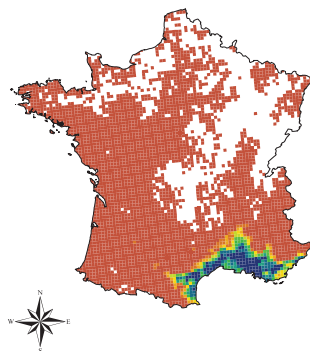
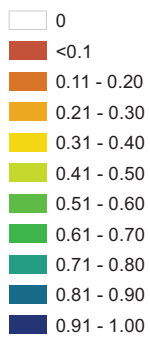


taux d'absences bien prédites = 1

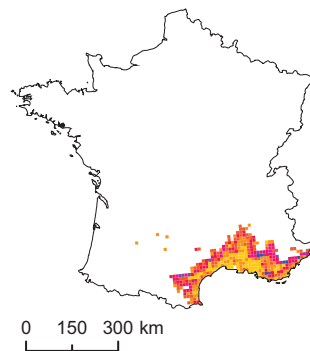
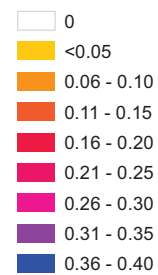
taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

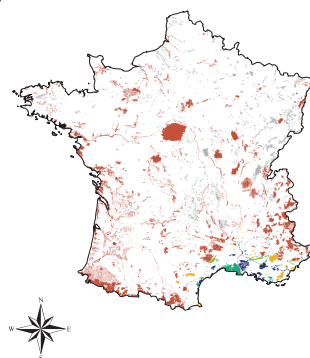
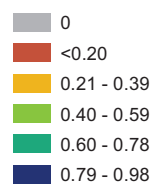


Ecart-type

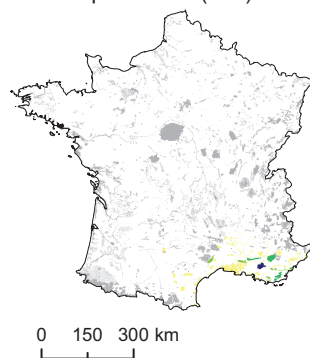
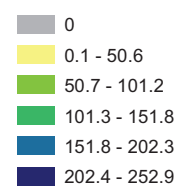


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	0	4	10962	0	10966
SIC	0	0	1731	0	1731

Forêts à *Quercus ilex* et *Quercus rotundifolia*
CODE CORINE 45.3

CODE EUR27
9340

Statistique du modèle

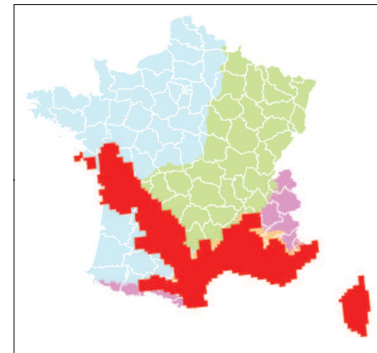
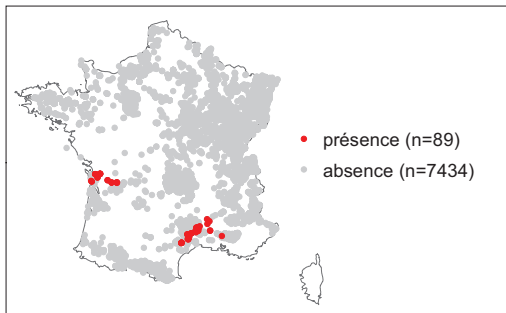
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.991/1)

Taux de présences bien prédites : 0.988/1

Taux d'absences bien prédites : 0.976/1

Répartition géographique

Répartition des relevés



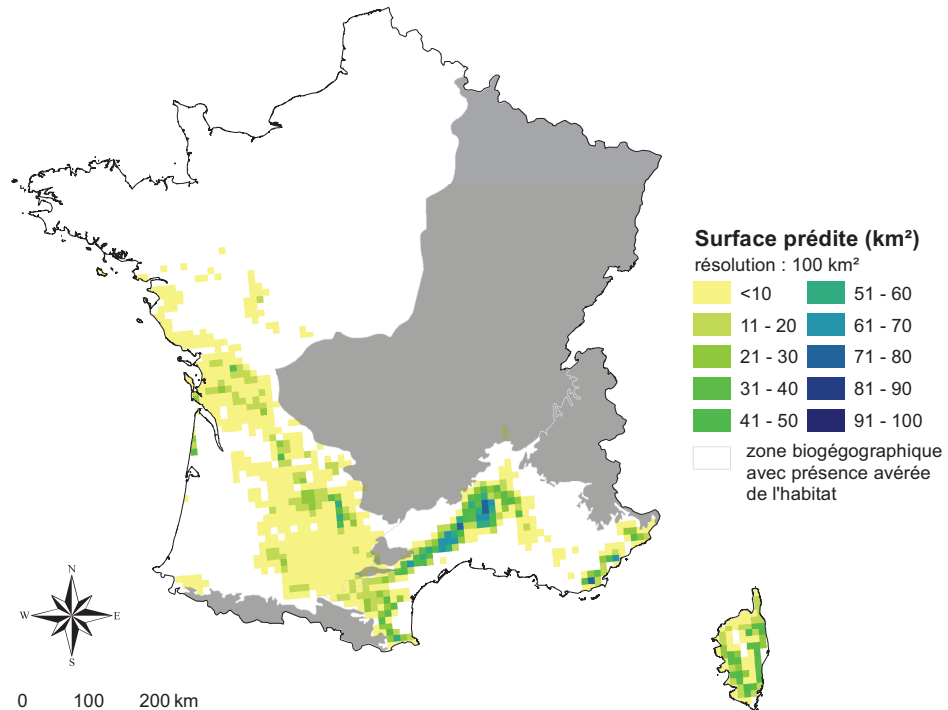
Source : évaluation 2007

Habitat élémentaire (absent) : 2/12 (9340-1, -2, -3, -5, -6, -7, -8, -9, -11 & -12)

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 9020 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 8994 km²

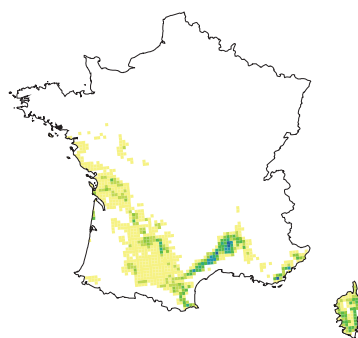
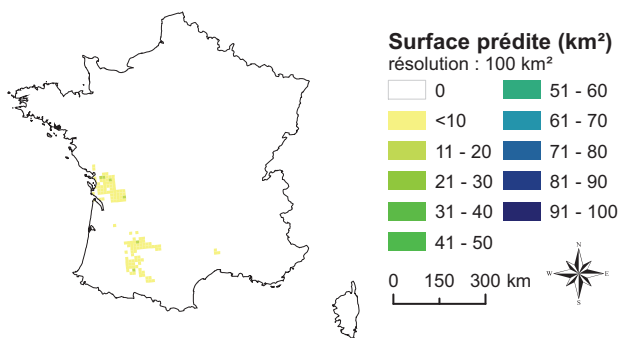


Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 406 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 9020 km²)

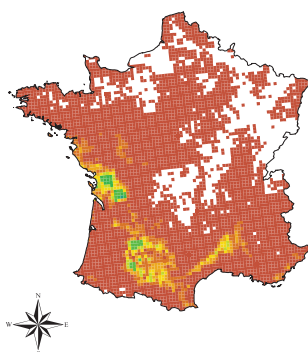
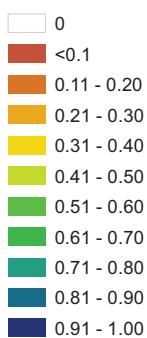


taux d'absences bien prédites = 1

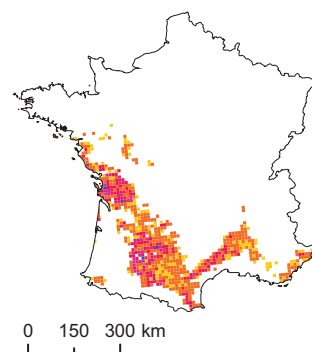
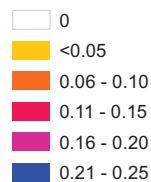
taux de présences bien prédites = 1

Probabilité de présence

Moyenne

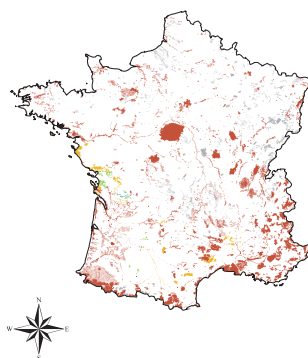
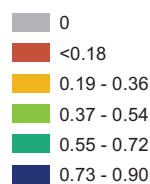


Ecart-type

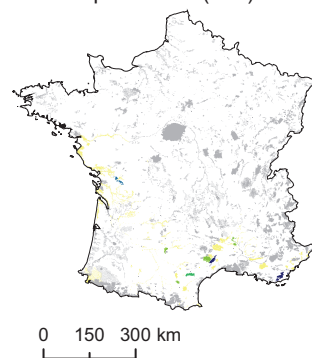
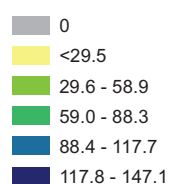


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continentale	Totale
Aire potentielle	0	3009	5985	27	9020
SIC	0	321	973	5	1298

Forêts acidophiles à Picea des étages montagnard à alpin (Vaccinio-Piceetea)

CODE CORINE 42.21 à 42.23

CODE EUR27
9410

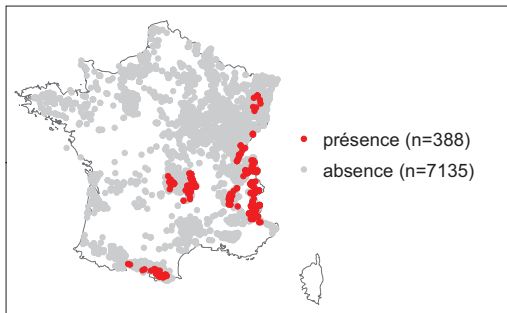
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.962/1)

Taux de présences bien prédites : 0.915/1

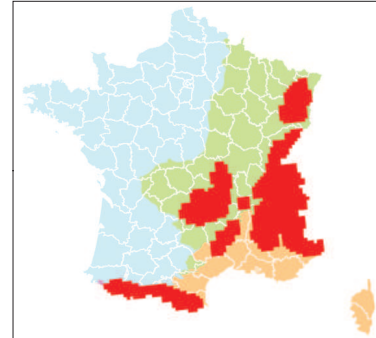
Taux d'absences bien prédites : 0.911/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire (absent) : 11/12 (9410-9)

Répartition géographique

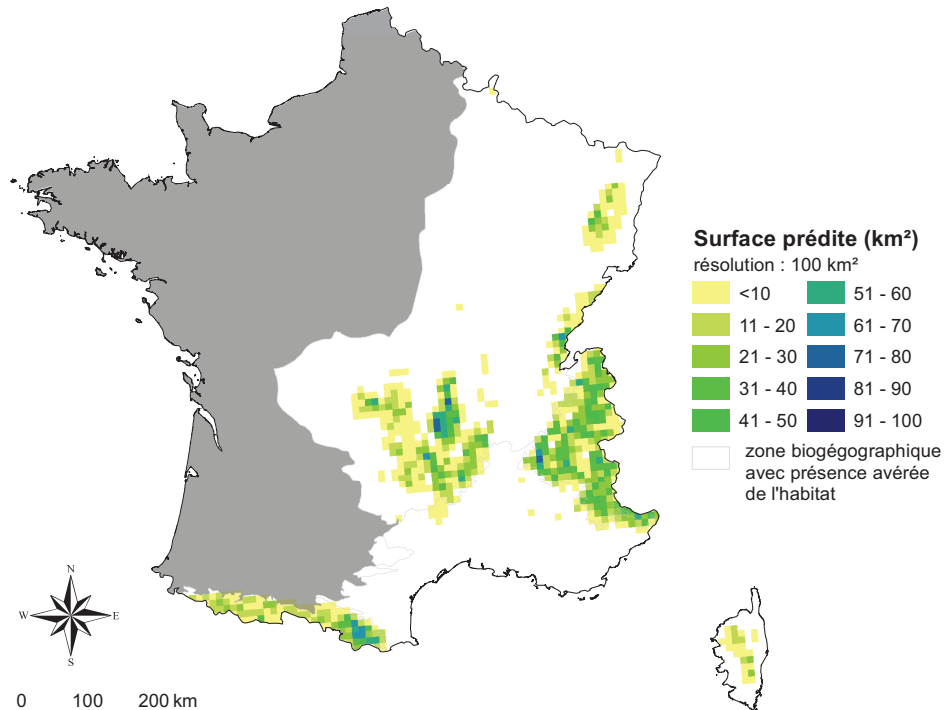


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 11433 km²

Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 11423 km²



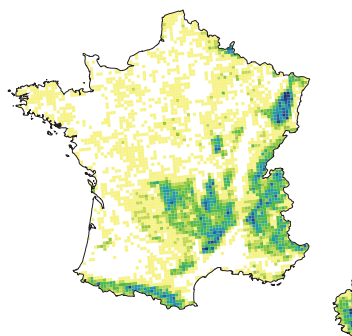
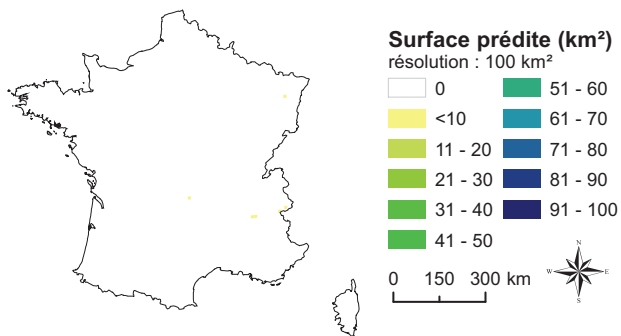
0 100 200 km

Source : R. Bertrand 2012 (LERFoB)

Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 6 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 53043 km²)

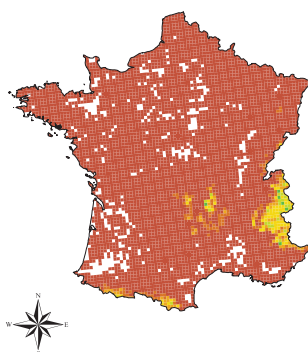


taux d'absences bien prédites = 1

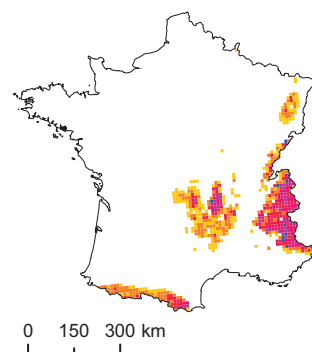
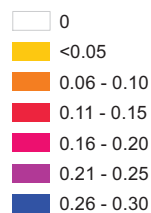
taux de présences bien prédites = 0.982

Probabilité de présence

Moyenne

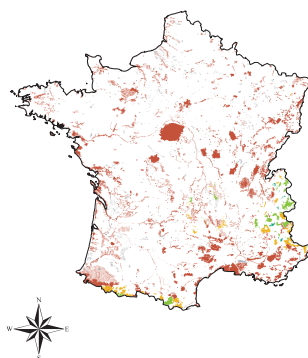
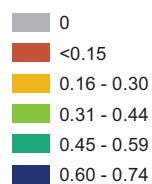


Ecart-type

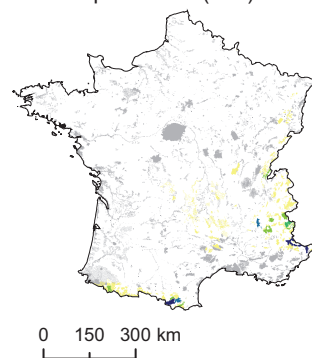
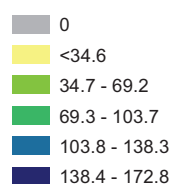


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	6785	10	396	4242	11433
SIC	2074	1	162	429	2666

Forêts alpines à *Larix decidua* et/ou *Pinus cembra*

CODE CORINE 42.31 et 42.32

CODE EUR27
9420

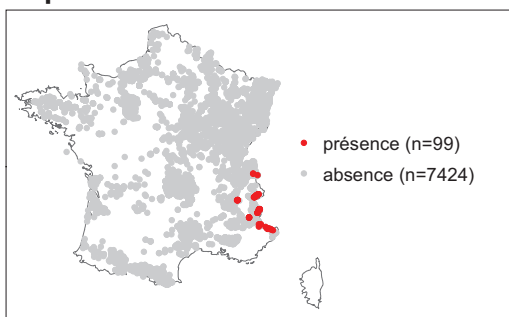
Statistique du modèle

Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.953/1)

Taux de présences bien prédites : 0.881/1

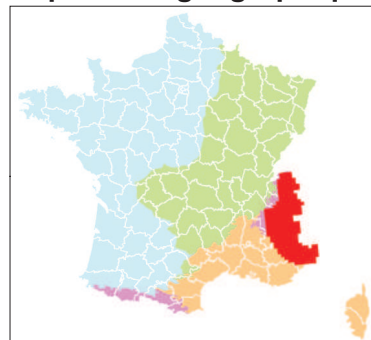
Taux d'absences bien prédites : 0.980/1

Répartition des relevés



Habitat élémentaire (absent) : 4/5 (9420-5)

Répartition géographique

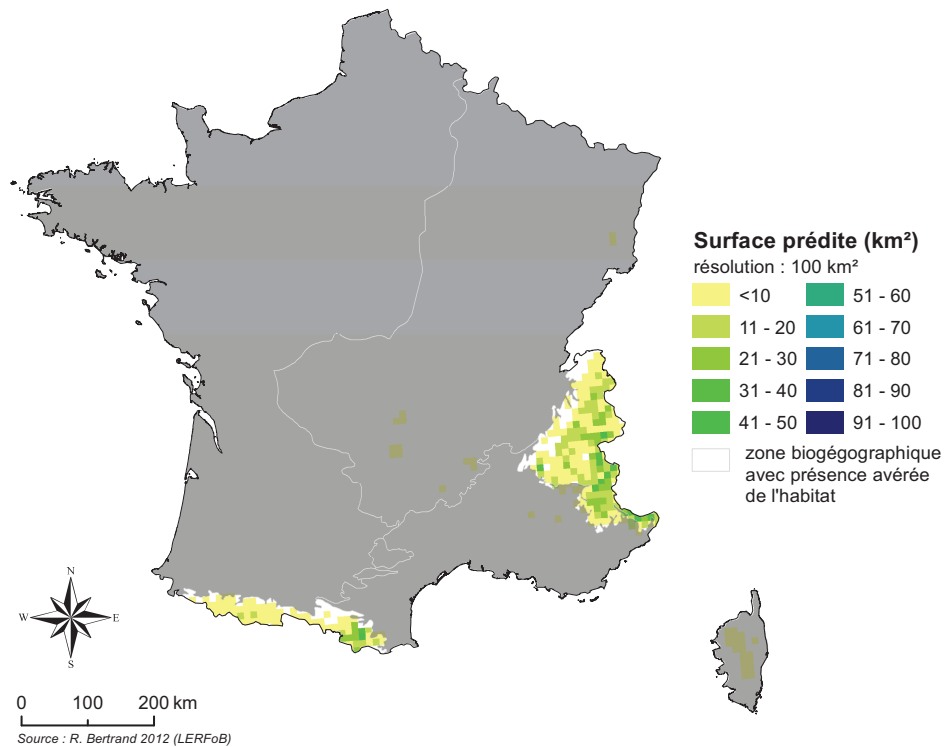


Source : évaluation 2007

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 2778 km²

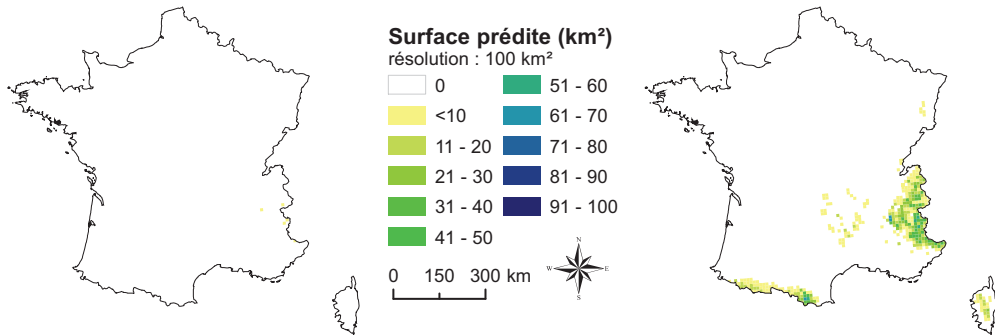
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 2656 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 4 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 5301 km²)



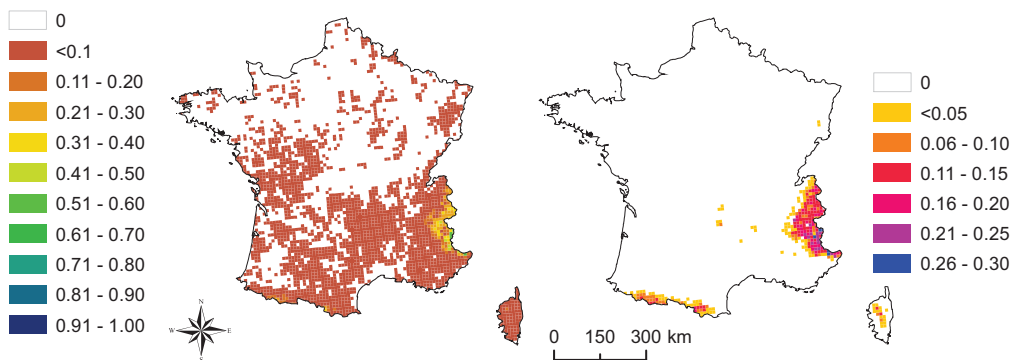
taux d'absences bien prédites = 1

taux de présences bien prédites = 0.919

Probabilité de présence

Moyenne

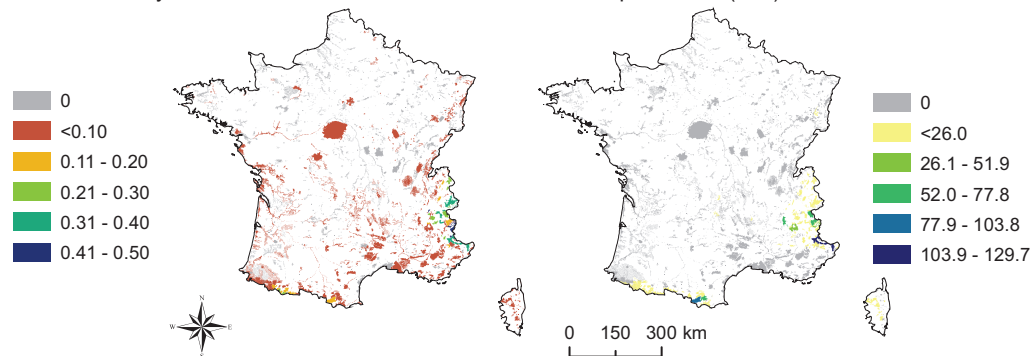
Ecart-type



SIC

Probabilité moyenne

Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	2656	0	103	19	2778
SIC	964	0	34	10	1008

**Forêts montagnardes et subalpines
à *Pinus uncinata***
CODE CORINE 42.4

CODE EUR27

9430*

* habitat prioritaire sur substrat
gypseux ou calcaire

Statistique du modèle

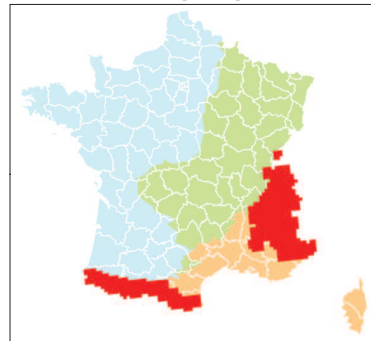
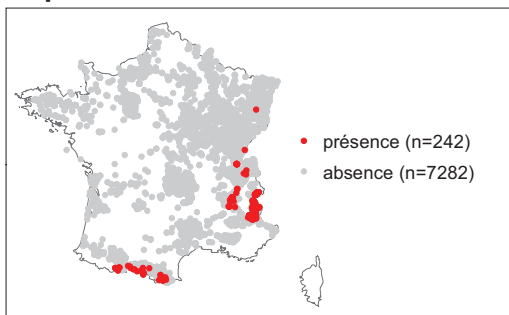
Qualité du modèle (AUC) : Excellente (0.977/1)

Taux de présences bien prédites : 0.941/1

Taux d'absences bien prédites : 0.959/1

Répartition géographique

Répartition des relevés

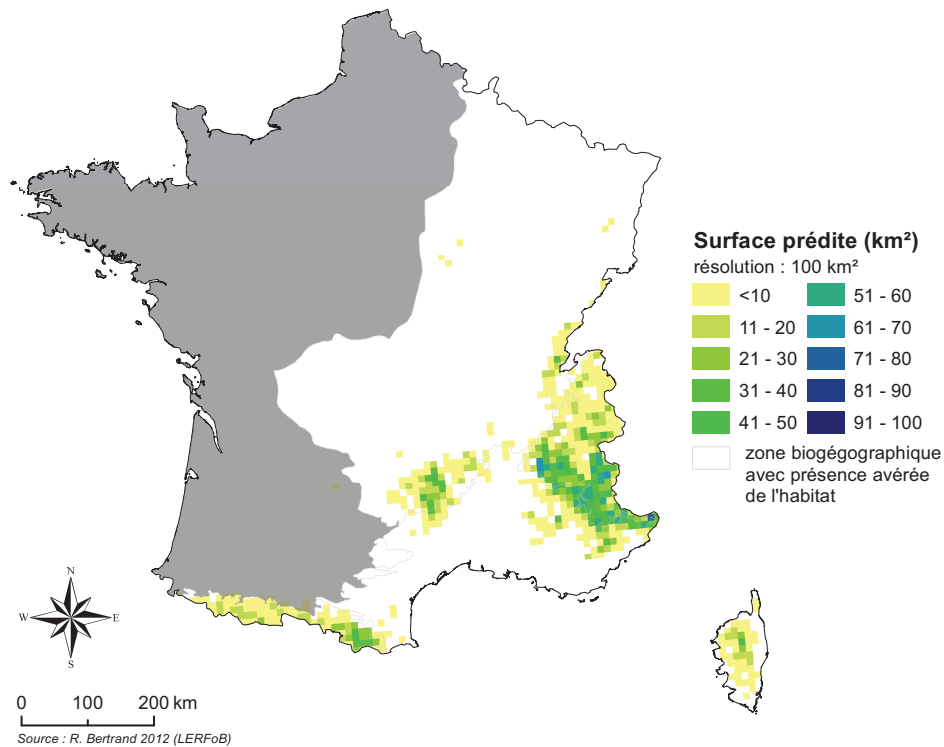


Habitat élémentaire (absent) : 11/12 (9430-6*)

Aire de distribution potentielle

Surface totale : 7890 km²

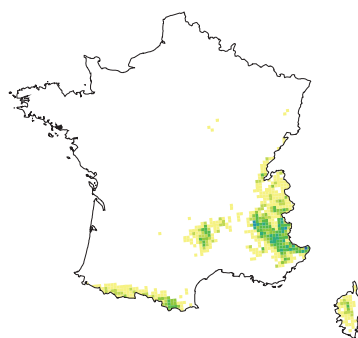
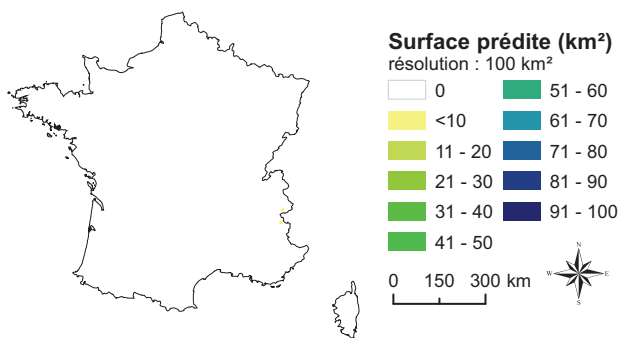
Surface incluse dans l'aire biogéographique favorable : 7864 km²



Intervalle de l'estimation de la surface potentielle de l'habitat

Maximisation du taux d'absences bien prédites (surface = 1 km²)

Maximisation du taux de présences bien prédites (surface = 7890 km²)

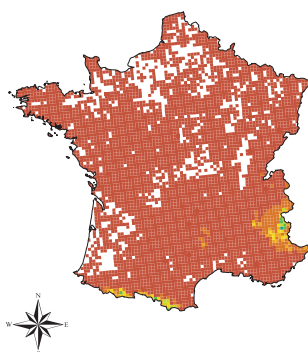
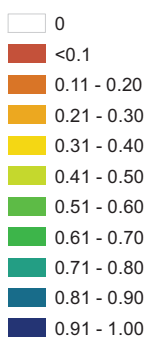


taux d'absences bien prédites = 1

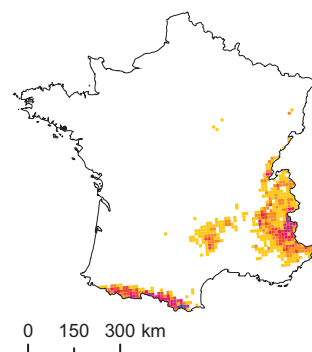
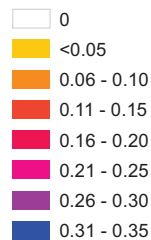
taux de présences bien prédites = 0.979

Probabilité de présence

Moyenne

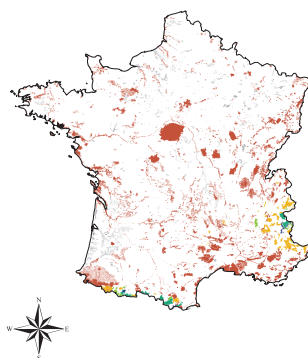
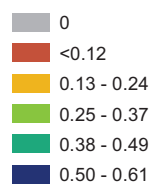


Ecart-type

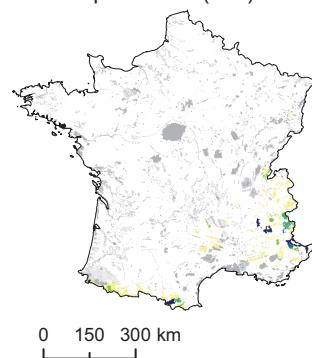
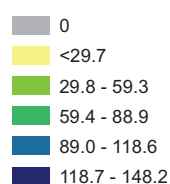


SIC

Probabilité moyenne



Surface potentielle (km²)



Surface potentielle de l'habitat répartie par région biogéographique (km²)

	Alpine	Atlantique	Méditerranéenne	Continental	Totale
Aire potentielle	5220	27	1705	939	7890
SIC	1732	11	411	212	2366

Annexe G

Liste des 15 traits biologiques qualitatifs pour les espèces du 9130

Annexe G Liste des 15 traits biologiques qualitatifs pour les espèces du 9130

Traits biologiques	modalités	Attributs	Abréviation
Inflorescence	1	Sans Inflorescence	Inf1
	2	Inflorescence pédicellée	Inf2
	3	Inflorescence sessile	Inf3
	4	Inflorescences composées	Inf4
Sexualité	1	hermaphrodite	Sex1
	2	monoïques, unisexuées	Sex2
	3	polygame	Sex3
	4	dioïque	Sex4
Pollinisation	1	Entomogame	Poll1
	2	Diplogame	Poll2
	3	Autogame	Poll3
	4	Anémogame	Poll4
Fruit	1	Fruit charnu	Fruit1
	2	Fruit sec indéhiscent	Fruit2
	3	Fruit sec déhiscent	Fruit3
Couleur de fleur	1	Claire	CF1
	2	Foncée	CF2
	3	Verte	CF3
Floraison	1	2 ou moins mois	F1
	2	3 moi	F2
	3	plus de 4 mois	F3
Début floraison	1	Printemps	DF1
	2	Été	DF2
	3	Automne	DF3
	4	Hiver	DF4
Fin floraison	1	Printemps	FF1
	2	Été	FF2
	3	Automne	FF3
Mode de dissémination	1	Zoochore	SD1
	2	Autochore	SD2
	3	Barochore	SD3
	4	Diplochore	SD4
	5	Anémochore	SD5
	6	Myrmécochore	SD6
Durée de vie de plantes	1	Courte vie et/ou Moyenne vie	LS1
	2	Seulement Moyenne vie	LS2
	3	Pérennes	LS3
	4	Pas information	LS4
Âge de floraison	1	Que le premier an va fleurir	AG1
	2	Entre les premiers 5 ans	AG2
	3	Plus de 5 ans	AG3
	4	Pas information	AG4
Hauteur maximale	1	Plus de 2 mètres	Hmax1
	2	Entre 1m, et 2 m,	Hmax2
	3	Entre 0,5m et 1 m	Hmax3
	4	Moins de 0,5m	Hmax4
Vitesse terminale	1	Plus de 3,5 m/s	TV1
	2	Entre 1,5 et 3,5 m/s	TV2
	3	Moins de 1,5 m/s	TV3
	4	Pas information	TV4
Taille de feuille	1	Plus de 20 000 mm ²	LeafS1
	2	Entre 5000 et 20 000 mm ²	LeafS2
	3	Entre 1000 et 5000 mm ²	LeafS3
	4	Moins de 1000 mm ²	LeafS4
	5	Pas information	LeafS5

Annexe H

Matrice des traits biologiques qualitatifs pour les espèces du 9130

Feuille1

Nom	Inflores-cence	Sexualité	Pollinisation	Fruit	Couleur fleur	Floraison	Début floraison	Fin floraison	Mode de dissémination	Durée de vie de plantes
Adoxa moschatellina	Inf3	Sex1	Poll1	Fruit1	CF3	F2	DF1	FF1	SD1	LS2
Ajuga reptans	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF2	F3	DF1	FF2	SD6	LS3
Allium ursinum	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit2	CF1	F2	DF1	FF2	SD3	LS1
Anemone nemorosa	Inf1	Sex1	Poll2	Fruit2	CF1	F2	DF1	FF1	SD6	LS1
Arum maculatum	Inf3	Sex3	Poll1	Fruit1	CF3	F1	DF1	FF1	SD1	LS3
Brachypodium sylvaticum	Inf3	Sex1	Poll4	Fruit2	CF3	F2	DF2	FF3	SD2	LS3
Carex flacca	Inf3	Sex2	Poll4	Fruit2	CF2	F3	DF1	FF2	SD4	LS3
Carex pilulifera	Inf3	Sex2	Poll4	Fruit2	CF2	F2	DF1	FF2	SD6	LS3
Carex remota	Inf3	Sex2	Poll4	Fruit2	CF3	F2	DF1	FF2	SD4	LS3
Carex sylvatica	Inf3	Sex2	Poll4	Fruit2	CF3	F2	DF1	FF2	SD1	LS3
Circaea lutetiana	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F3	DF2	FF3	SD1	LS3
Clematis vitalba	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F2	DF2	FF2	SD5	LS2
Convallaria majalis	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit1	CF1	F2	DF1	FF2	SD1	LS3
Daphne laureola	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit1	CF1	F1	DF4	FF1	SD1	LS3
Deschampsia cespitosa	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit2	CF2	F2	DF2	FF2	SD2	LS3
Deschampsia flexuosa	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit2	CF3	F2	DF2	FF2	SD1	LS3
Digitalis purpurea	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F3	DF2	FF3	SD1	LS3
Euphorbia amygdaloides	Inf4	Sex2	Poll1	Fruit3	CF3	F2	DF1	FF2	SD2	LS3
Festuca heterophylla	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit2	CF3	F2	DF2	FF2	SD1	LS3
Fragaria vesca	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F1	DF1	FF2	SD1	LS1
Galeopsis tetrahit	Inf2	Sex1	Poll3	Fruit2	CF1	F3	DF2	FF3	SD3	LS1
Galium aparine	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F3	DF2	FF3	SD1	LS1
Galium odoratum	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F1	DF1	FF2	SD1	LS3
Geranium robertianum	Inf4	Sex1	Poll1	Fruit3	CF1	F3	DF1	FF3	SD2	LS1
Geum urbanum	Inf2	Sex3	Poll2	Fruit2	CF1	F3	DF1	FF3	SD6	LS1
Glechoma hederacea	Inf2	Sex3	Poll1	Fruit2	CF2	F3	DF1	FF3	SD4	LS2
Hedera helix	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit1	CF1	F2	DF3	FF3	SD1	LS3
Holcus mollis	Inf4	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F3	DF2	FF3	SD1	LS3
Hyacinthoides non-scripta	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F1	DF1	FF1	SD3	LS3
Hypericum pulchrum	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F3	DF2	FF3	SD5	LS1
Juncus effusus	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit3	CF3	F2	DF2	FF2	SD1	LS3
Lamium galeobdolon	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F2	DF1	FF2	SD6	LS2
Lonicera periclymenum	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit1	CF1	F2	DF2	FF2	SD1	LS3
Luzula forsteri	Inf1	Sex1	Poll4	Fruit3	CF2	F2	DF1	FF1	SD2	LS4
Luzula pilosa	Inf2	Sex1	Poll4	Fruit3	CF2	F2	DF1	FF1	SD6	LS4

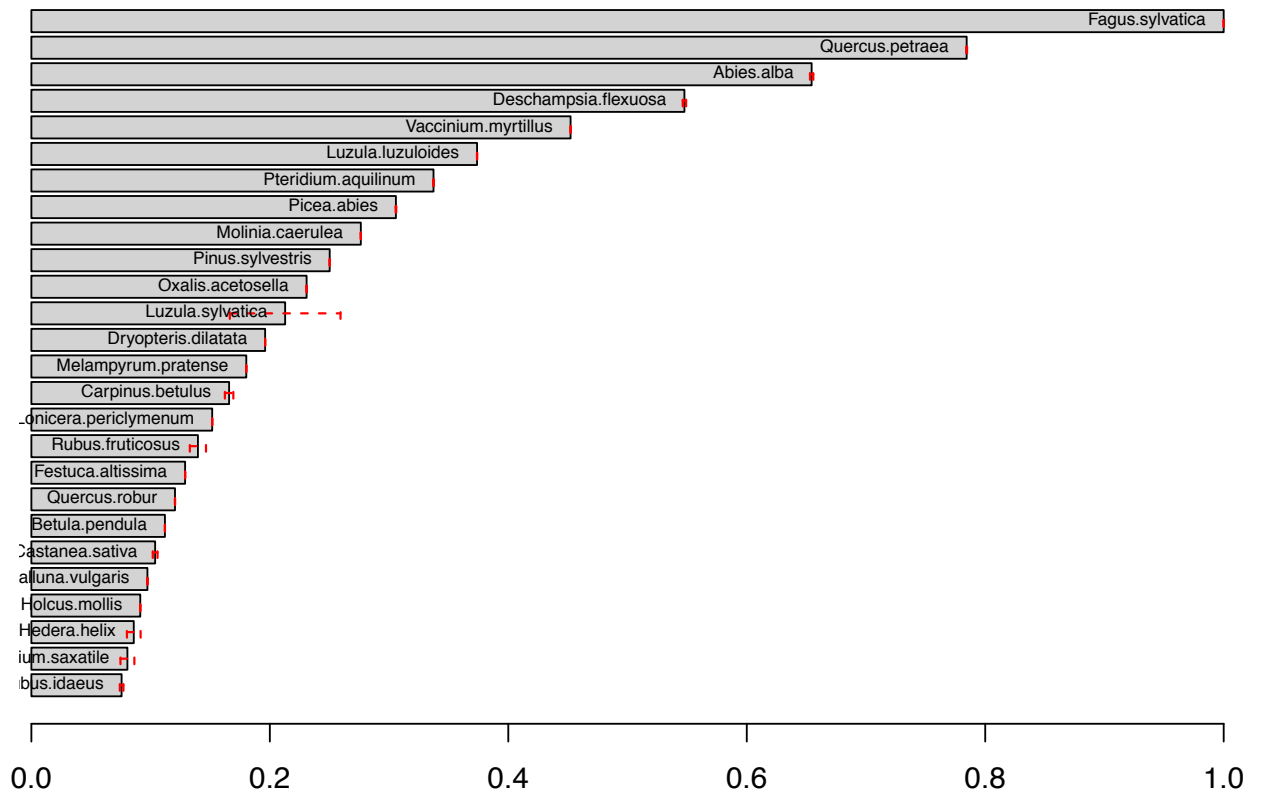
Feuille1

Luzula sylvatica	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit3	CF2	F3	DF1	FF2	SD6	LS3
Melampyrum pratense	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F3	DF1	FF2	SD6	LS1
Melica uniflora	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit2	CF1	F2	DF1	FF2	SD6	LS3
Mercurialis perennis	Inf4	Sex4	Poll4	Fruit3	CF3	F1	DF1	FF1	SD6	LS3
Milium effusum	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit2	CF3	F3	DF1	FF2	SD3	LS3
Moehringia trinervia	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF1	F2	DF1	FF2	SD6	LS1
Mycelis muralis	Inf4	Sex3	Poll1	Fruit2	CF1	F2	DF2	FF3	SD5	LS3
Narcissus jonquilla	Inf1	Sex1	Poll1	Fruit3	CF1	F2	DF1	FF1	SD3	LS3
Ornithogalum pyrenaicum	Inf3	Sex1	Poll1	Fruit3	CF1	F2	DF1	FF2	SD3	LS3
Oxalis acetosella	Inf1	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F1	DF1	FF2	SD2	LS3
Paris quadrifolia	Inf1	Sex1	Poll2	Fruit1	CF3	F2	DF1	FF2	SD1	LS1
Poa nemoralis	Inf4	Sex1	Poll4	Fruit2	CF3	F3	DF2	FF3	SD5	LS3
Polygonatum multiflorum	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit1	CF1	F2	DF1	FF2	SD1	LS4
Potentilla sterilis	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F3	DF4	FF1	SD6	LS3
Primula elatior	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF1	F1	DF1	FF1	SD2	LS3
Primula vulgaris	Inf1	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F1	DF1	FF1	SD1	LS3
Ranunculus auricomus	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F2	DF1	FF2	SD6	LS4
Ranunculus ficaria	Inf1	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F1	DF1	FF1	SD6	LS3
Ruscus aculeatus	Inf4	Sex4	Poll1	Fruit1	CF3	F3	DF3	FF1	SD1	LS4
Sanicula europaea	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF1	F2	DF1	FF2	SD1	LS3
Scrophularia nodosa	Inf4	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F3	DF2	FF3	SD5	LS3
Solidago virgaurea	Inf3	Sex3	Poll1	Fruit2	CF1	F3	DF2	FF3	SD3	LS3
Stachys sylvatica	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit2	CF2	F2	DF2	FF3	SD4	LS3
Stellaria holostea	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F2	DF1	FF2	SD3	LS3
Tamus communis	Inf2	Sex4	Poll1	Fruit1	CF3	F1	DF1	FF1	SD1	LS4
Teucrium scorodonia	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit2	CF1	F2	DF2	FF3	SD3	LS3
Umbilicus rupestris	Inf2	Sex1	Poll2	Fruit3	CF1	F2	DF1	FF2	SD5	LS4
Urtica dioica	Inf4	Sex4	Poll4	Fruit2	CF3	F3	DF2	FF3	SD5	LS3
Veronica chamaedrys	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F1	DF1	FF2	SD6	LS3
Veronica montana	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F2	DF1	FF2	SD1	LS3
Vicia sepium	Inf2	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F2	DF1	FF2	SD4	LS3
Viola reichenbachiana	Inf1	Sex1	Poll1	Fruit3	CF2	F1	DF1	FF1	SD6	LS3
Viola riviniana	Inf1	Sex1	Poll2	Fruit3	CF2	F2	DF1	FF2	SD6	LS3

Annexe I

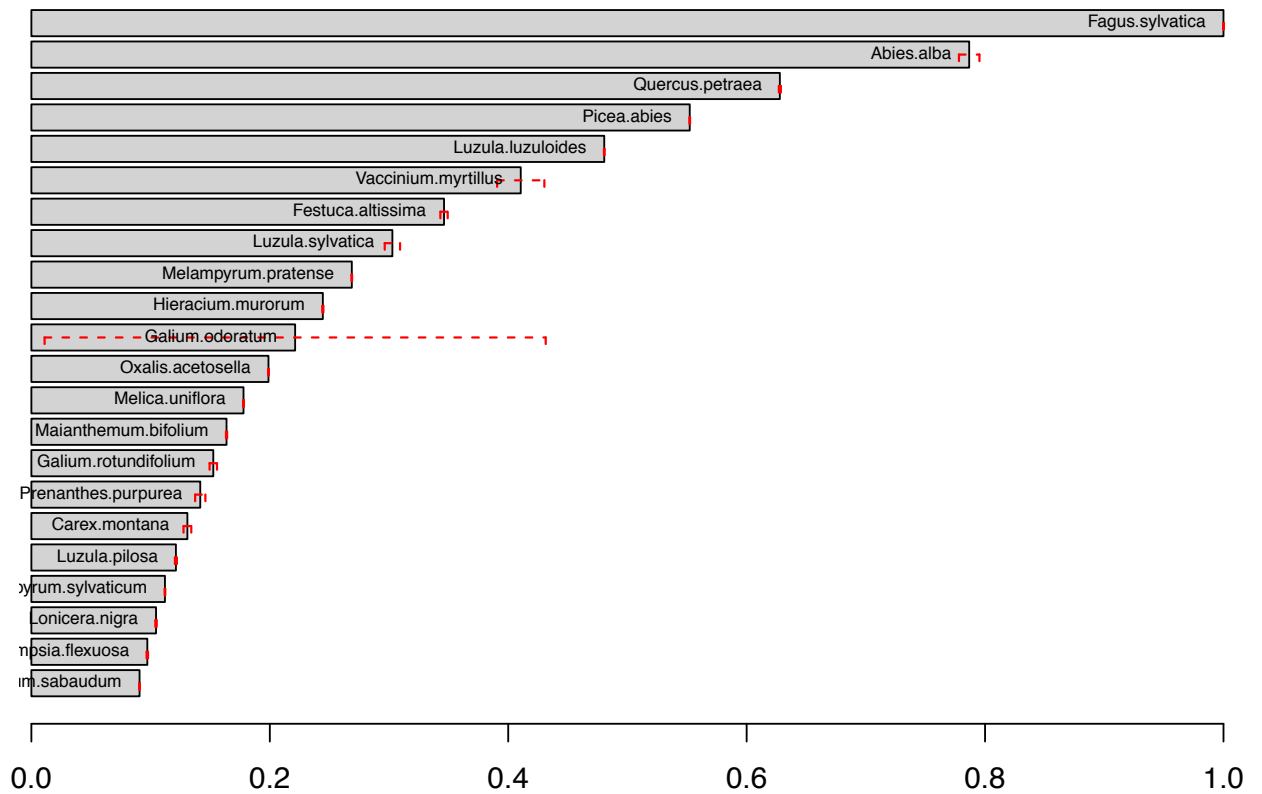
Fiche synthétique de la liste des espèces typiques par habitat et par domaine biogéographique

The 26 typical species of the 9110_CON



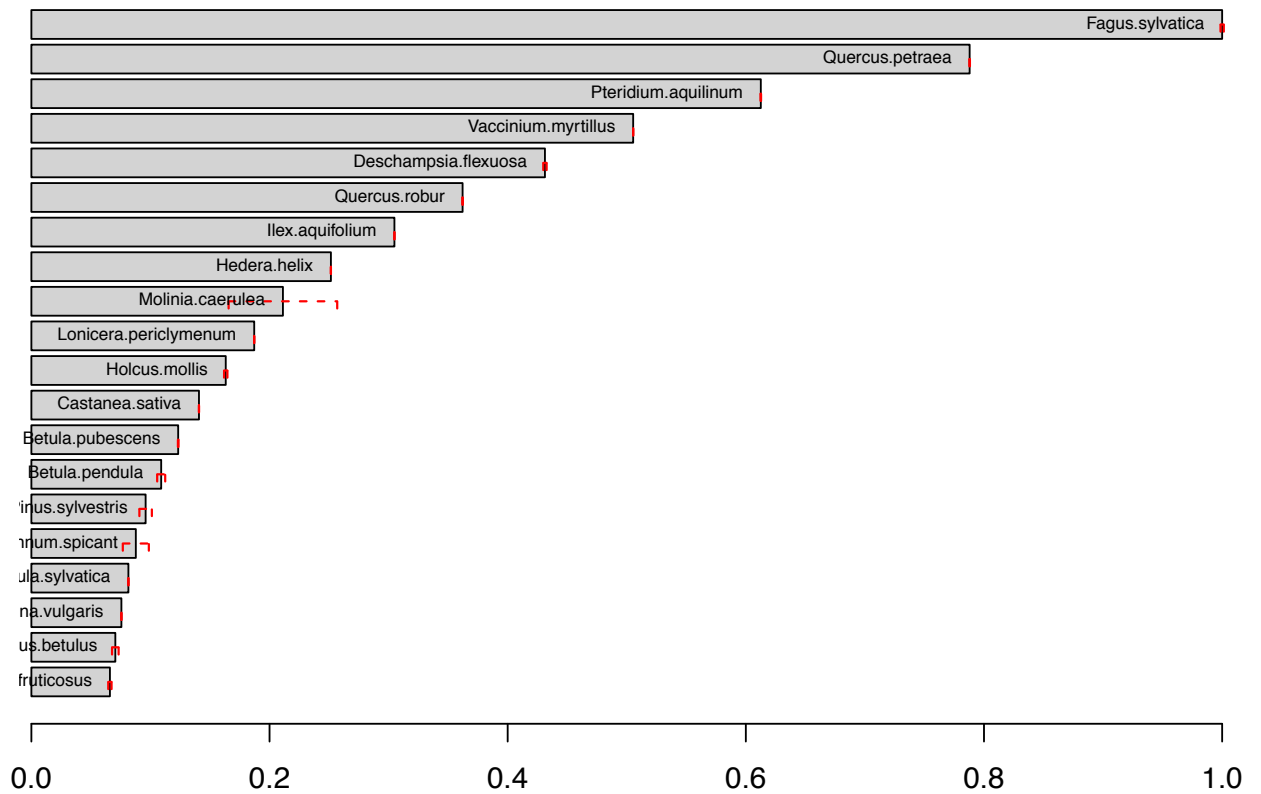
based on 1000 replications

The 22 typical species of the 9110_ALP



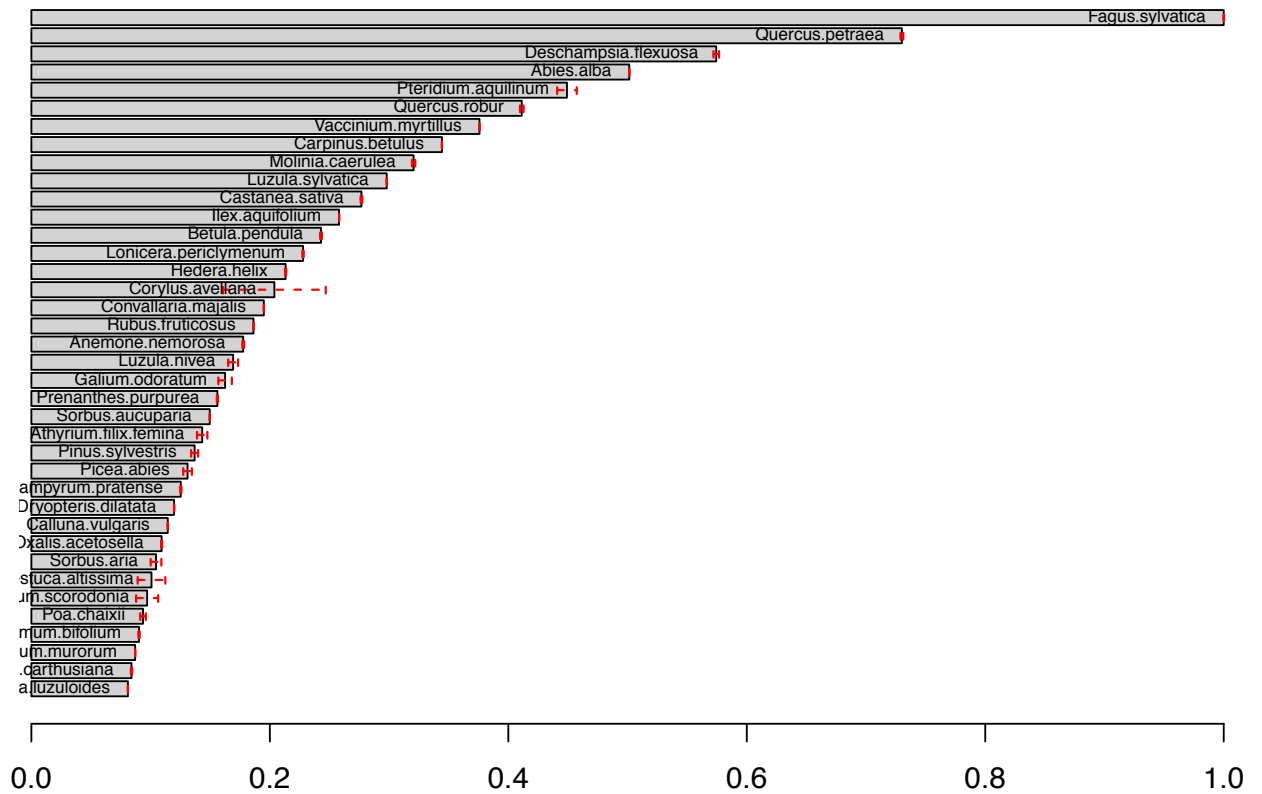
based on 1000 replications

The 20 typical species of the 9120_ATL



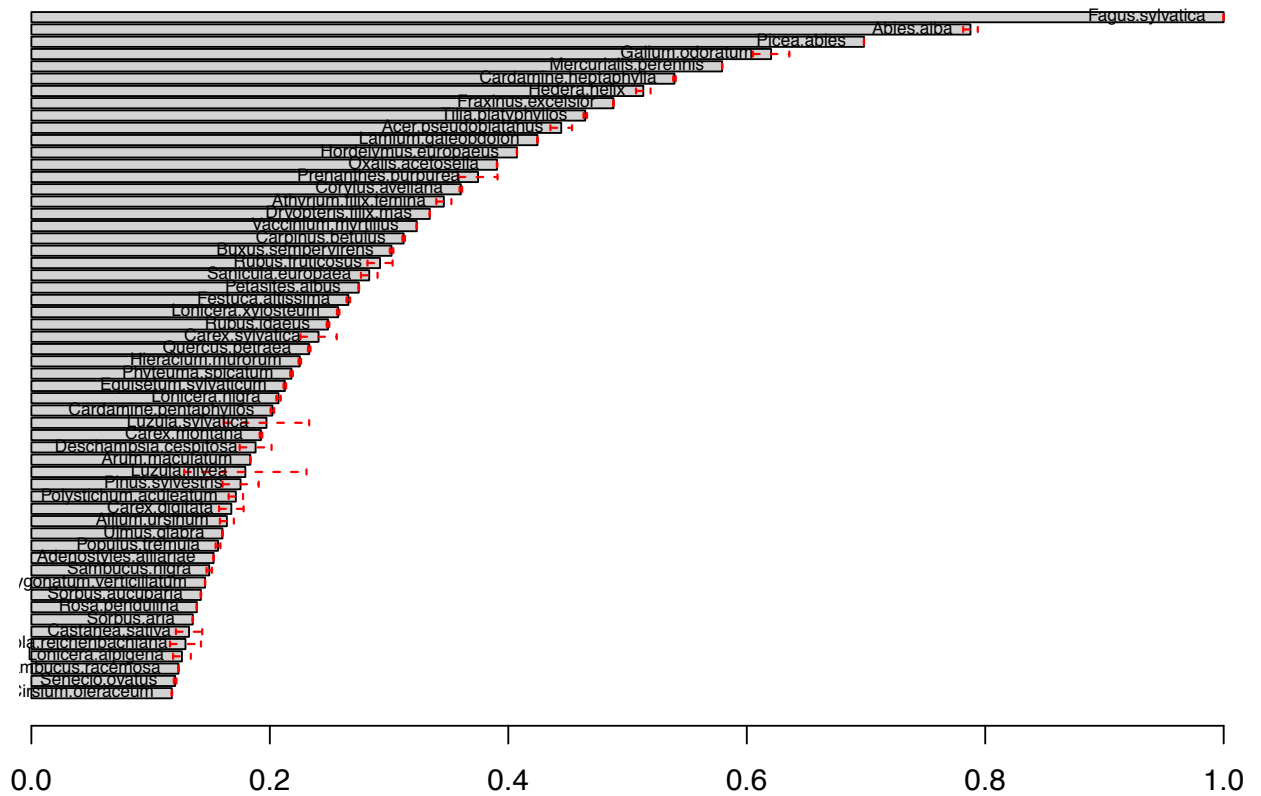
based on 1000 replications

The 38 typical species of the 9120_CON



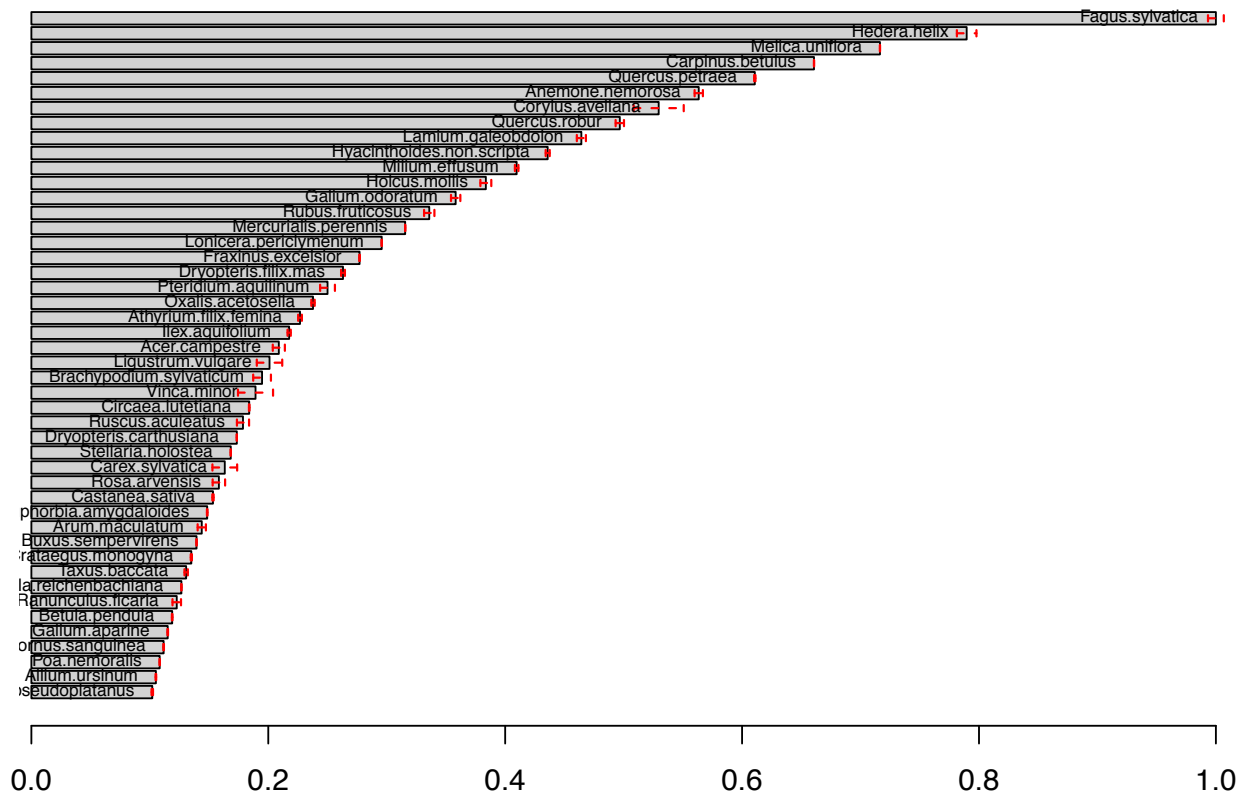
based on 1000 replications

The 56 typical species of the 9130_ALP



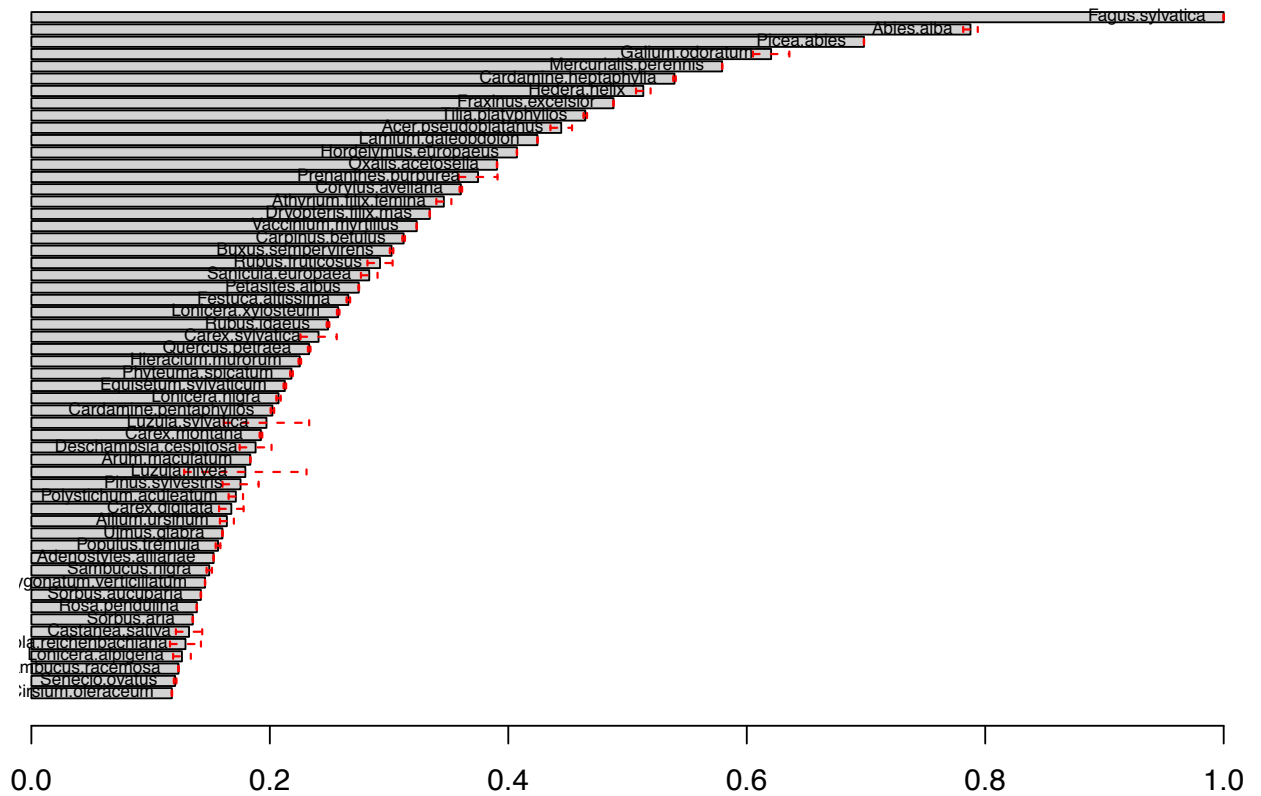
based on 1000 replications

The 46 typical species of the 9130_ATL



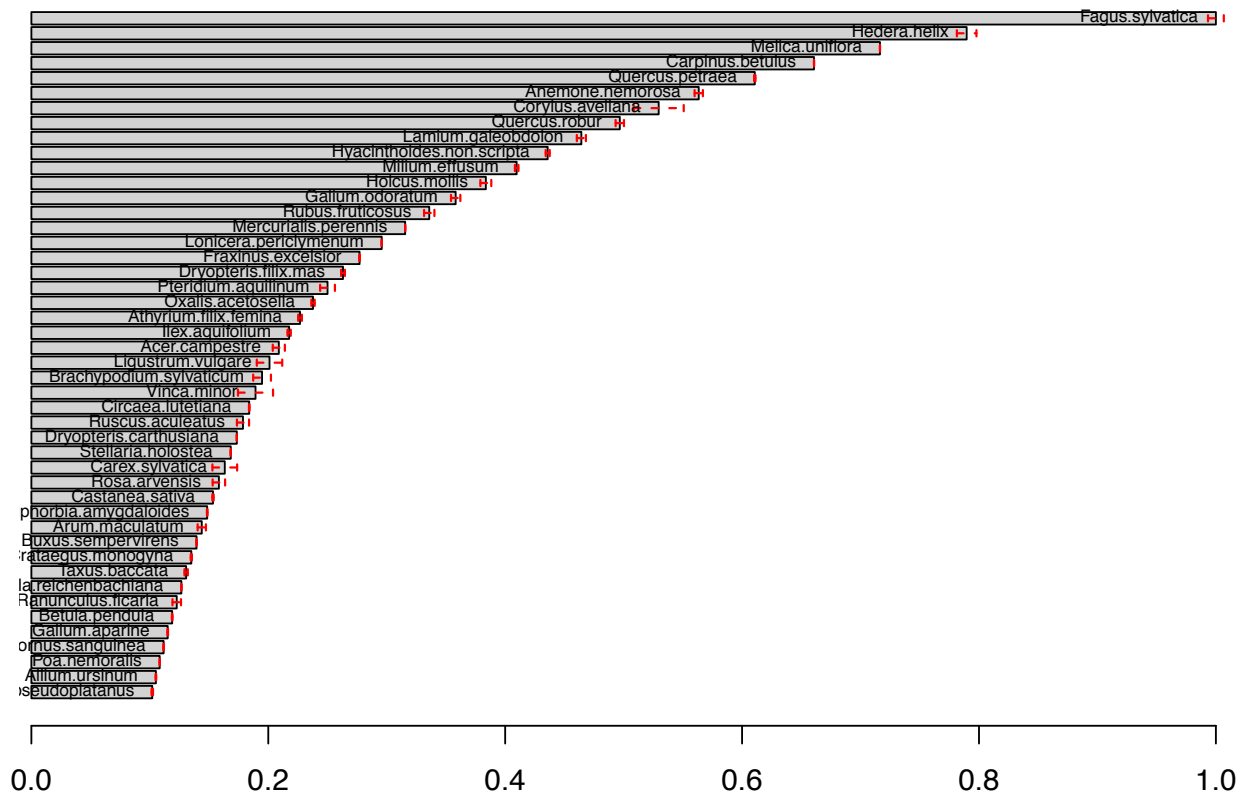
based on 1000 replications

The 56 typical species of the 9130_ALP



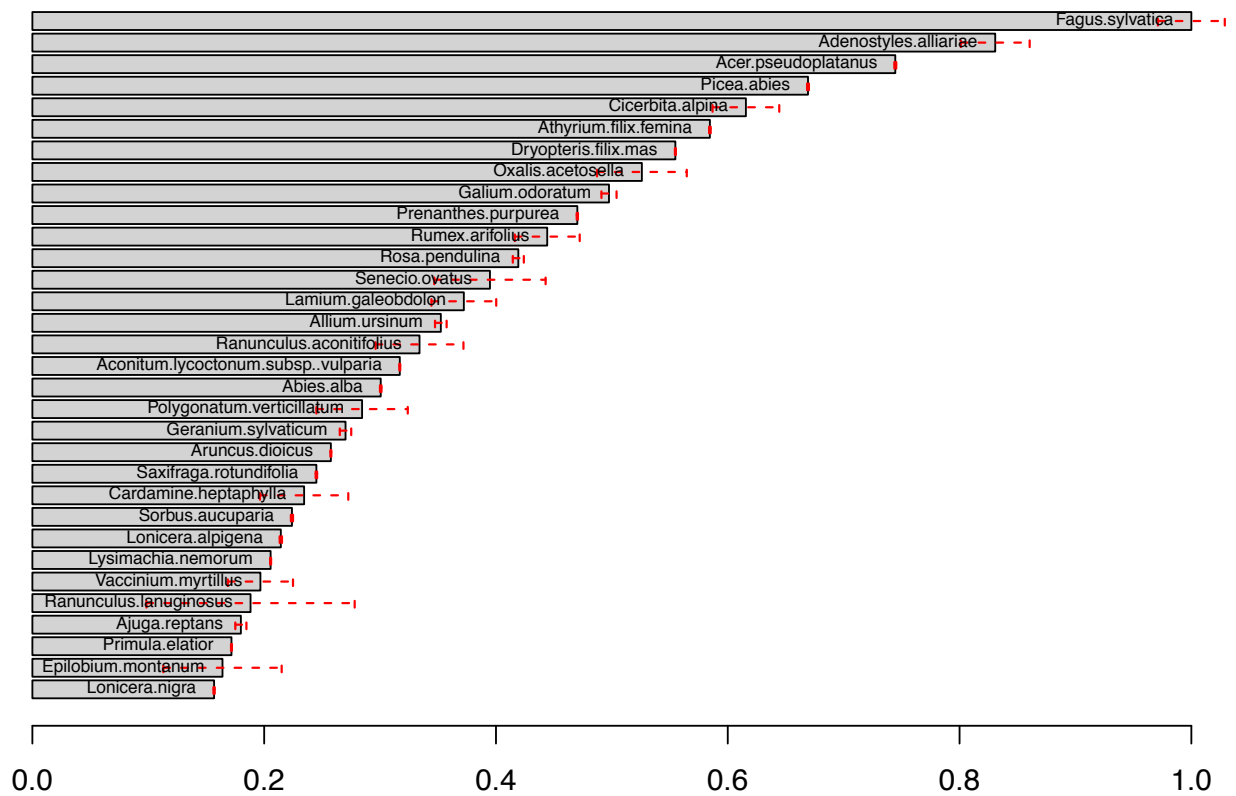
based on 1000 replications

The 46 typical species of the 9130_ATL



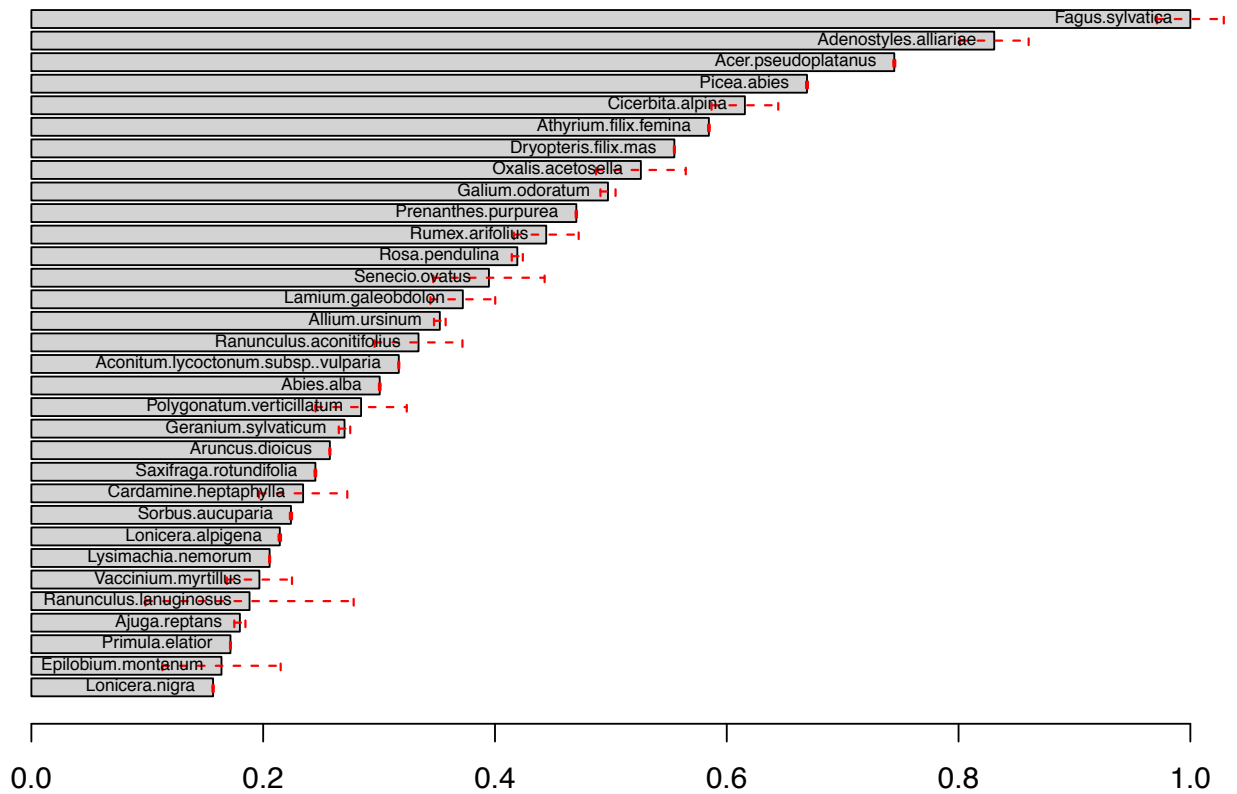
based on 1000 replications

The 32 typical species of the 9140_ALP



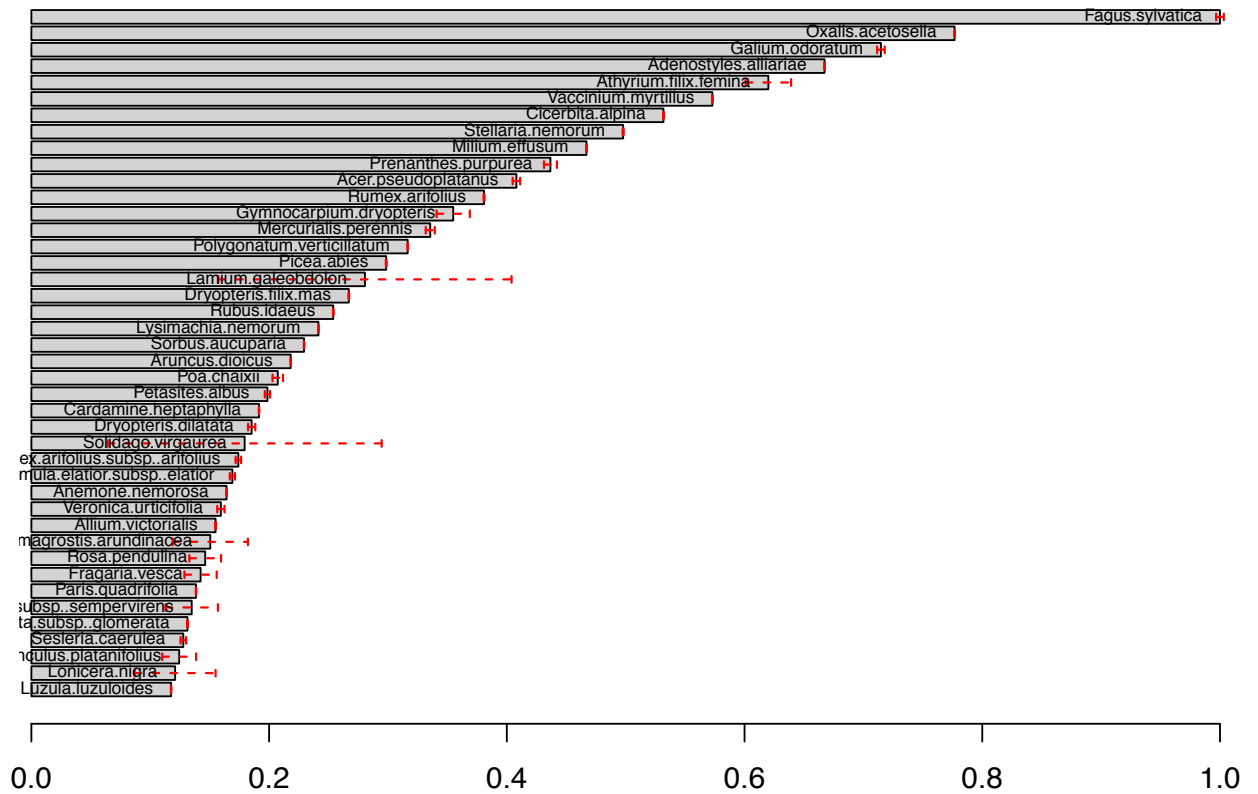
based on 1000 replications

The 32 typical species of the 9140_ALP



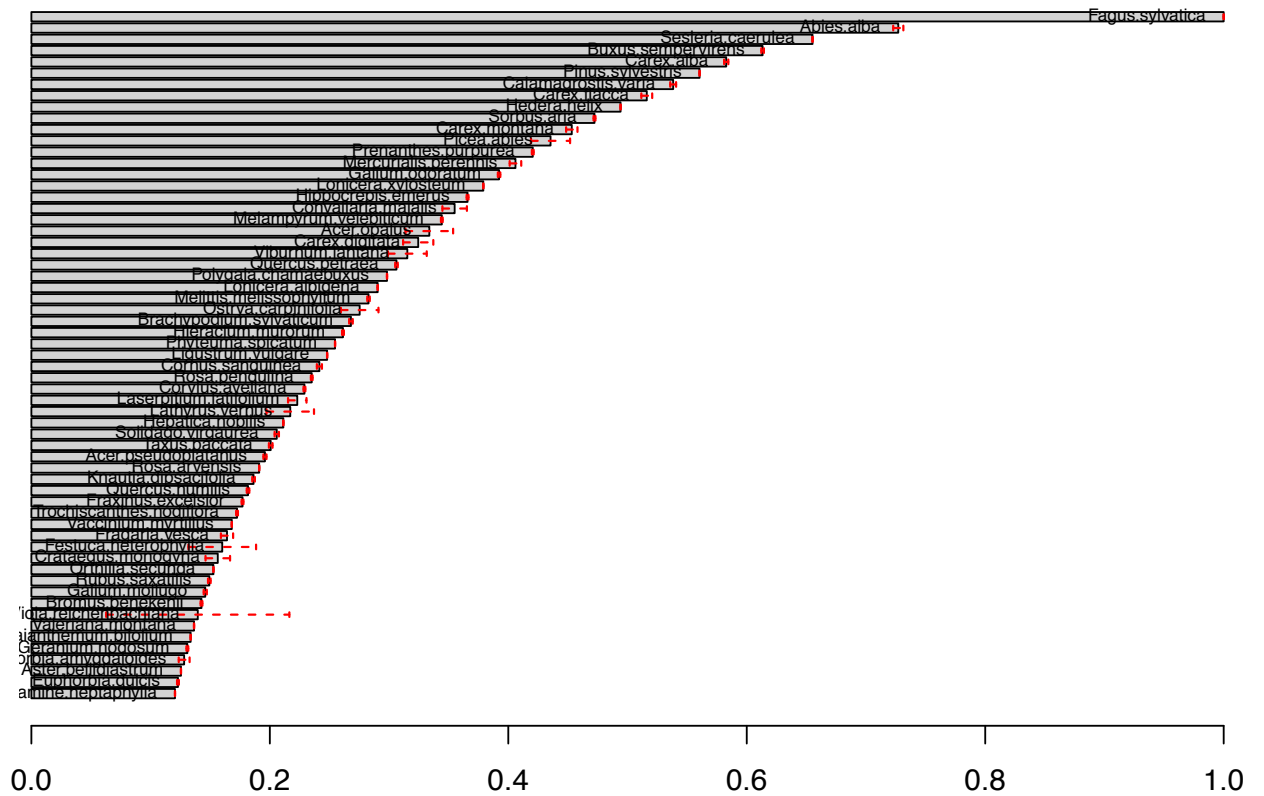
based on 1000 replications

The 42 typical species of the 9140_CON



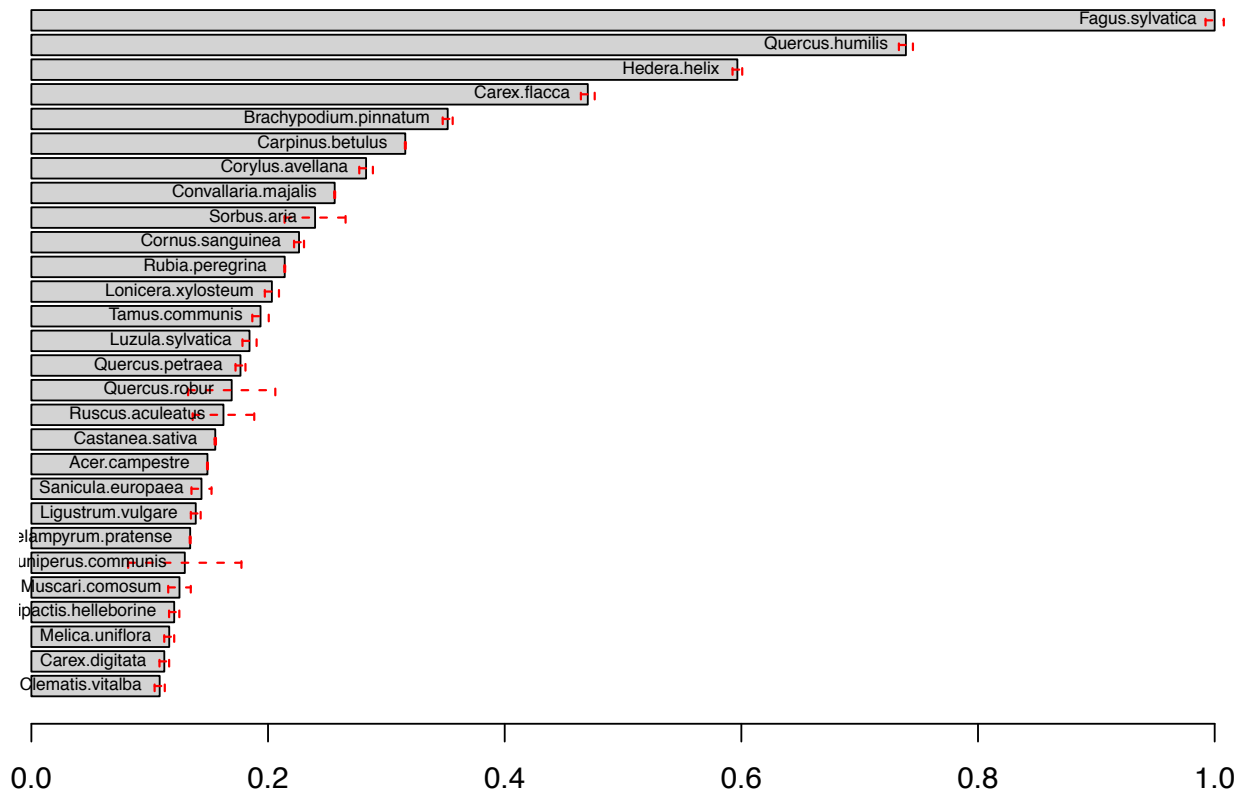
based on 1000 replications

The 61 typical species of the 9150_ALP



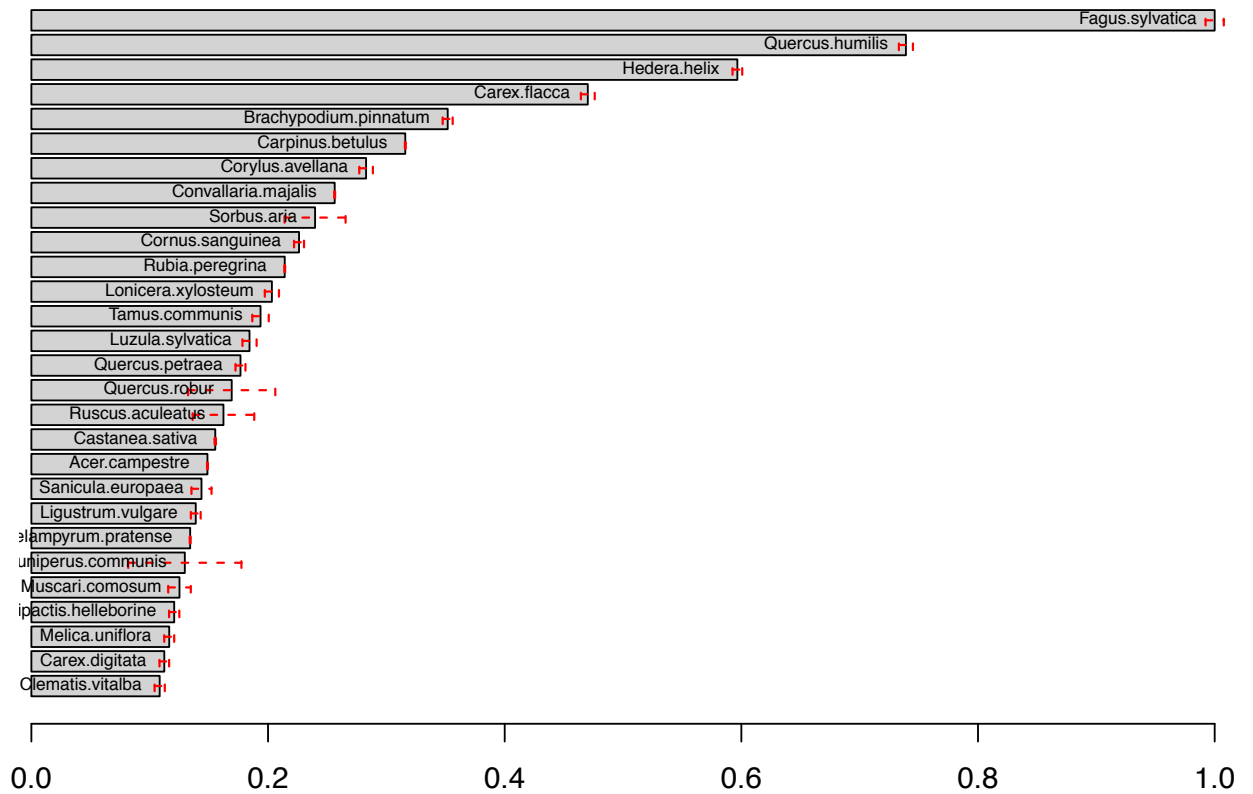
based on 1000 replications

The 28 typical species of the 9150_ATL



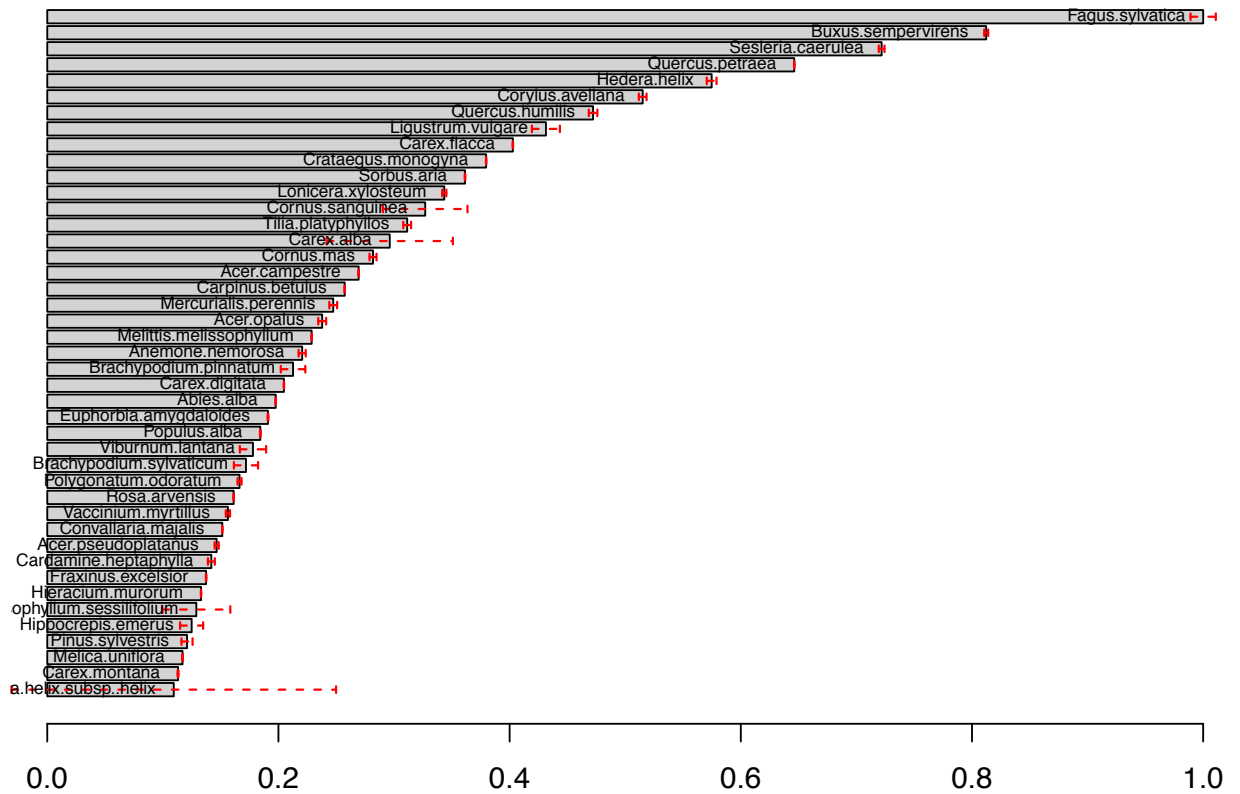
based on 1000 replications

The 28 typical species of the 9150_ATL



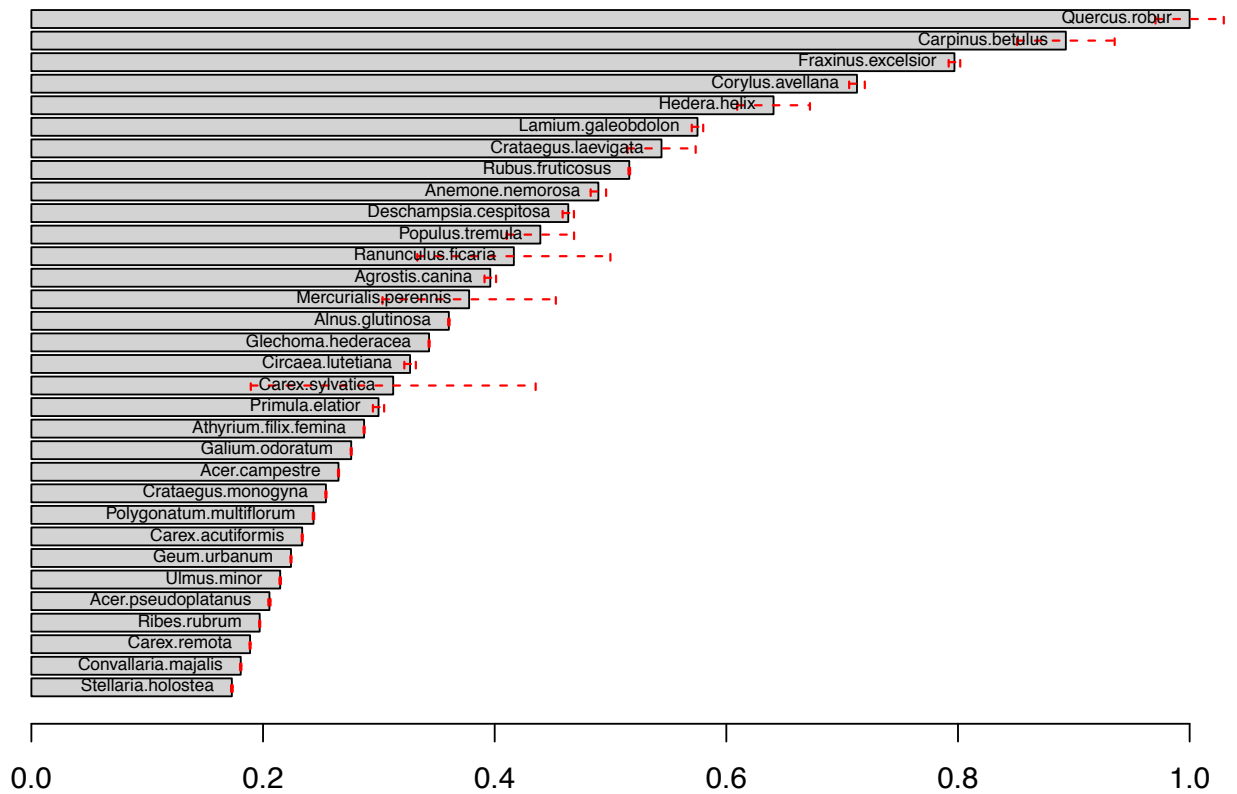
based on 1000 replications

The 43 typical species of the 9150_CON



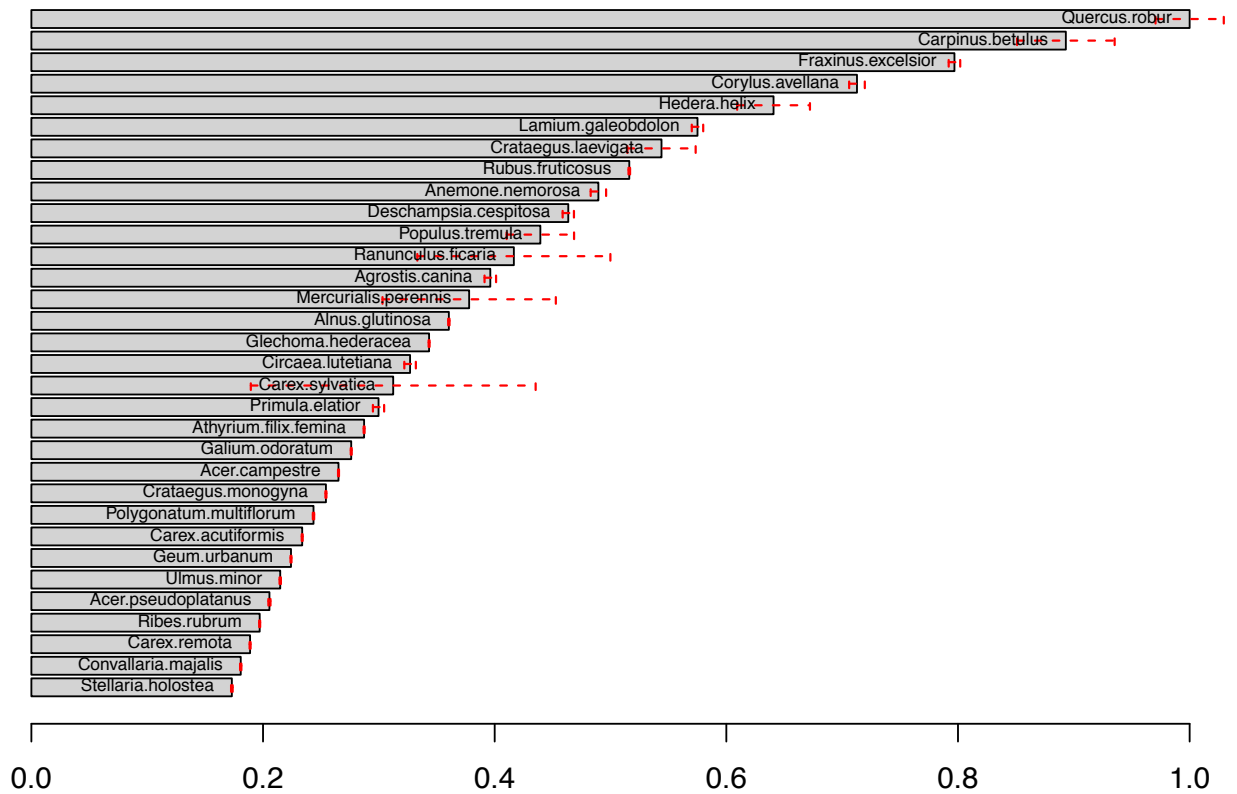
based on 1000 replications

The 32 typical species of the 9160_ATL



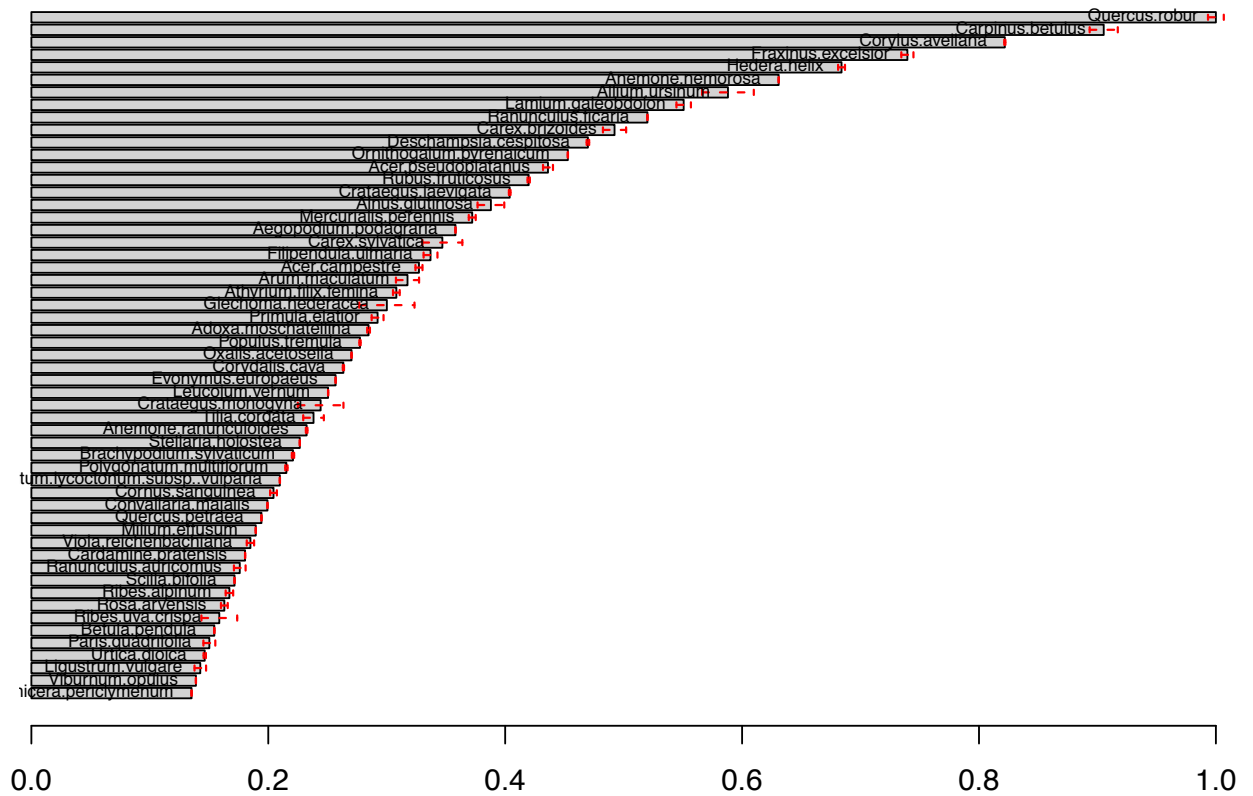
based on 1000 replications

The 32 typical species of the 9160_ATL



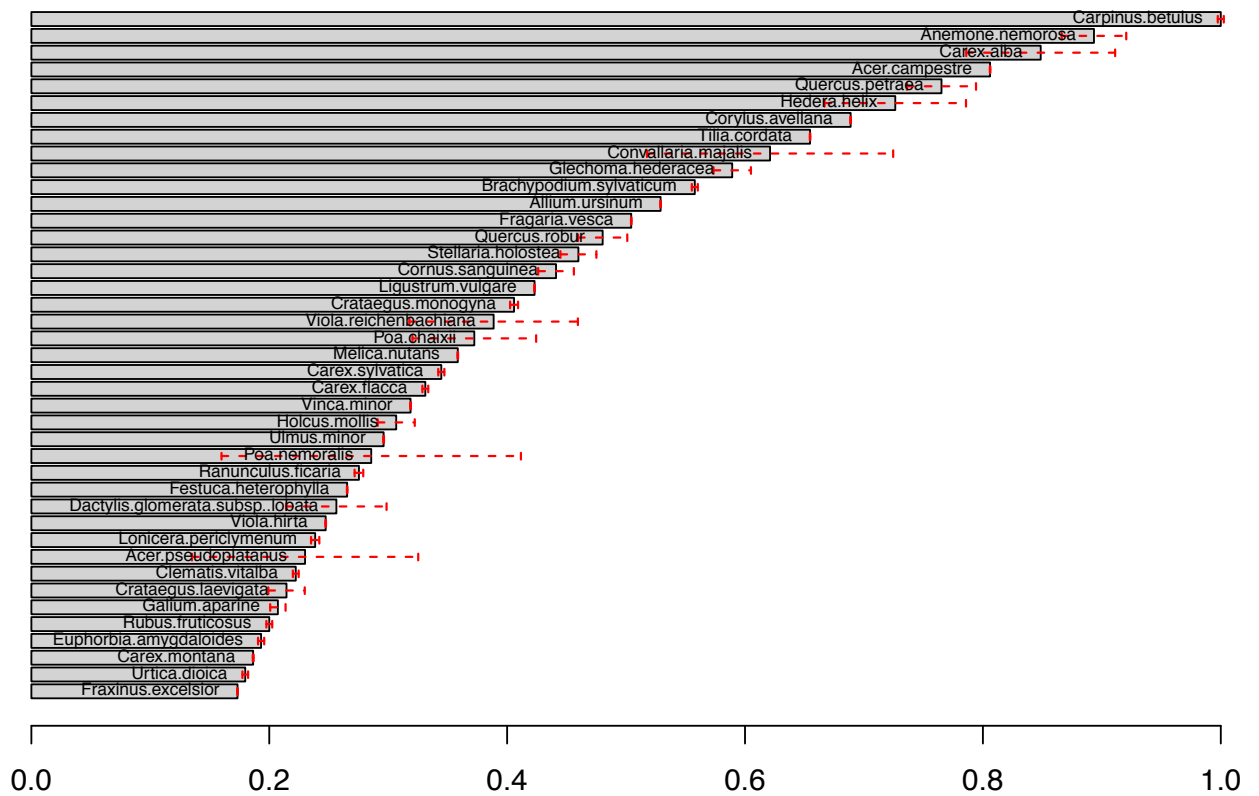
based on 1000 replications

The 55 typical species of the 9160_CON



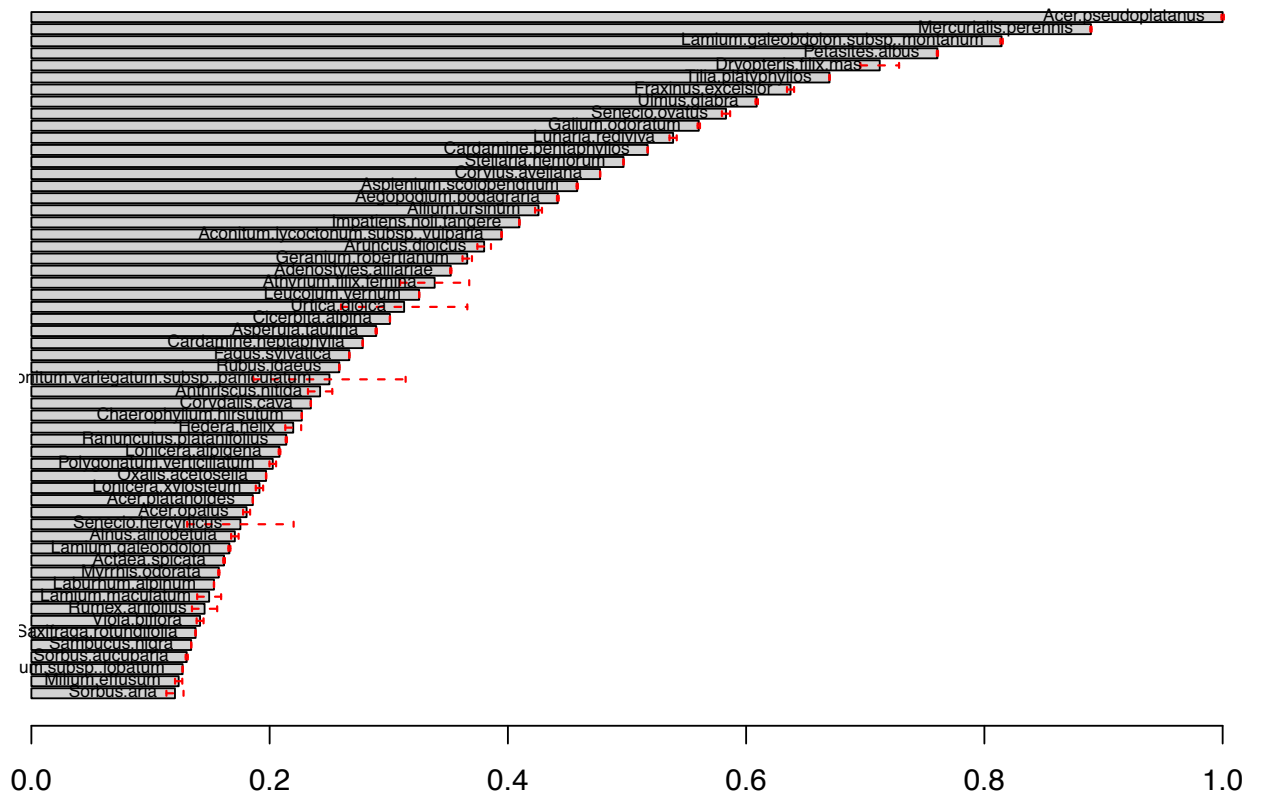
based on 1000 replications

The 41 typical species of the 9170_CON



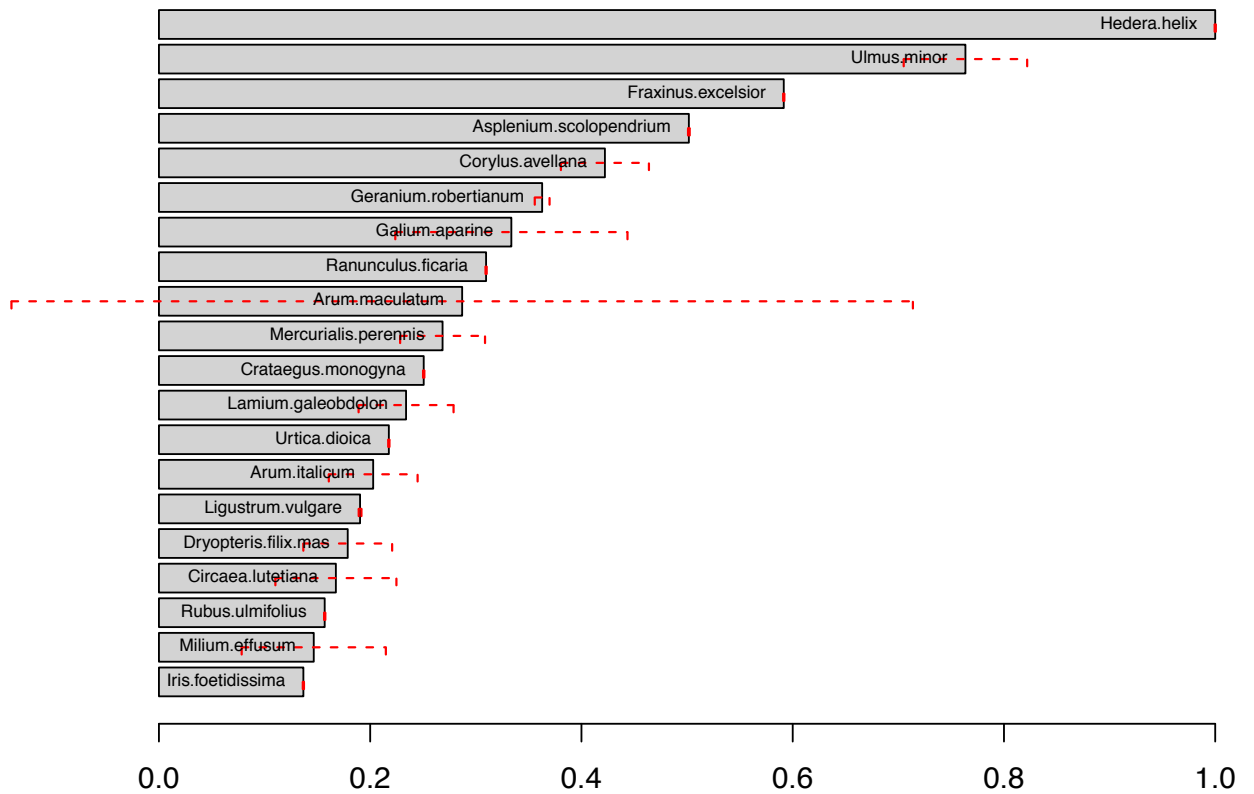
based on 1000 replications

The 57 typical species of the 9180_ALP



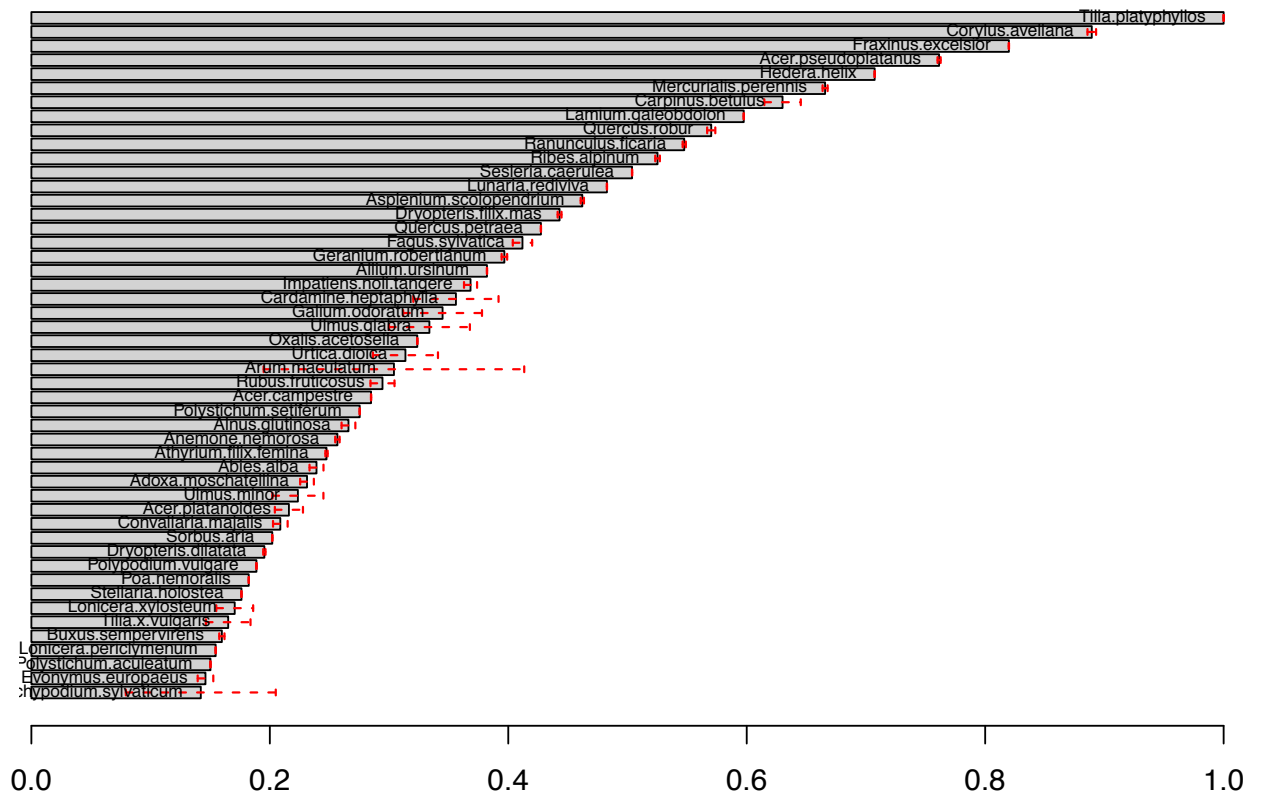
based on 1000 replications

The 20 typical species of the 9180_ATL



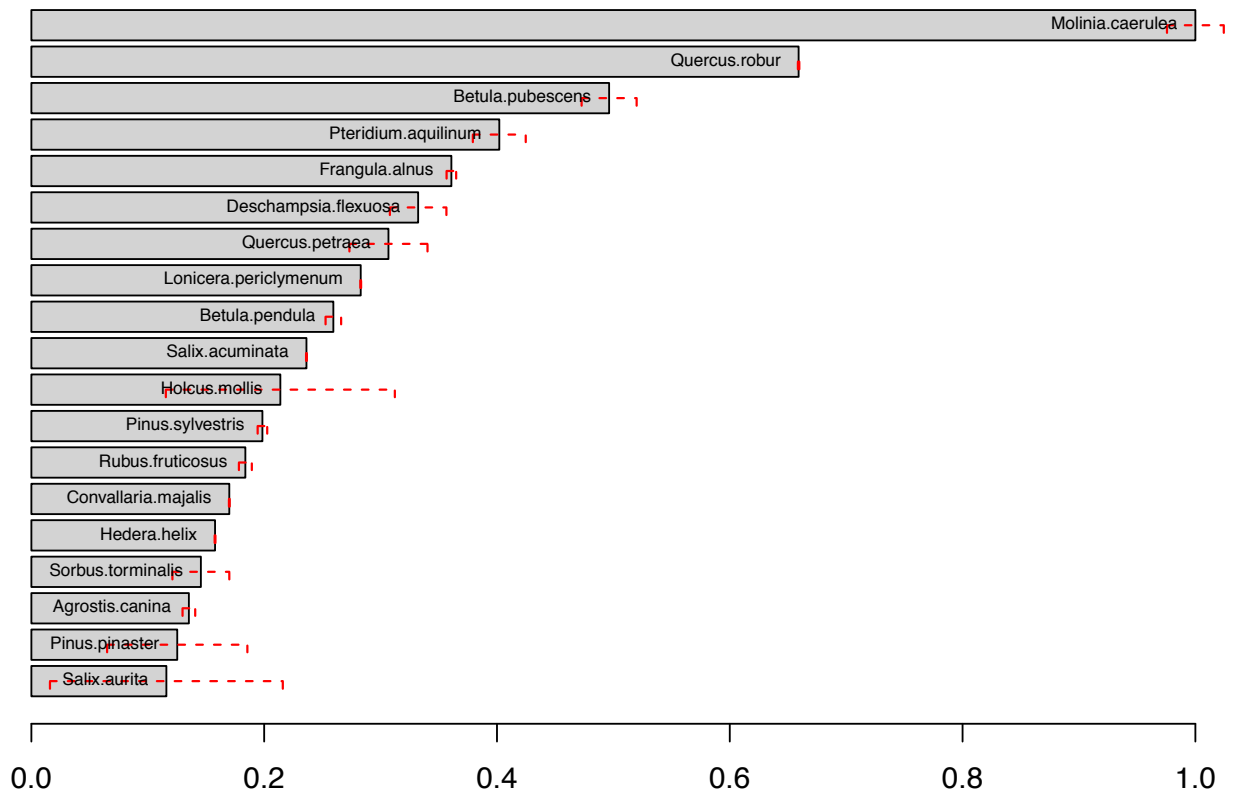
based on 1000 replications

The 49 typical species of the 9180_CON



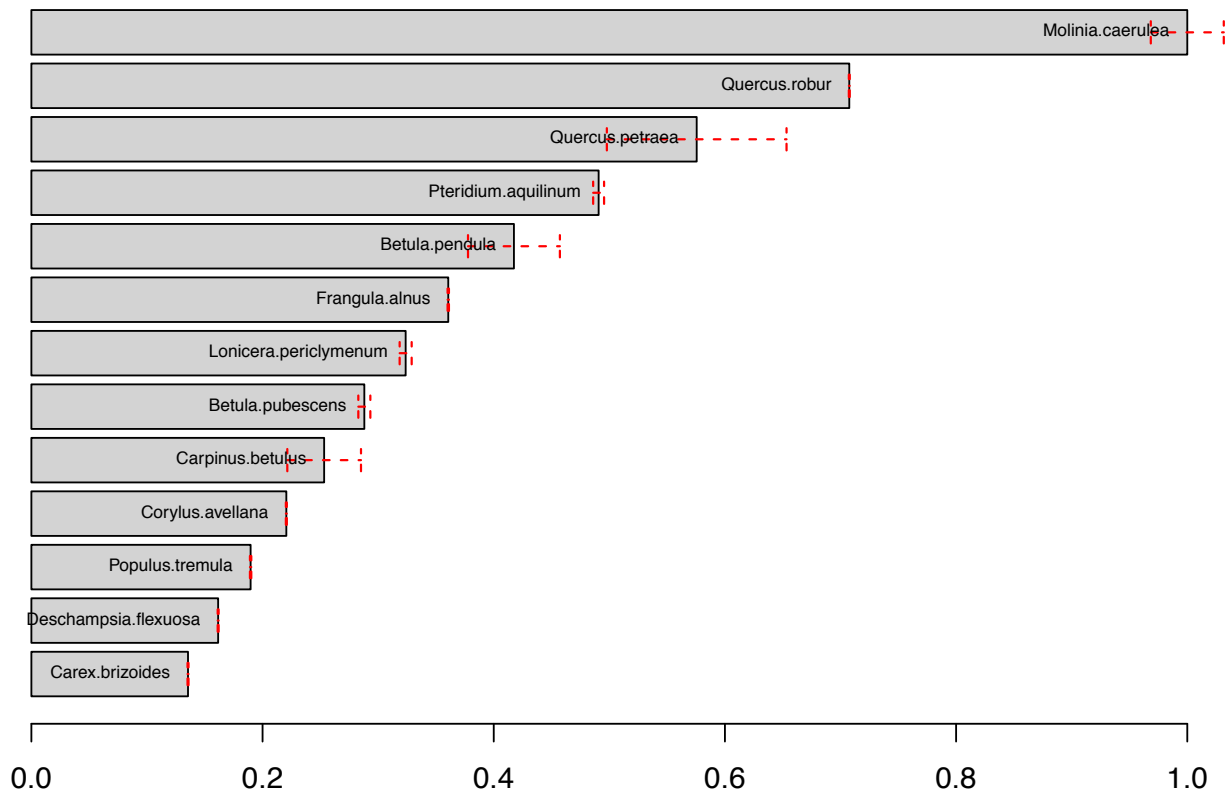
based on 1000 replications

The 19 typical species of the 9190_ATL



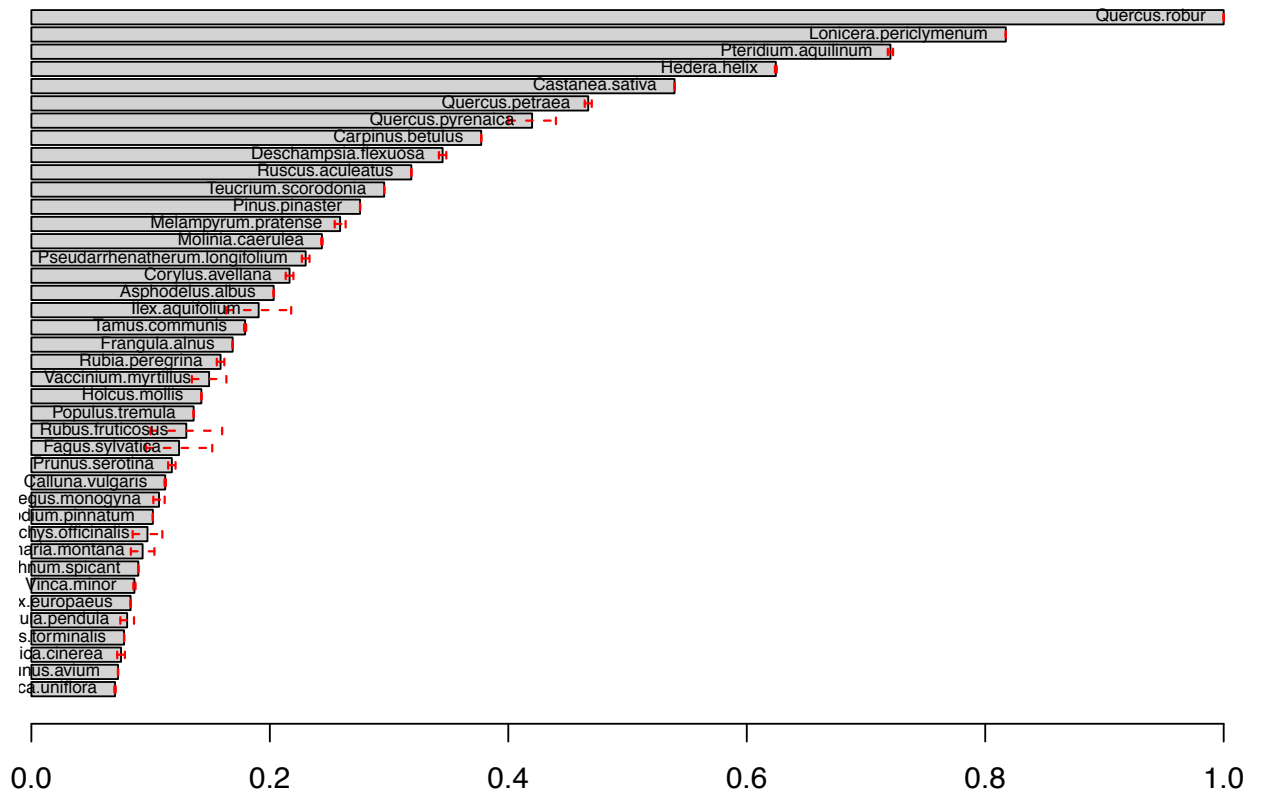
based on 1000 replications

The 13 typical species of the 9190_CON



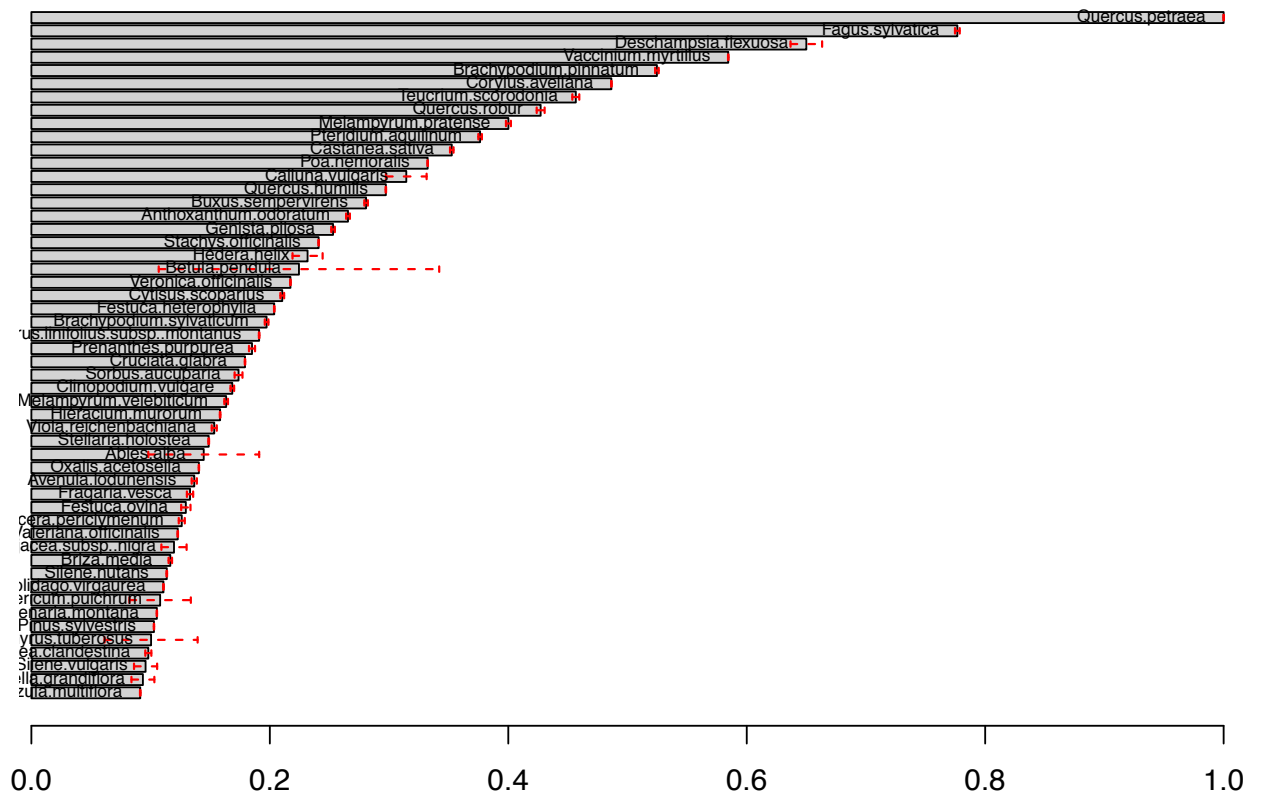
based on 1000 replications

The 40 typical species of the 9230_ATL



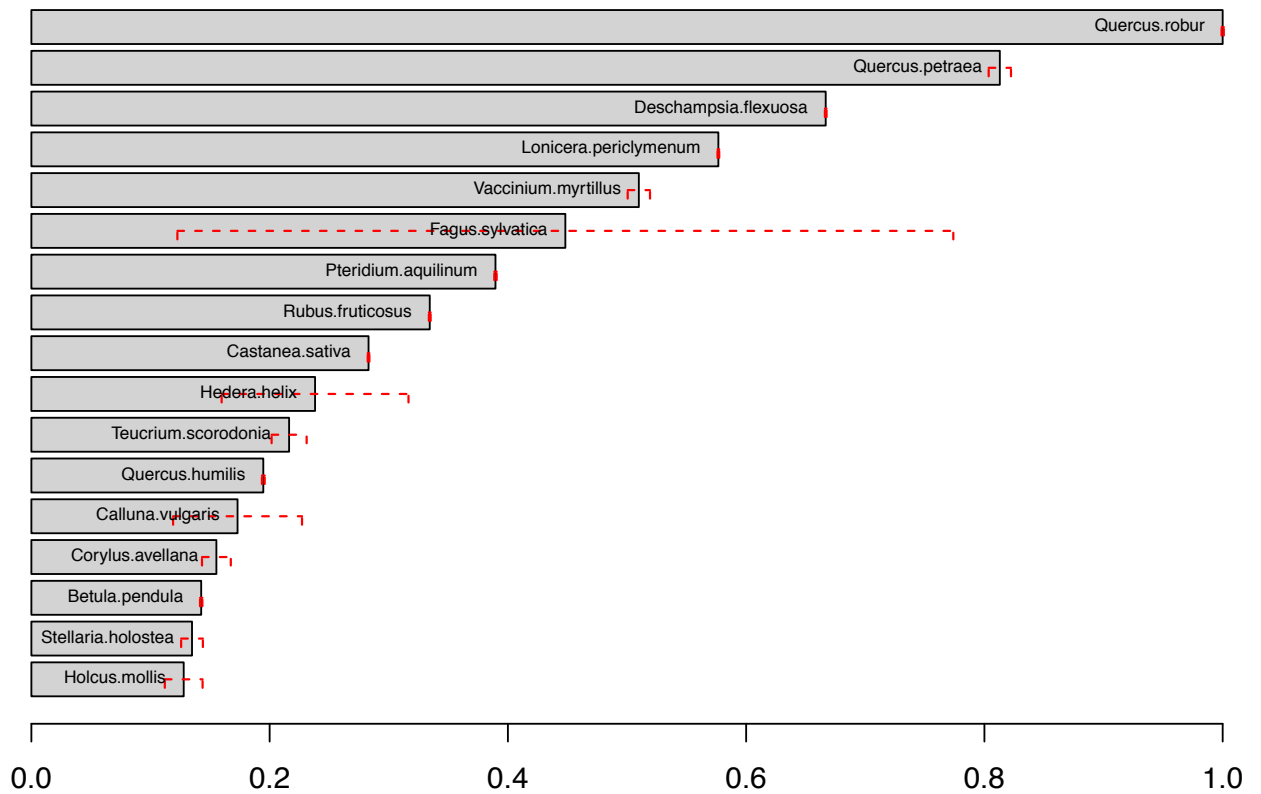
based on 1000 replications

The 52 typical species of the 9260_ALP



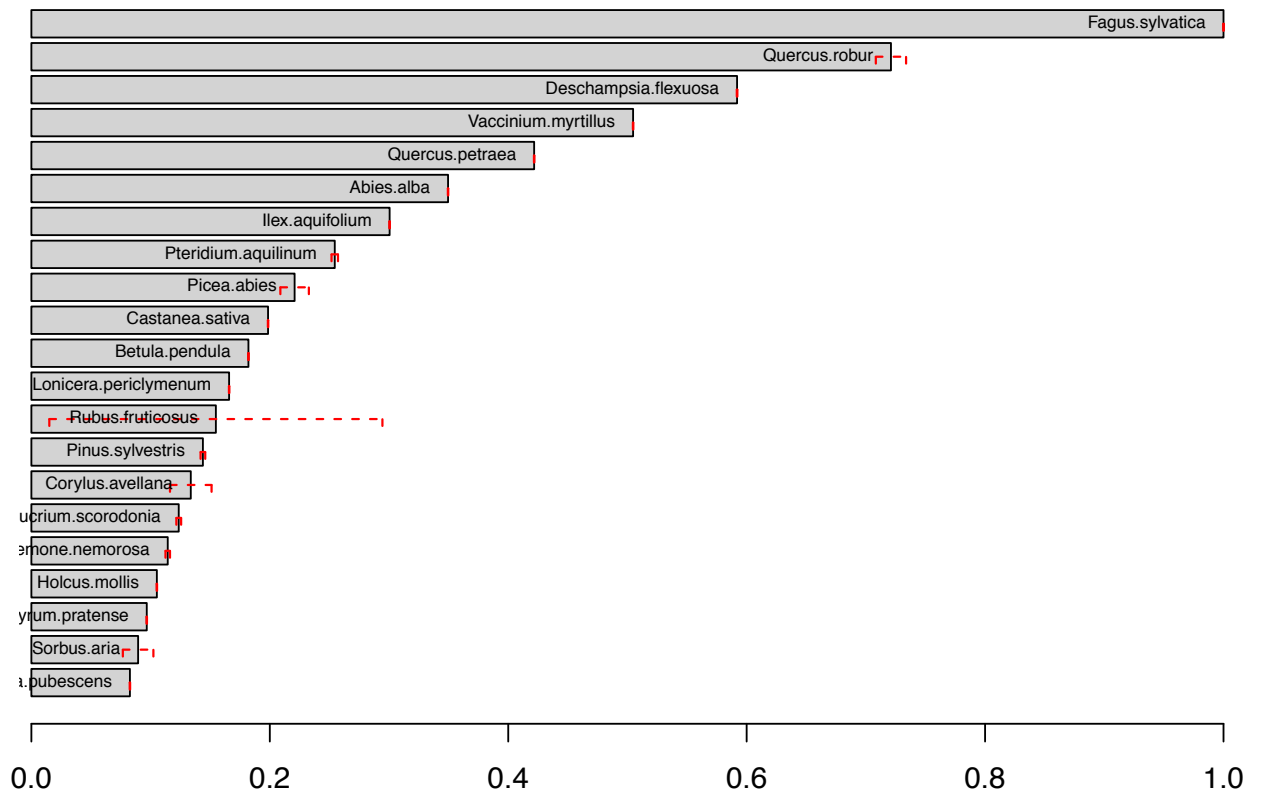
based on 1000 replications

The 17 typical species of the 9260_ATL



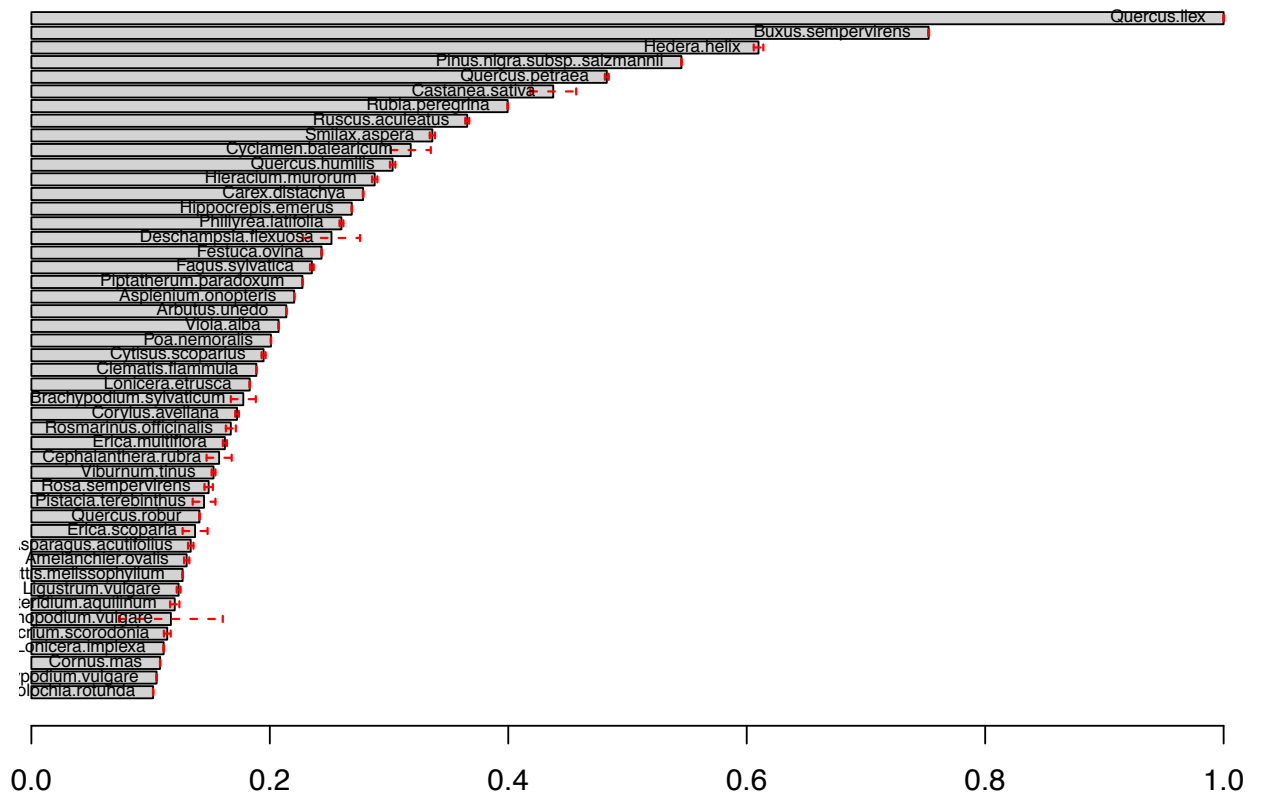
based on 1000 replications

The 21 typical species of the 9260_CON



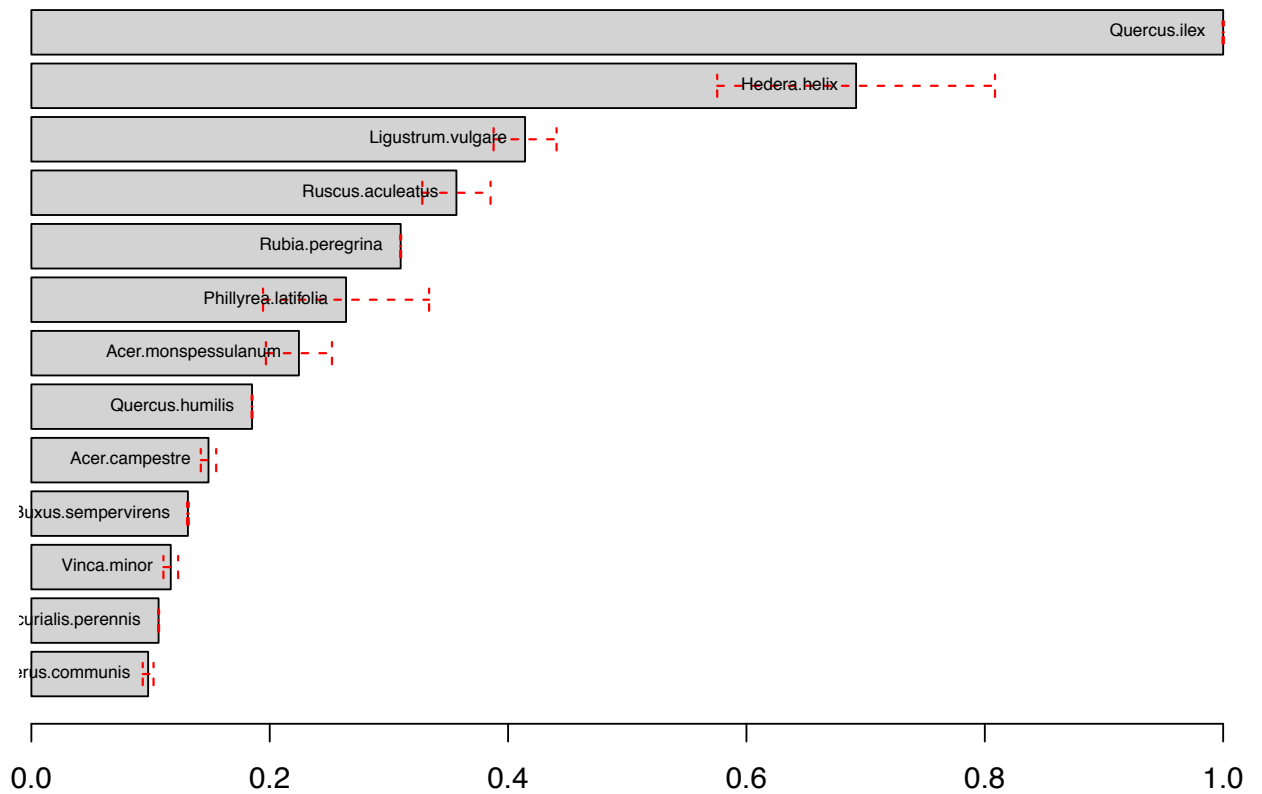
based on 1000 replications

The 47 typical species of the 9260_MED



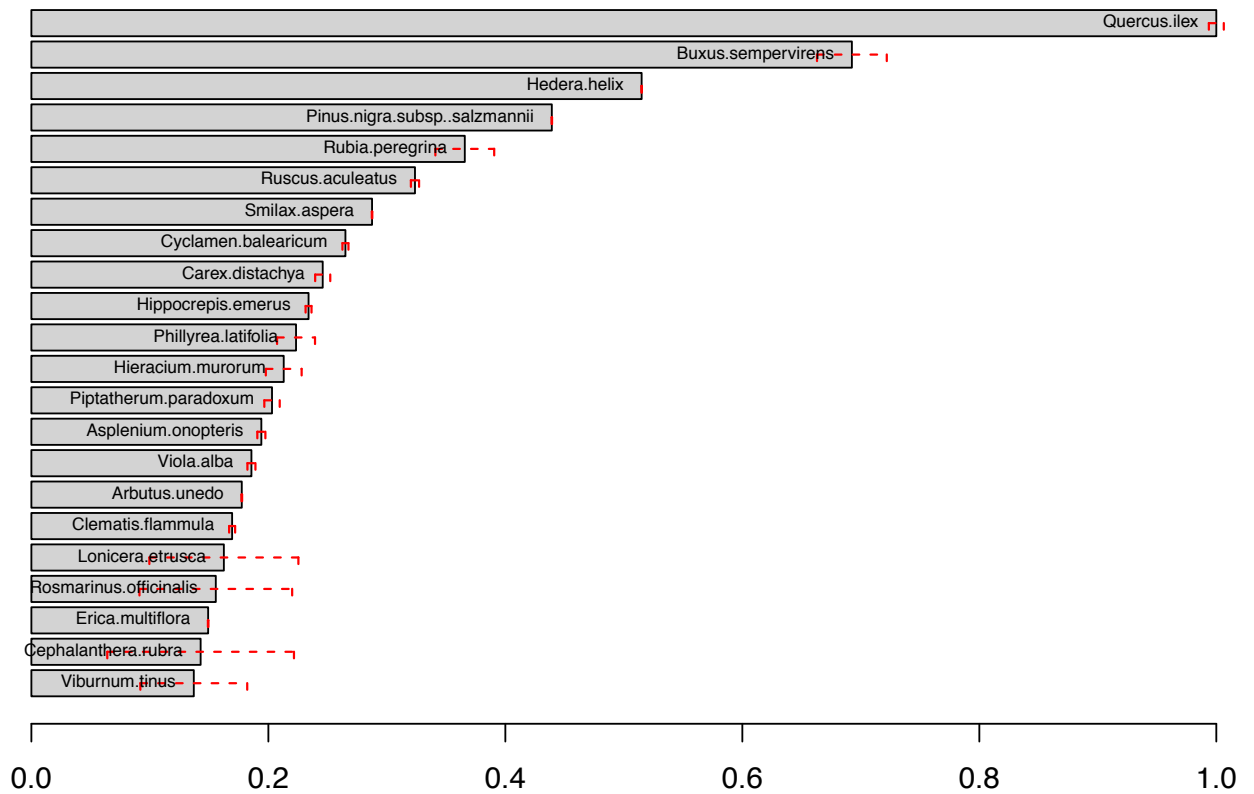
based on 1000 replications

The 13 typical species of the 9340_ATL



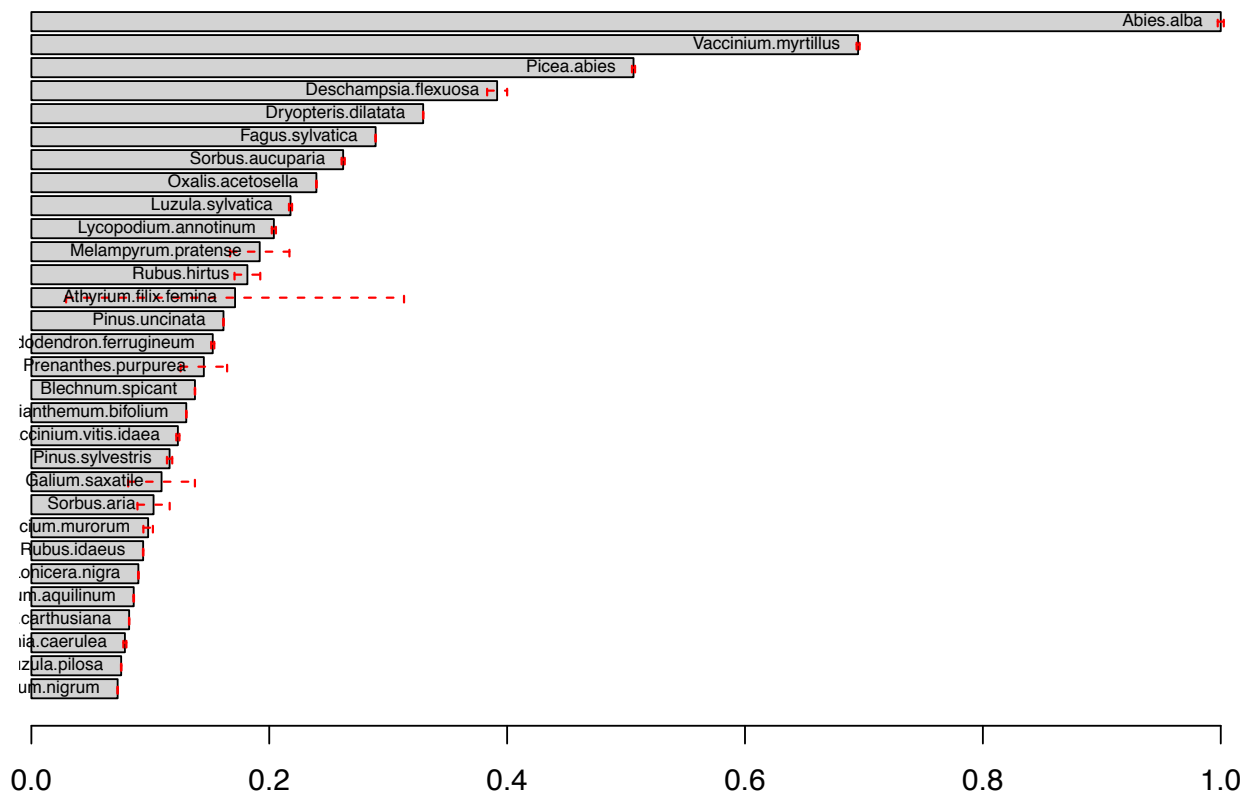
based on 1000 replications

The 22 typical species of the 9340_MED



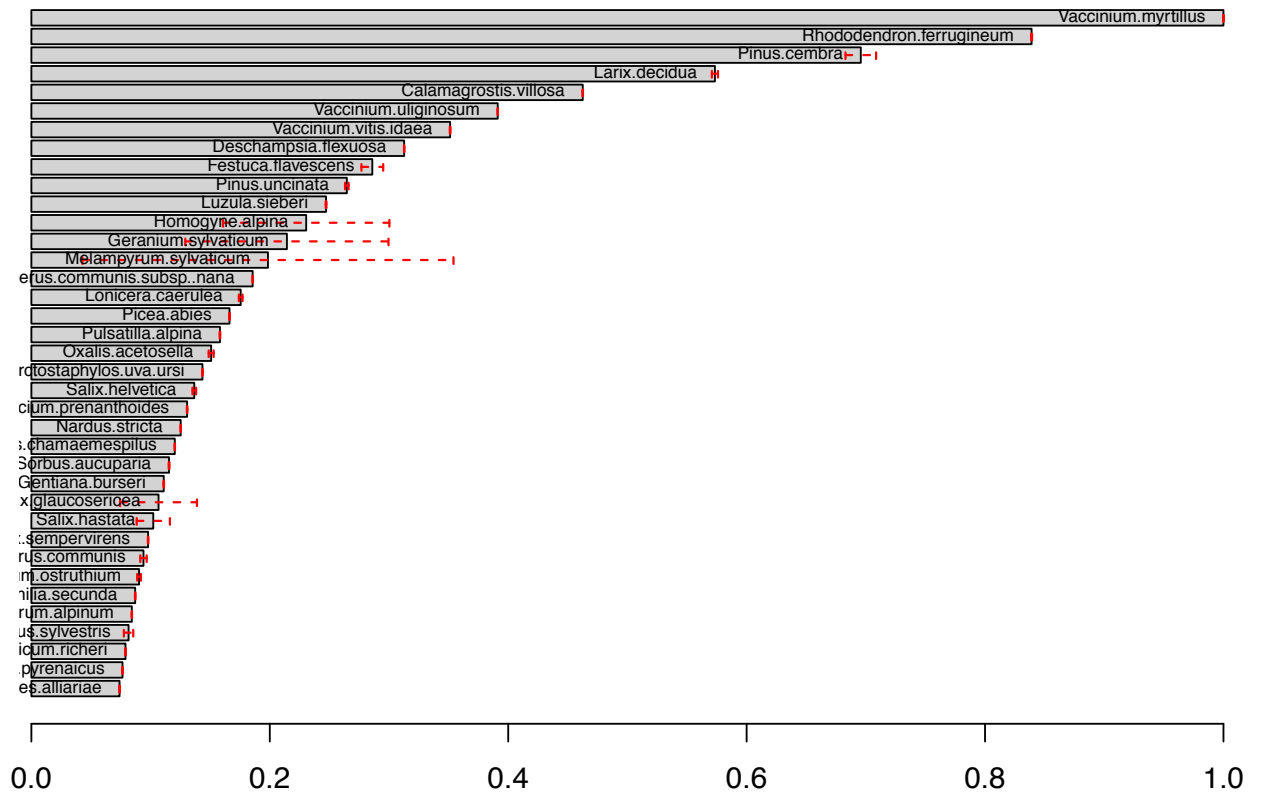
based on 1000 replications

The 30 typical species of the 9410_CON



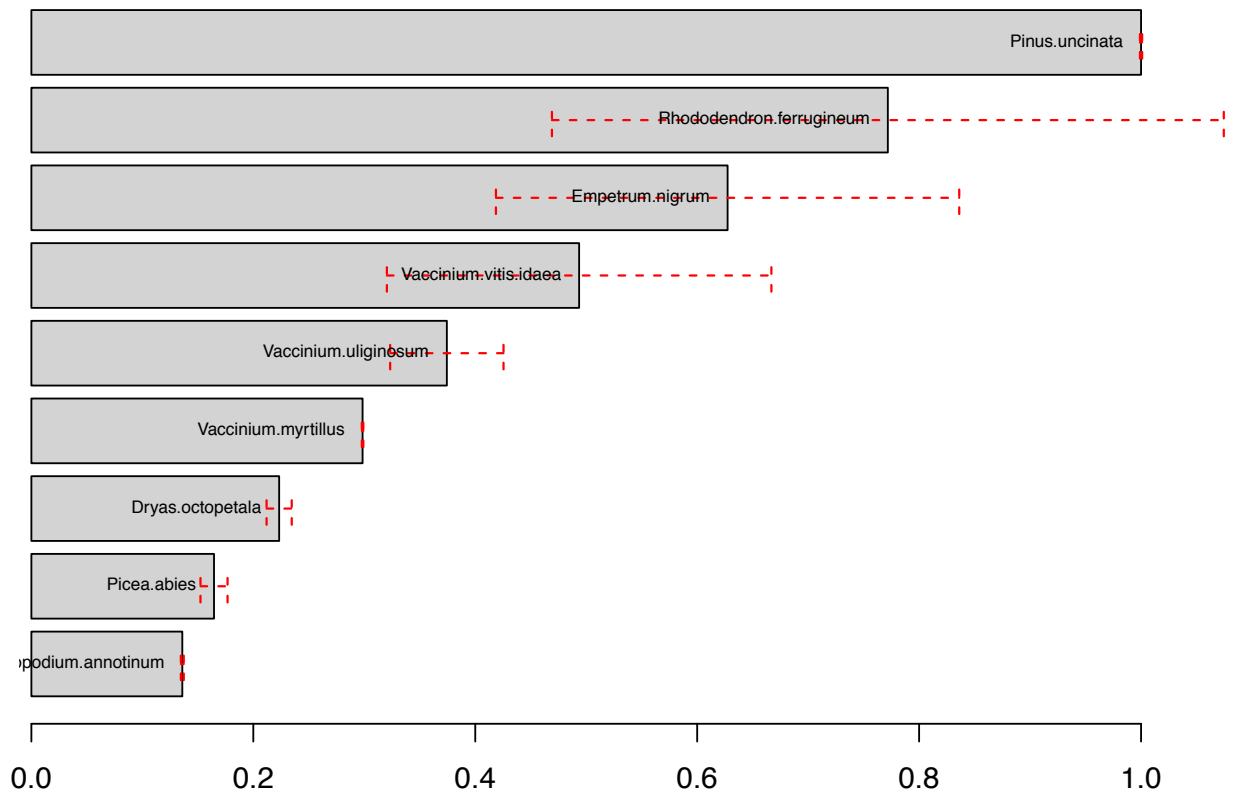
based on 1000 replications

The 37 typical species of the 9420_ALP



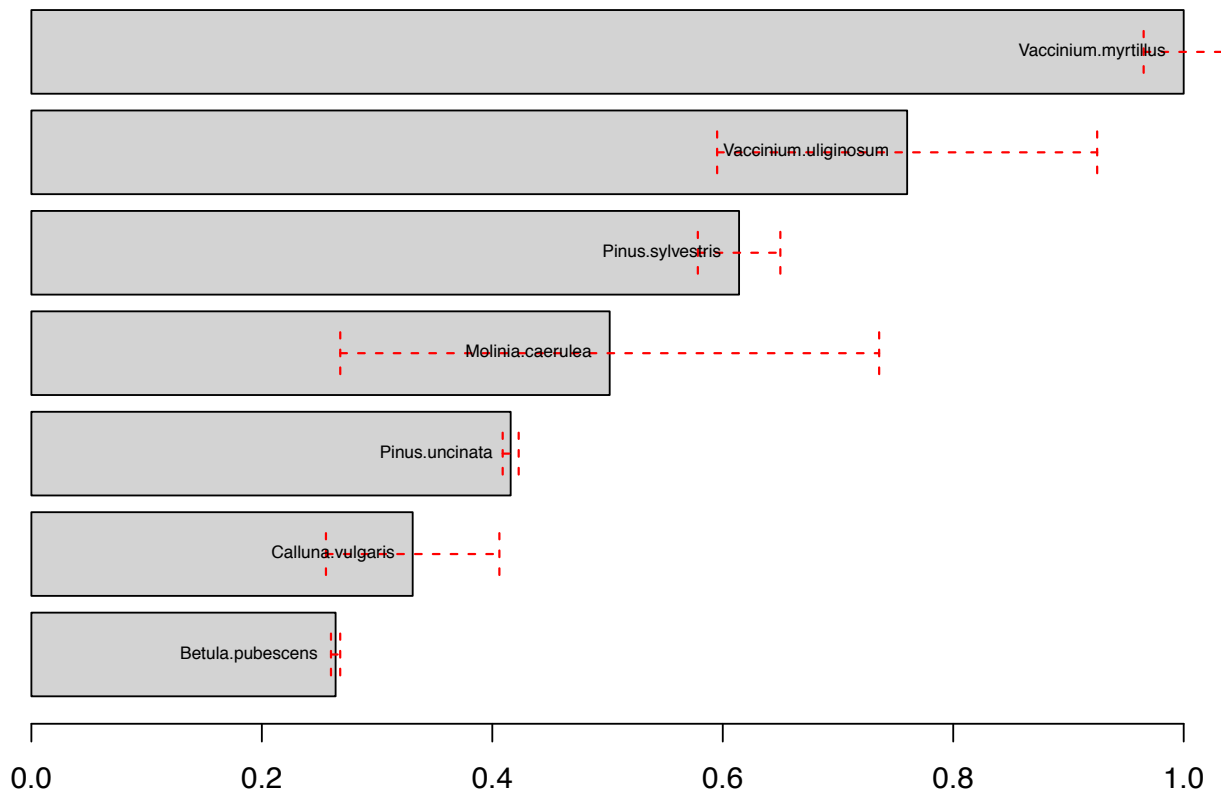
based on 1000 replications

The 9 typical species of the 9430_CON



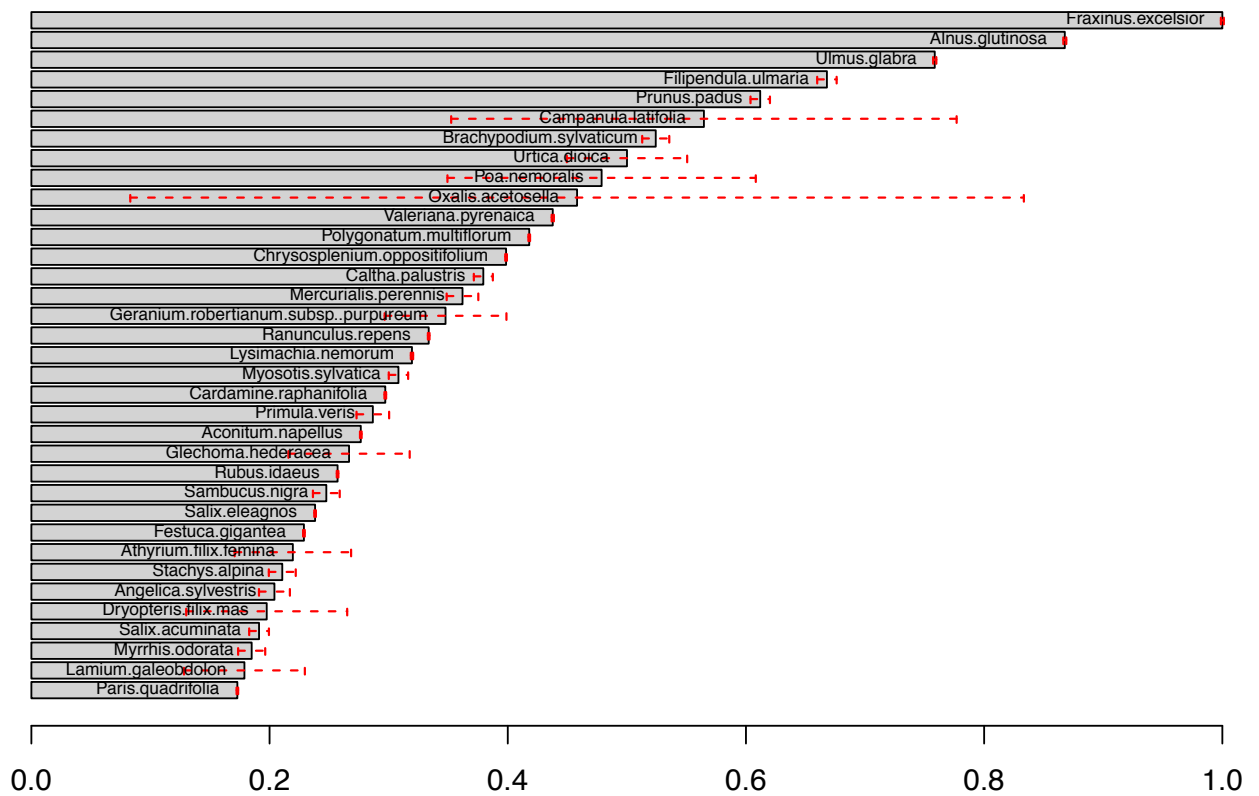
based on 1000 replications

The 7 typical species of the 91D0_CON



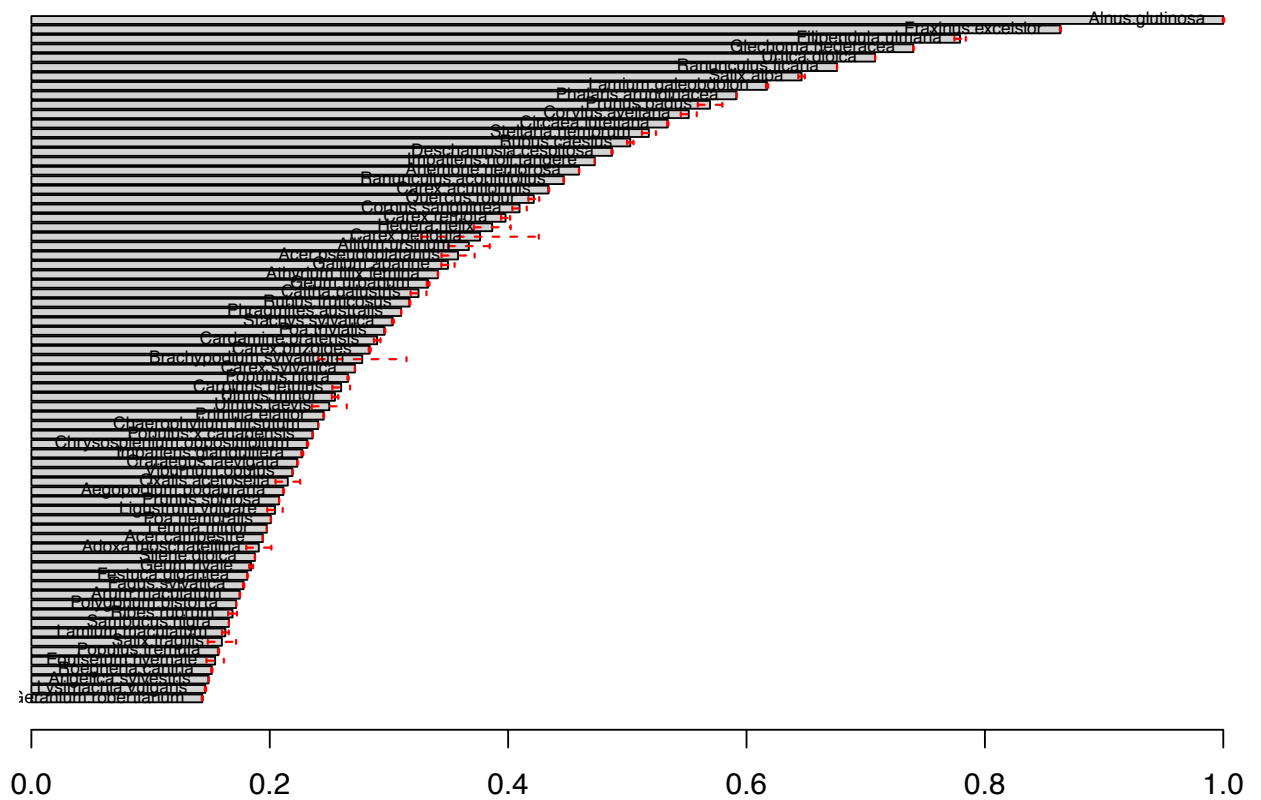
based on 1000 replications

The 35 typical species of the 91E0_ALP



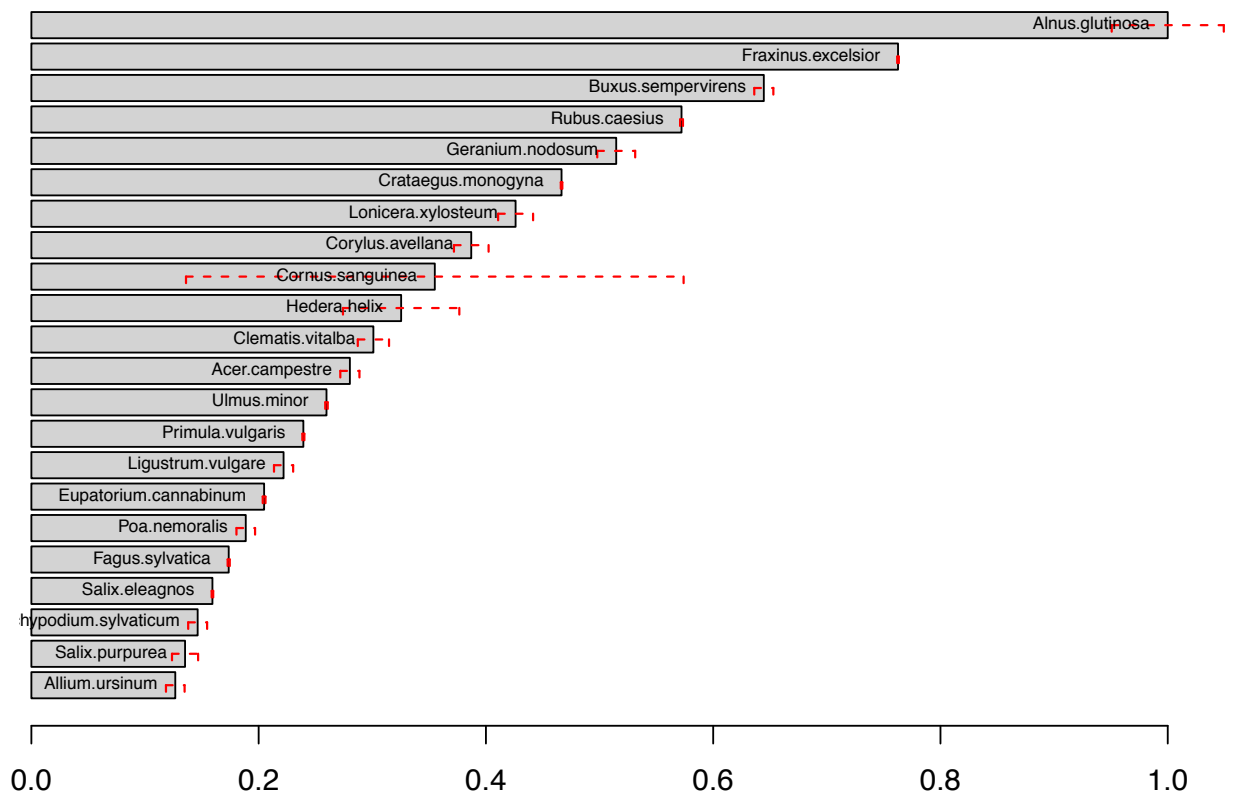
based on 1000 replications

The 73 typical species of the 91E0_CON



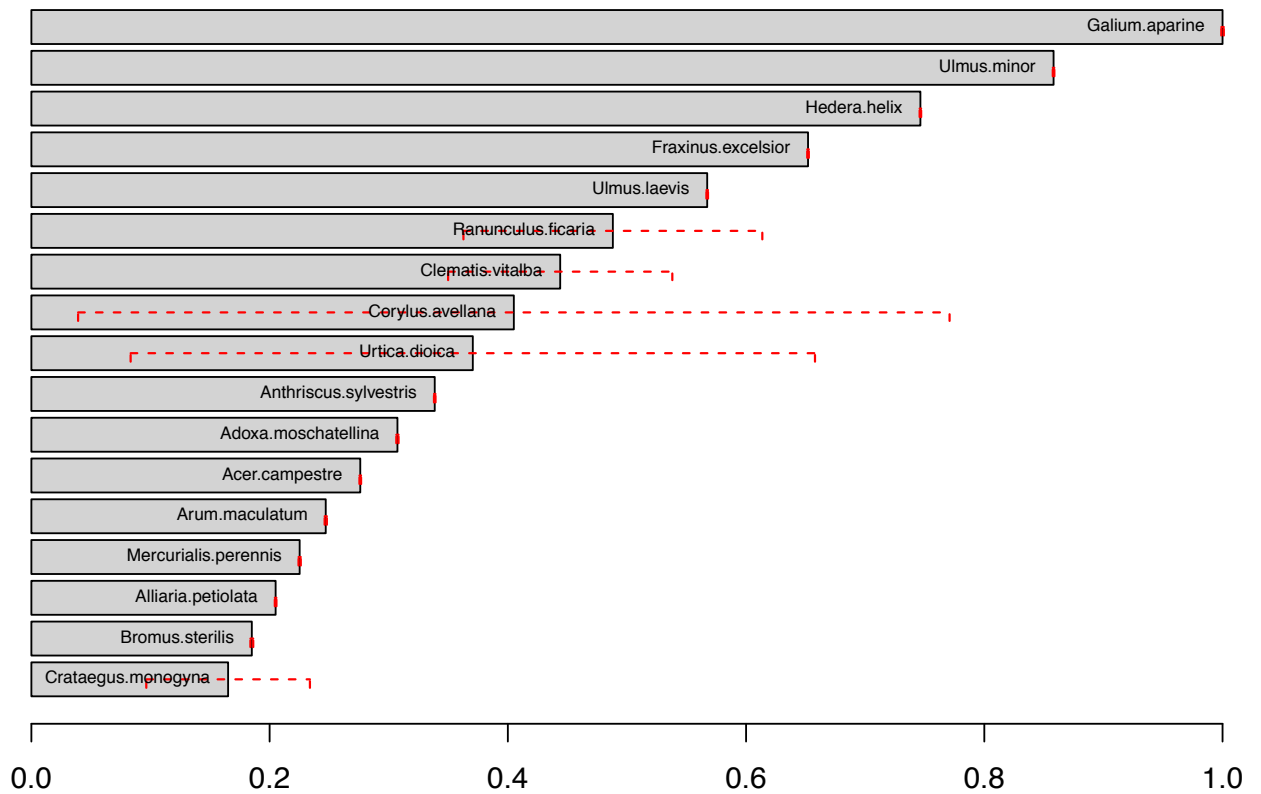
based on 1000 replications

The 22 typical species of the 91E0_MED



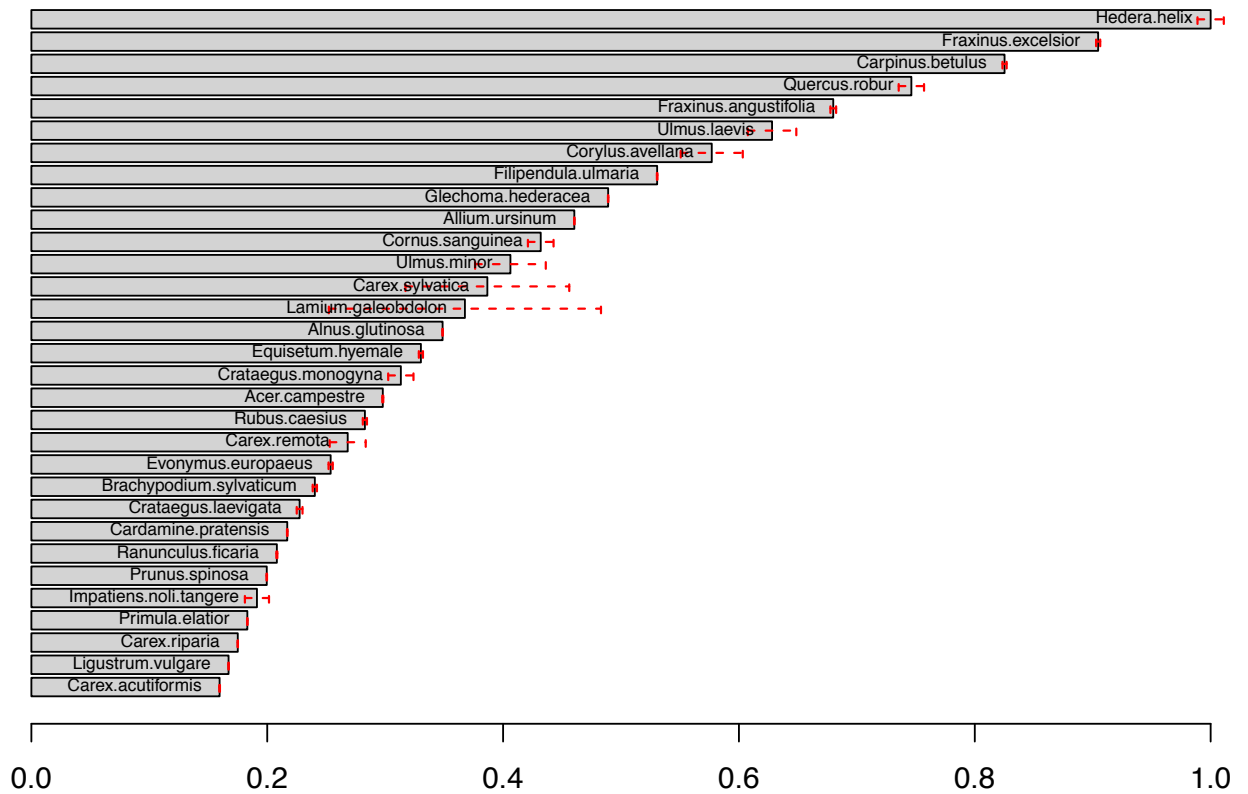
based on 1000 replications

The 17 typical species of the 91F0_ATL



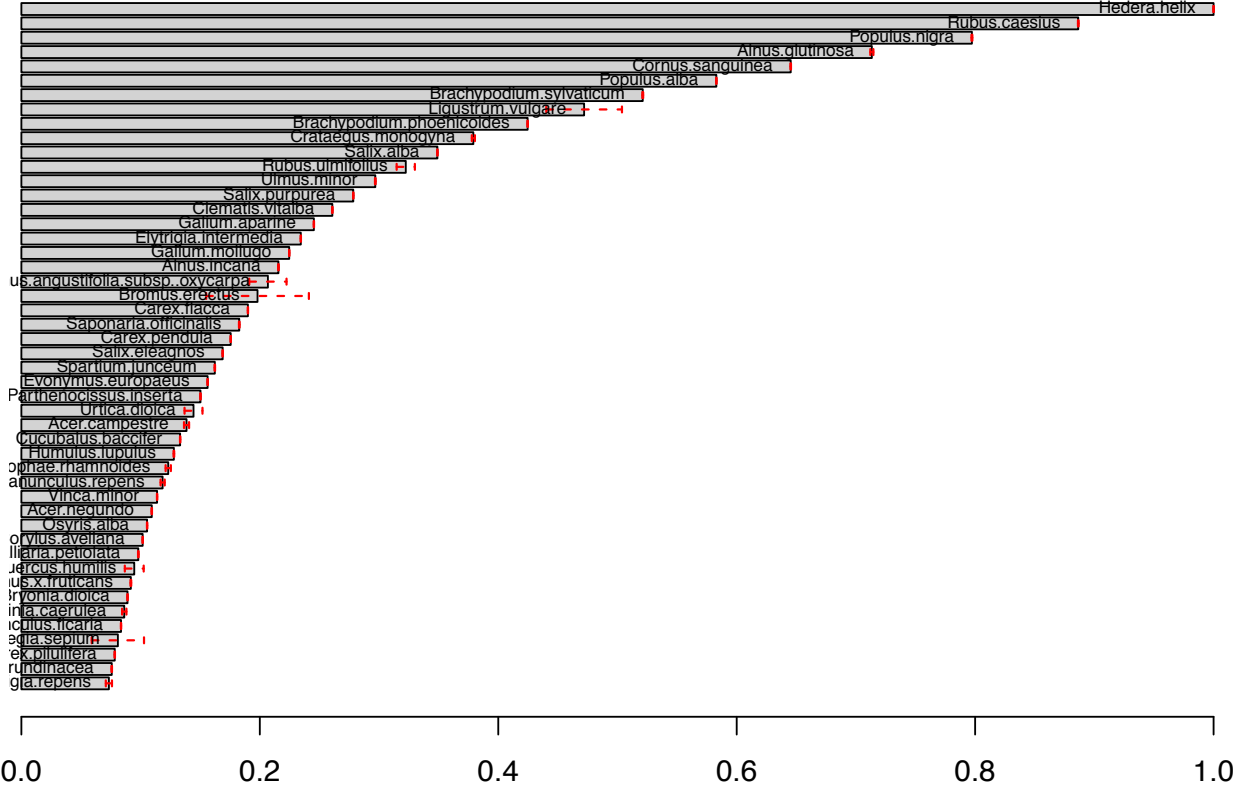
based on 1000 replications

The 31 typical species of the 91F0_CON



based on 1000 replications

The 48 typical species of the 92A0_MED

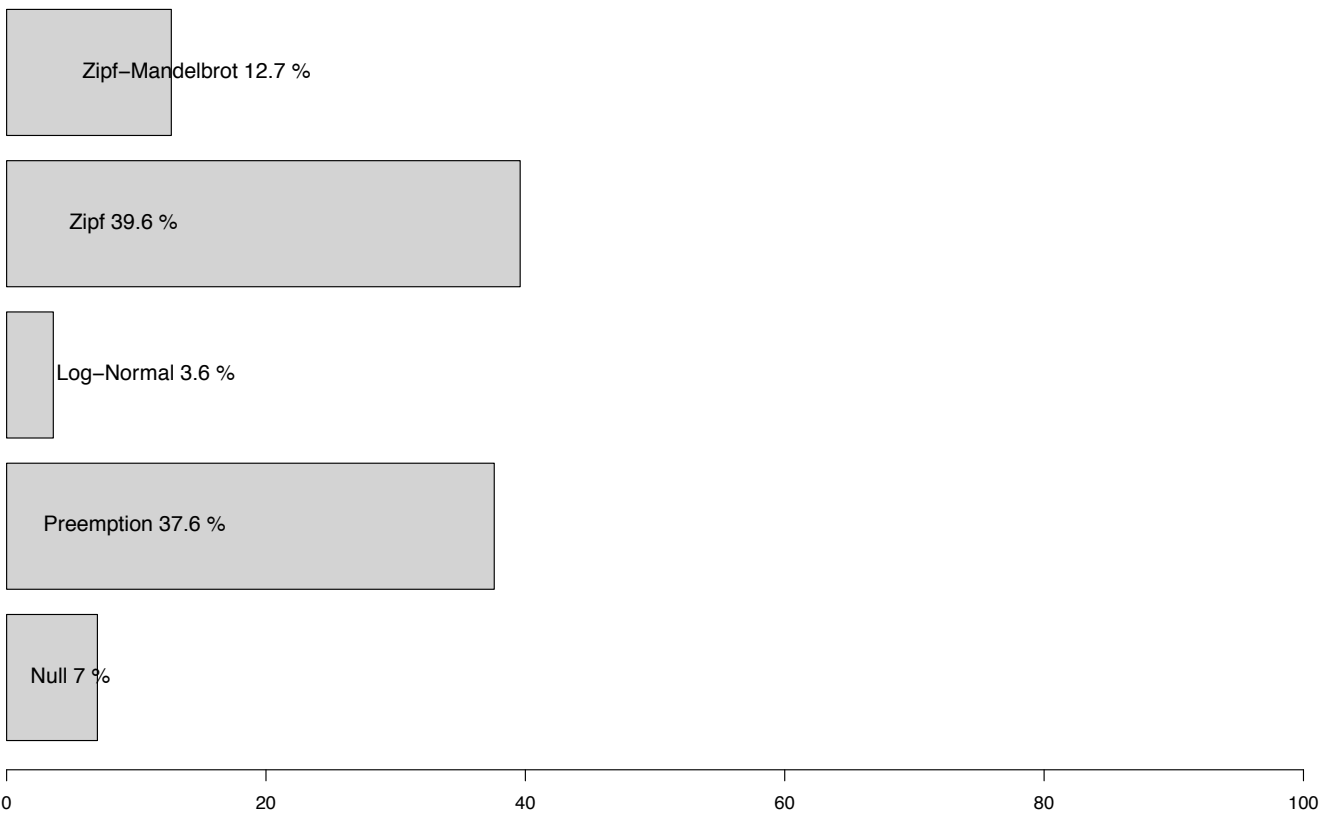


based on 1000 replications

Annexe J

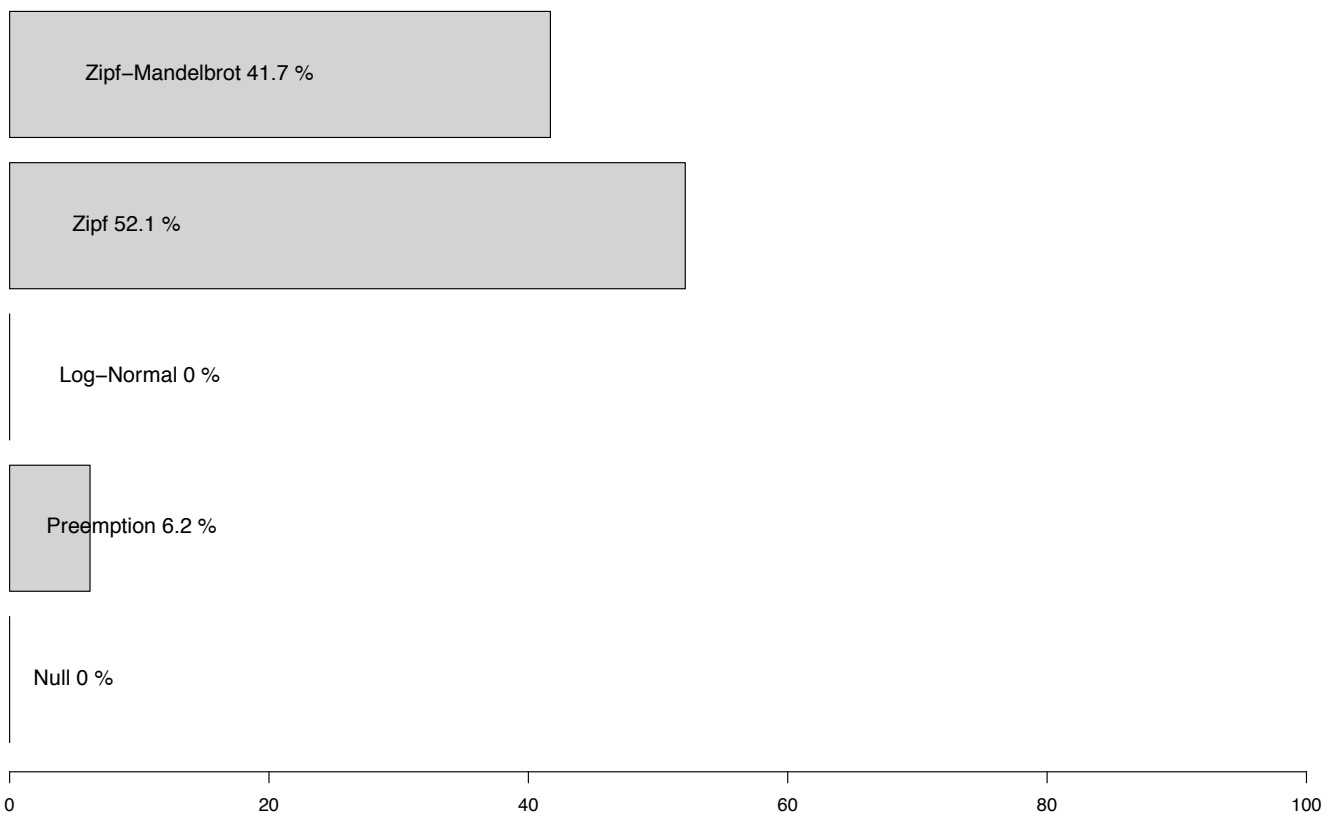
Fréquence des modèles de distribution d'abondance par habitat générique et par domaine biogéographique (échelle de Géhu) - Echelle des communautés

RAD models frequency adjusted 9110_CON



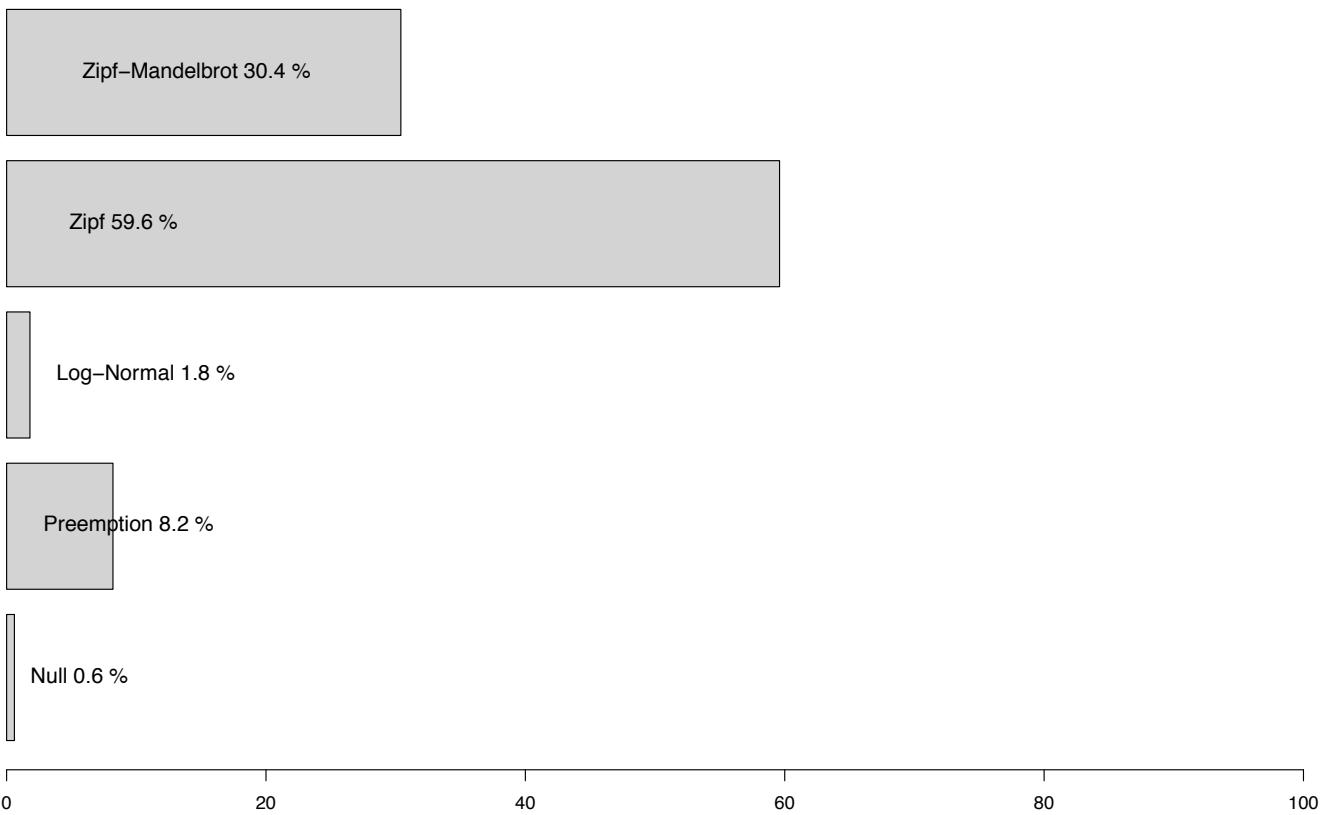
based on 644 replications

RAD models frequency ajusted 9110_ALP



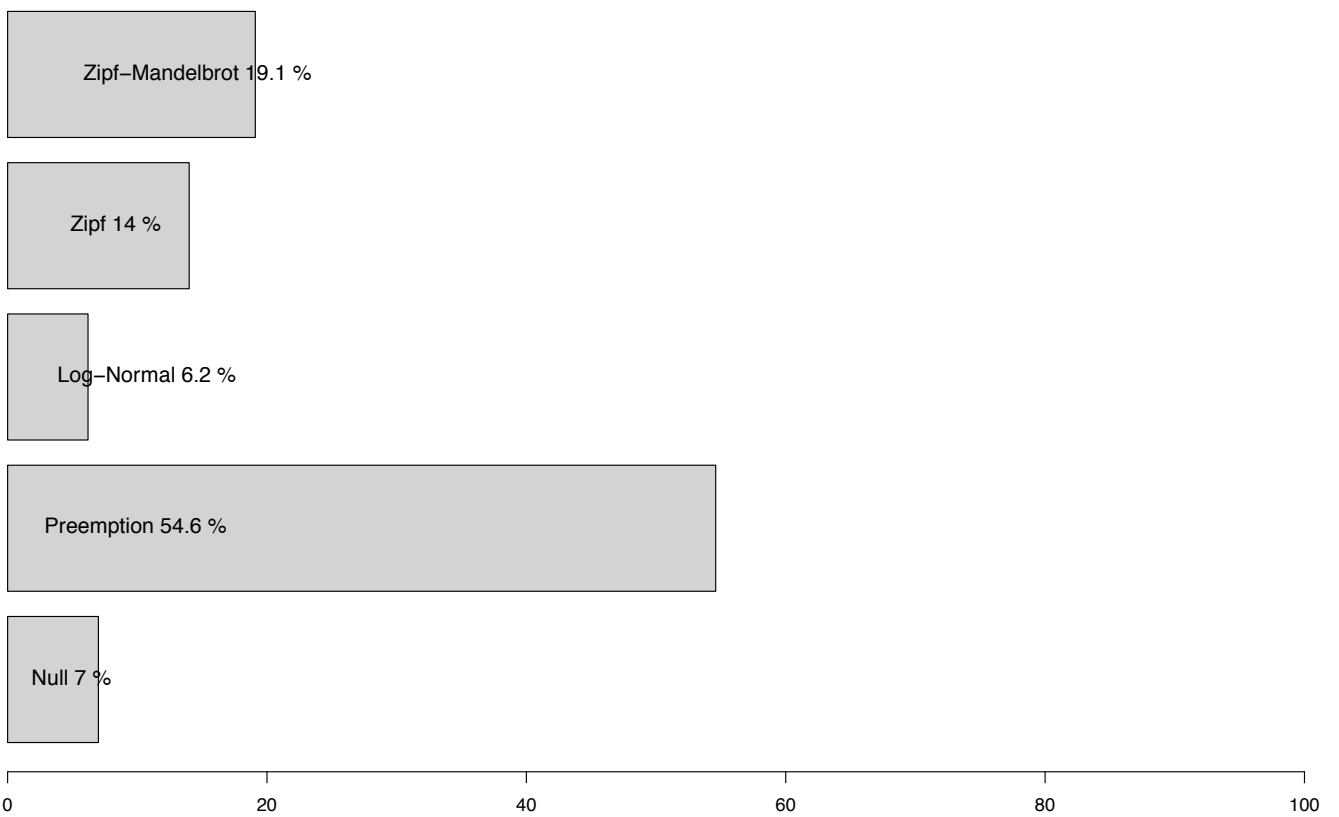
based on 48 replications

RAD models frequency ajusted 9120_ALP



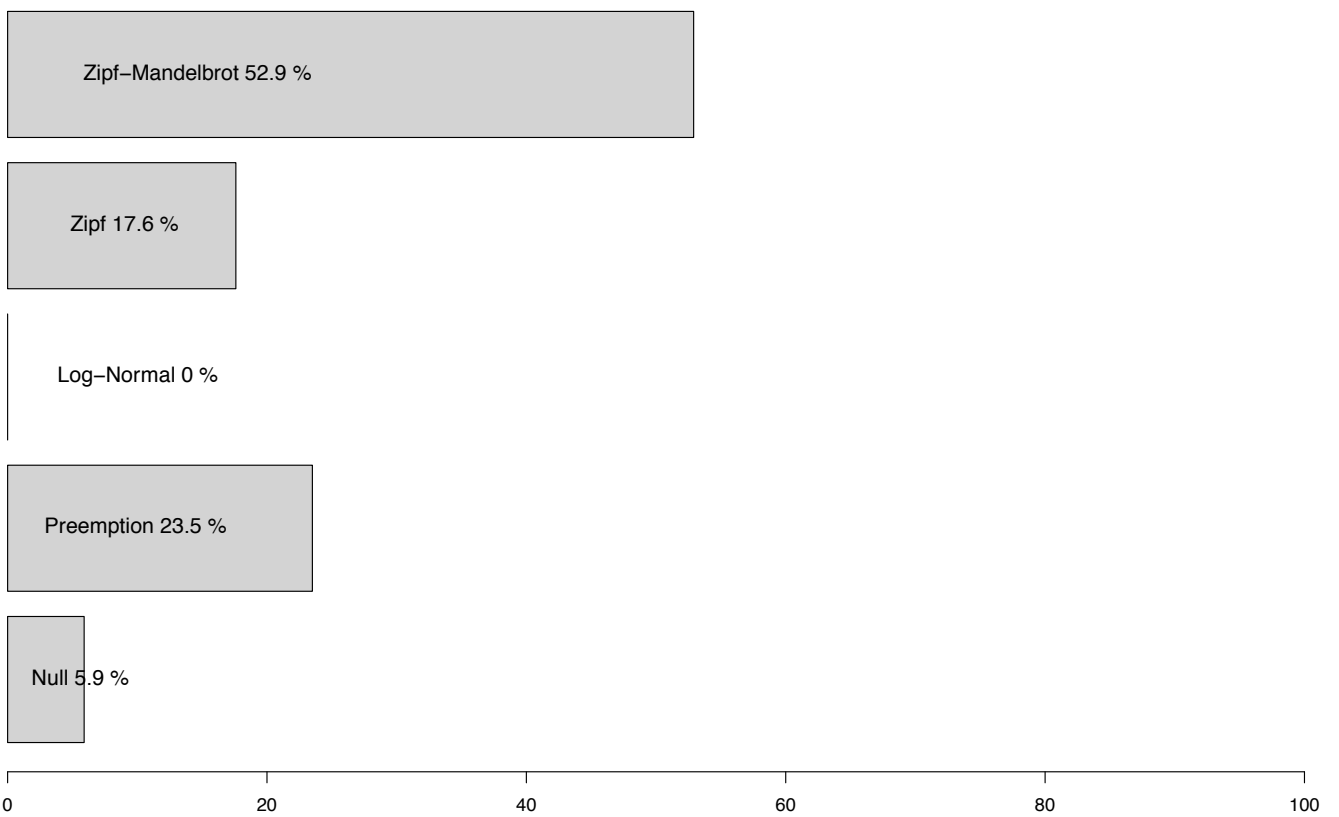
based on 171 replications

RAD models frequency ajusted 9120_ATL



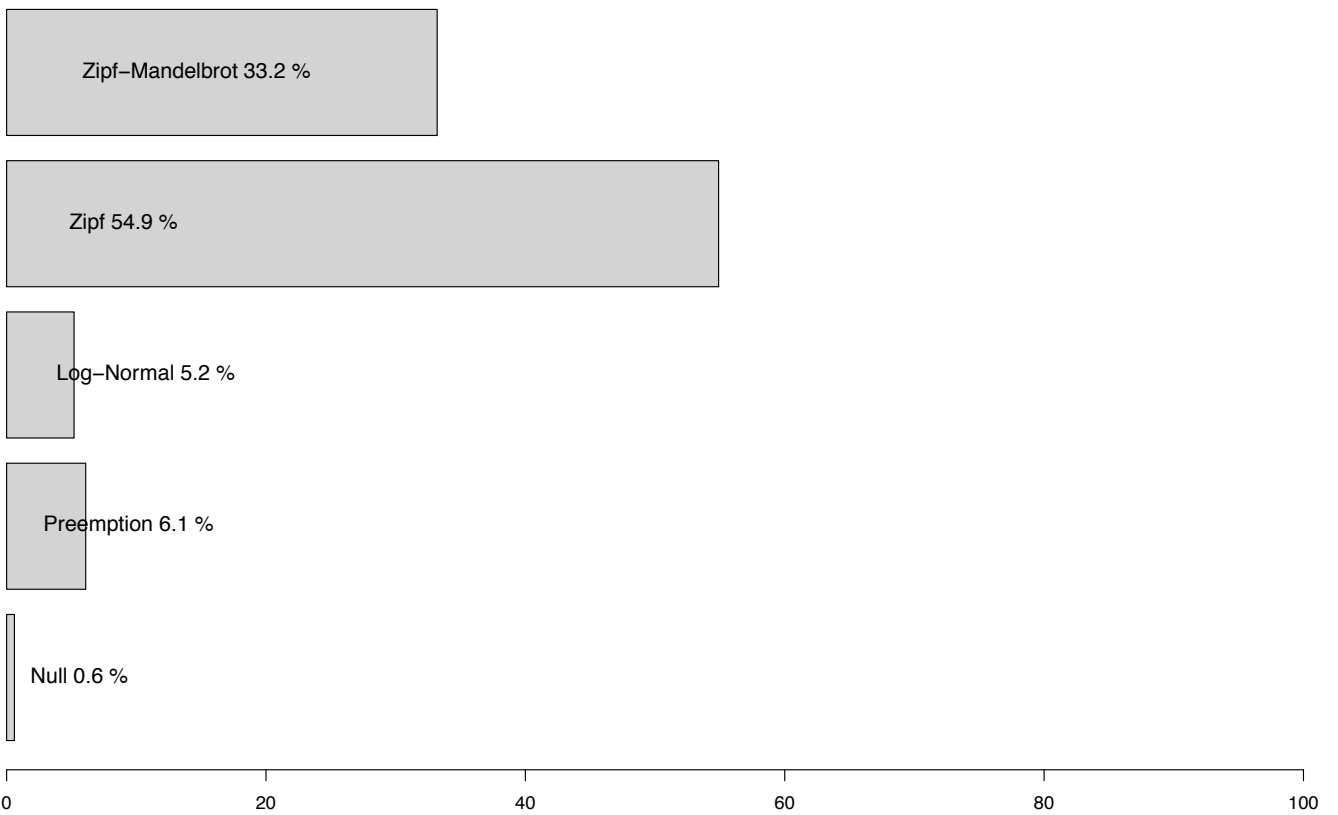
based on 659 replications

RAD models frequency ajusted 9430_CON



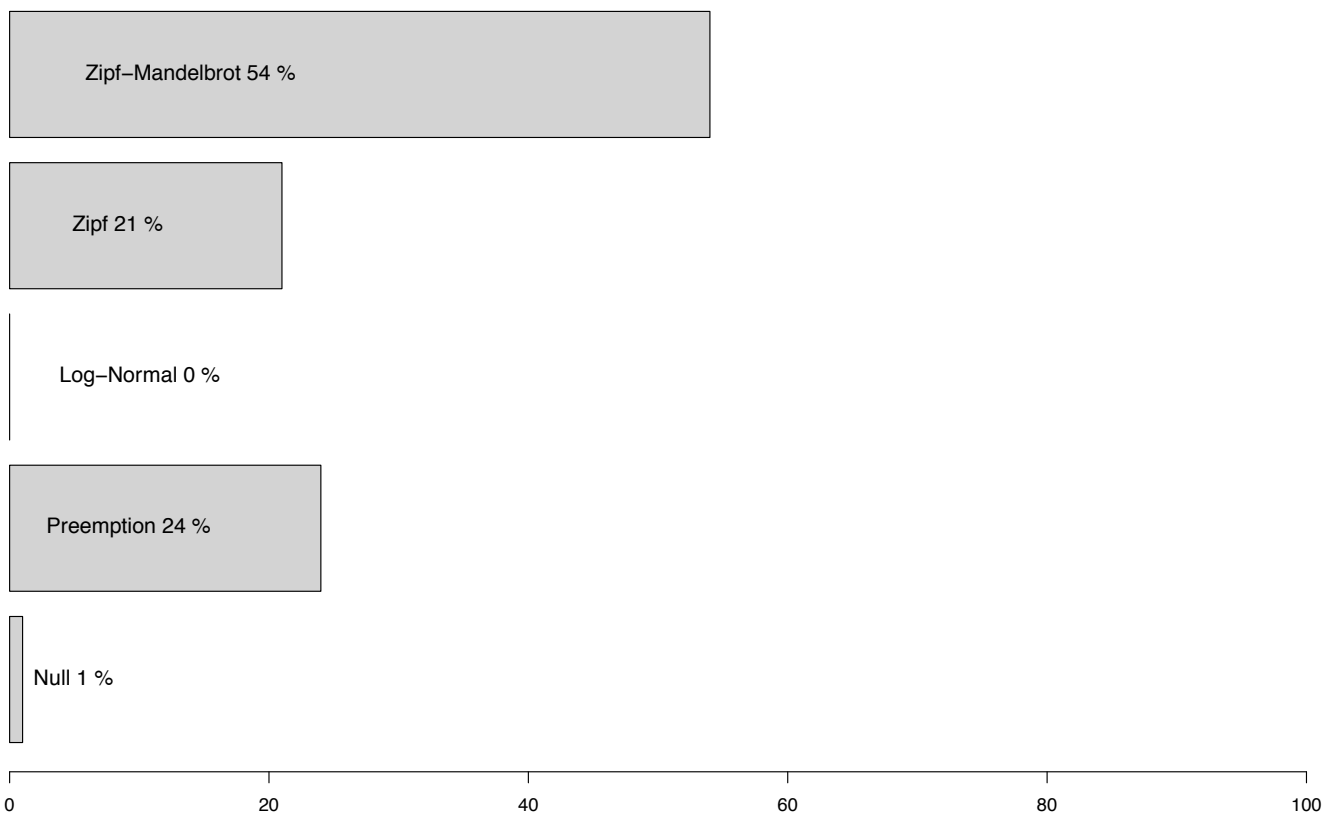
based on 17 replications

RAD models frequency ajusted 9430_ALP



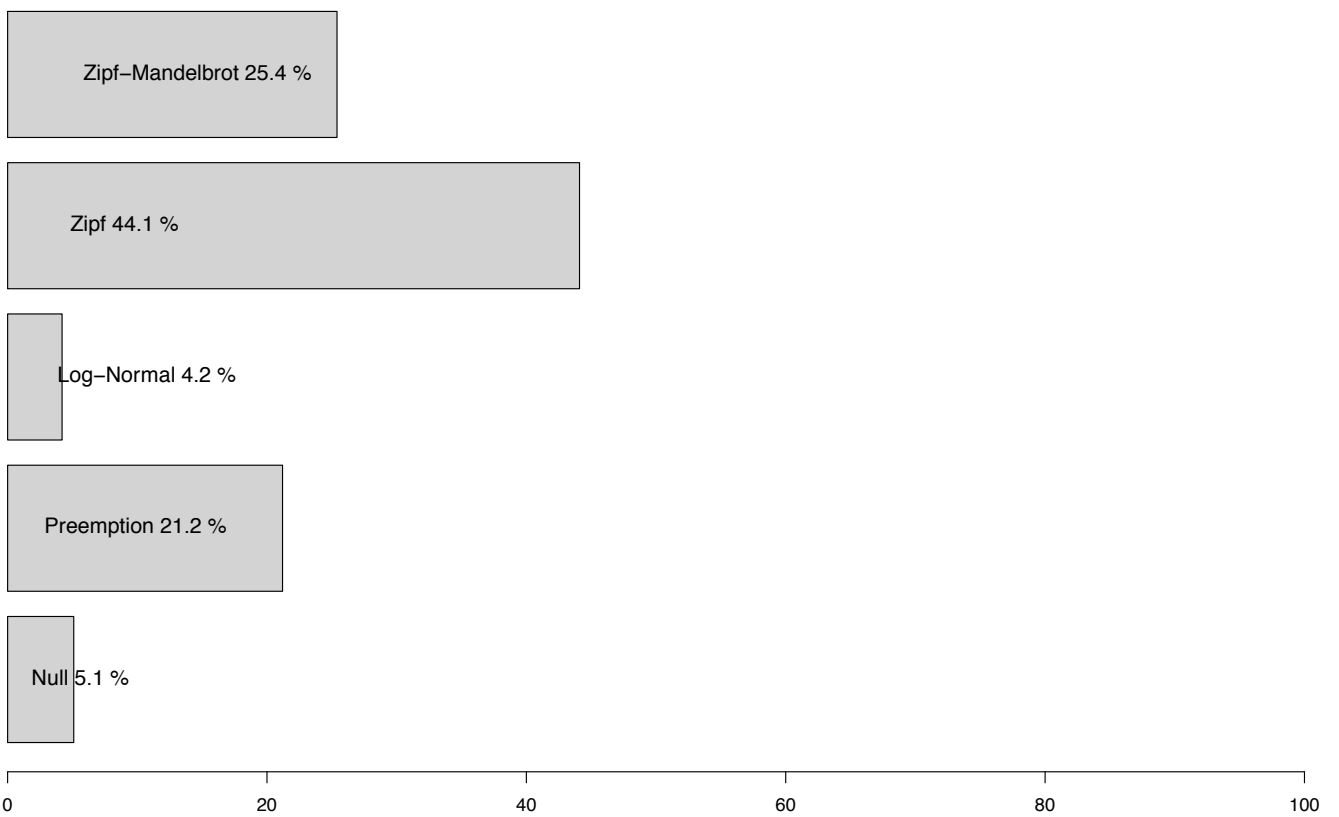
based on 328 replications

RAD models frequency ajusted 9420_ALP



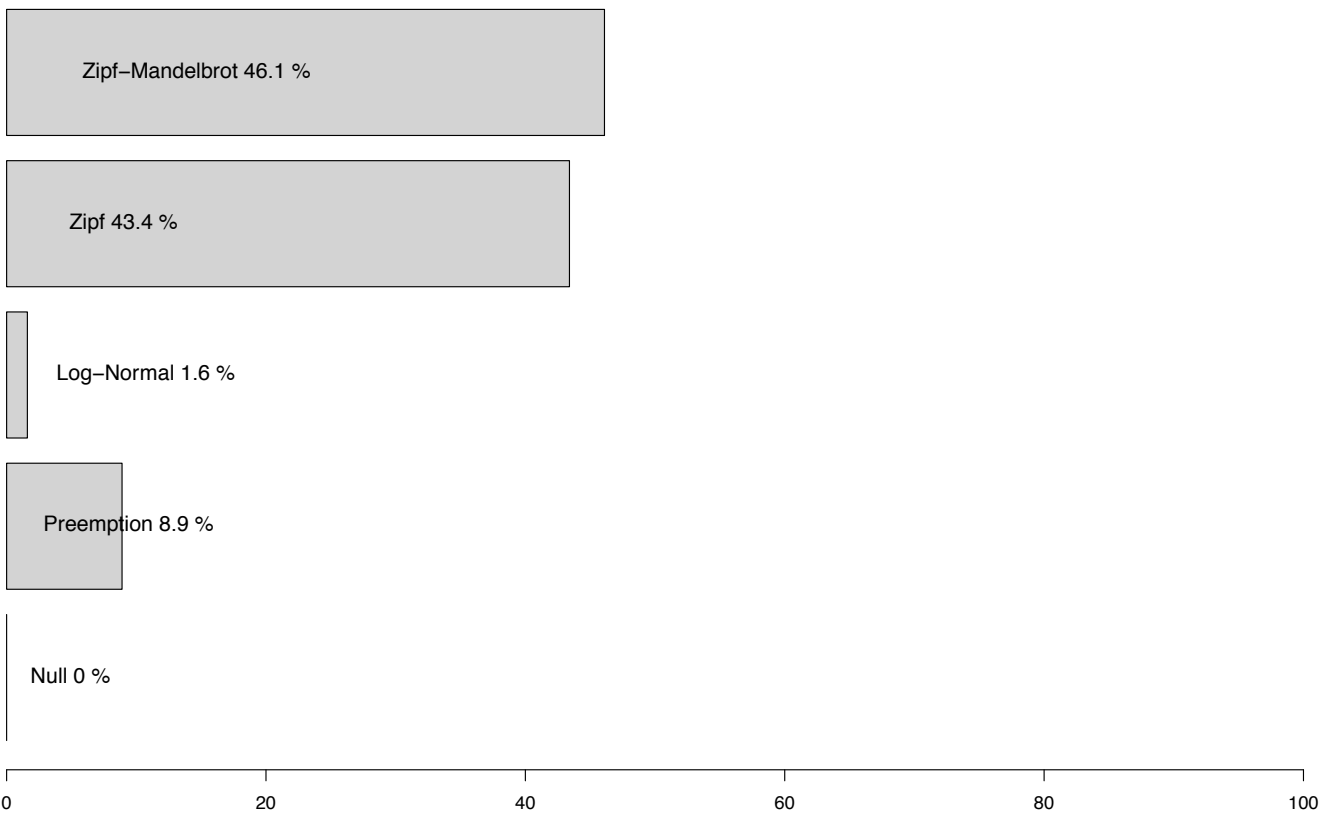
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9410_CON



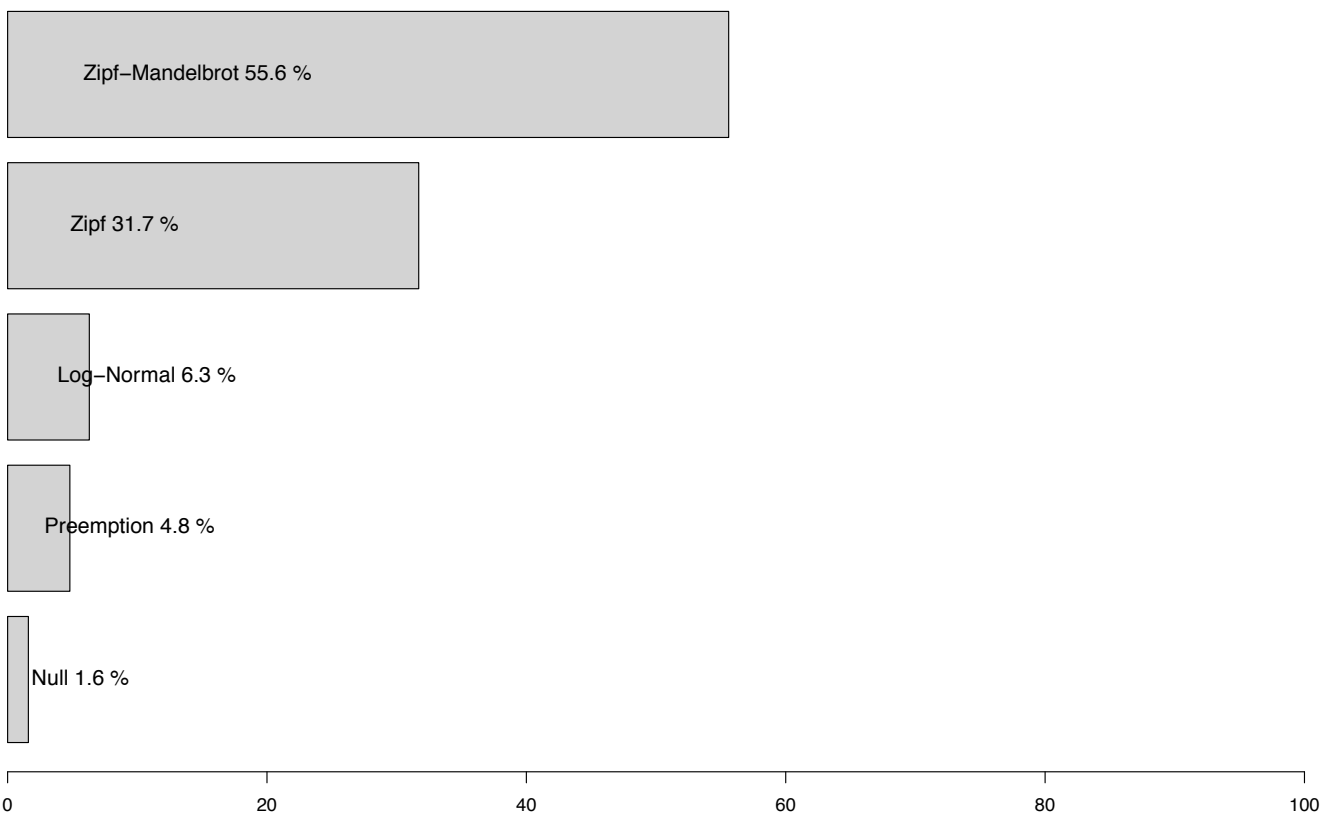
based on 118 replications

RAD models frequency ajusted 9410_ALP



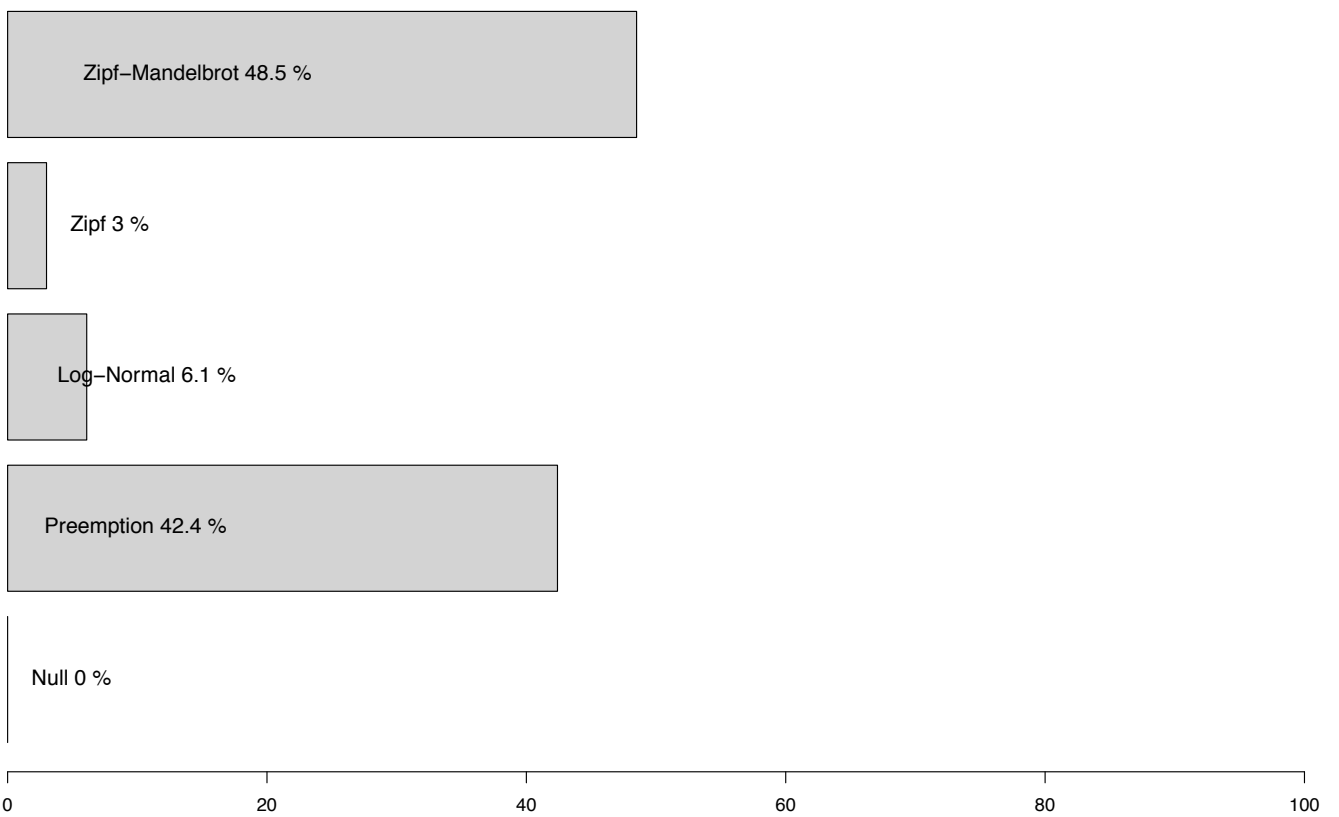
based on 304 replications

RAD models frequency ajusted 9340_MED



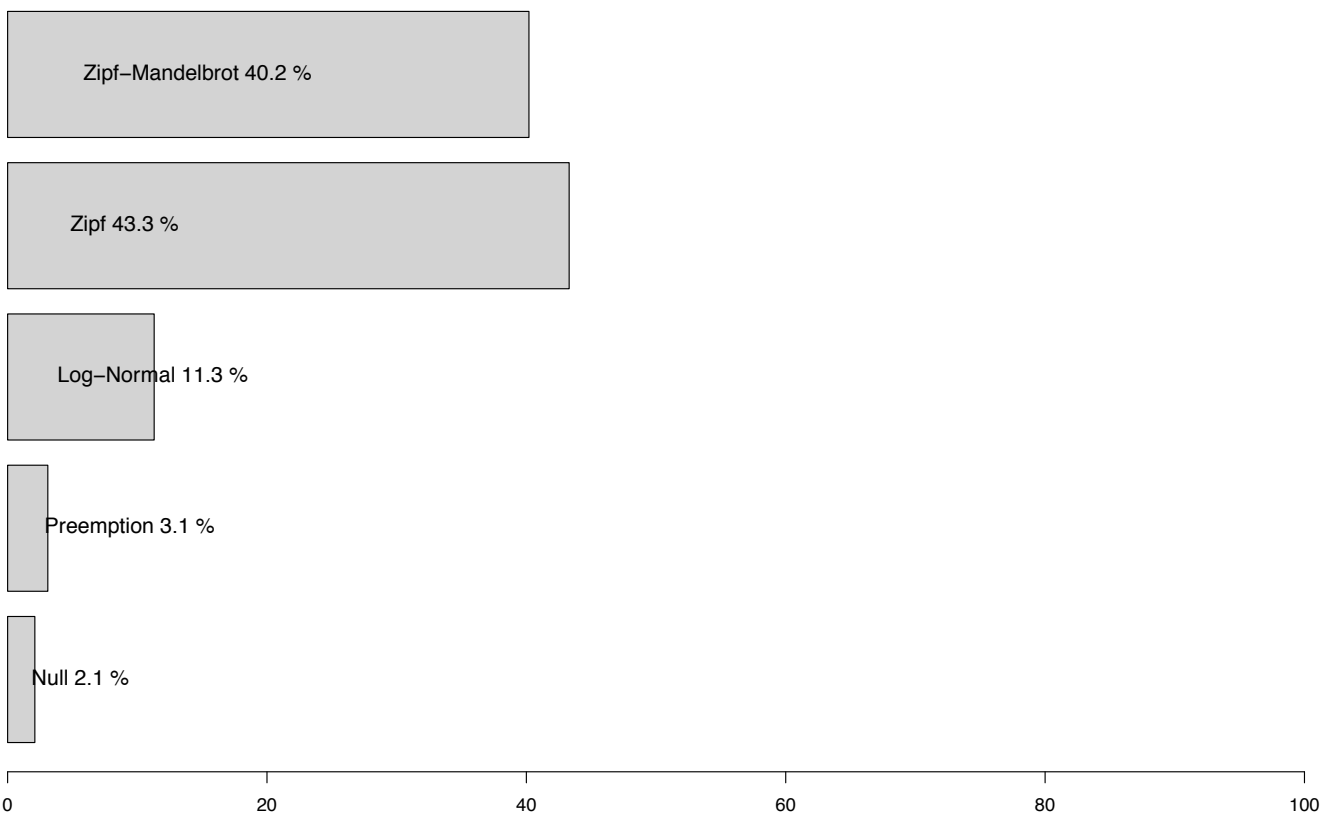
based on 63 replications

RAD models frequency ajusted 9340_ATL



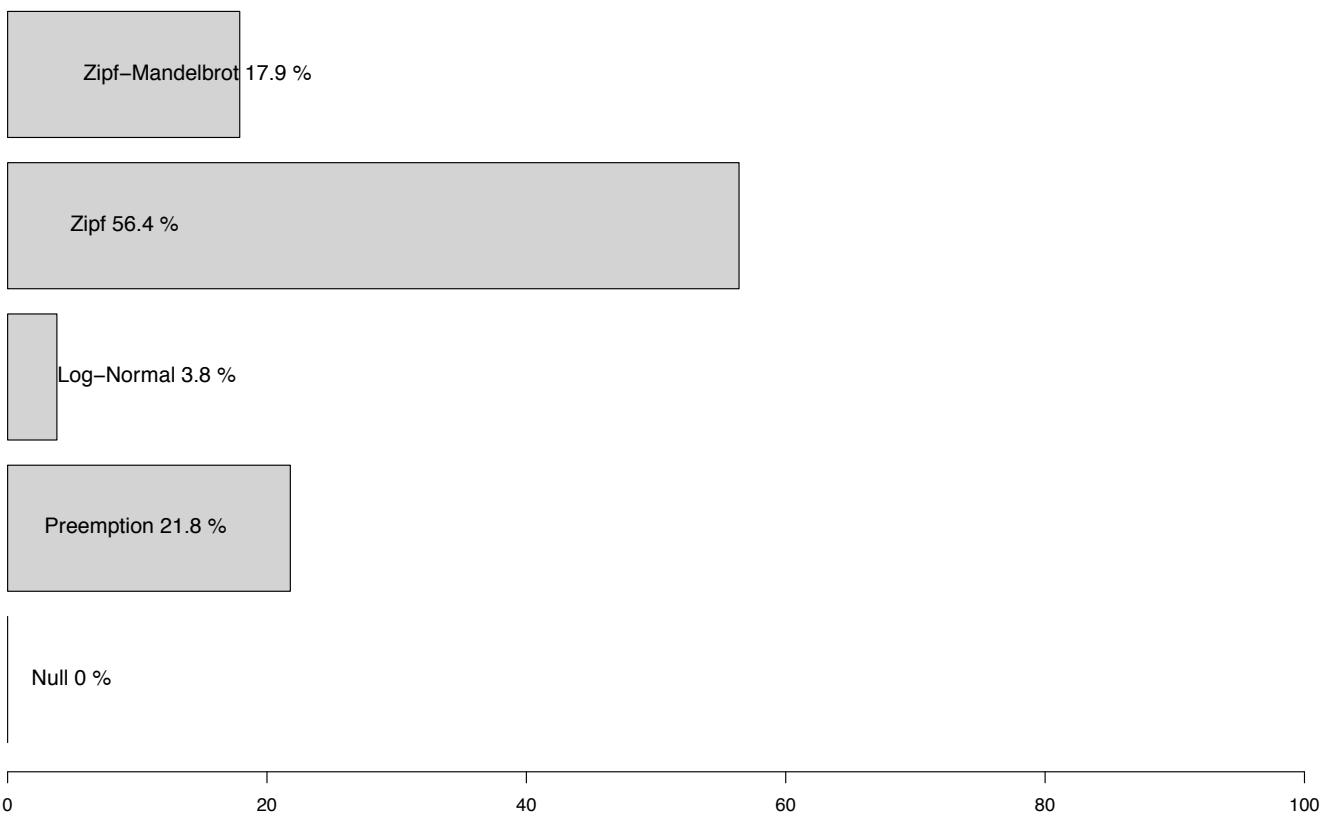
based on 33 replications

RAD models frequency ajusted 9260_MED



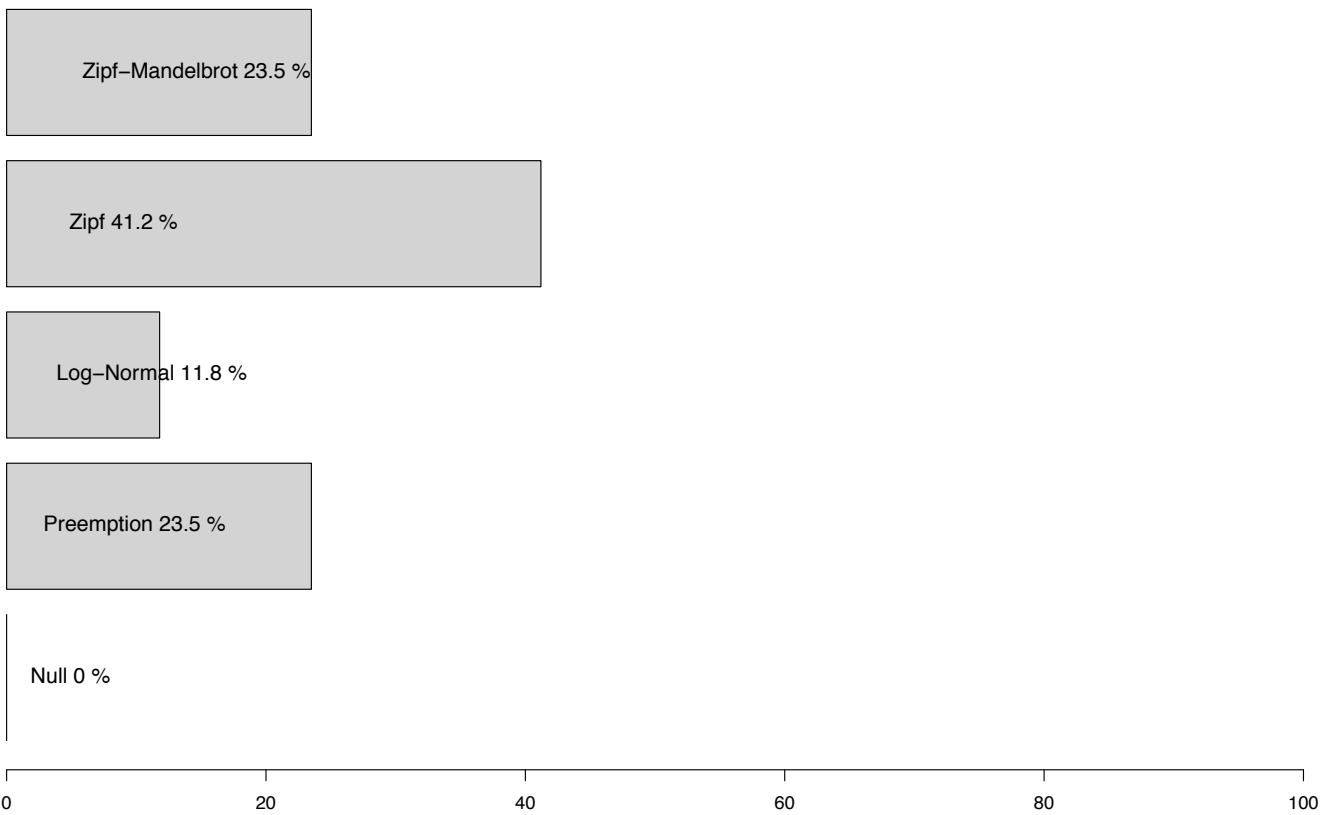
based on 97 replications

RAD models frequency ajusted 9260_CON



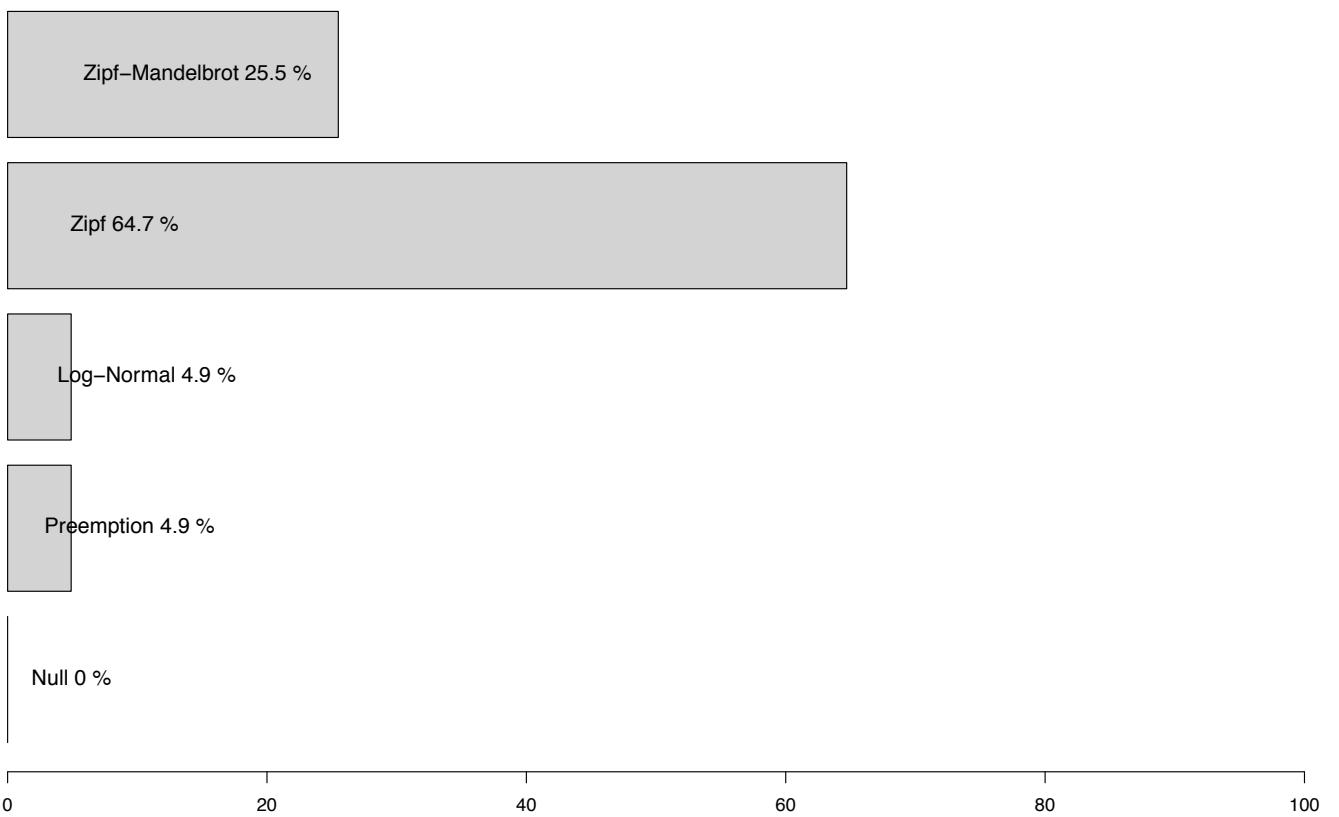
based on 78 replications

RAD models frequency ajusted 9260_ATL



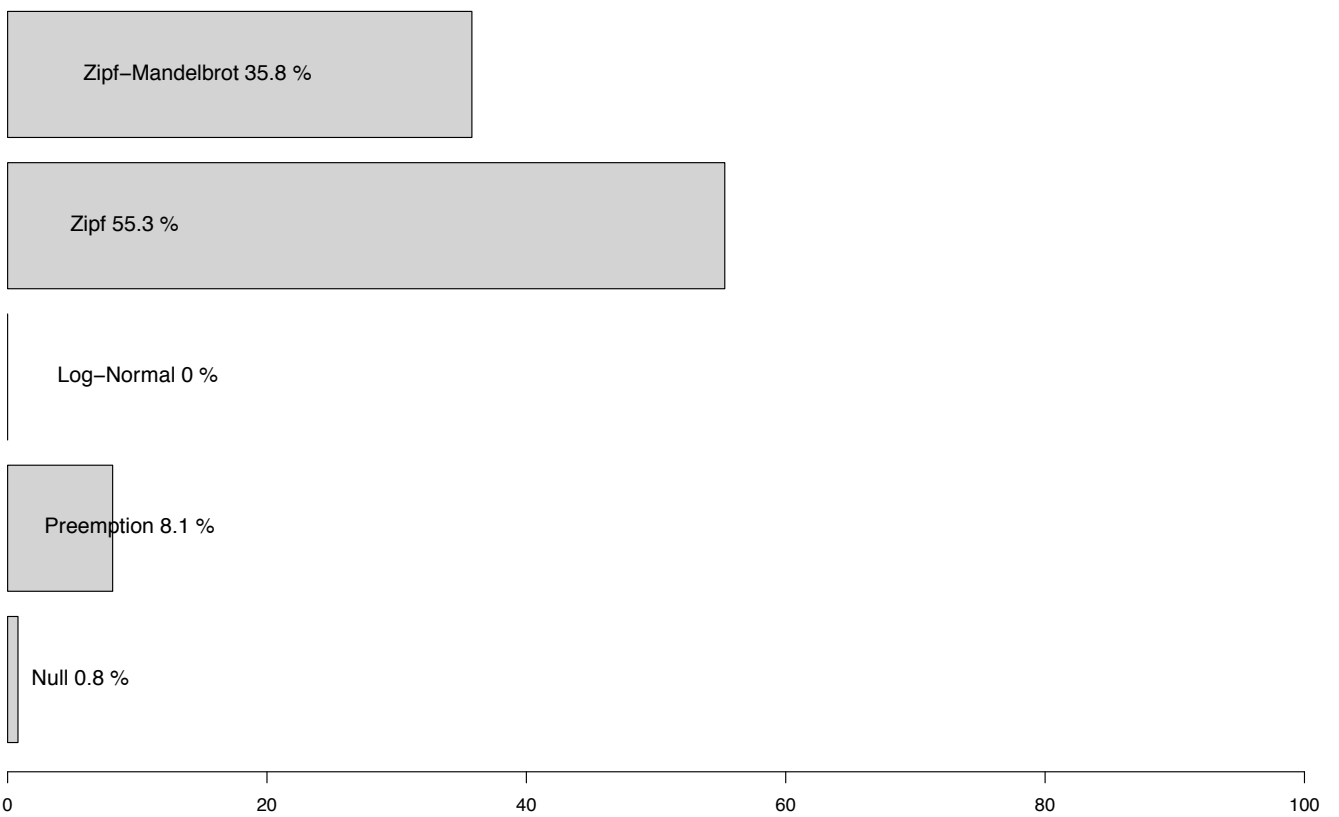
based on 17 replications

RAD models frequency ajusted 9260_ALP



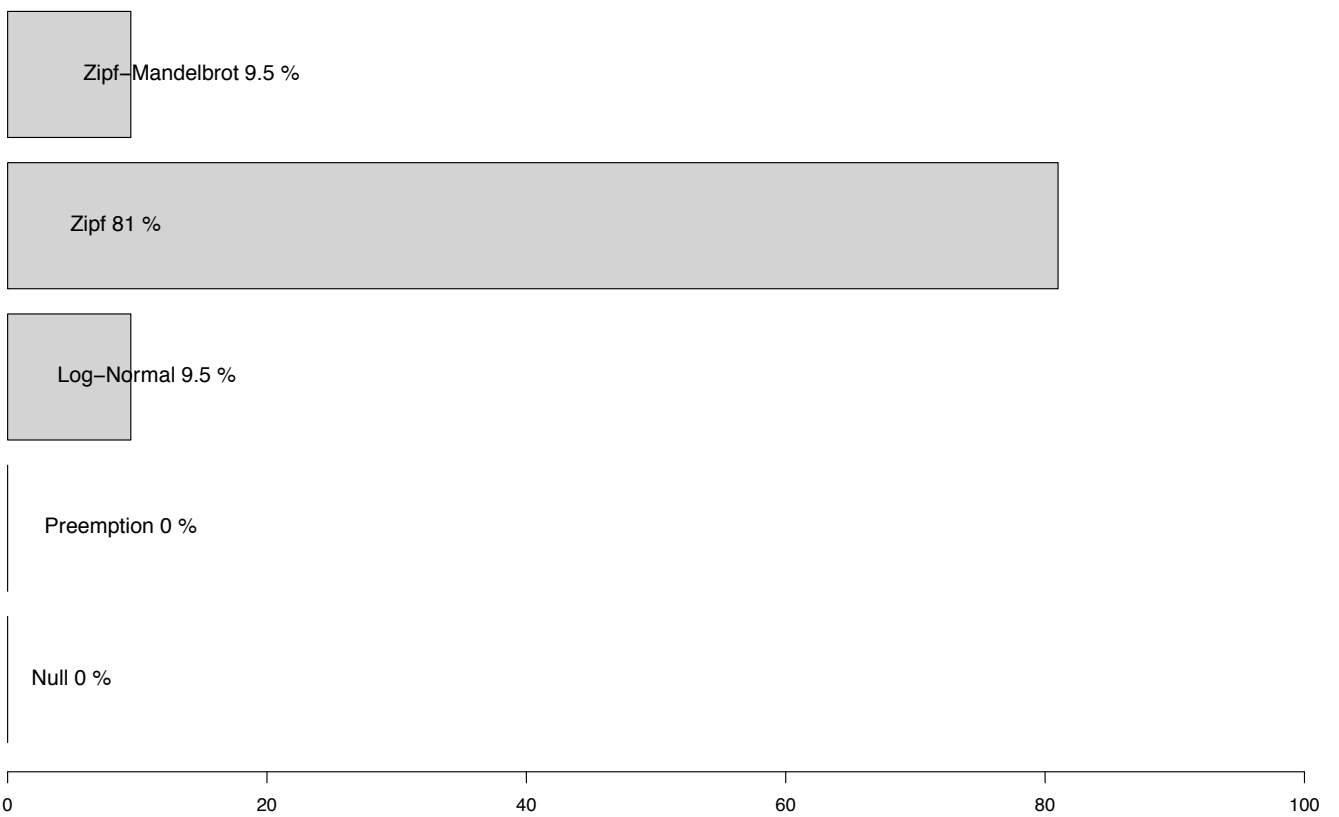
based on 102 replications

RAD models frequency ajusted 92A0_MED



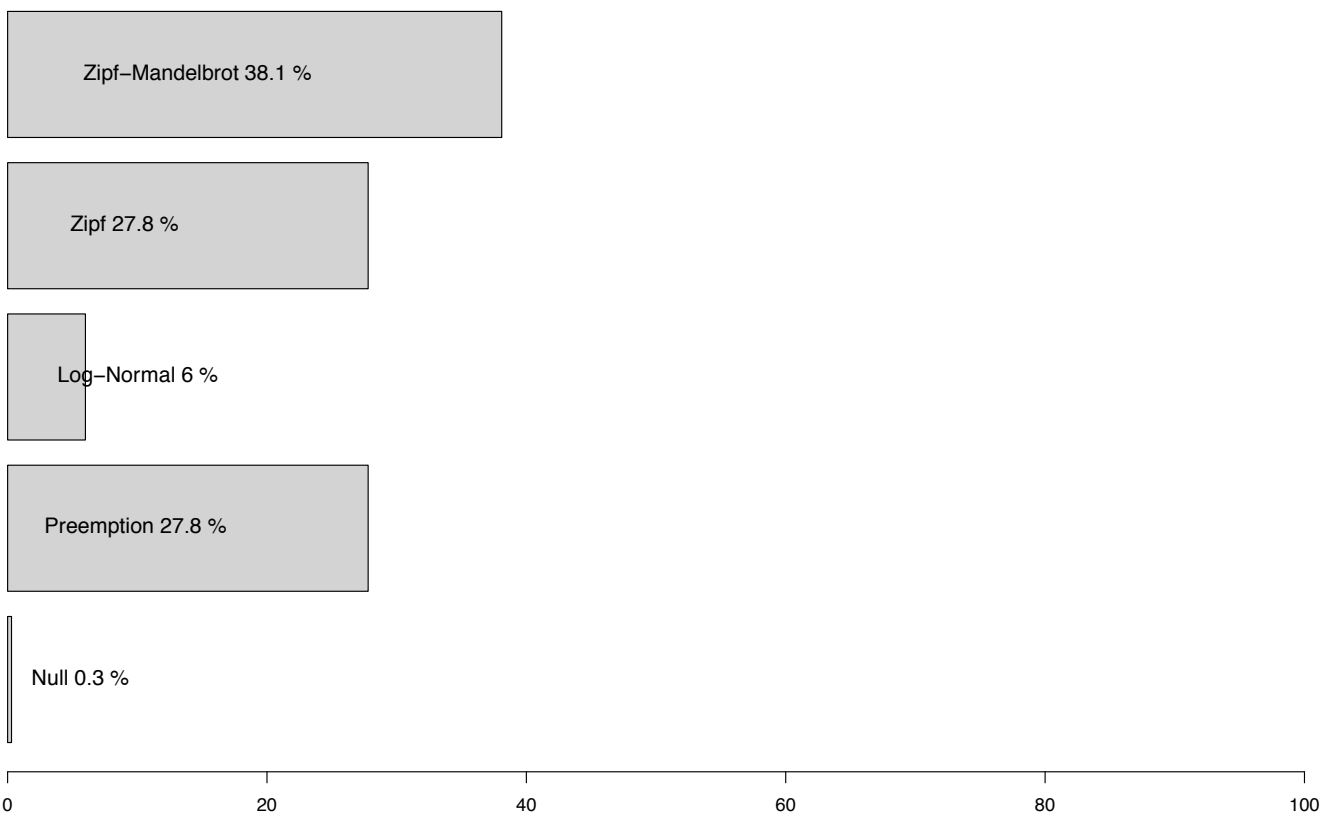
based on 123 replications

RAD models frequency ajusted 9230_MED



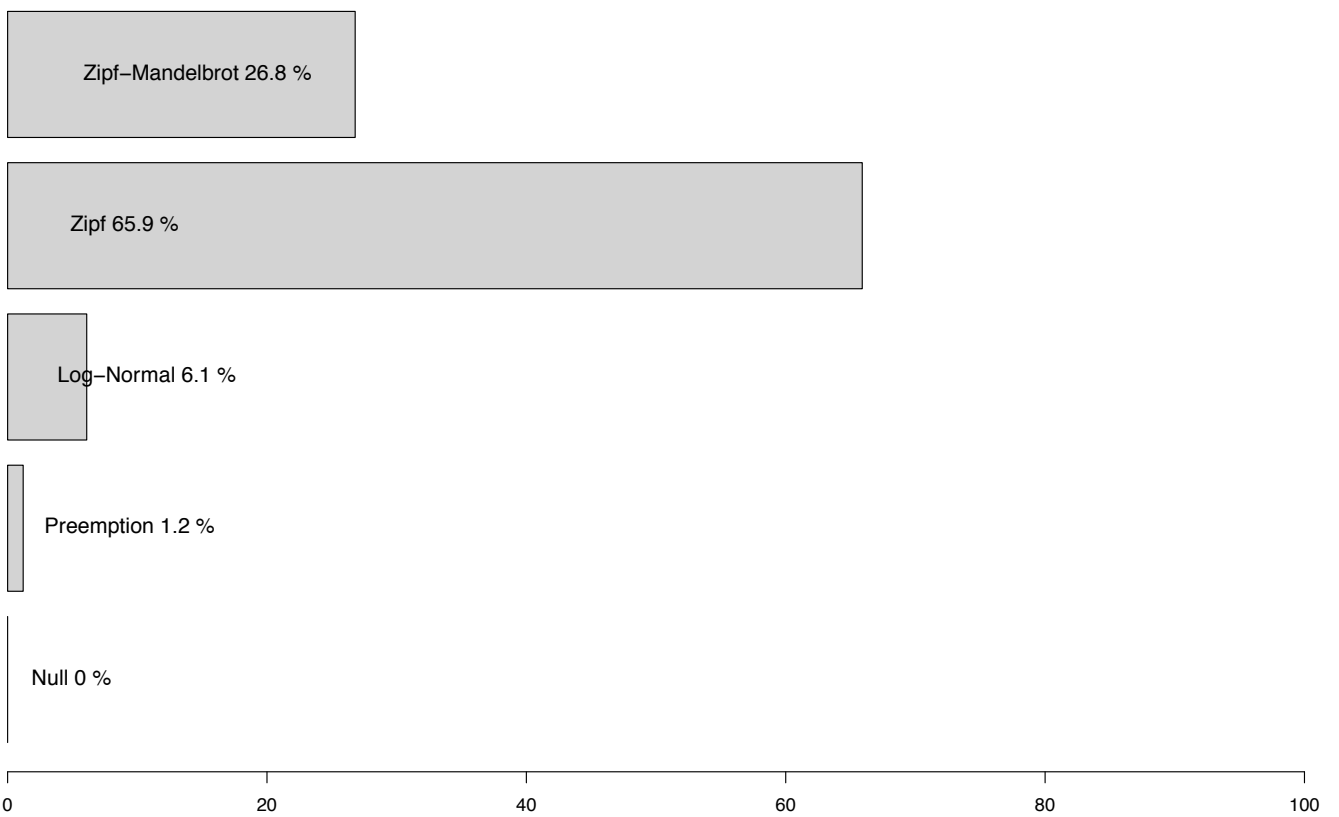
based on 21 replications

RAD models frequency ajusted 9230_ATL



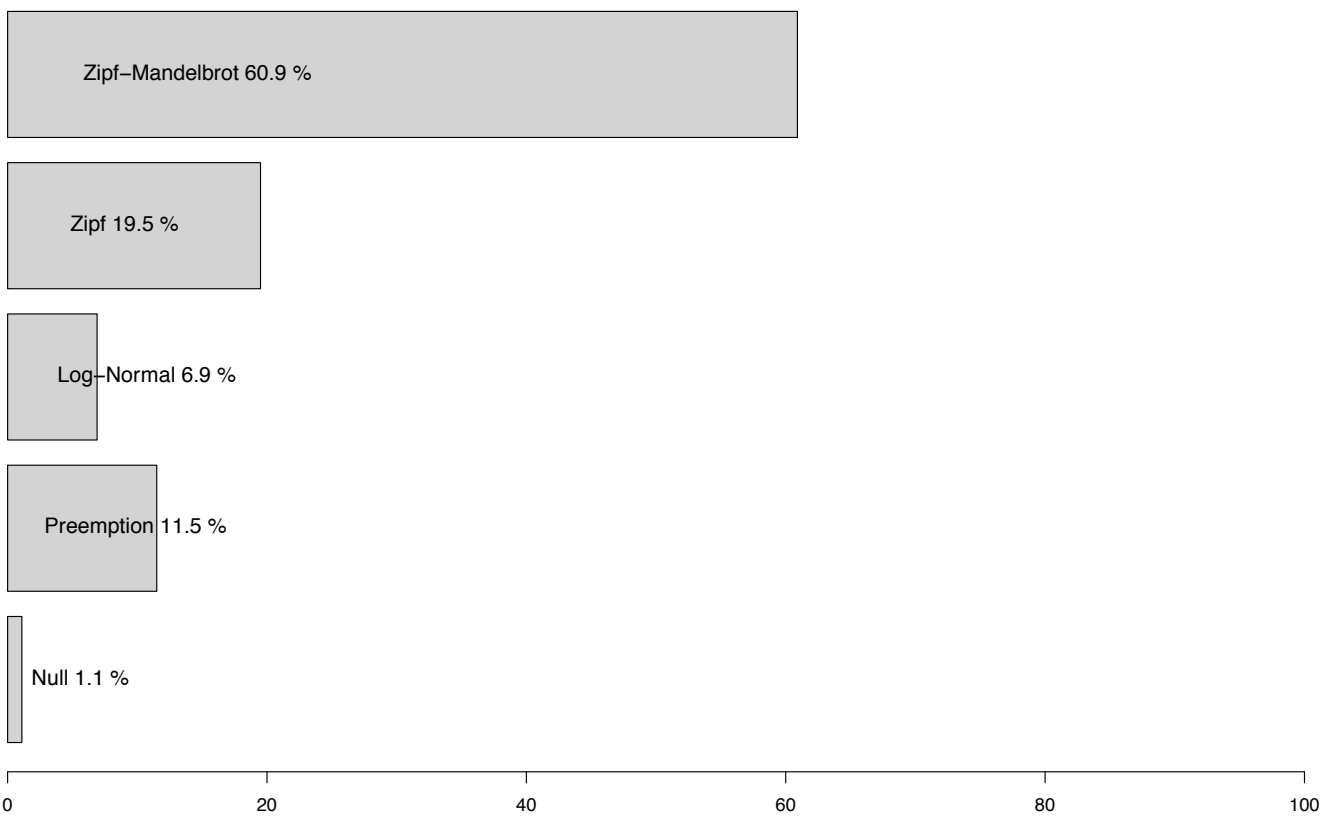
based on 299 replications

RAD models frequency ajusted 9230_ALP



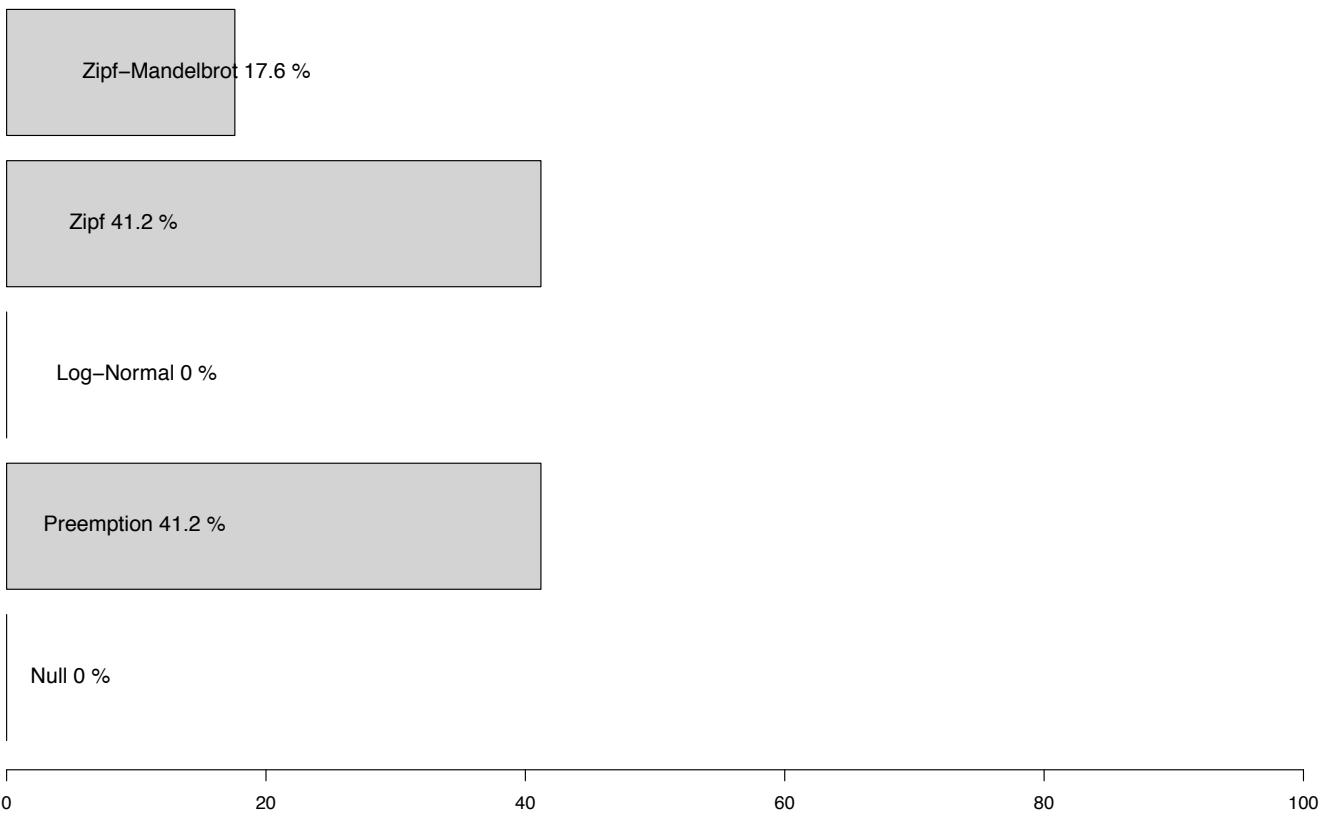
based on 82 replications

RAD models frequency ajusted 91F0_CON



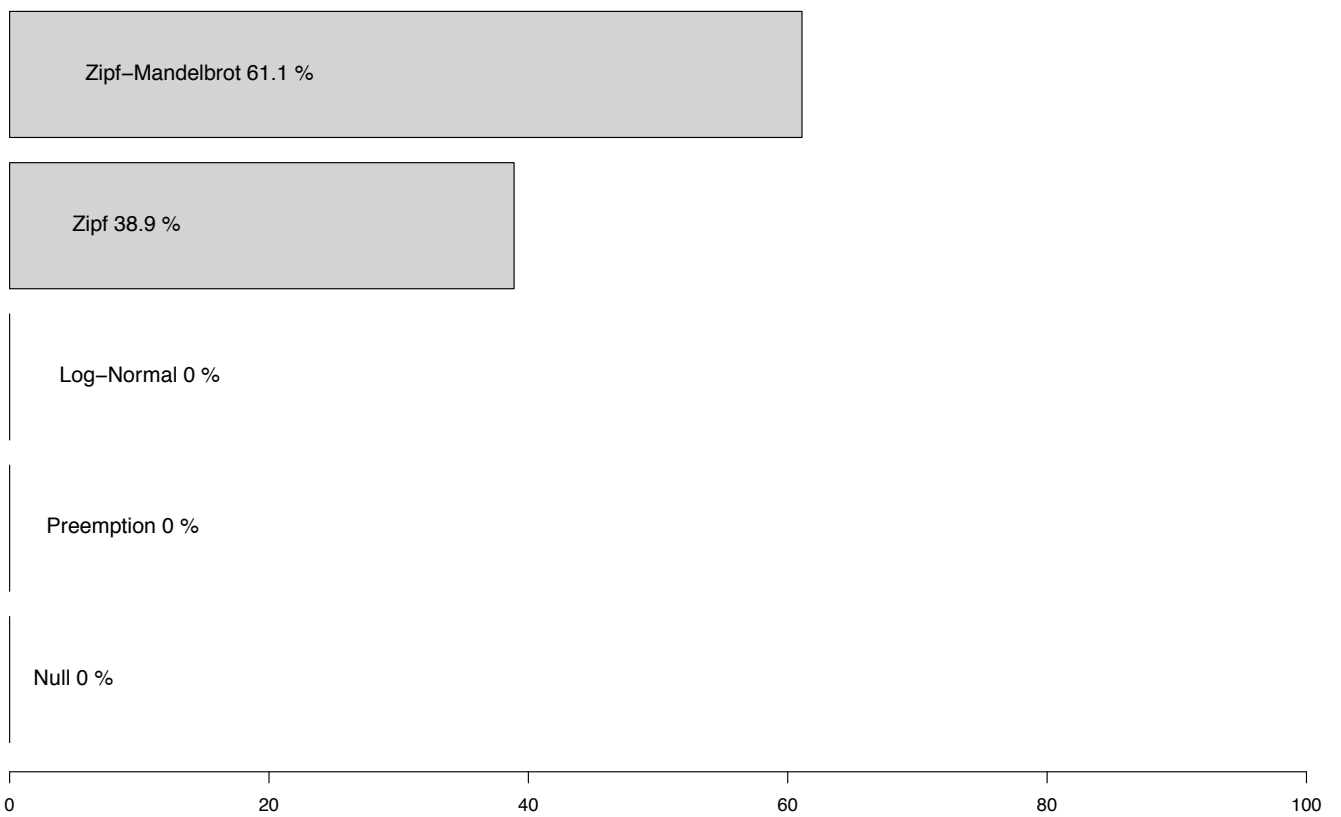
based on 87 replications

RAD models frequency ajusted 91F0_ATL



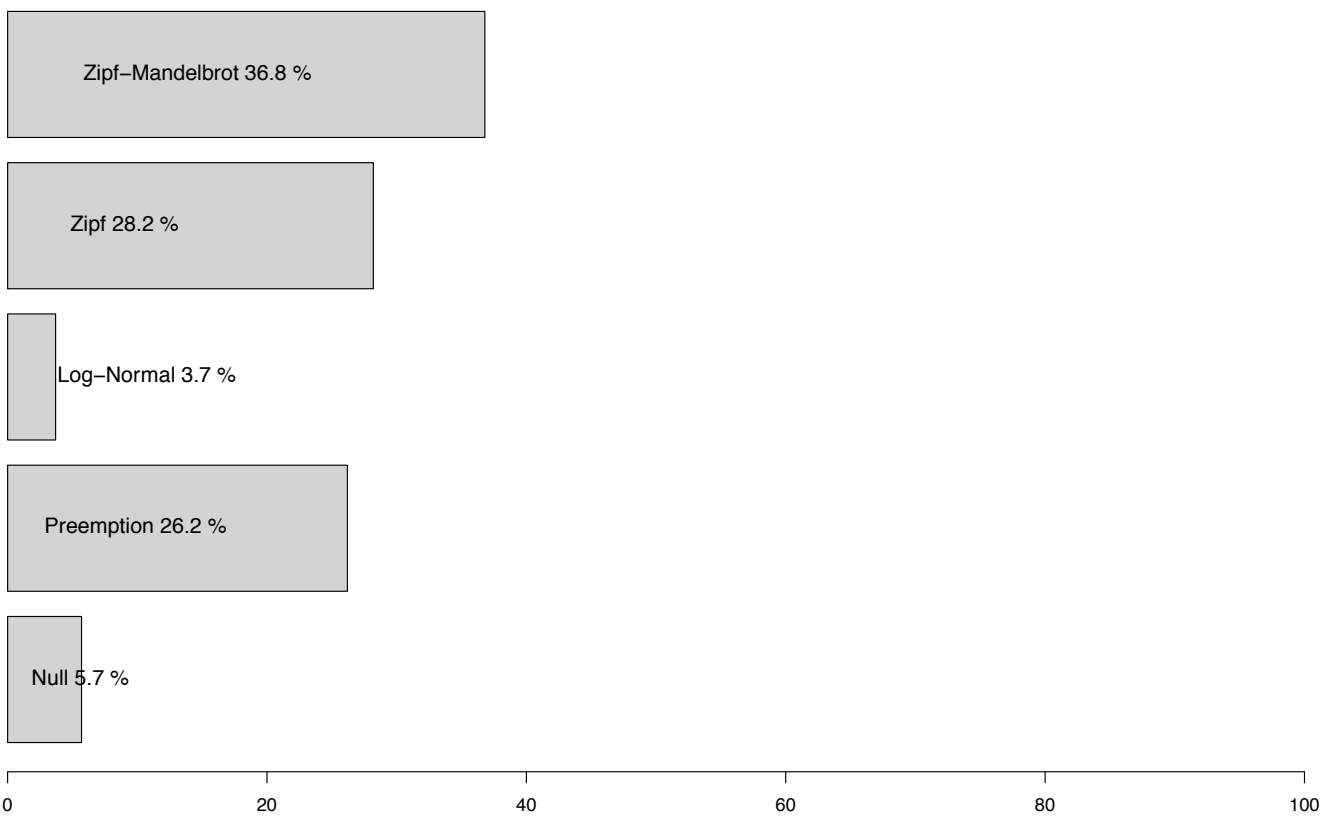
based on 17 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_MED



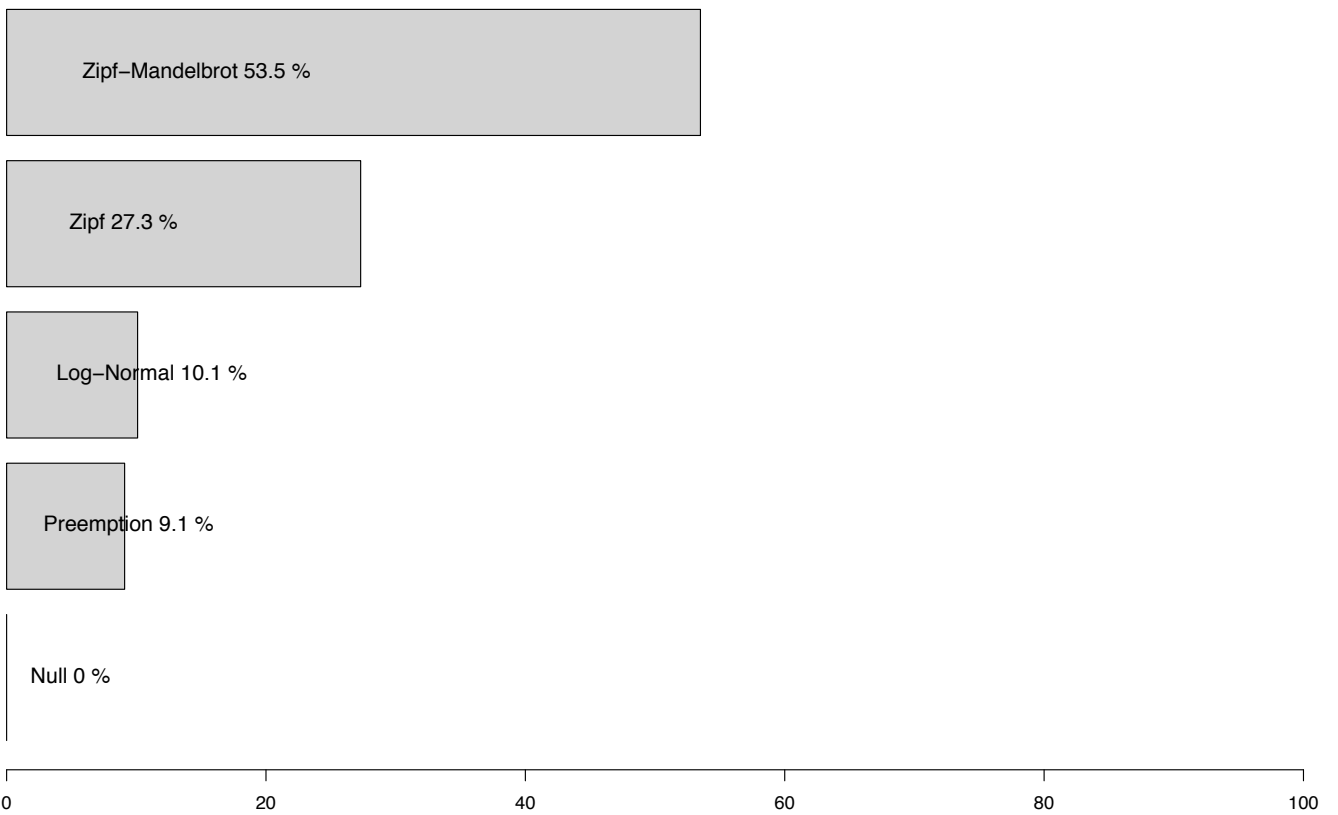
based on 18 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_CON



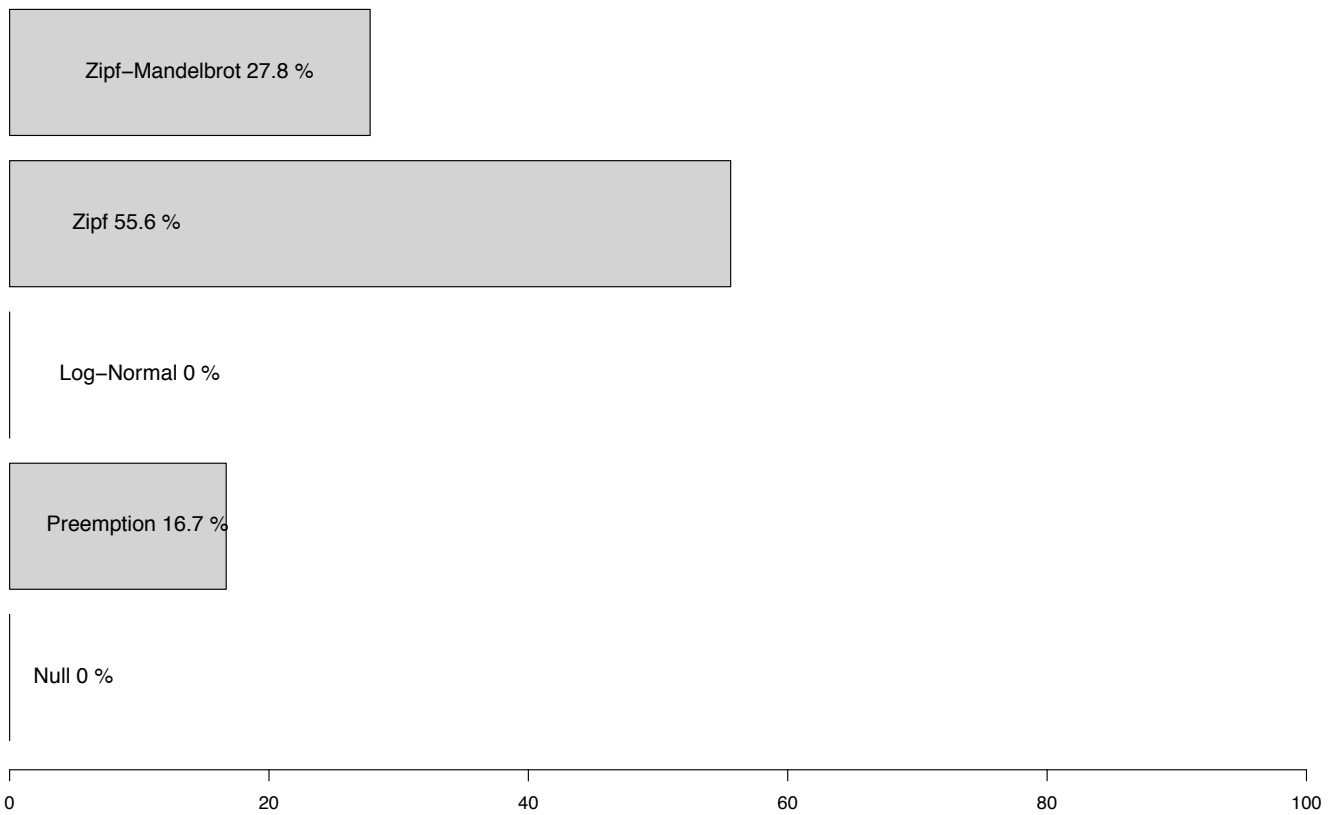
based on 351 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_ATL



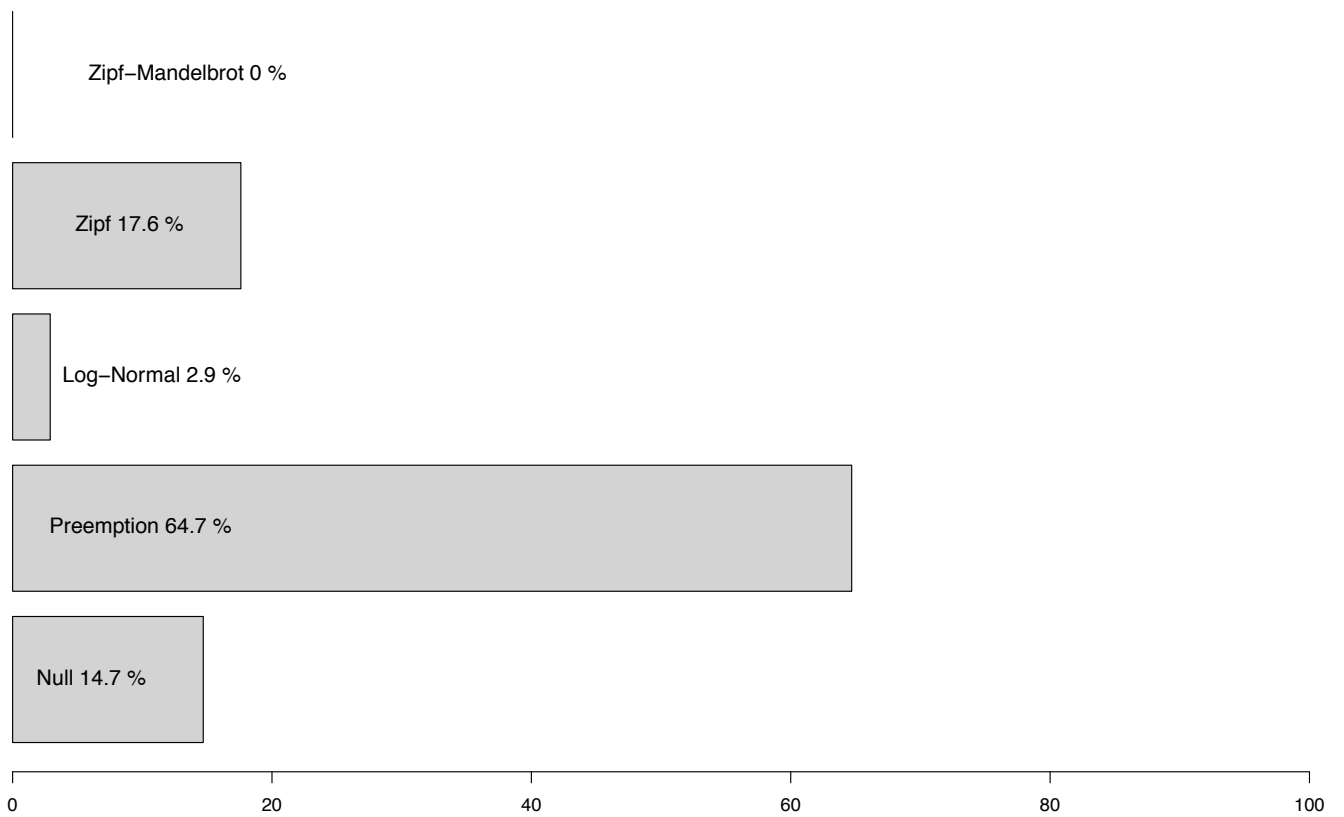
based on 99 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_ALP



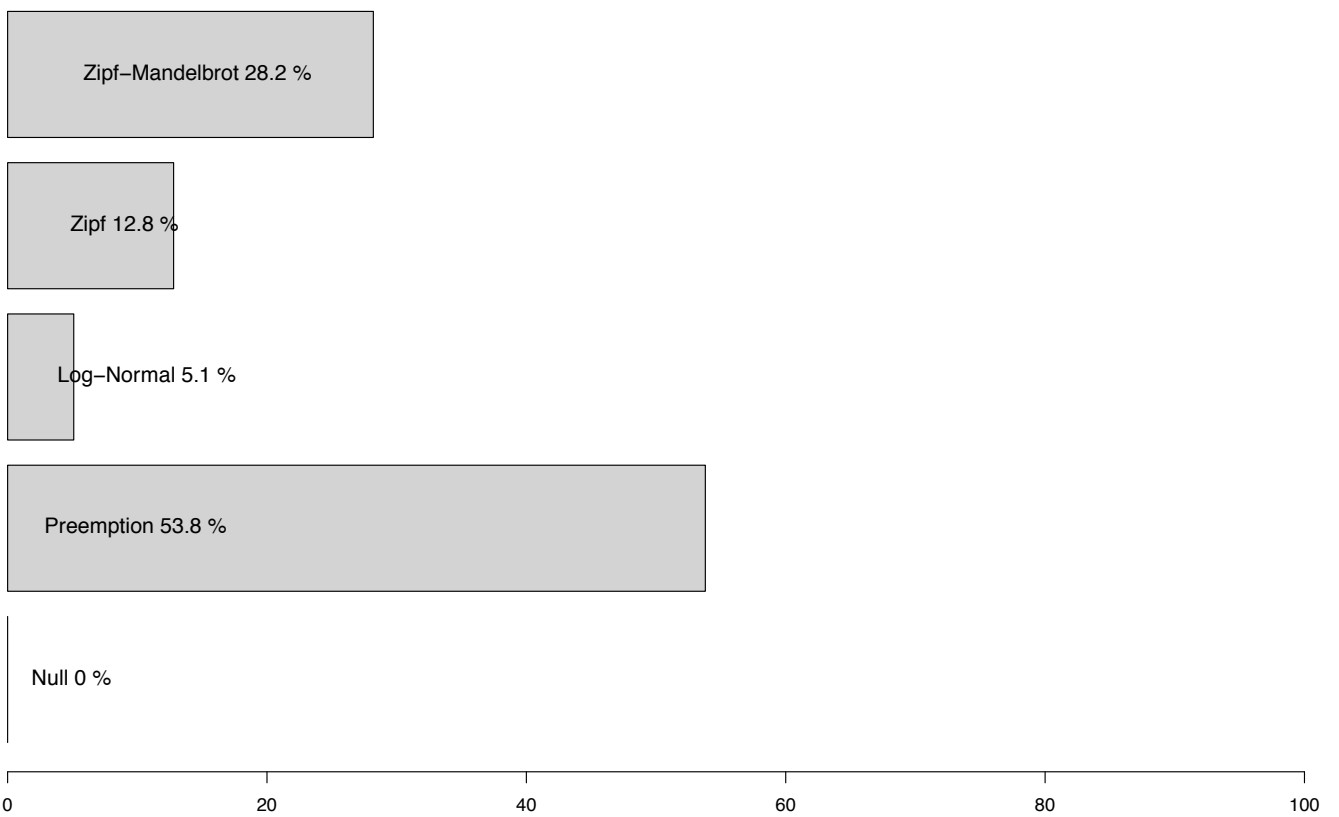
based on 18 replications

RAD models frequency ajusted 91D0_CON



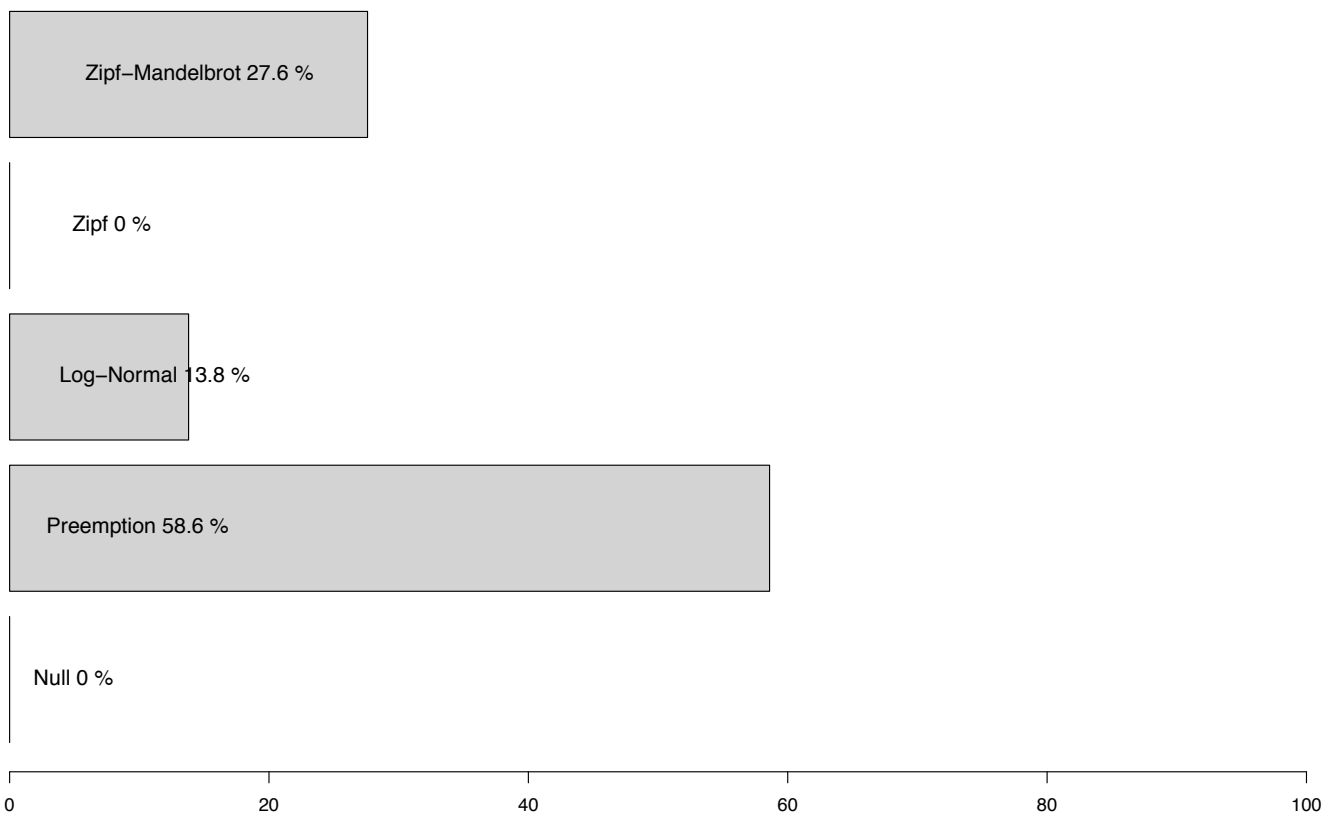
based on 34 replications

RAD models frequency ajusted 9190_ATL



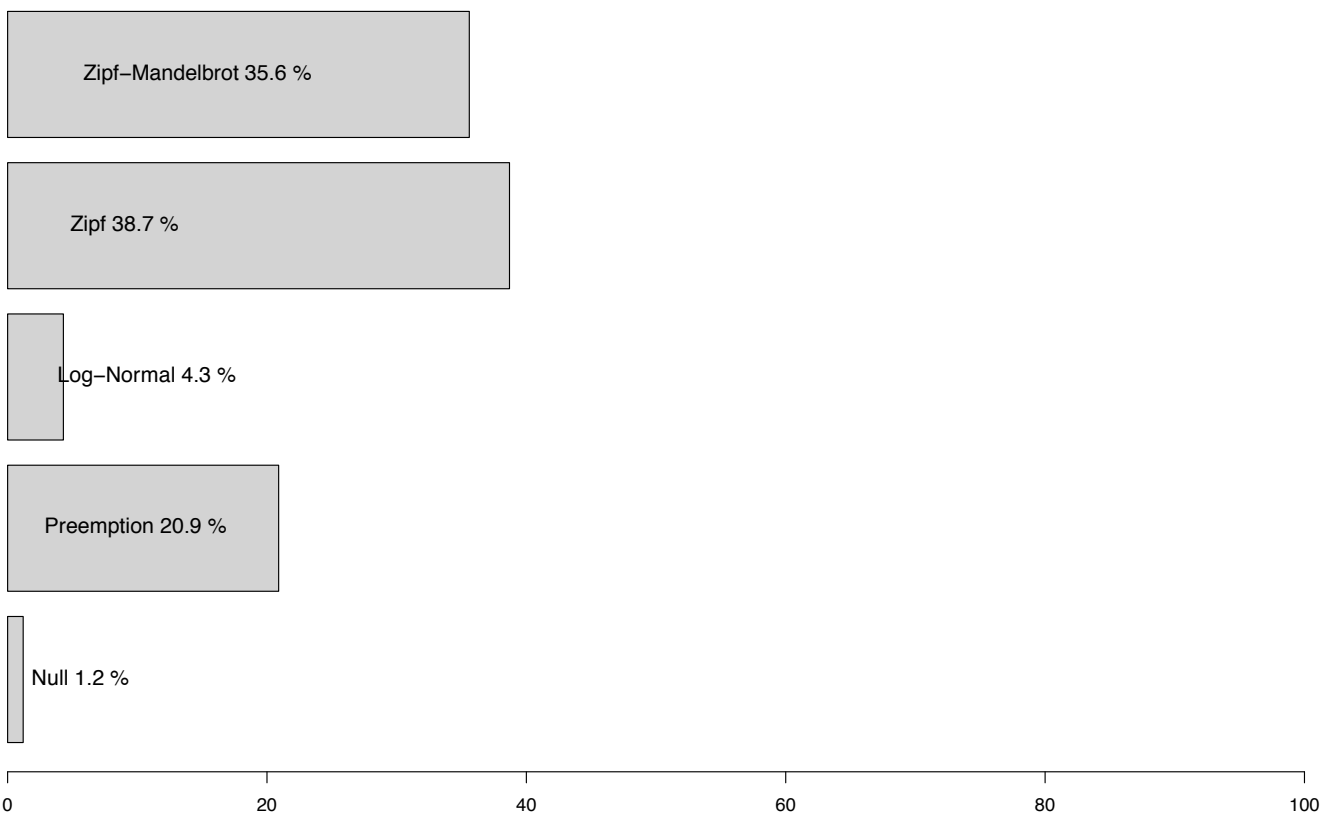
based on 39 replications

RAD models frequency adjusted 9190_CON



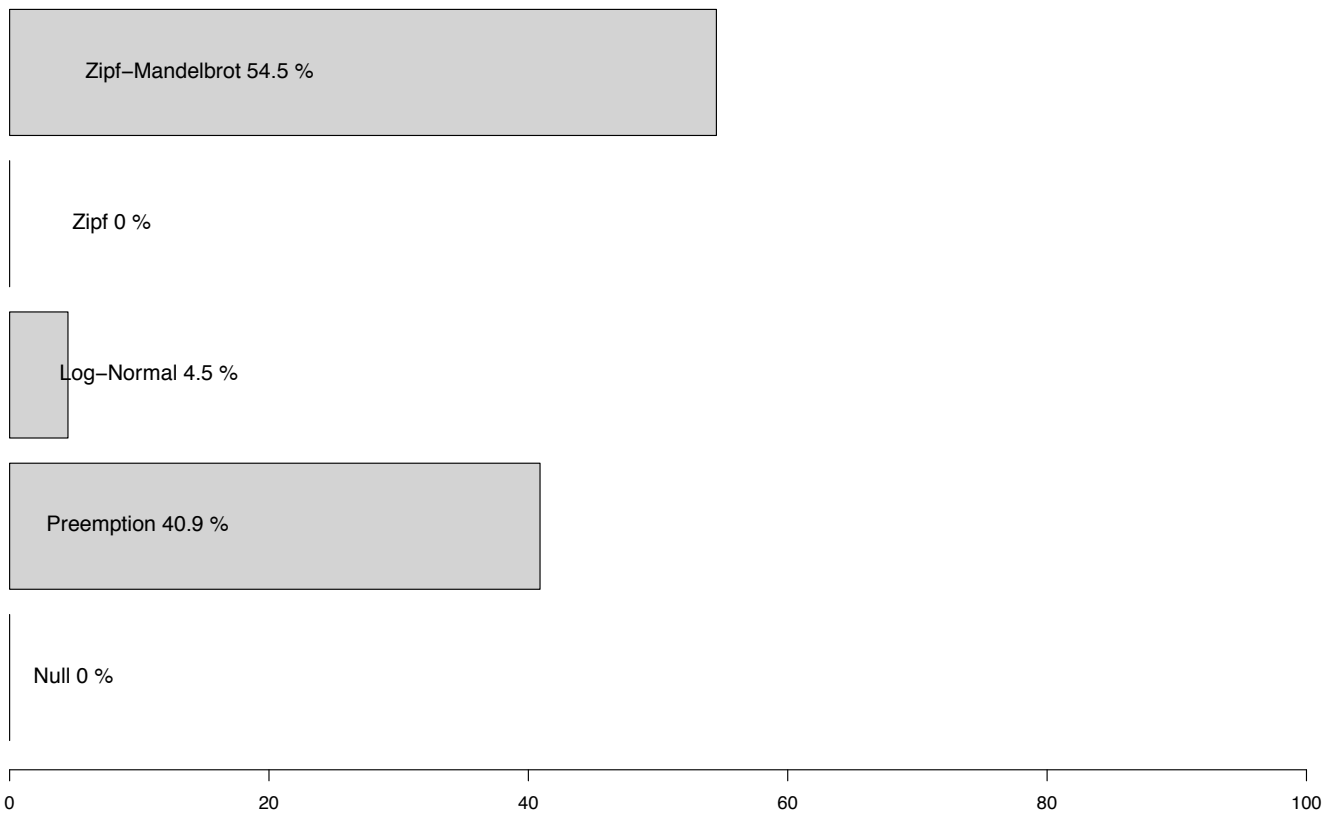
based on 29 replications

RAD models frequency adjusted 9180_CON



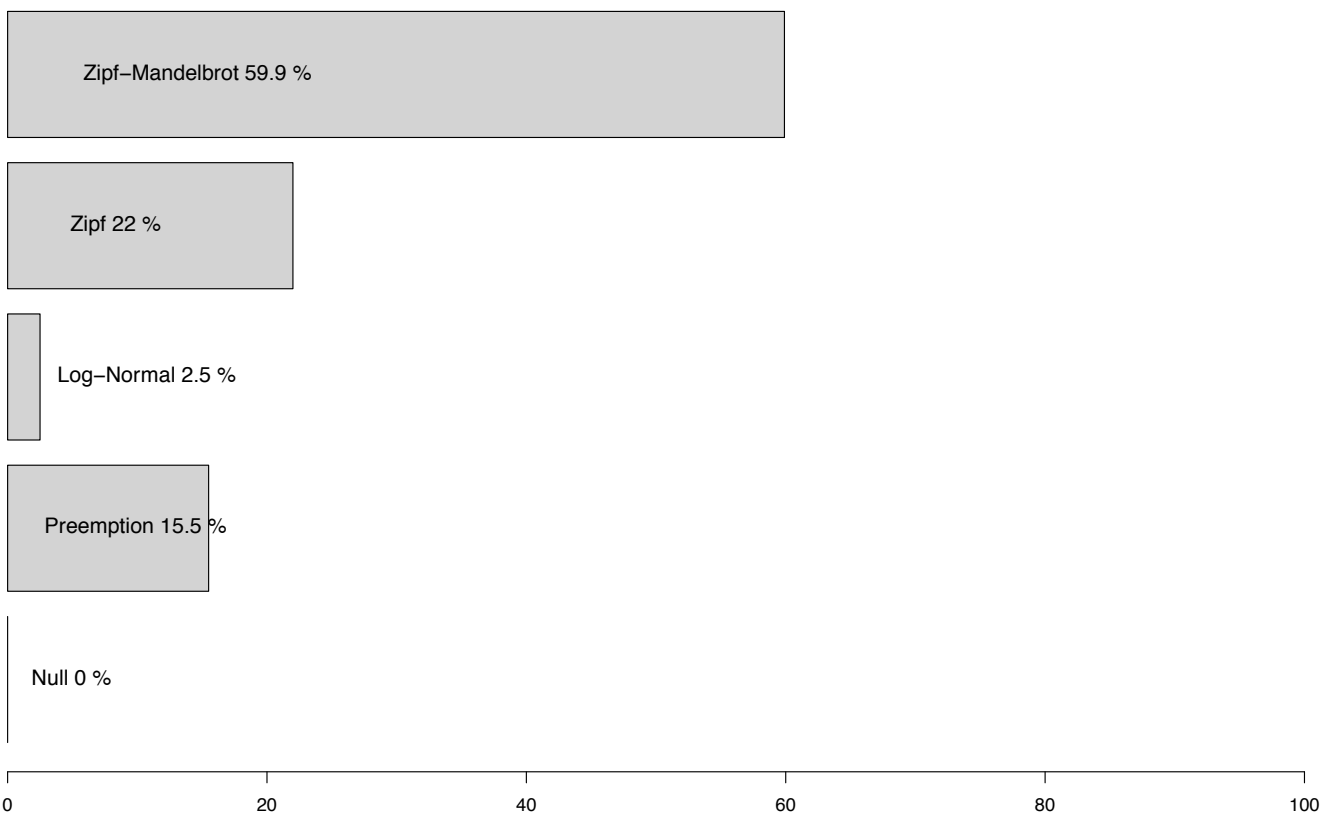
based on 163 replications

RAD models frequency ajusted 9180_ATL



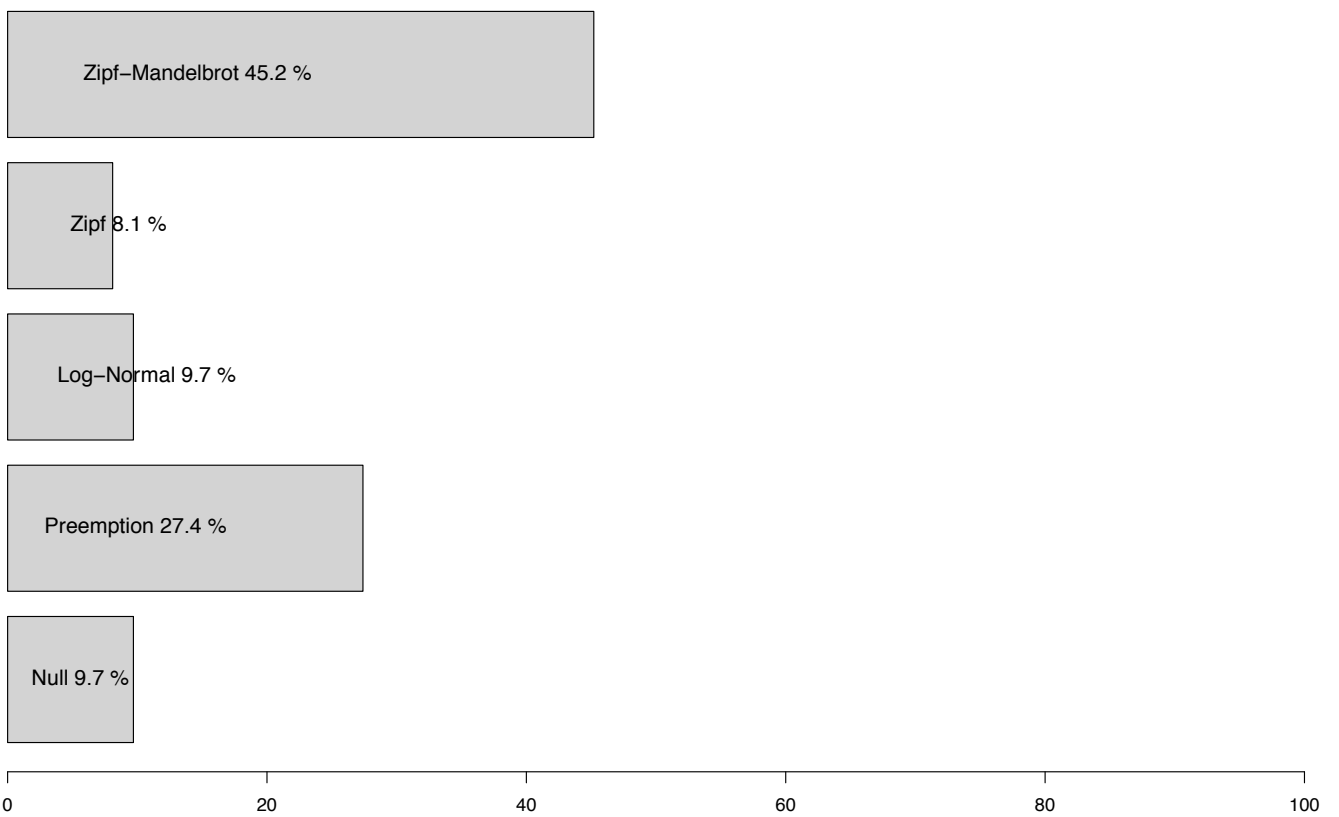
based on 22 replications

RAD models frequency ajusted 9180_ALP



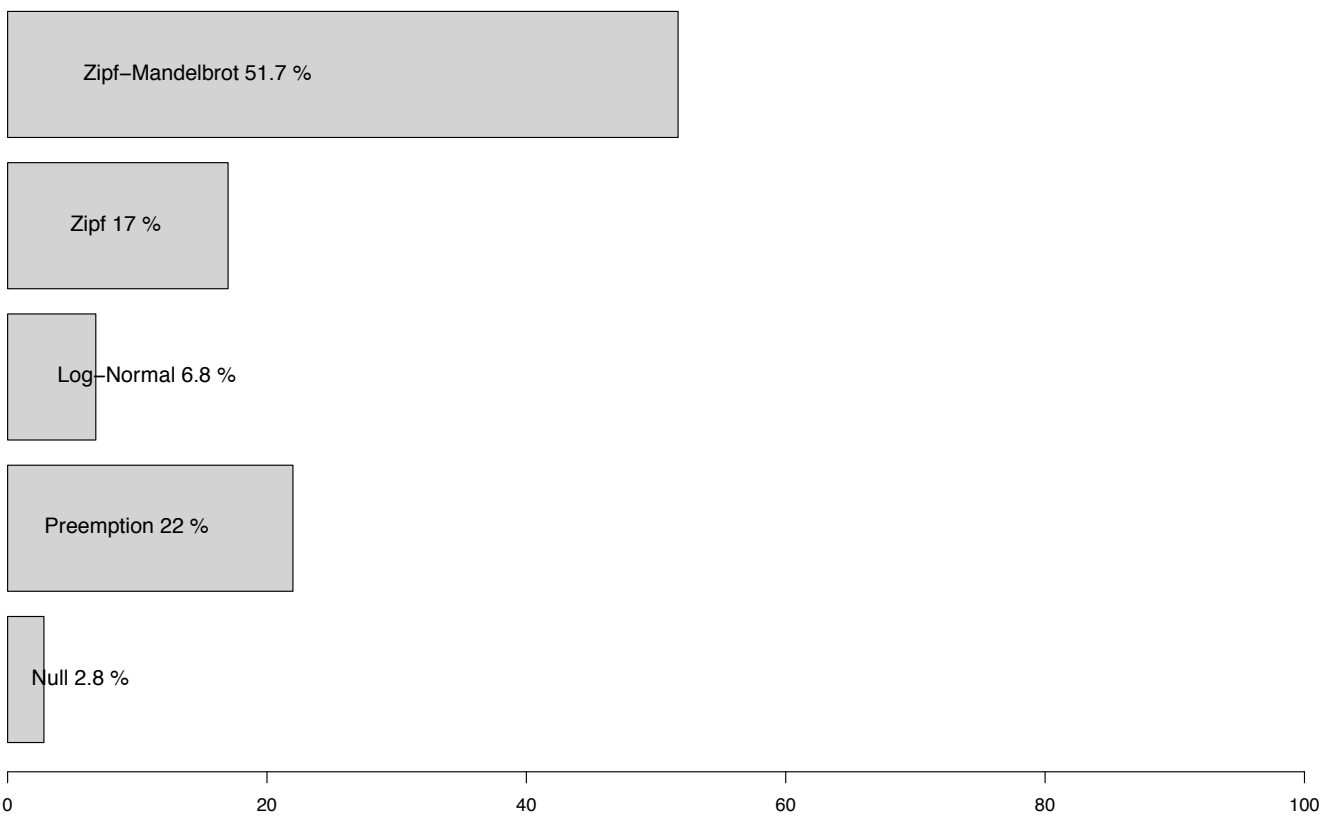
based on 322 replications

RAD models frequency adjusted 9170_CON



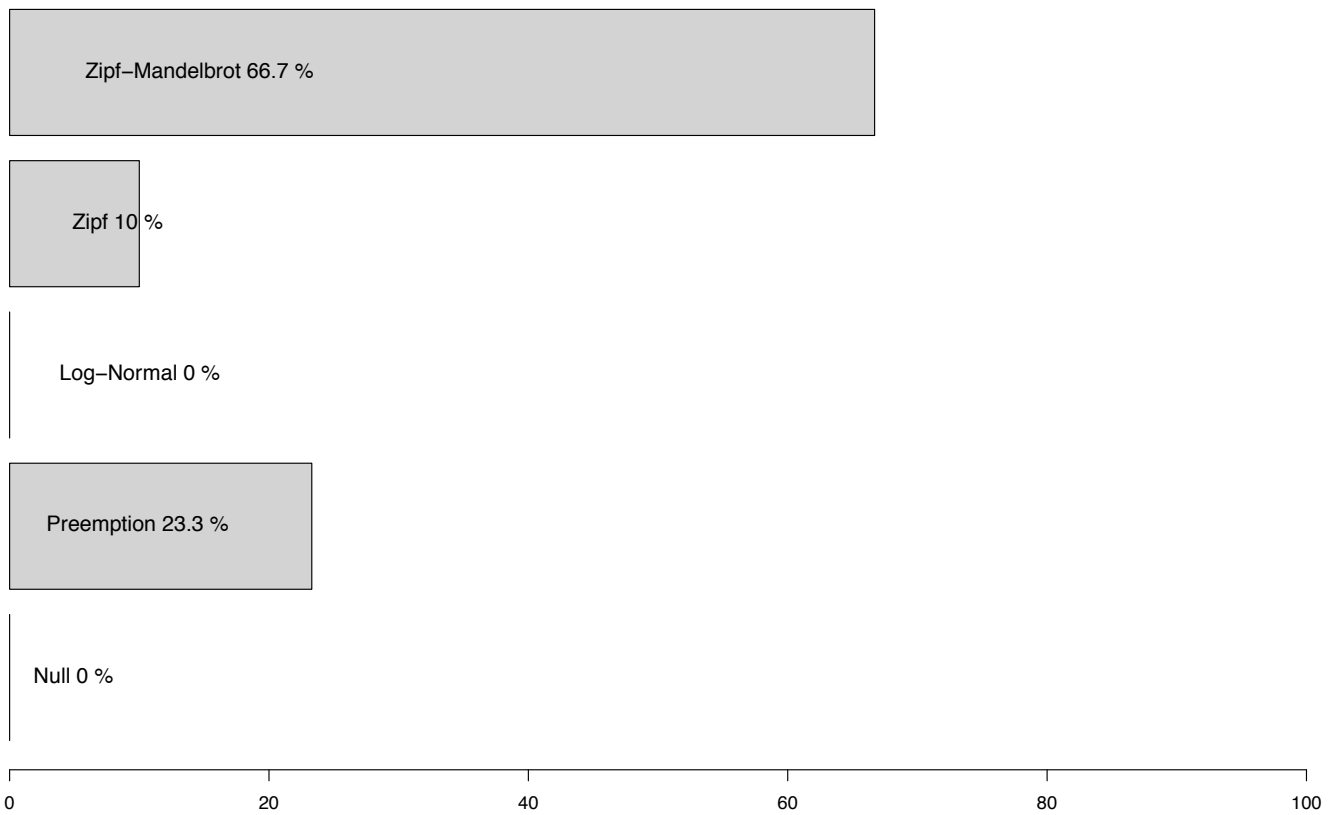
based on 62 replications

RAD models frequency adjusted 9160_CON



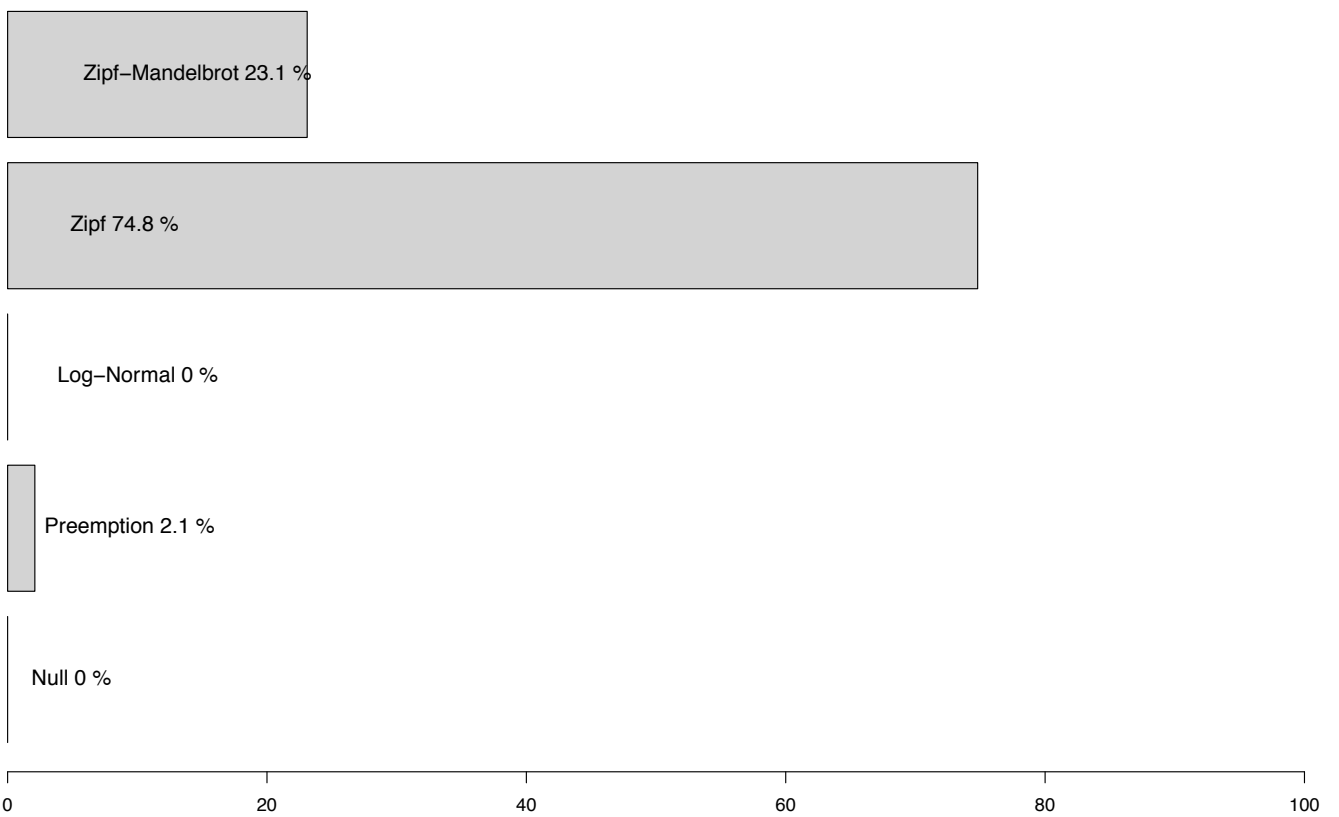
based on 323 replications

RAD models frequency ajusted 9160_ATL



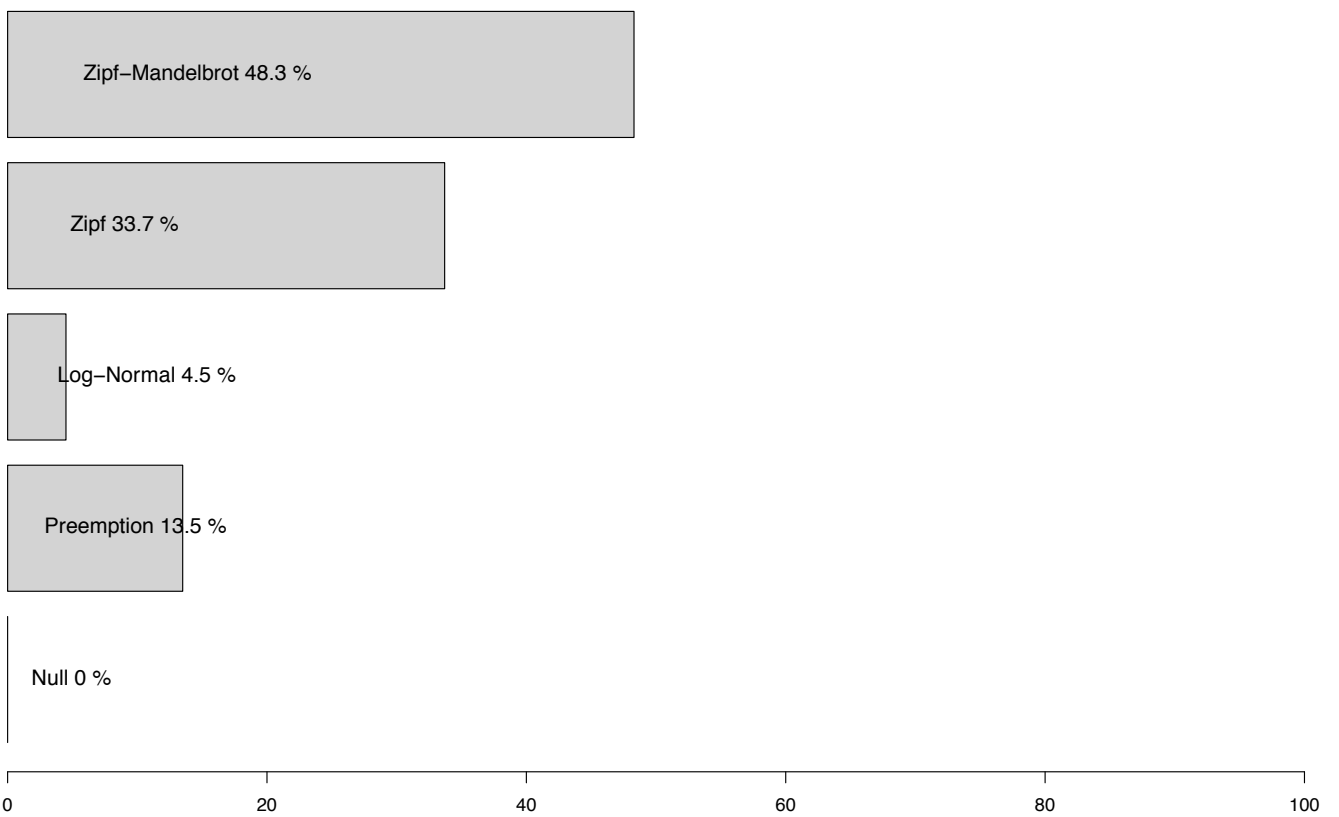
based on 30 replications

RAD models frequency ajusted 9150_MED



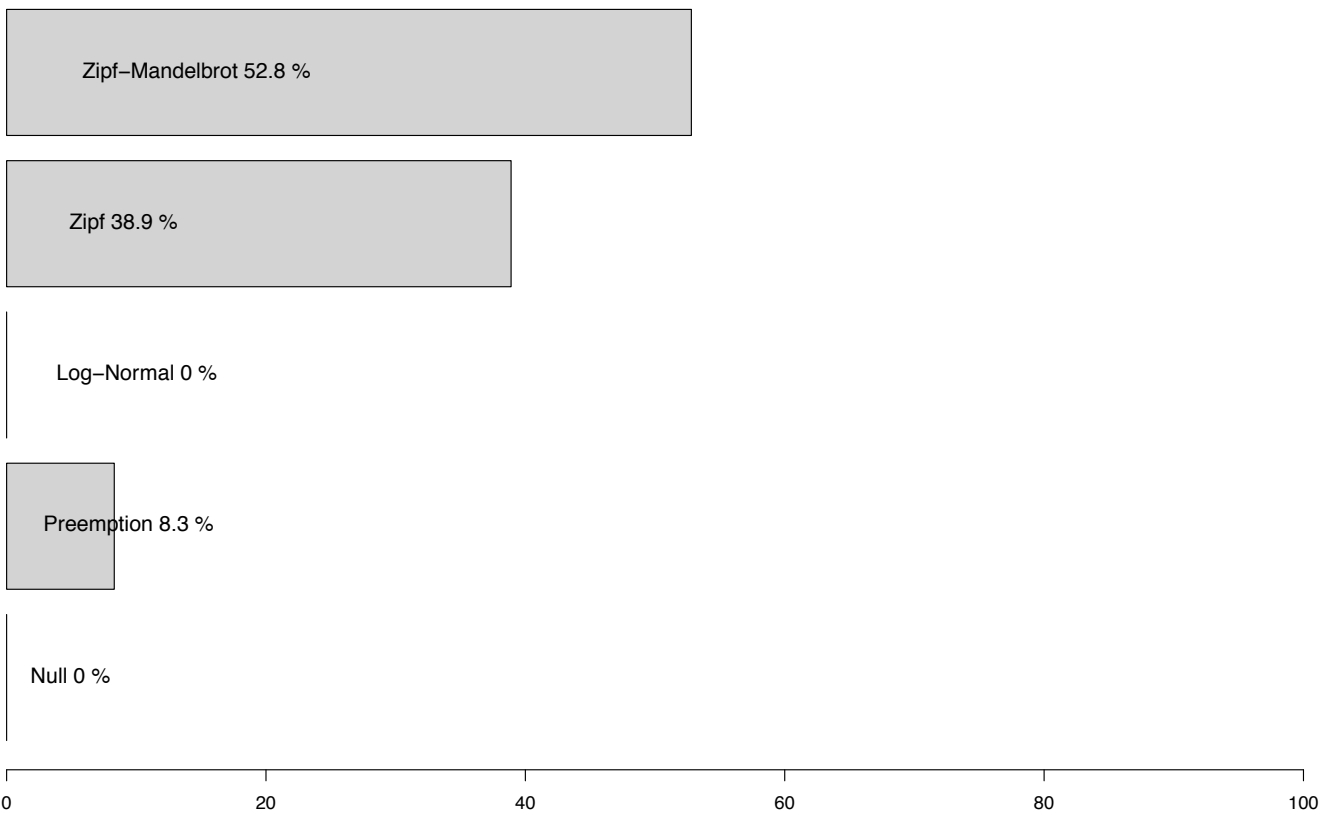
based on 143 replications

RAD models frequency ajusted 9150_CON



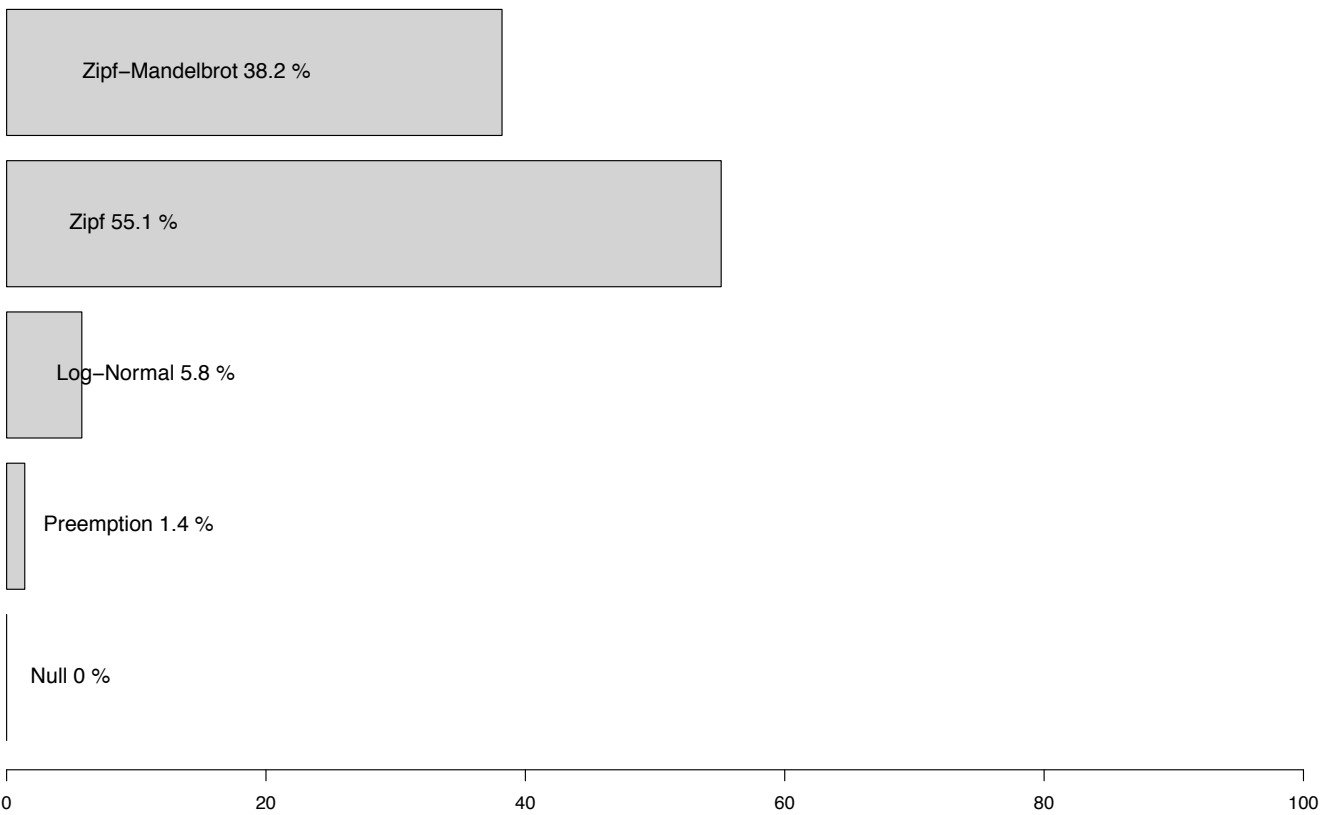
based on 89 replications

RAD models frequency ajusted 9150_ATL



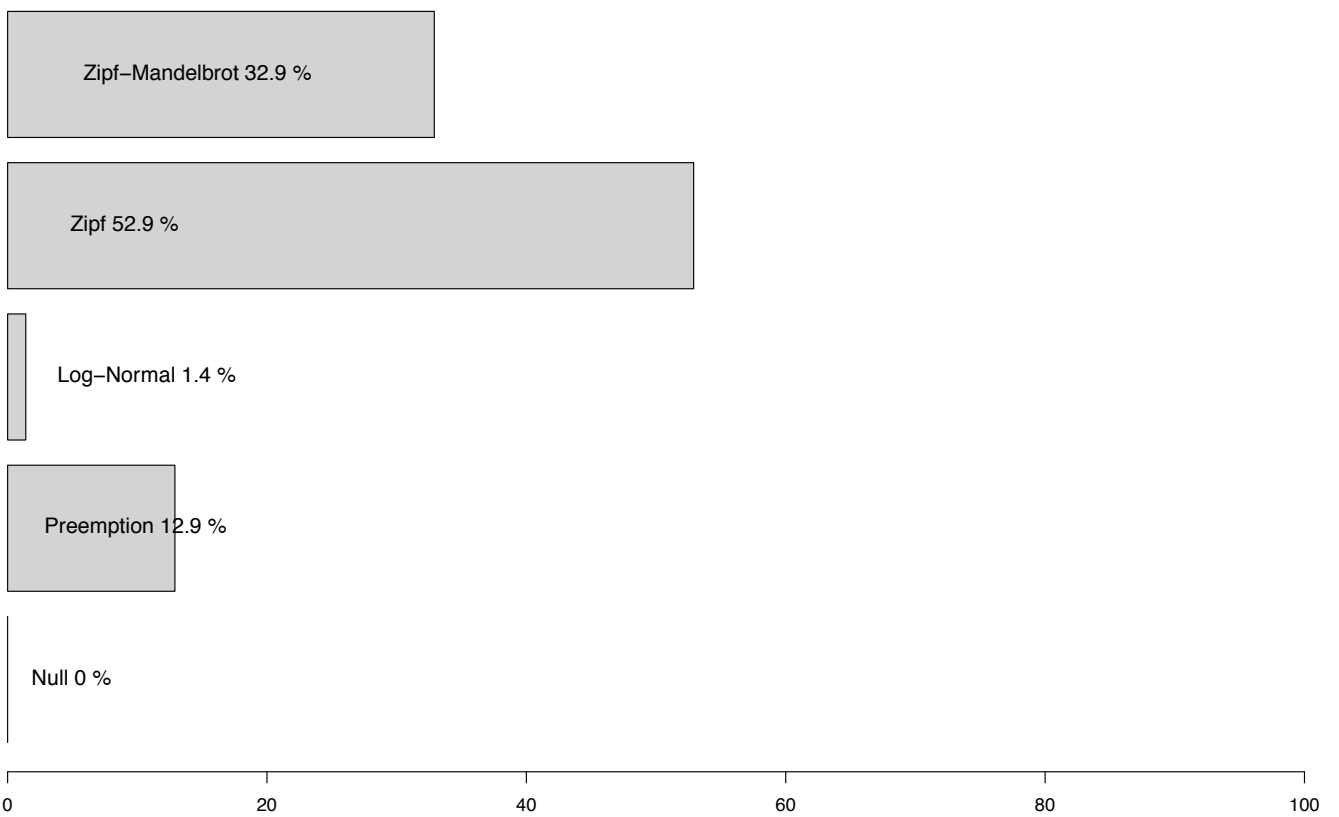
based on 36 replications

RAD models frequency ajusted 9150_ALP



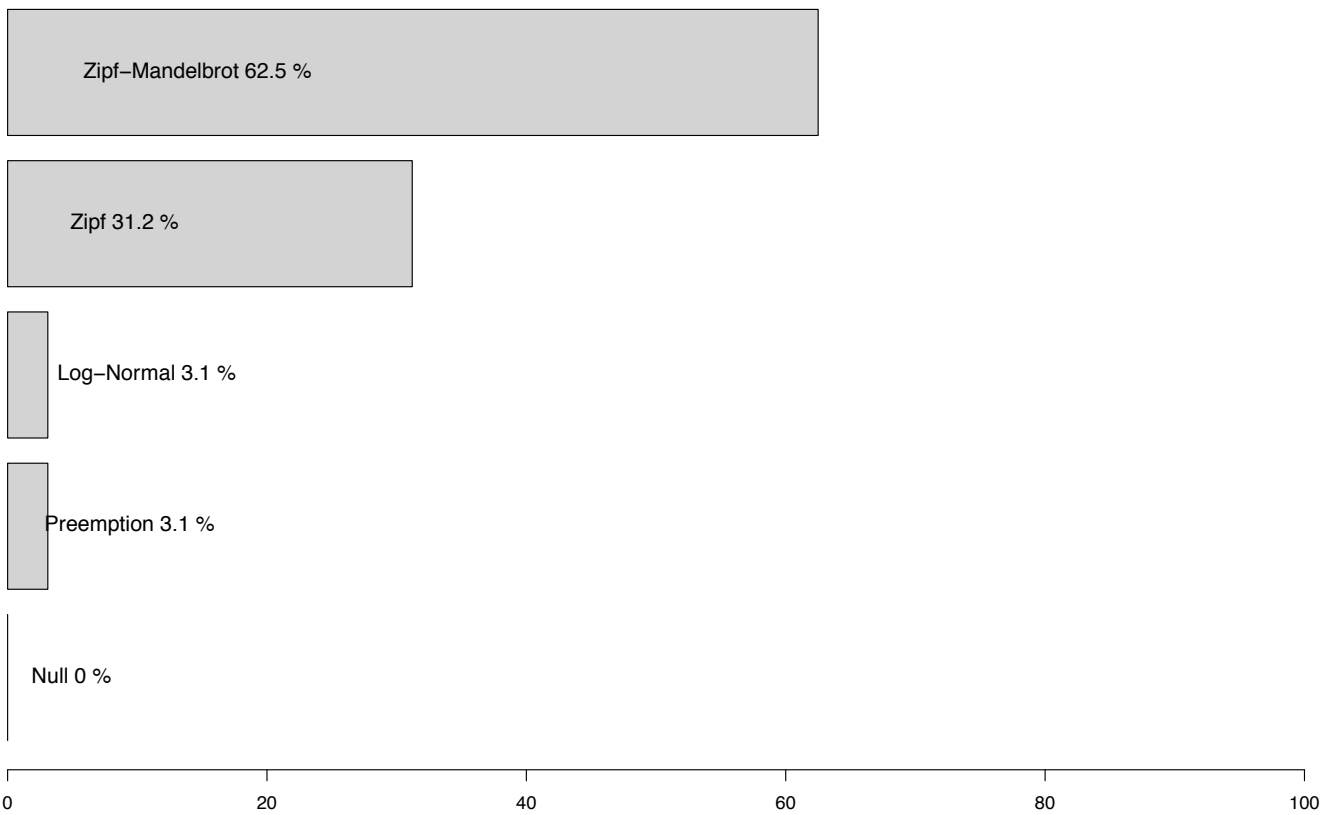
based on 207 replications

RAD models frequency ajusted 9140_CON



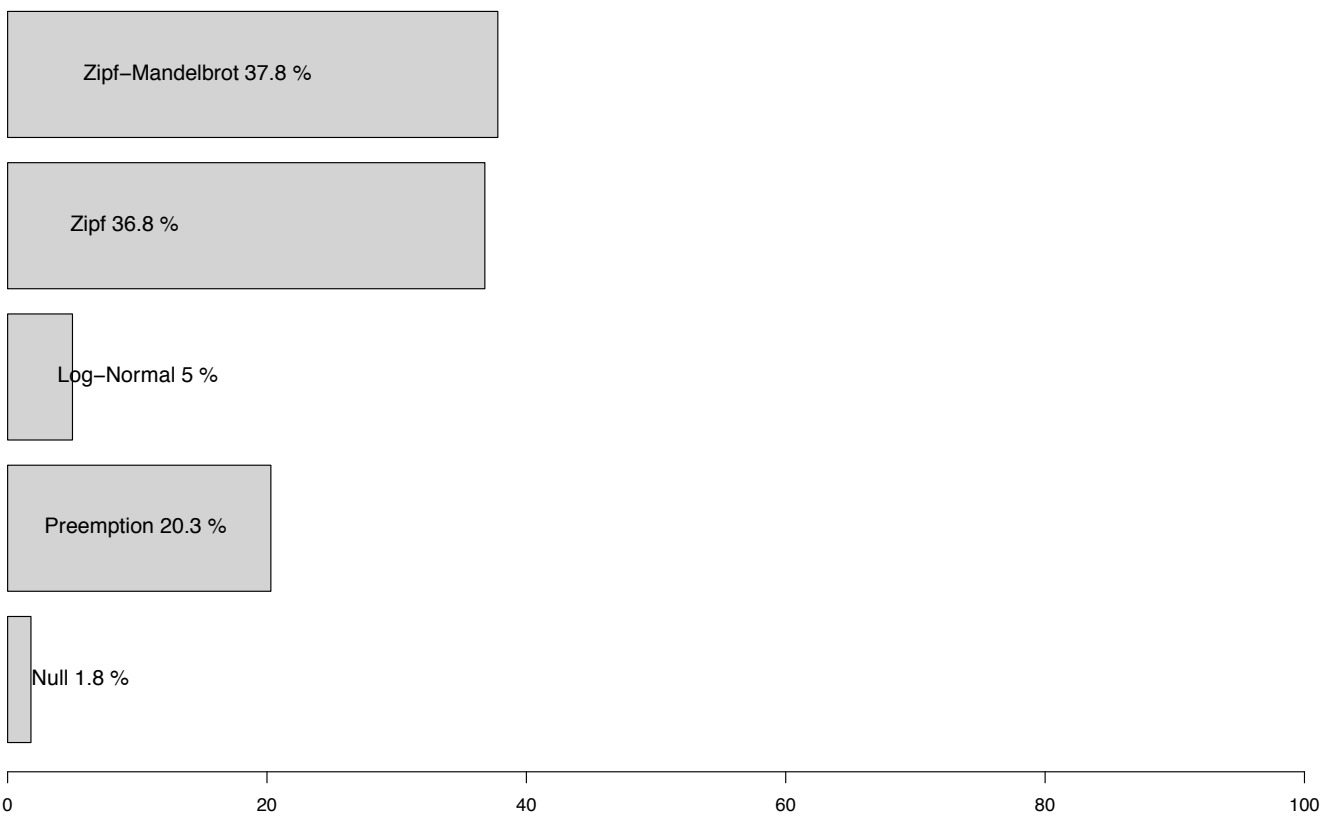
based on 70 replications

RAD models frequency ajusted 9140_ALP



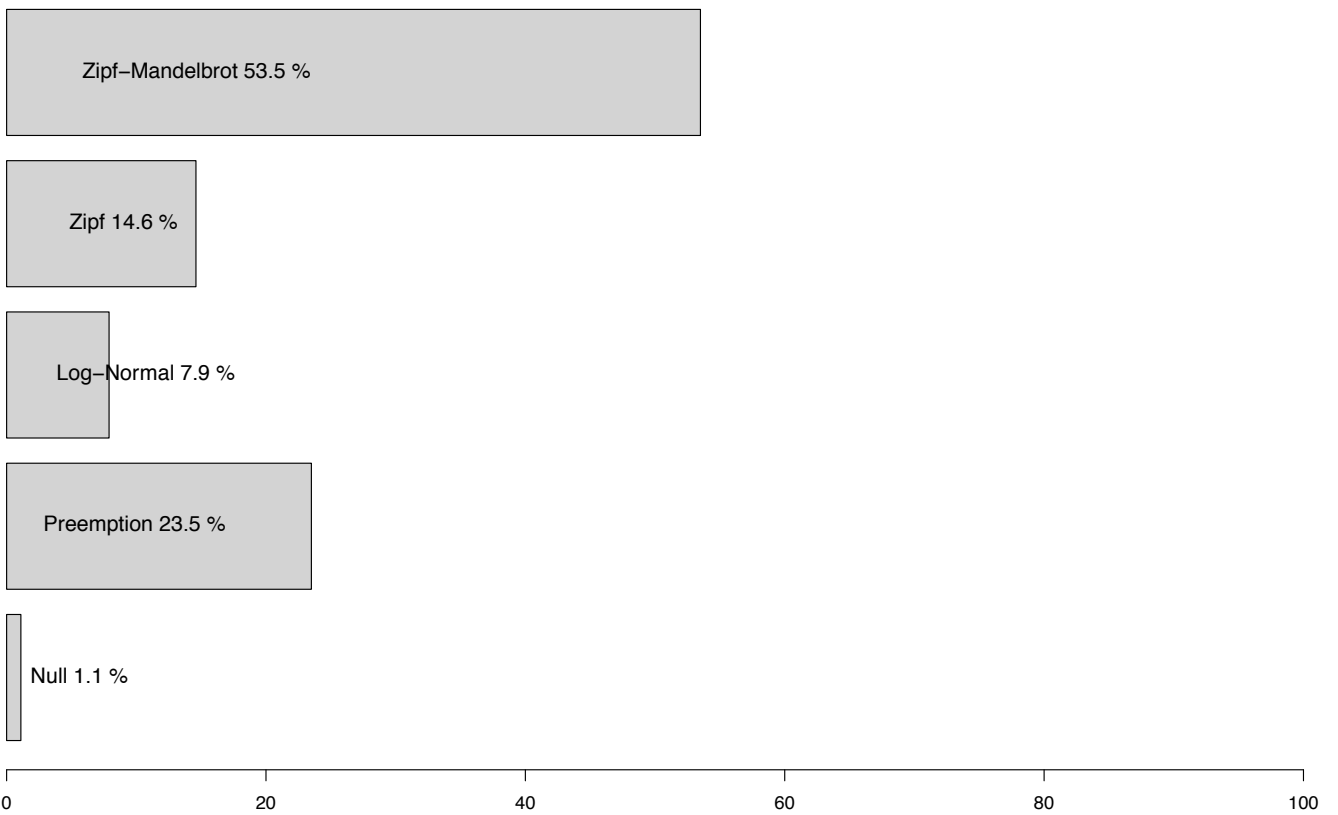
based on 32 replications

RAD models frequency adjusted 9130_CON



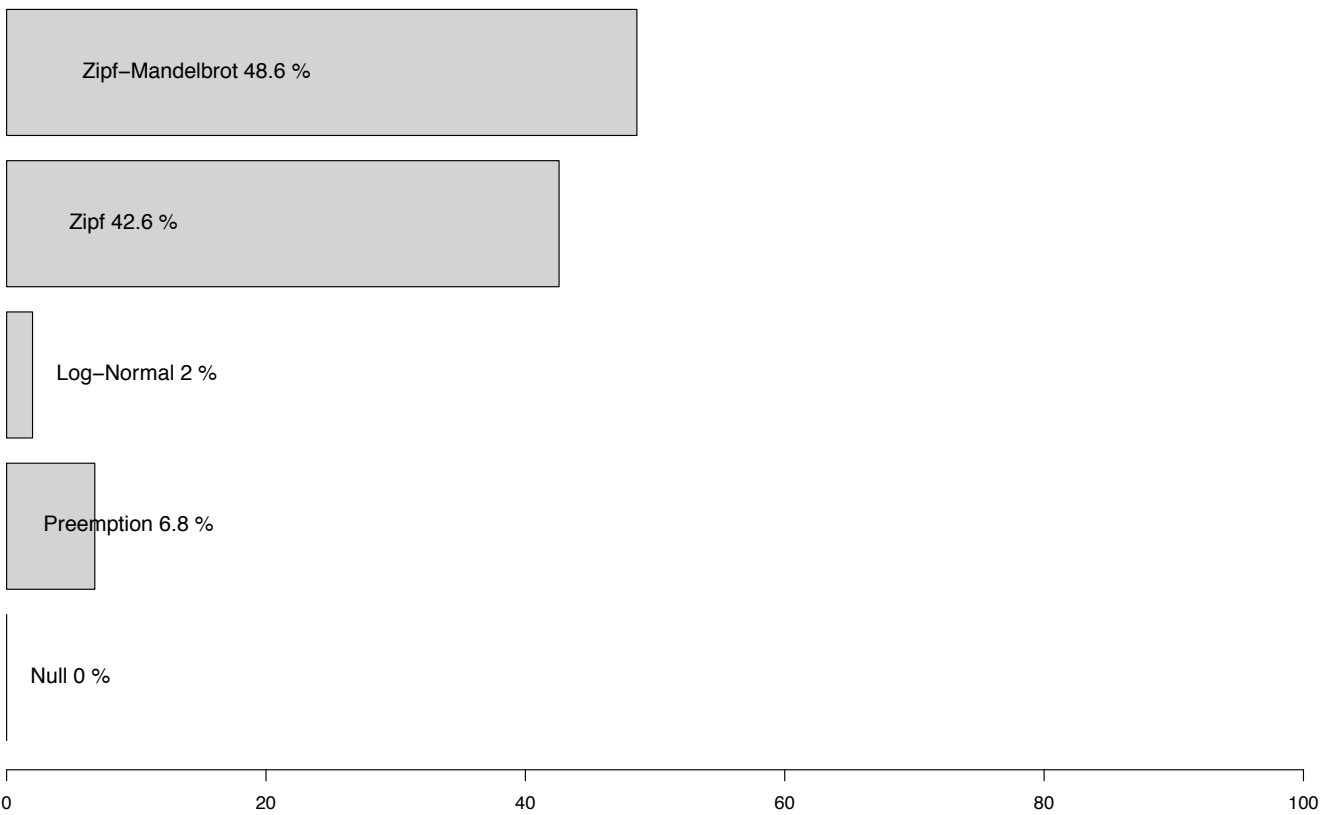
based on 1515 replications

RAD models frequency ajusted 9130_ATL



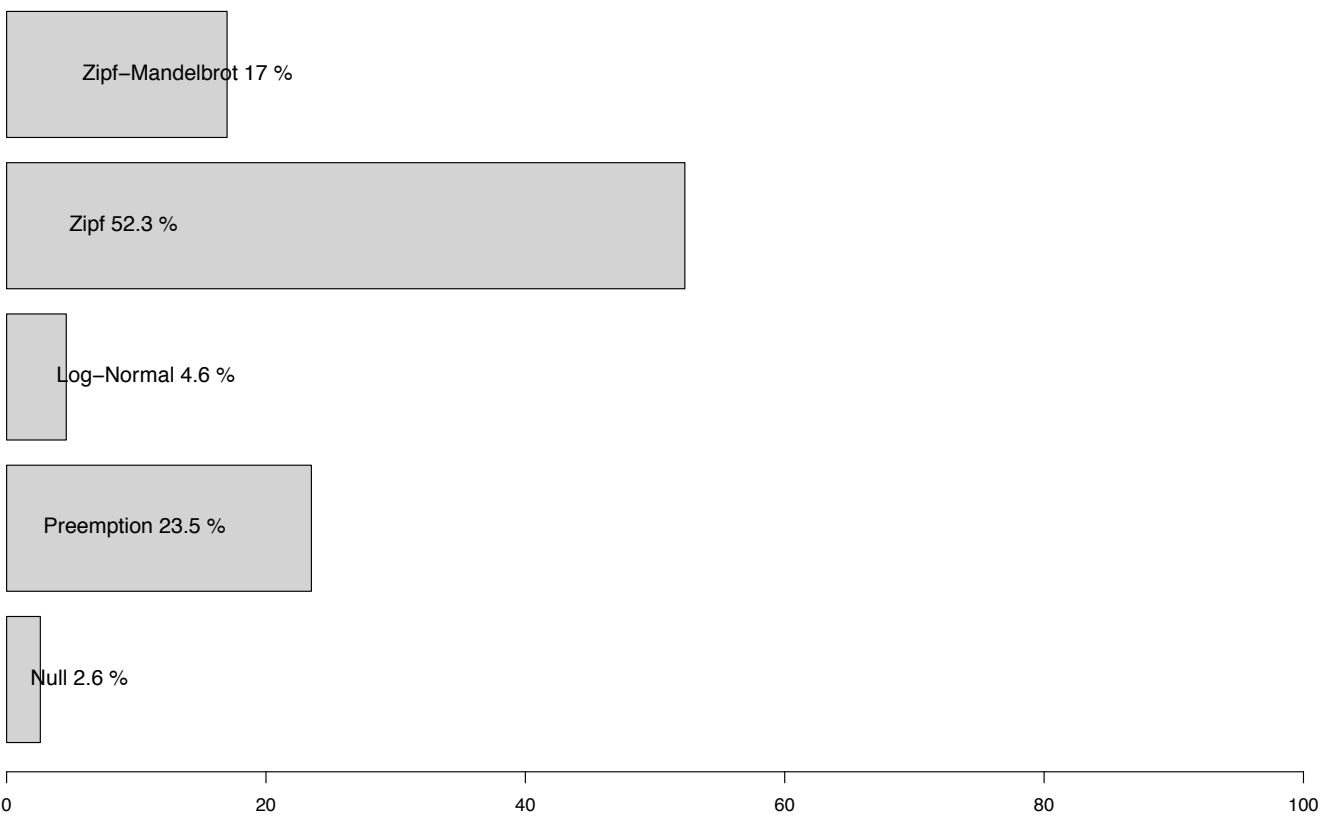
based on 656 replications

RAD models frequency ajusted 9130_ALP



based on 148 replications

RAD models frequency ajusted 9120_CON



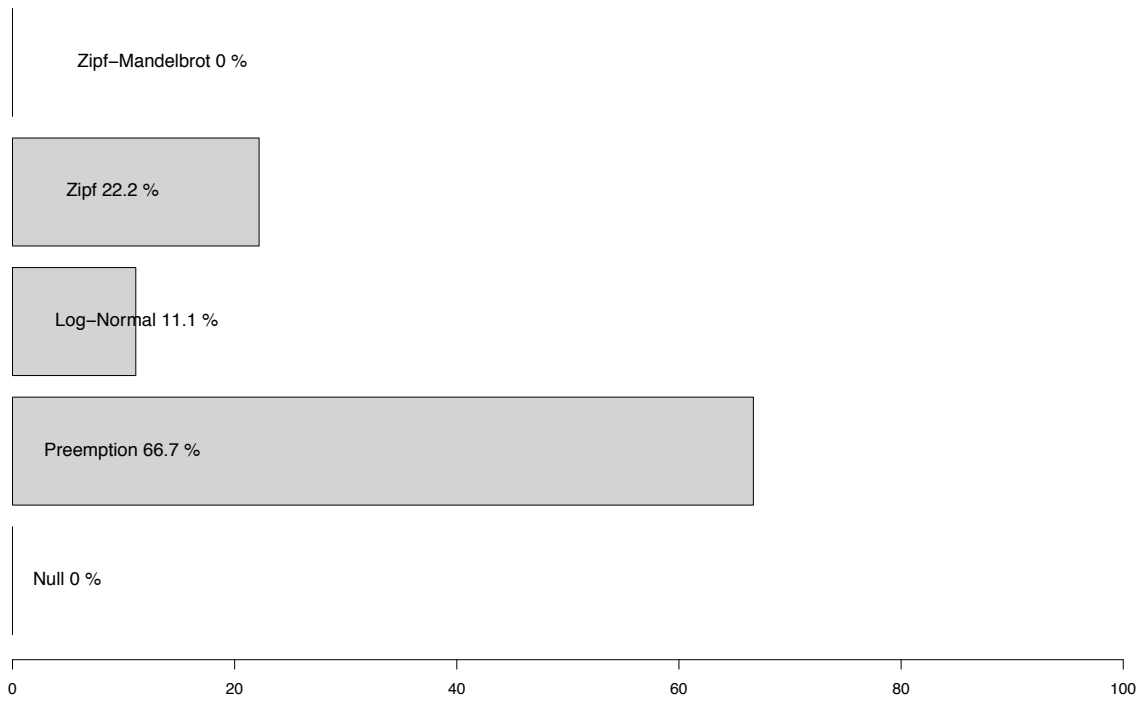
based on 306 replications

Annexe K

Fréquence des modèles de distribution d'abondance par habitat générique et par domaine biogéographique (échelle de Van der Maareel)

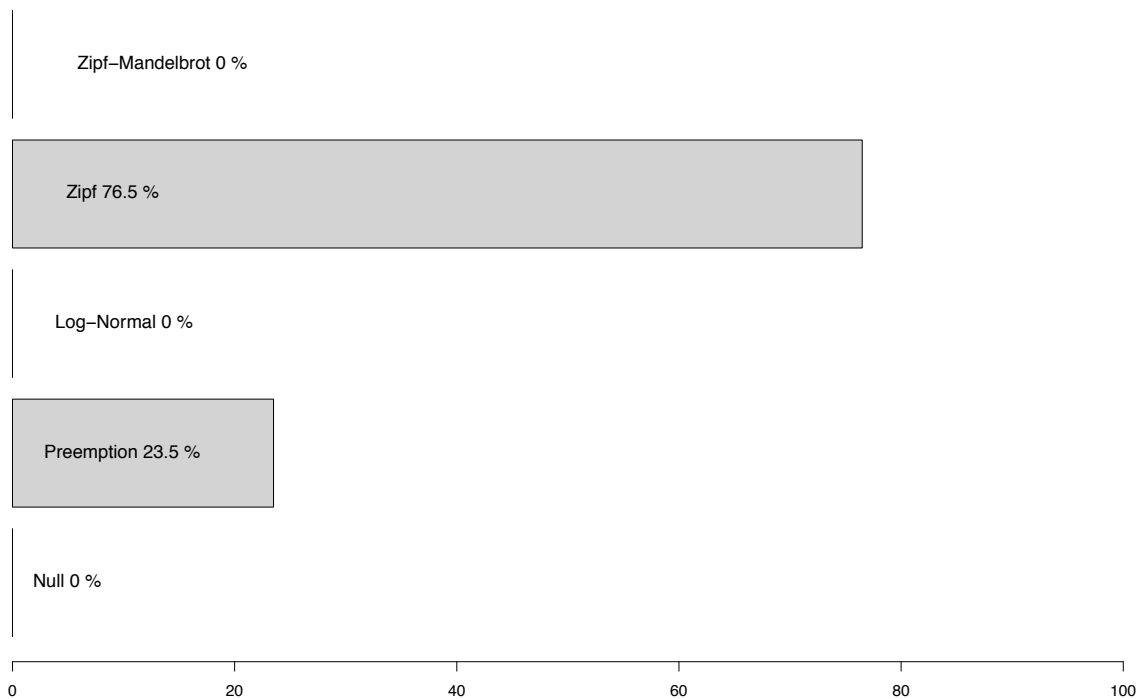
K.1 A l'échelle des communautés

RAD models frequency ajusted 91D0_CON



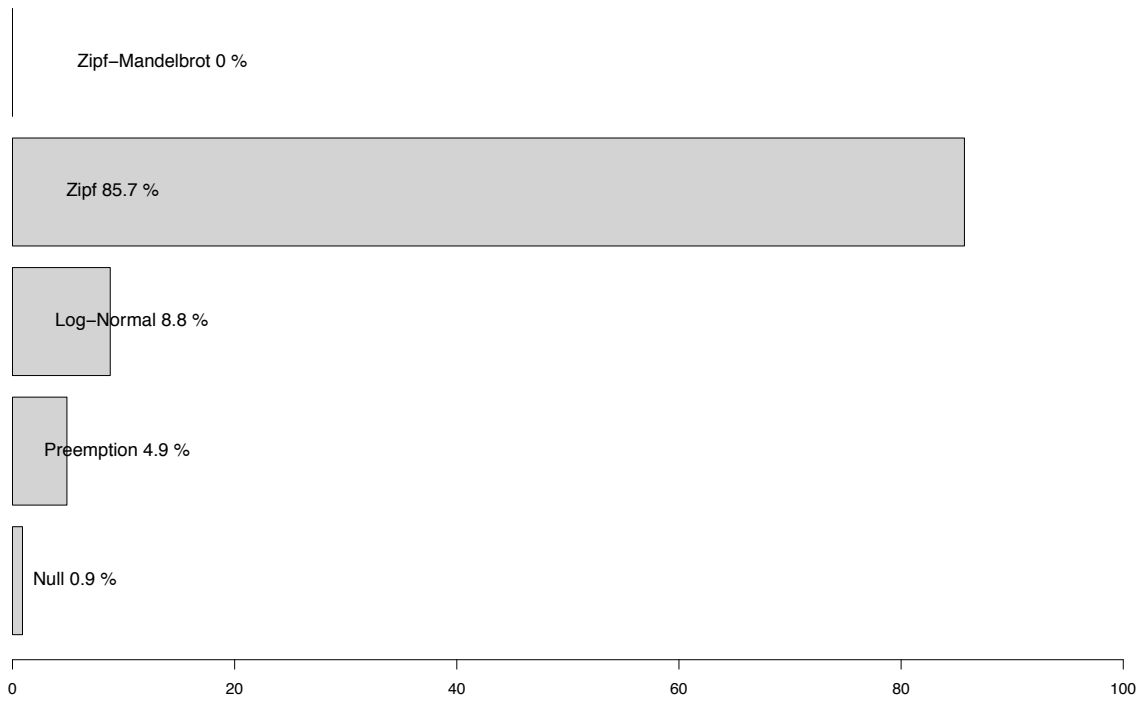
based on 36 replications

RAD models frequency ajusted 9430_CON



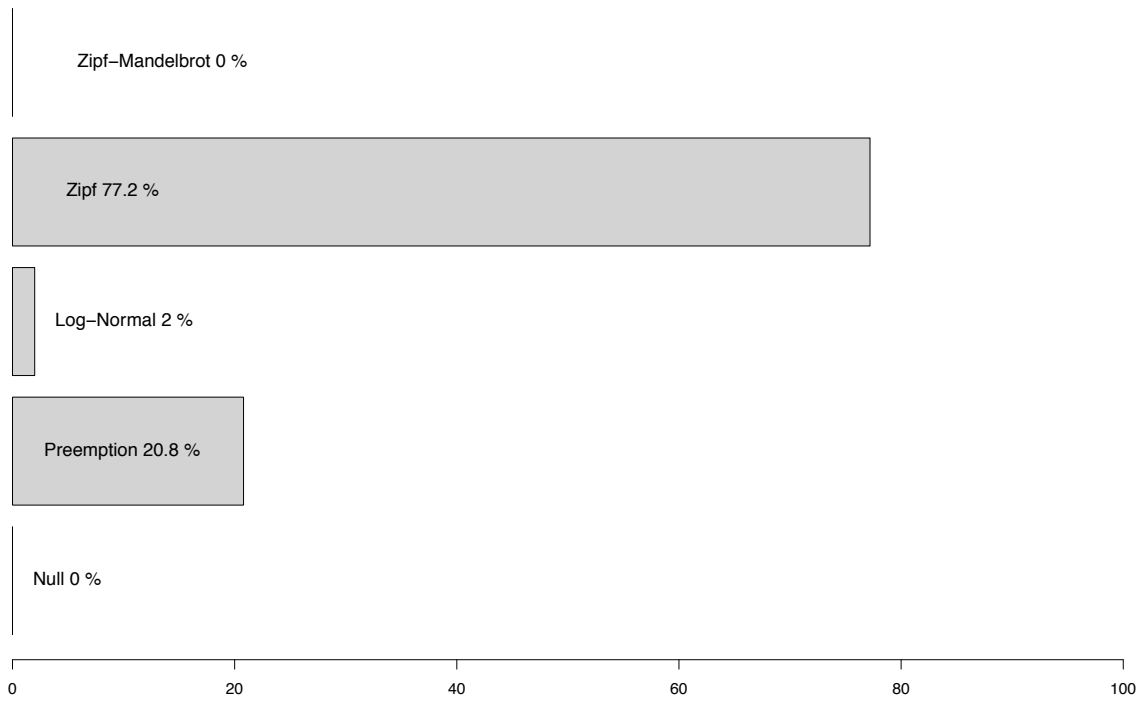
based on 17 plots

RAD models frequency ajusted 9430_ALP



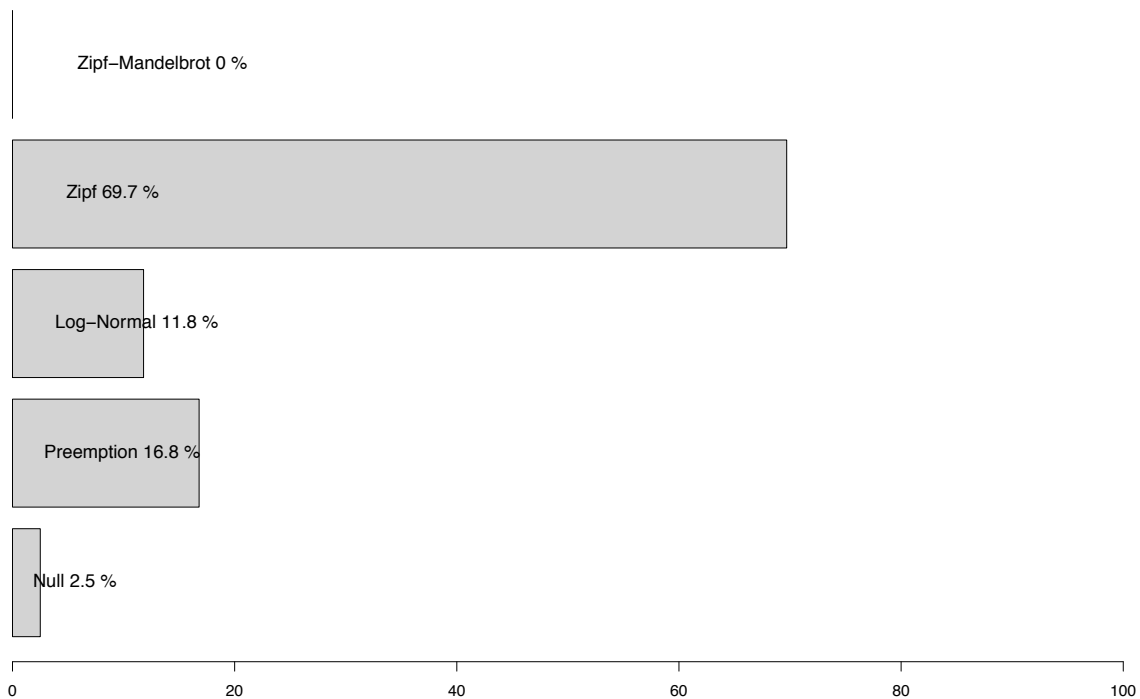
based on 329 plots

RAD models frequency ajusted 9420_ALP



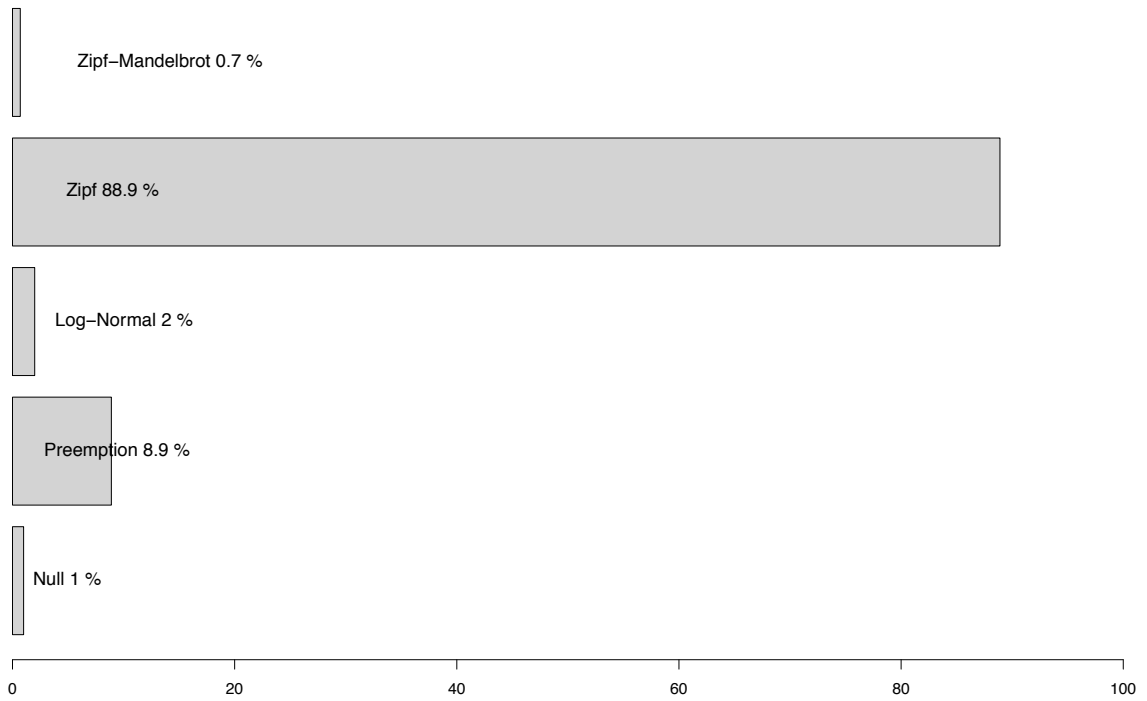
based on 101 plots

RAD models frequency ajusted 9410_CON



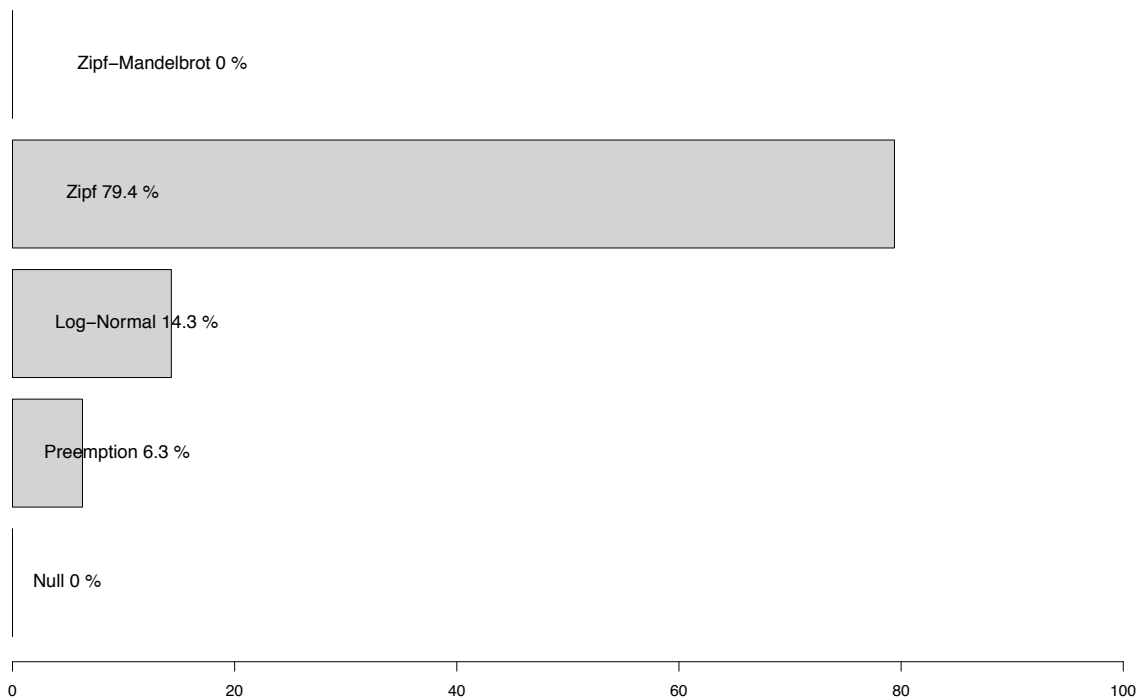
based on 119 plots

RAD models frequency ajusted 9410_ALP



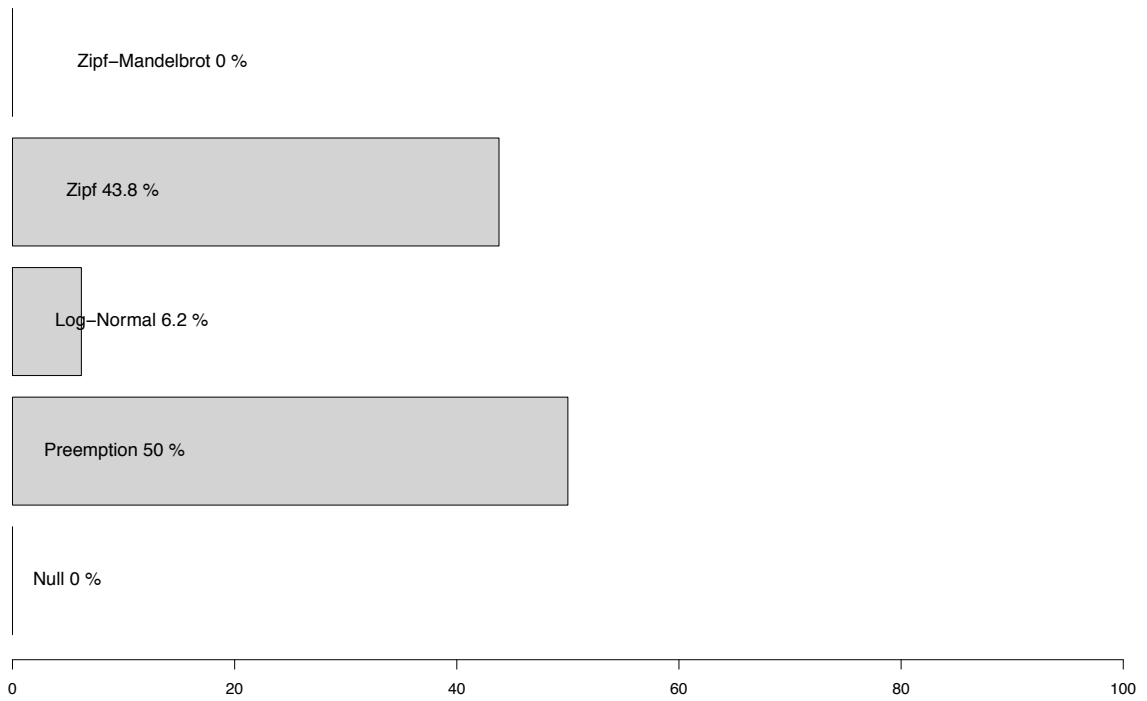
based on 305 plots

RAD models frequency ajusted 9340_MED



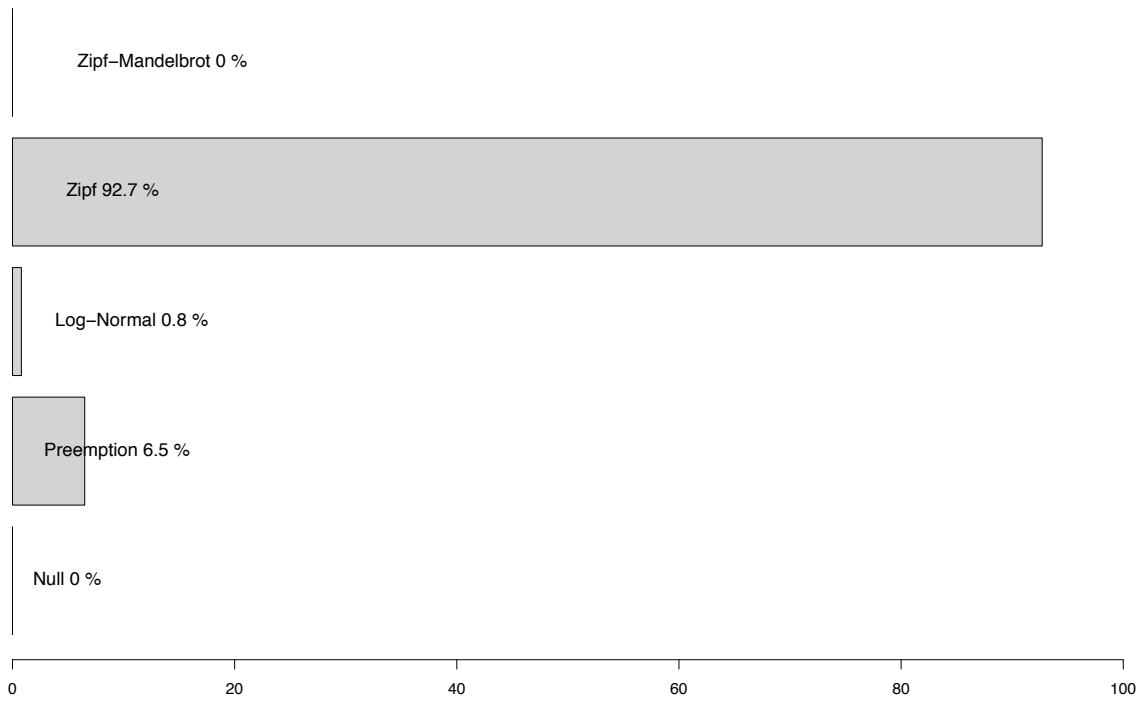
based on 63 plots

RAD models frequency ajusted 9340_ATL



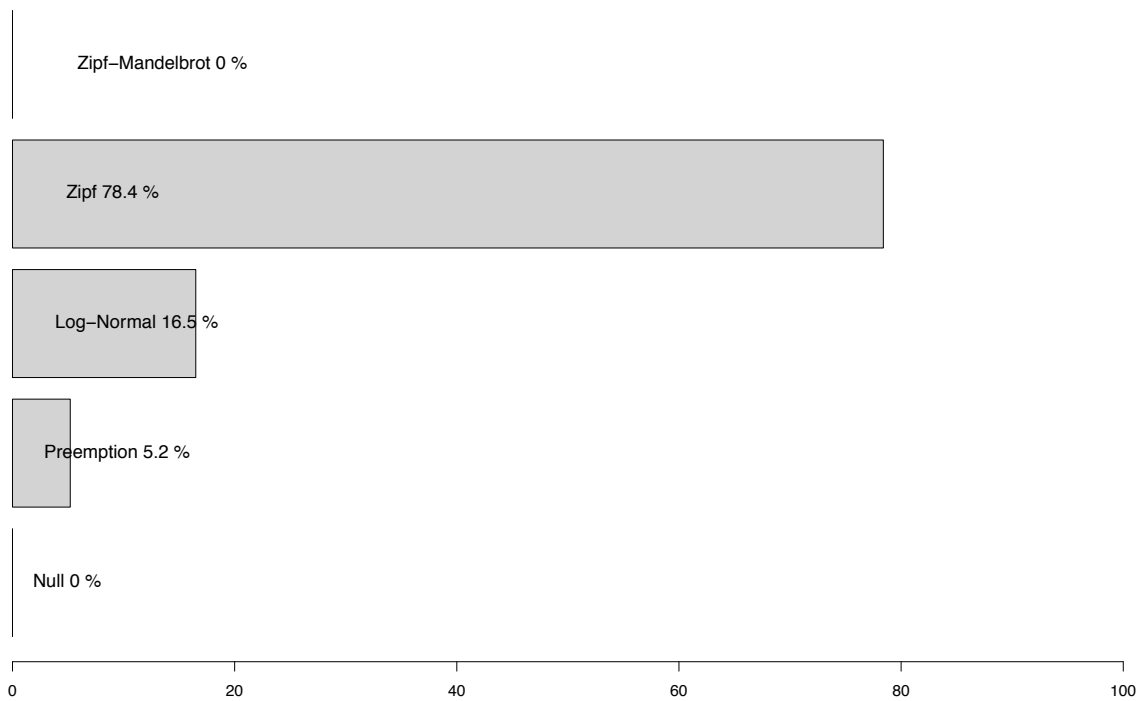
based on 32 plots

RAD models frequency ajusted 92A0_MED



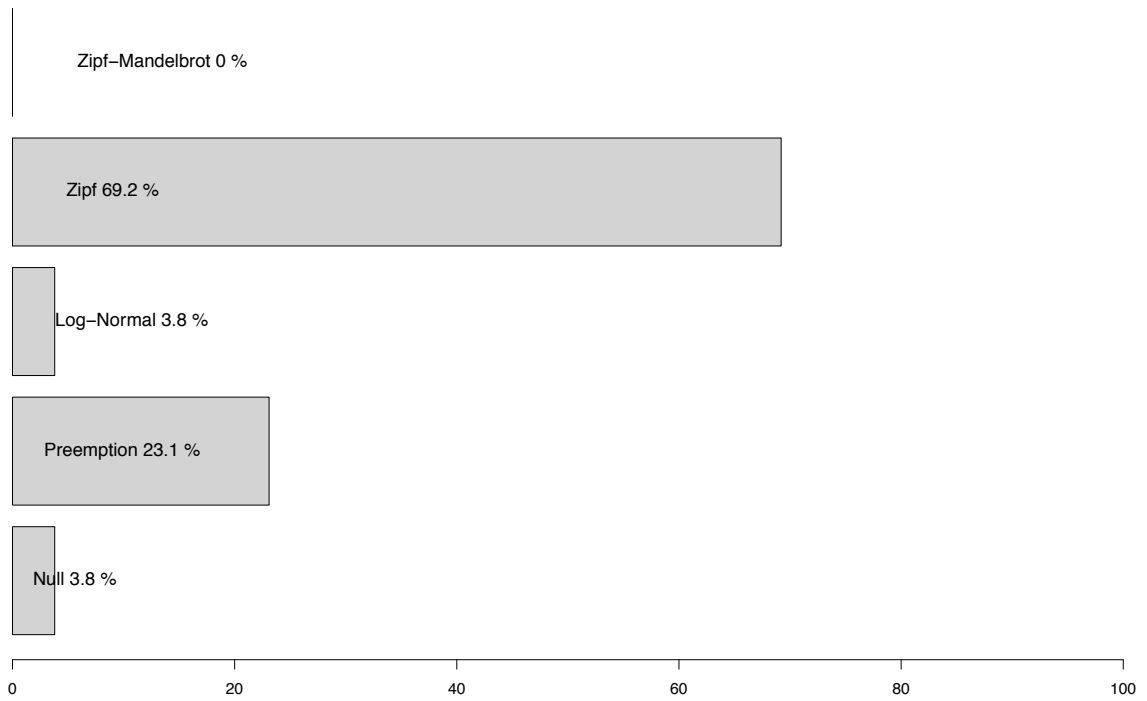
based on 123 plots

RAD models frequency ajusted 9260_MED



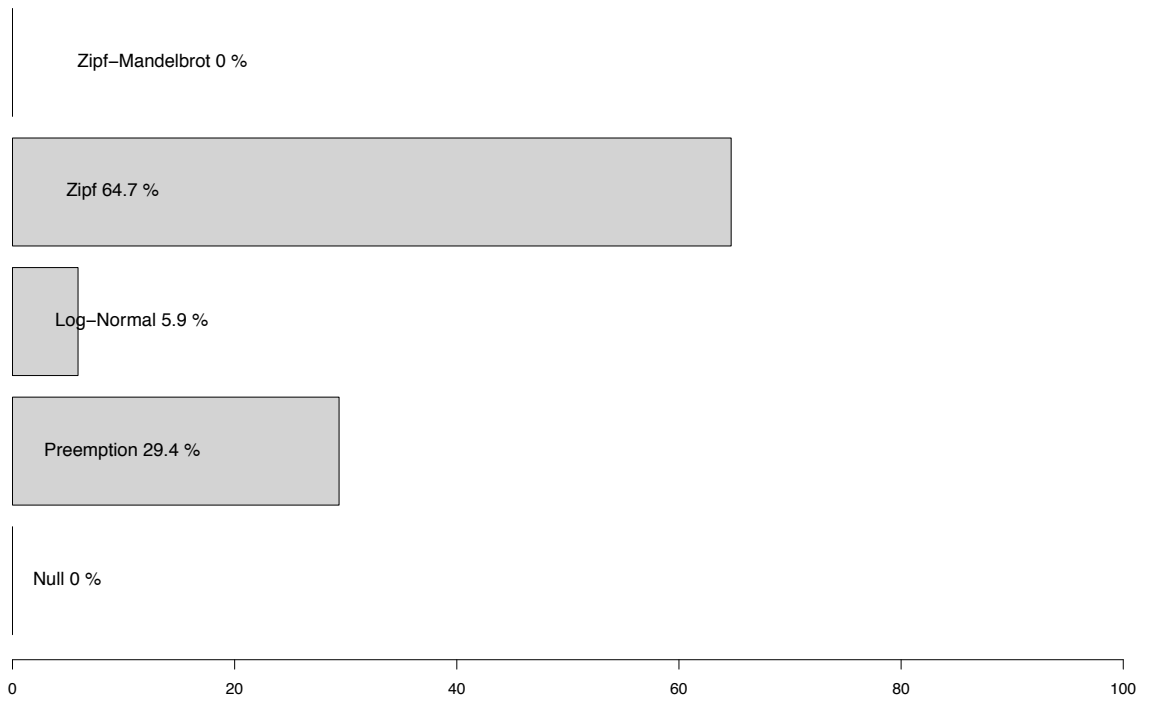
based on 97 plots

RAD models frequency ajusted 9260_CON



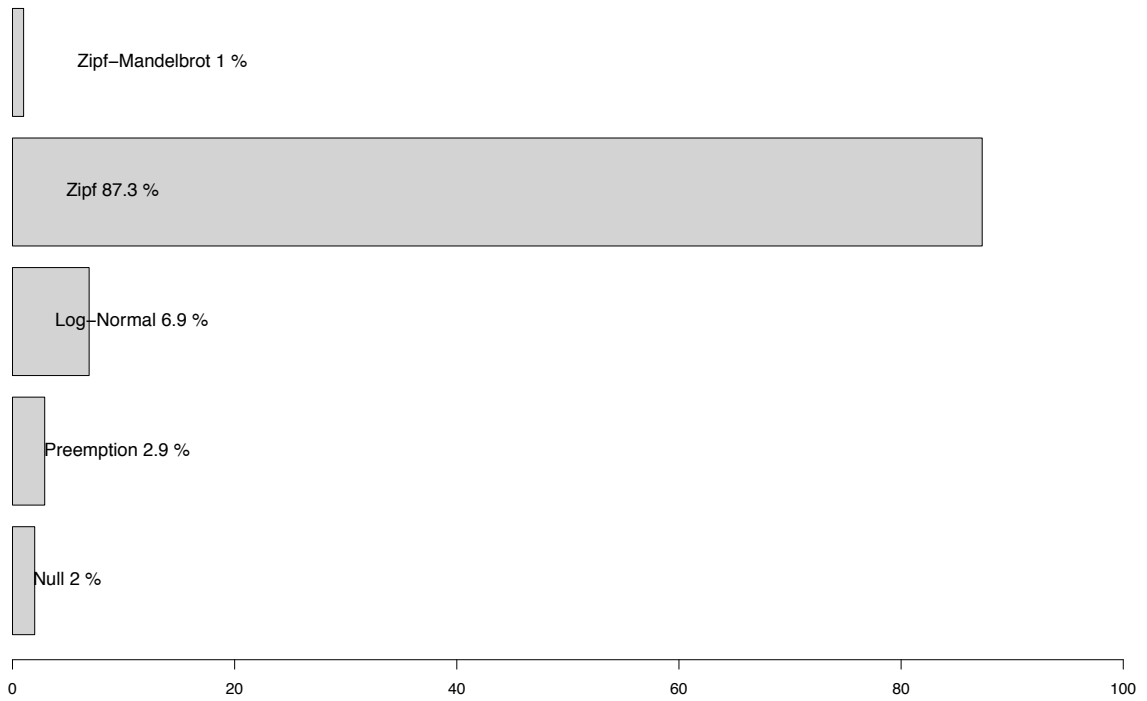
based on 78 plots

RAD models frequency ajusted 9260_ATL



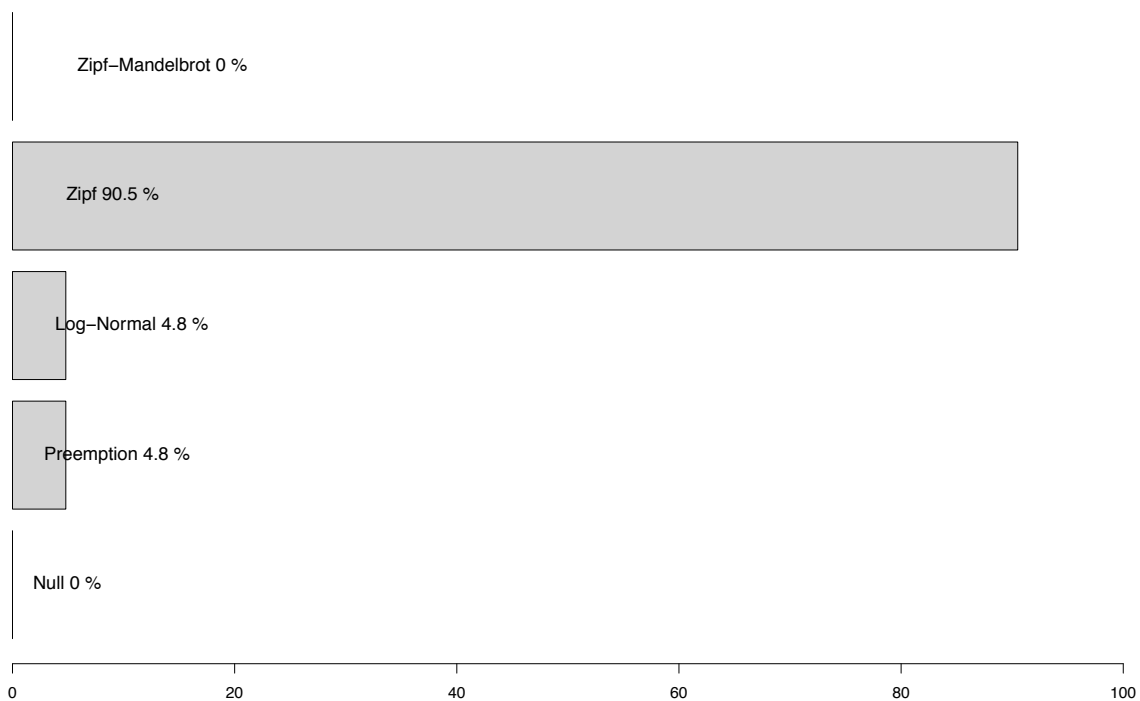
based on 17 plots

RAD models frequency ajusted 9260_ALP



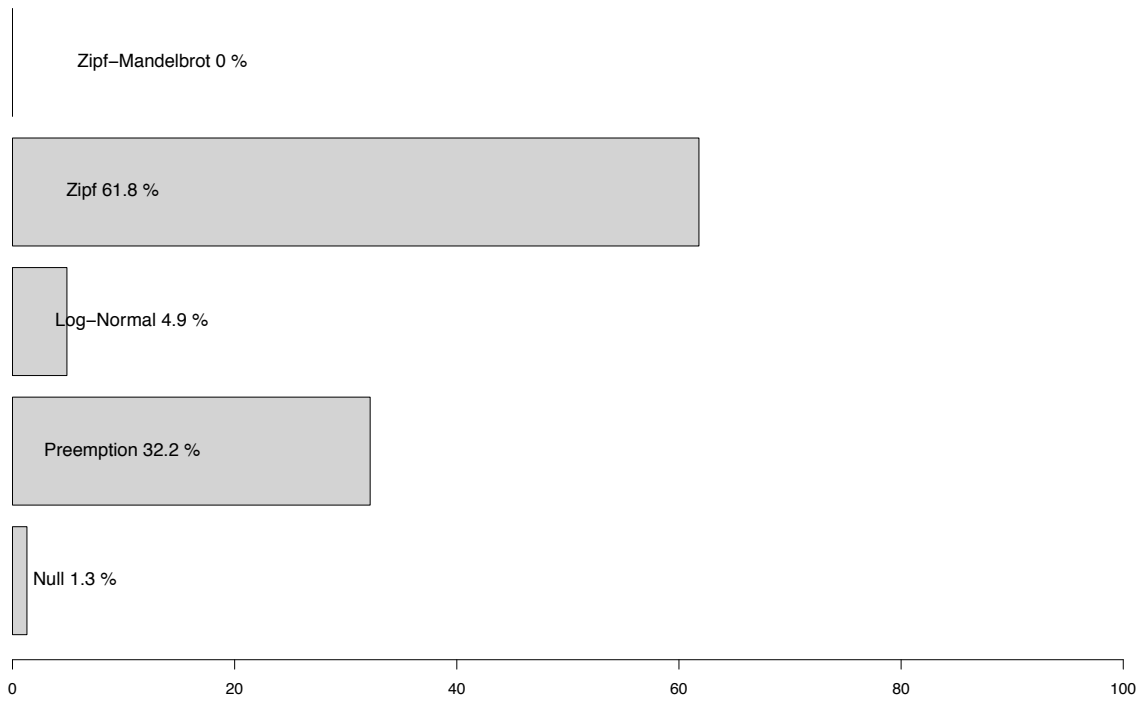
based on 102 plots

RAD models frequency ajusted 9230_MED



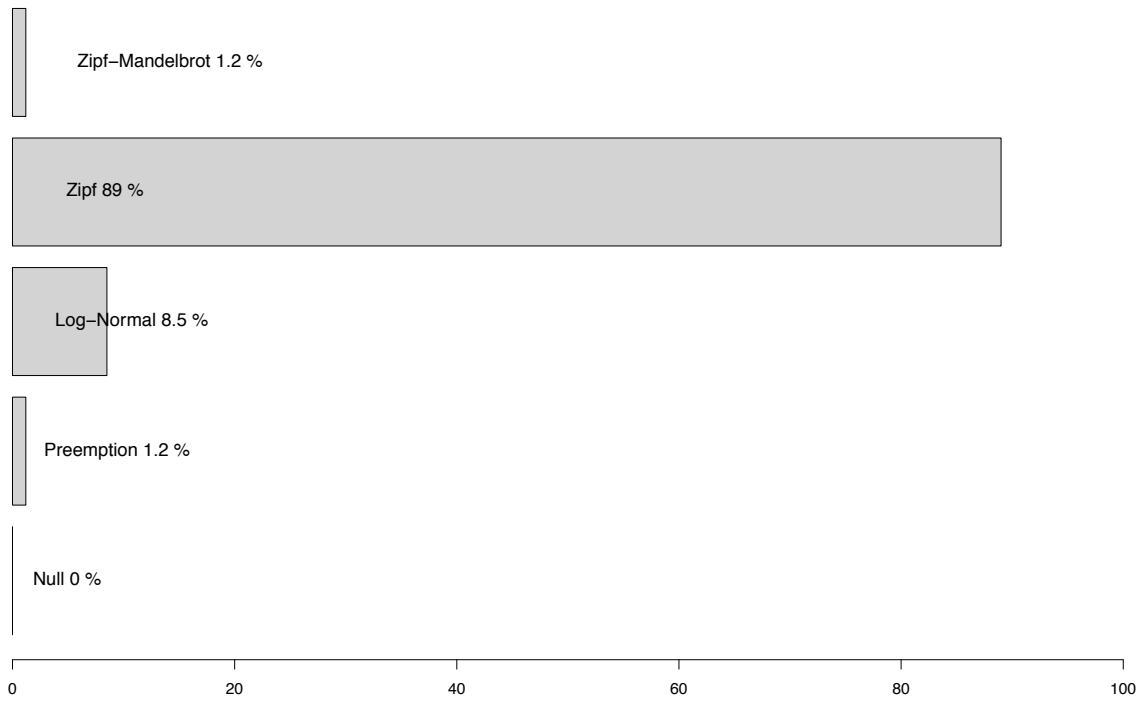
based on 21 plots

RAD models frequency ajusted 9230_ATL



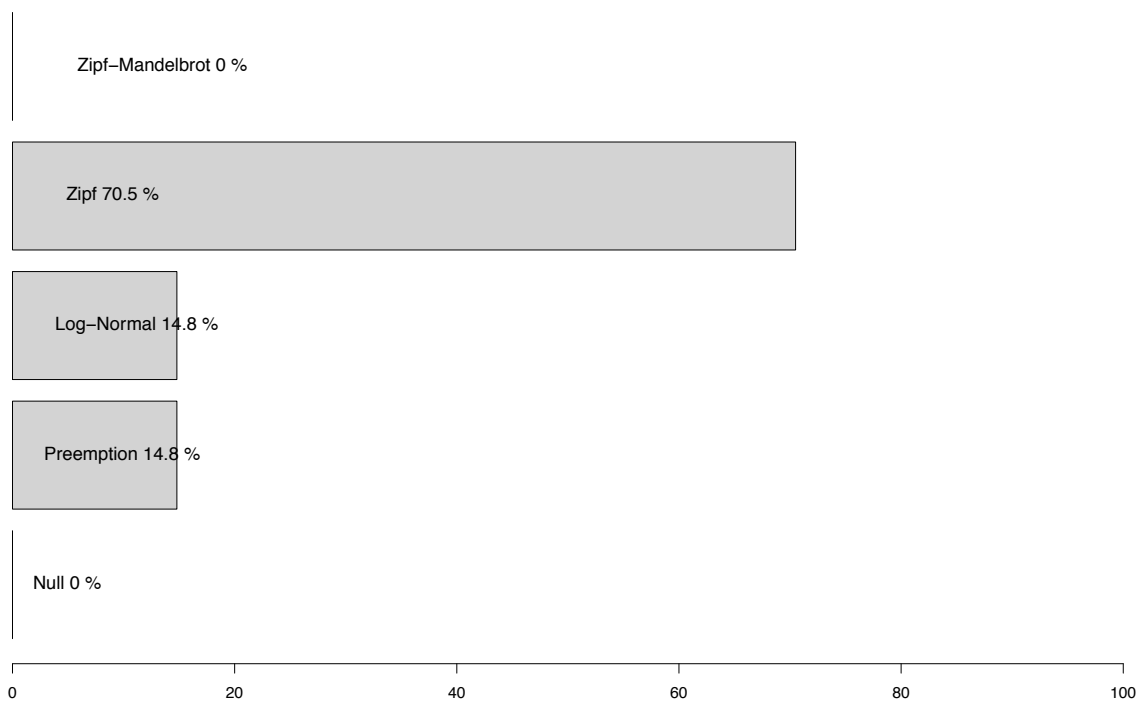
based on 304 plots

RAD models frequency ajusted 9230_ALP



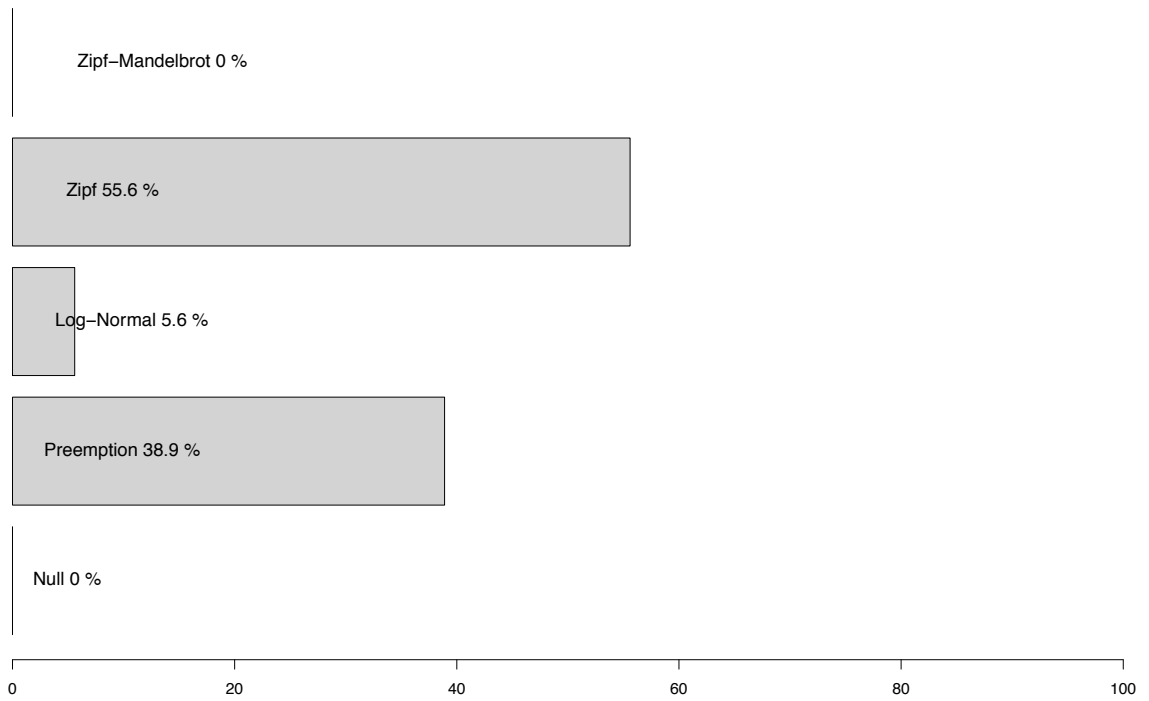
based on 82 plots

RAD models frequency ajusted 91F0_CON



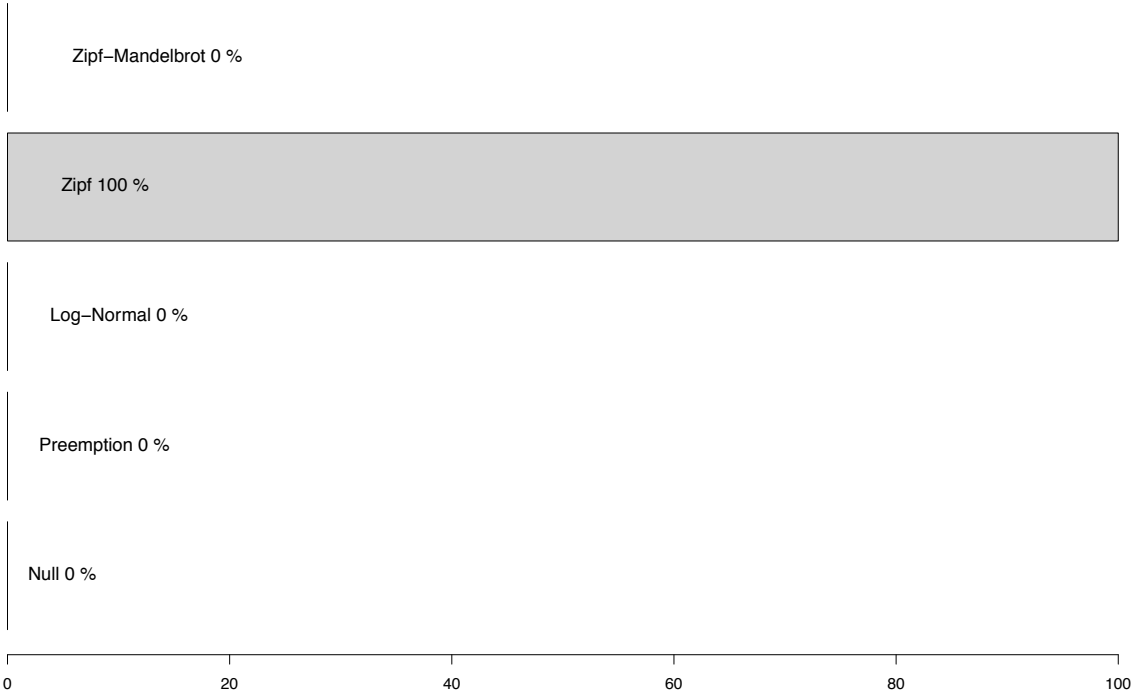
based on 88 plots

RAD models frequency ajusted 91F0_ATL



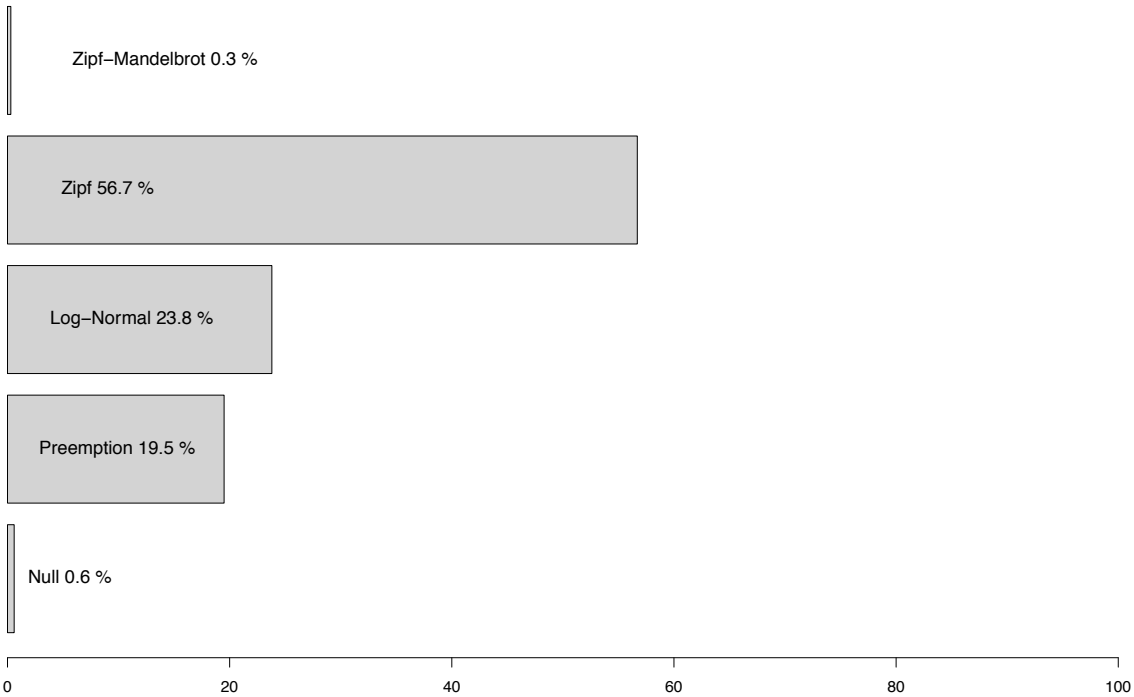
based on 18 plots

RAD models frequency ajusted 91E0_MED



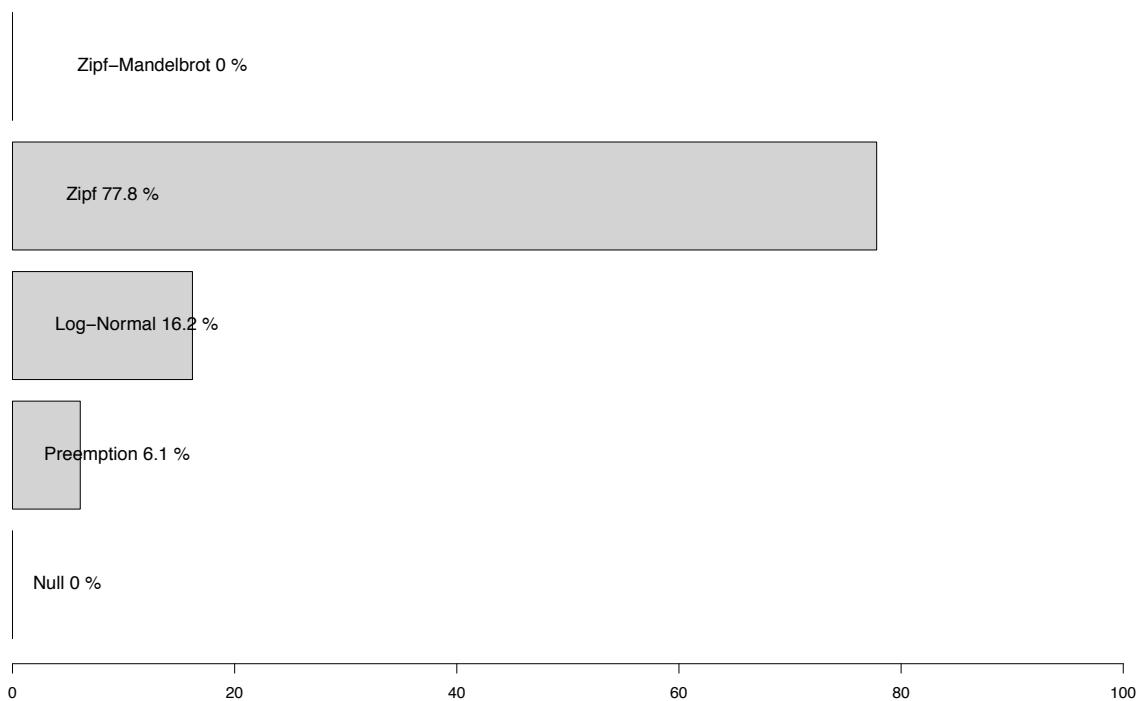
based on 18 plots

RAD models frequency ajusted 91E0_CON



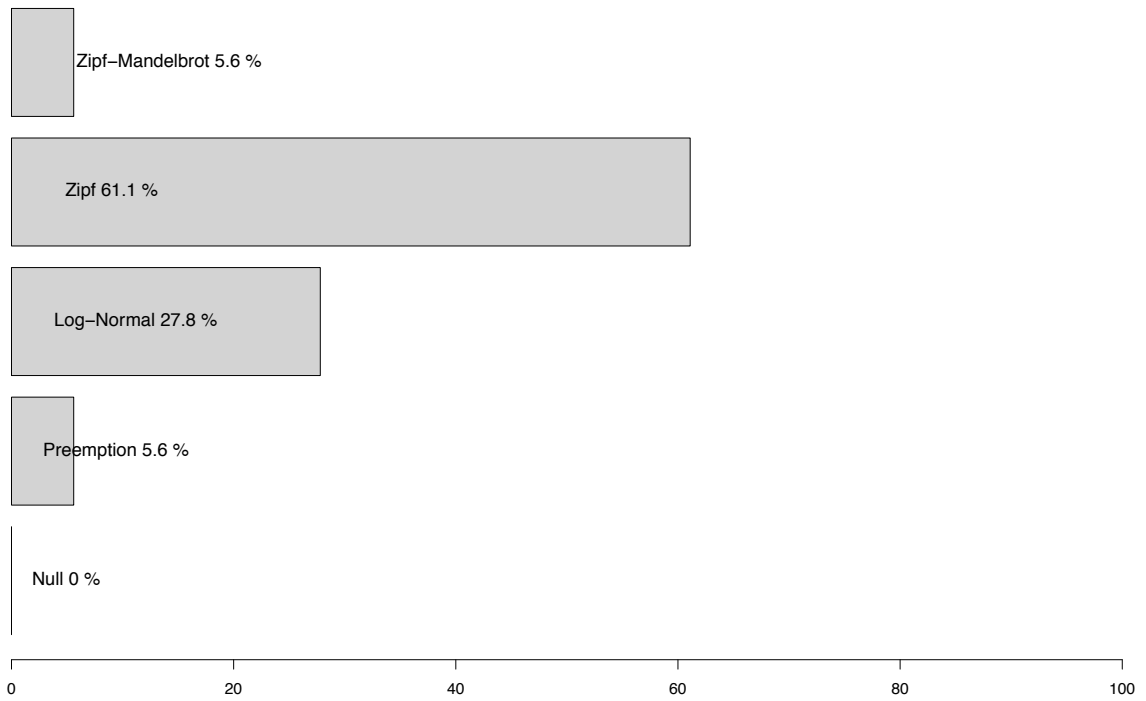
based on 353 plots

RAD models frequency ajusted 91E0_ATL



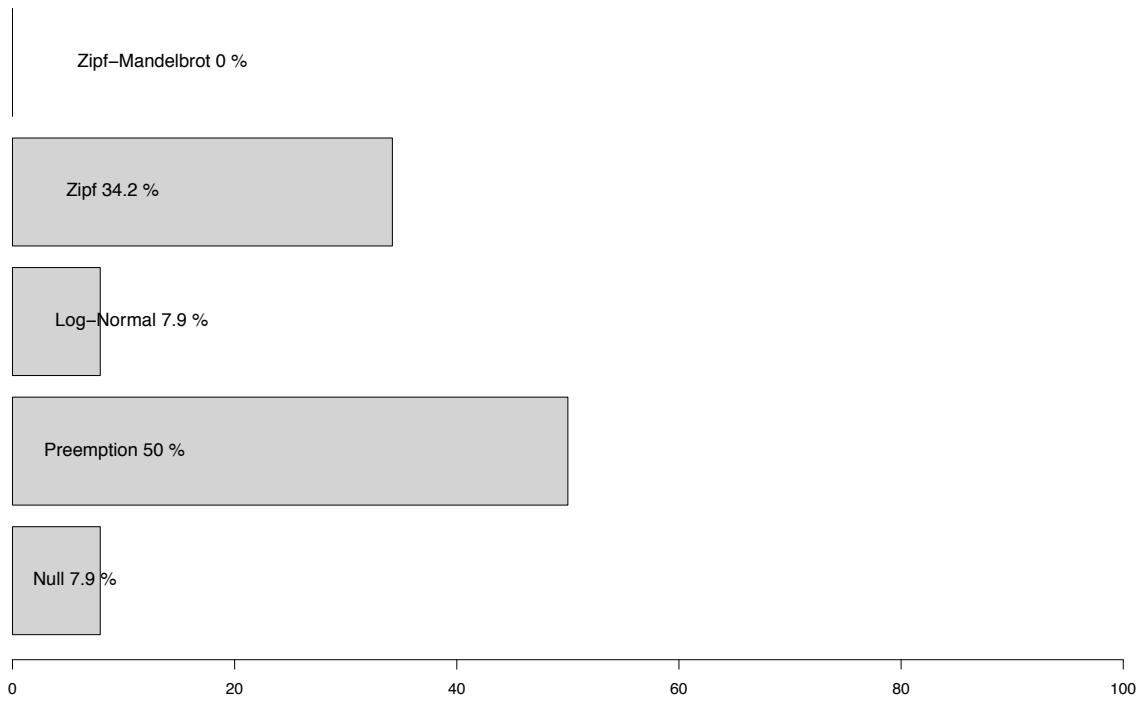
based on 99 plots

RAD models frequency ajusted 91E0_ALP



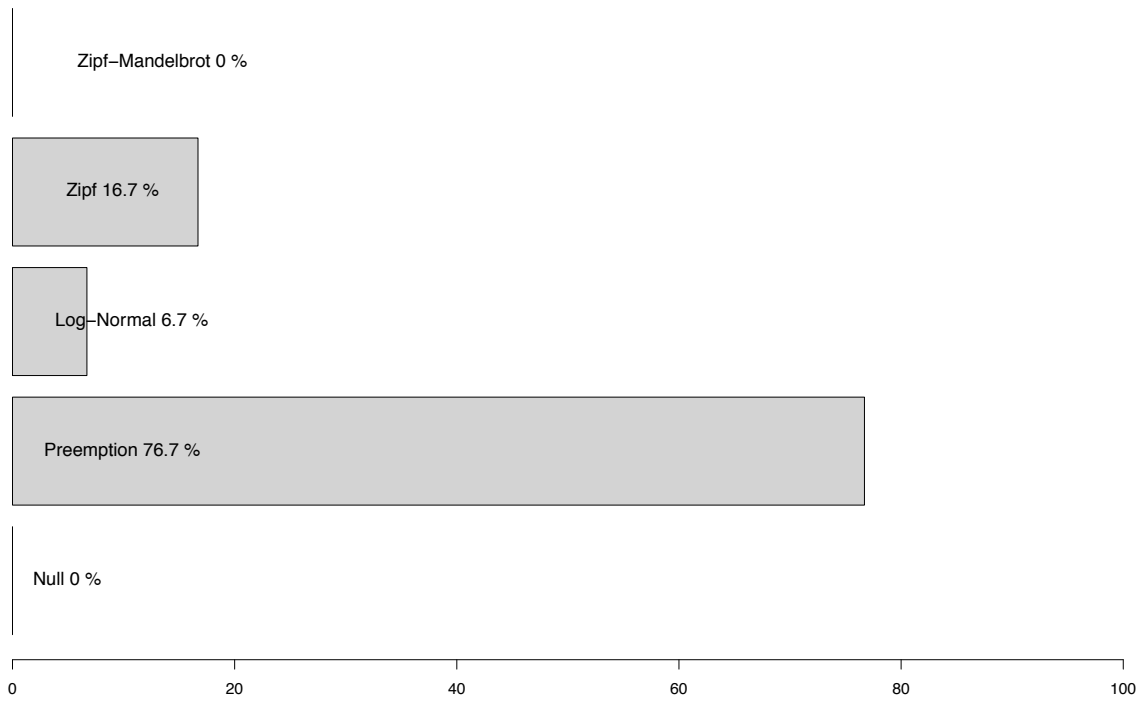
based on 18 plots

RAD models frequency ajusted 9190_ATL



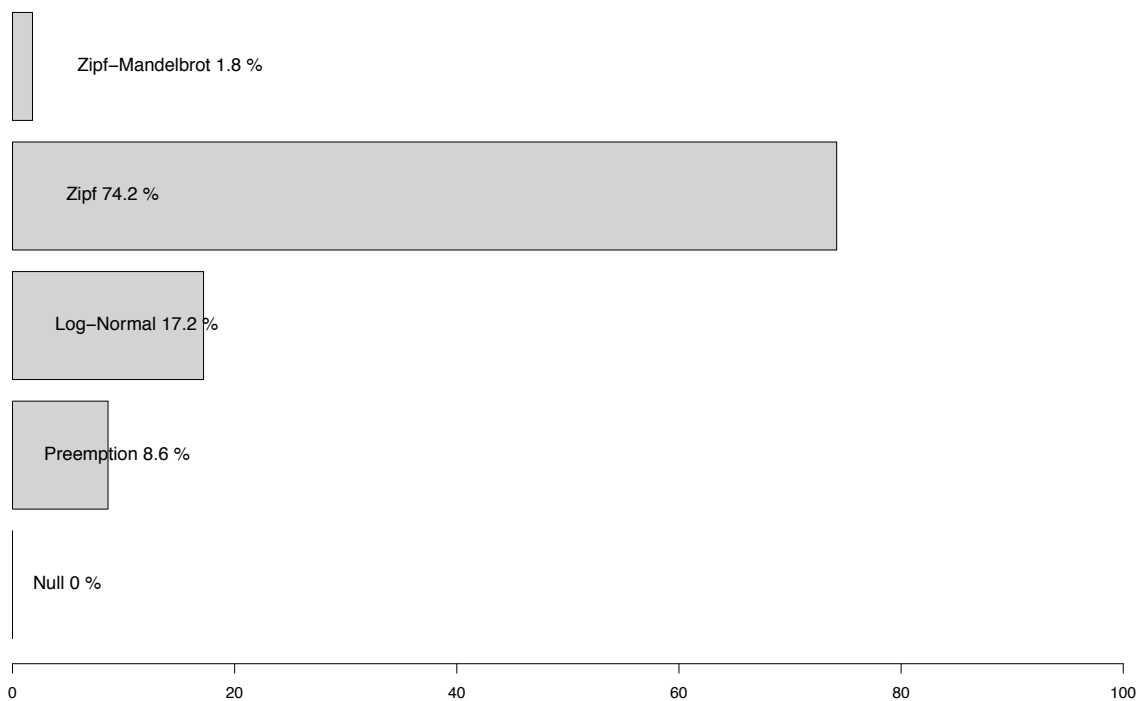
based on 38 plots

RAD models frequency adjusted 9190_CON



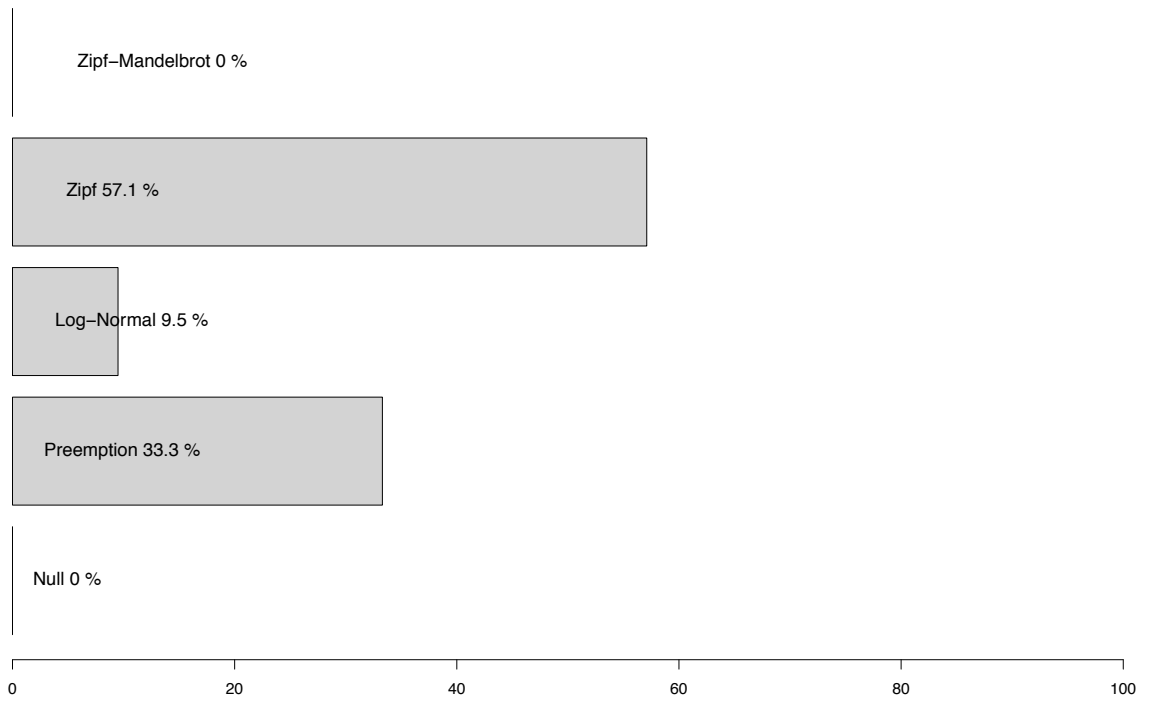
based on 30 plots

RAD models frequency ajusted 9180_CON



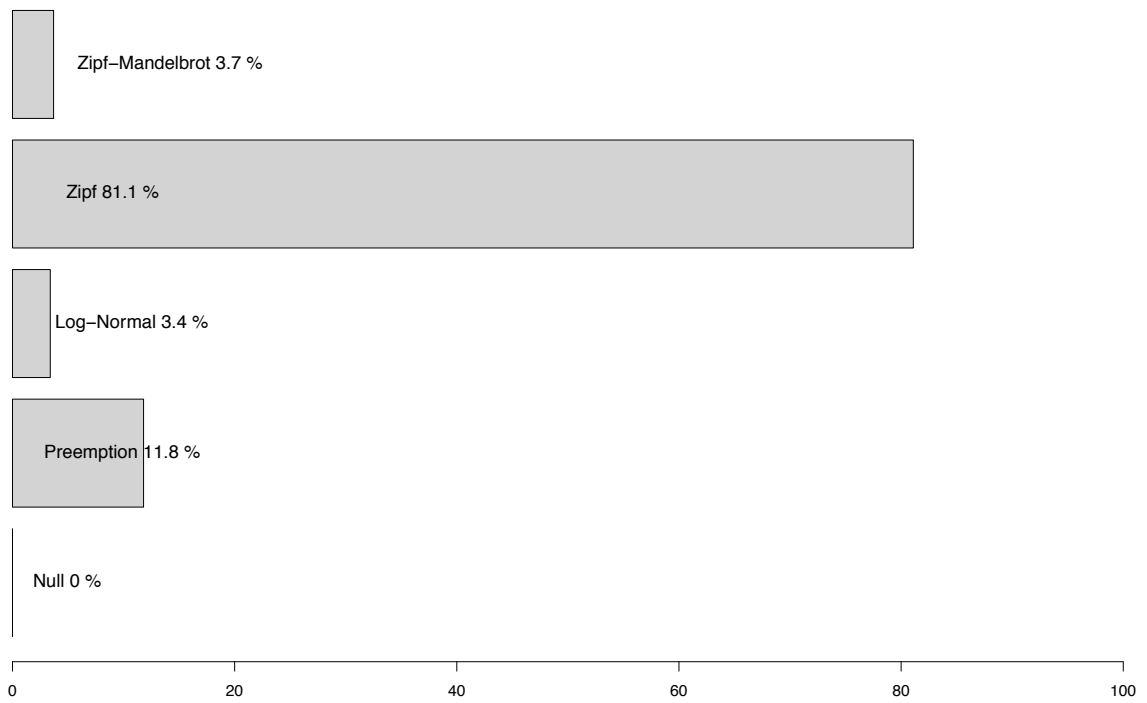
based on 163 plots

RAD models frequency ajusted 9180_ATL



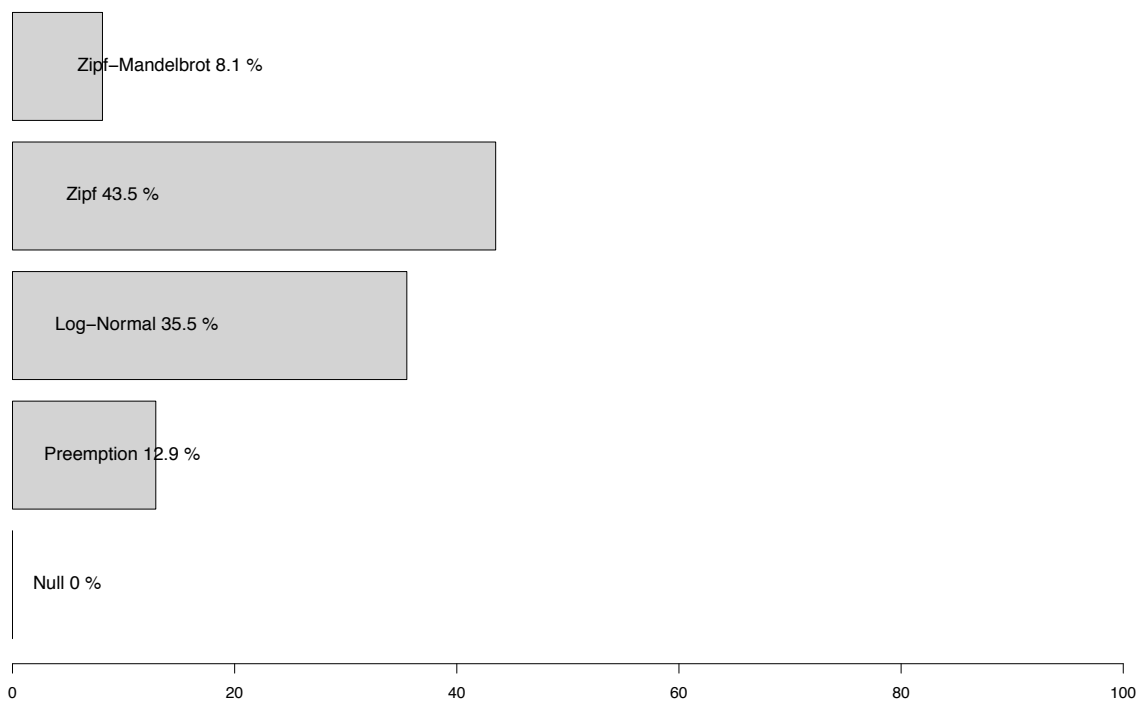
based on 21 plots

RAD models frequency ajusted 9180_ALP



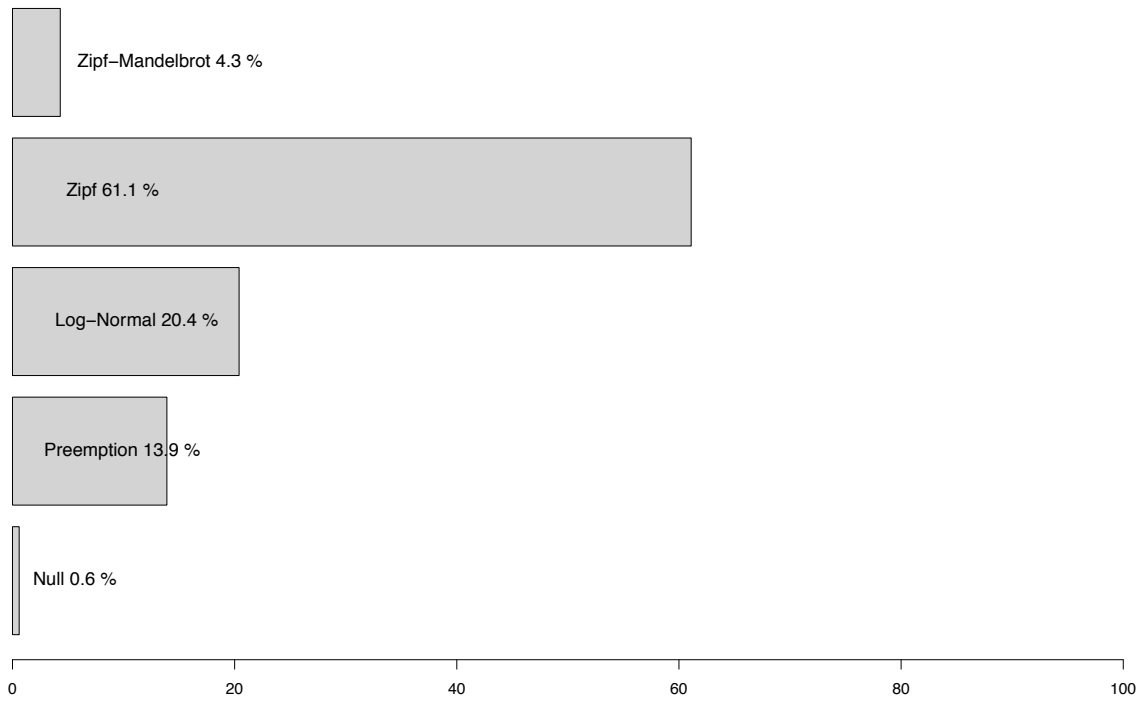
based on 323 plots

RAD models frequency ajusted 9170_CON



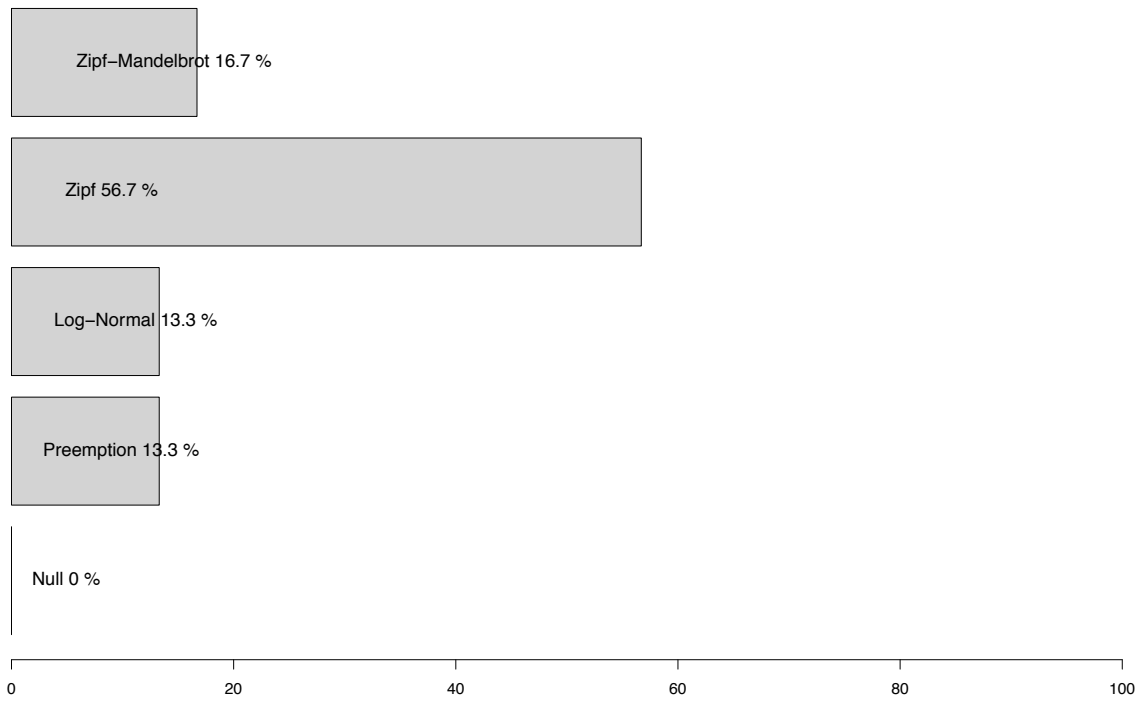
based on 62 plots

RAD models frequency ajusted 9160_CON



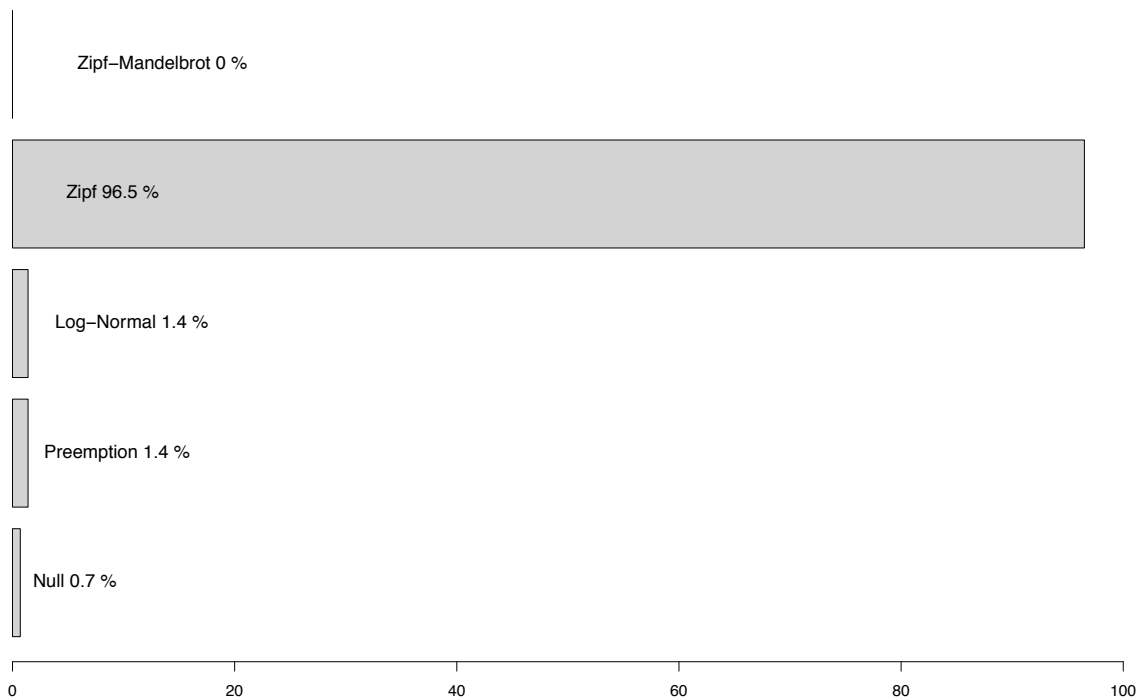
based on 324 plots

RAD models frequency ajusted 9160_ATL



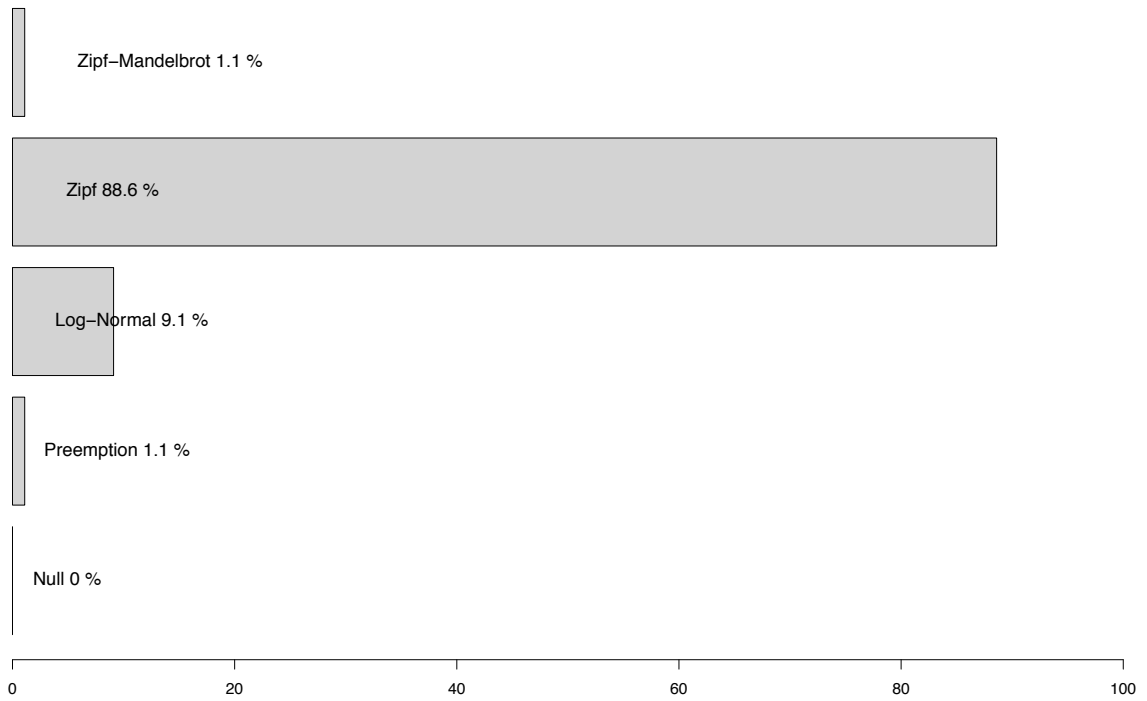
based on 30 plots

RAD models frequency ajusted 9150_MED



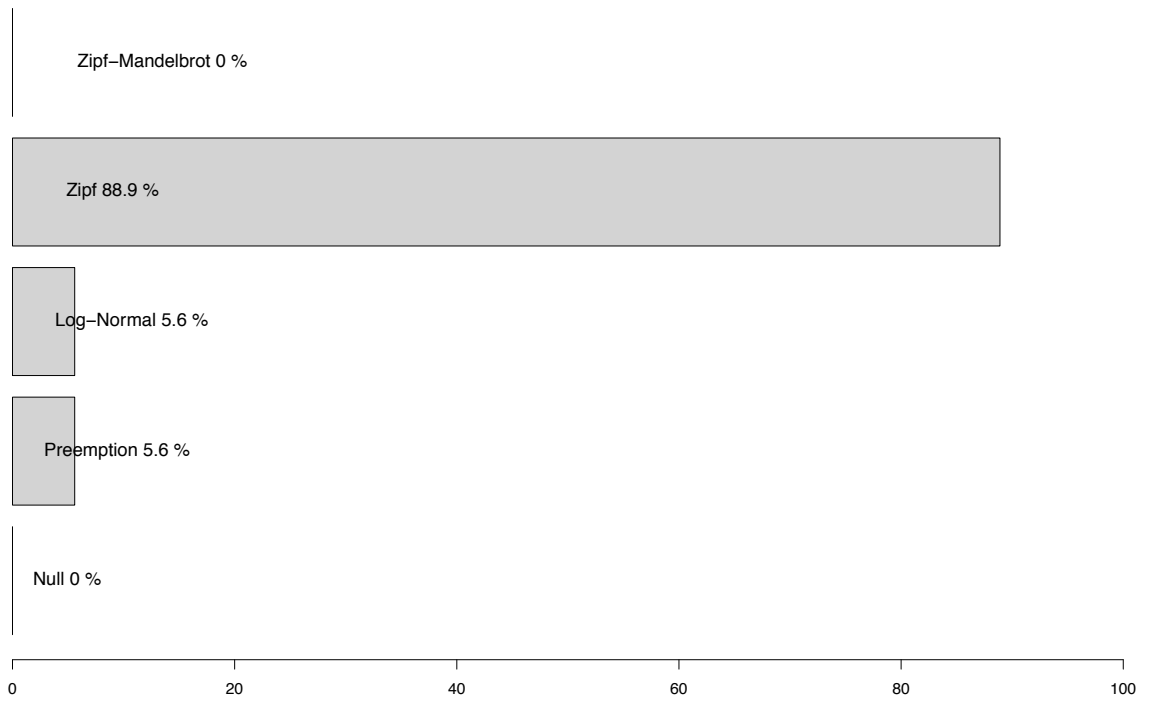
based on 142 plots

RAD models frequency ajusted 9150_CON



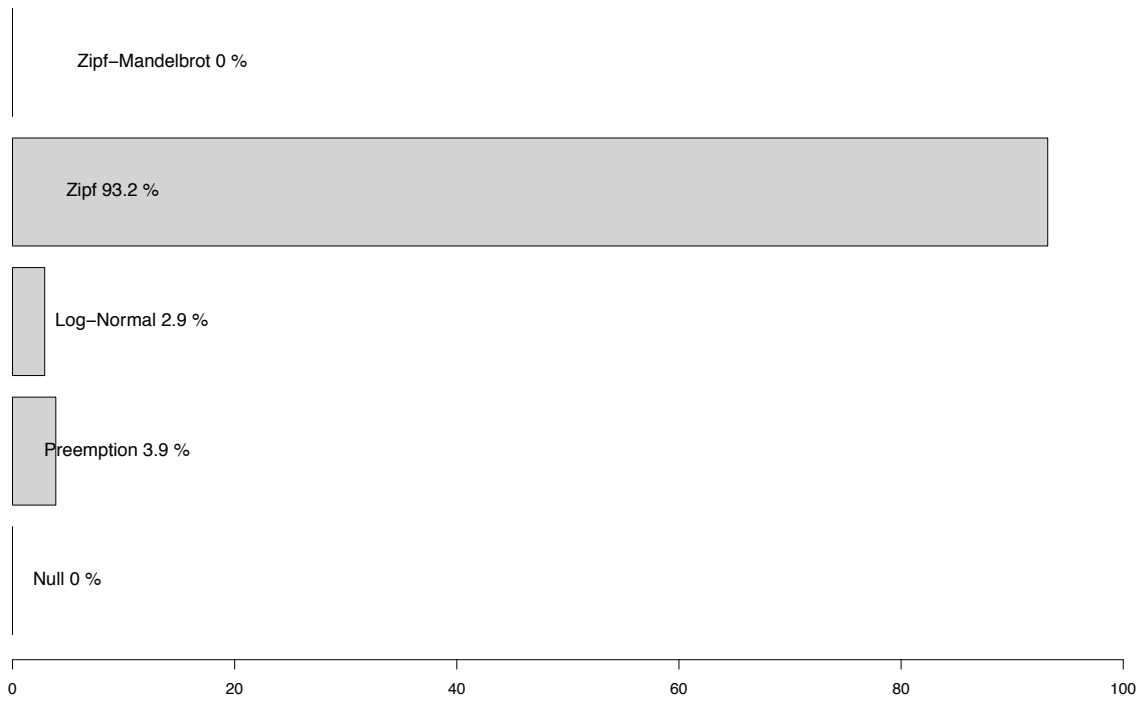
based on 88 plots

RAD models frequency ajusted 9150_ATL



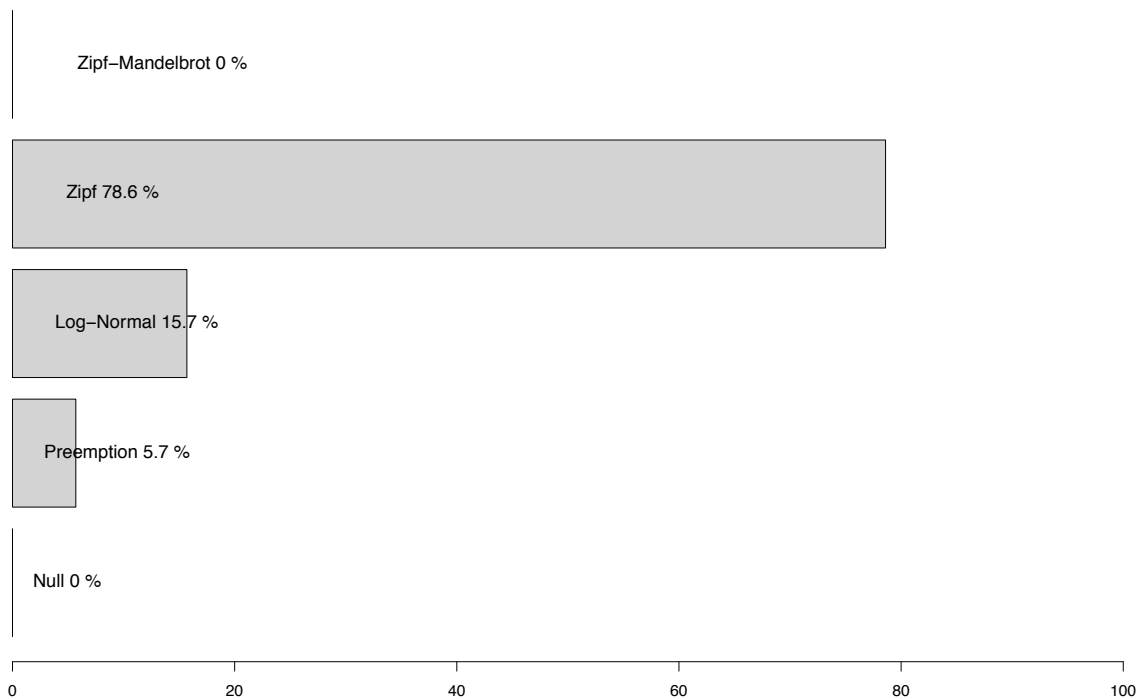
based on 36 plots

RAD models frequency ajusted 9150_ALP



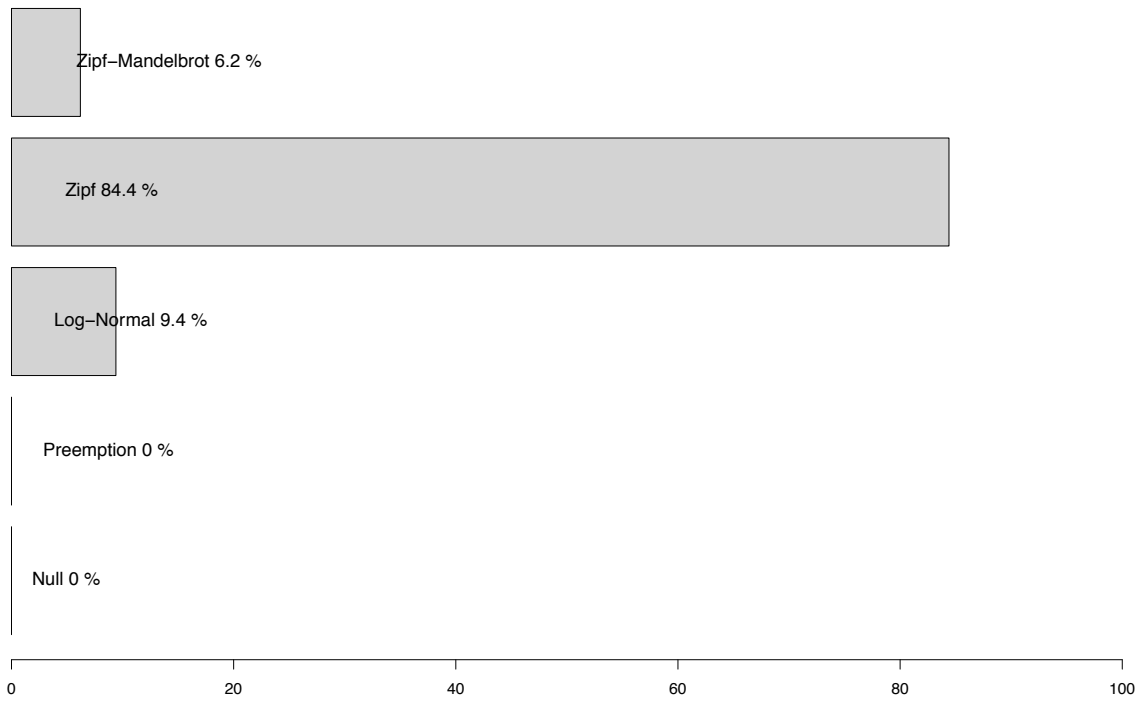
based on 207 plots

RAD models frequency ajusted 9140_CON



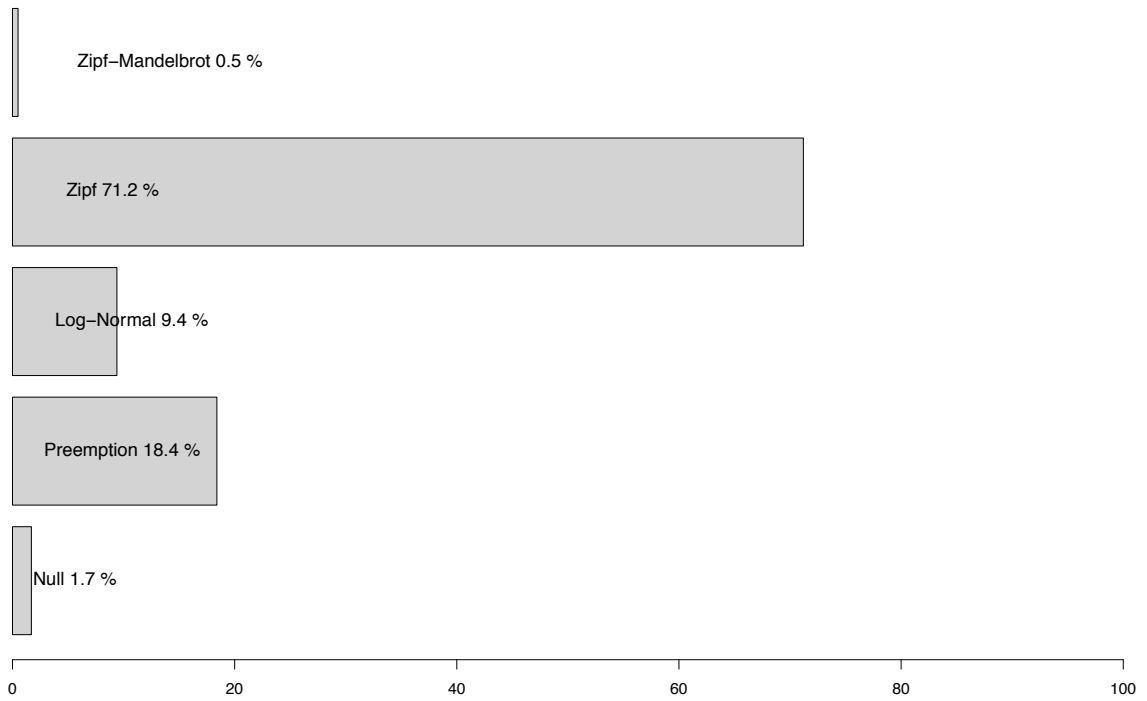
based on 70 plots

RAD models frequency ajusted 9140_ALP



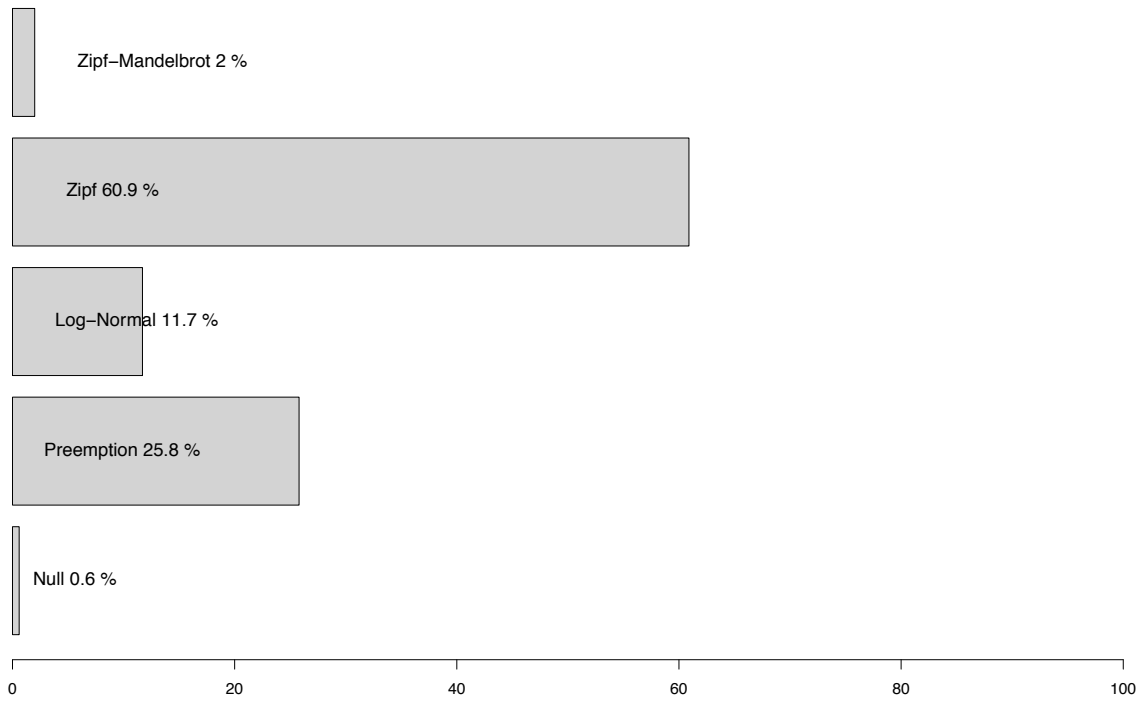
based on 32 plots

RAD models frequency ajusted 9130_CON



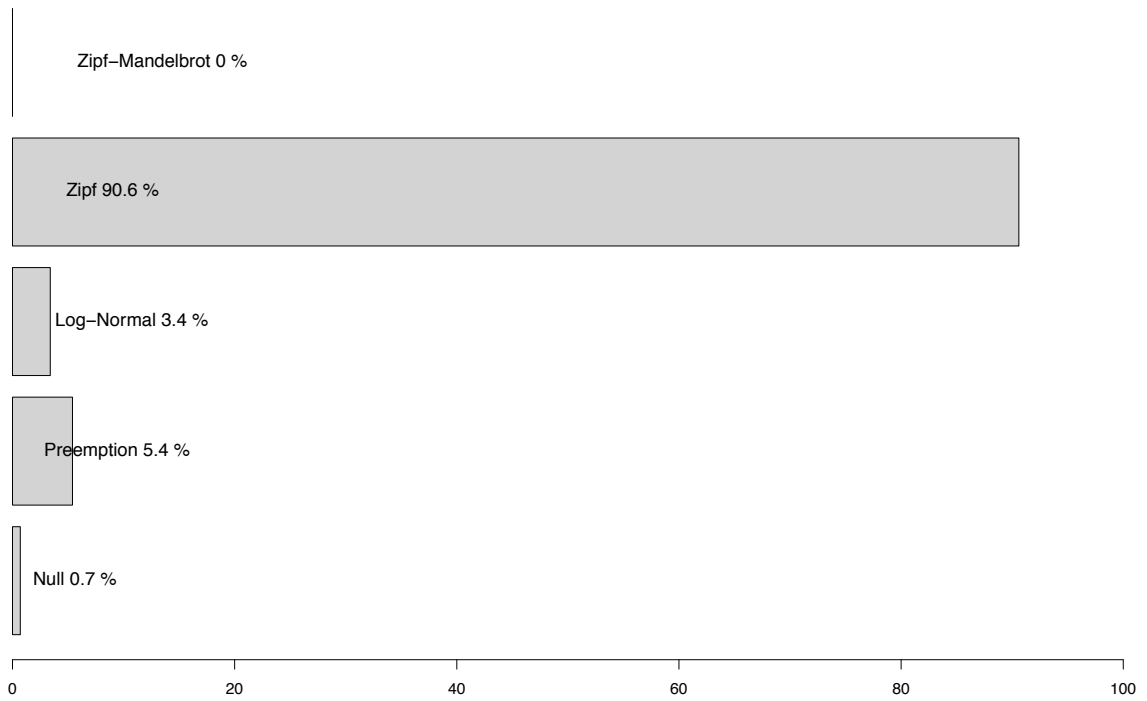
based on 1516 plots

RAD models frequency ajusted 9130_ATL



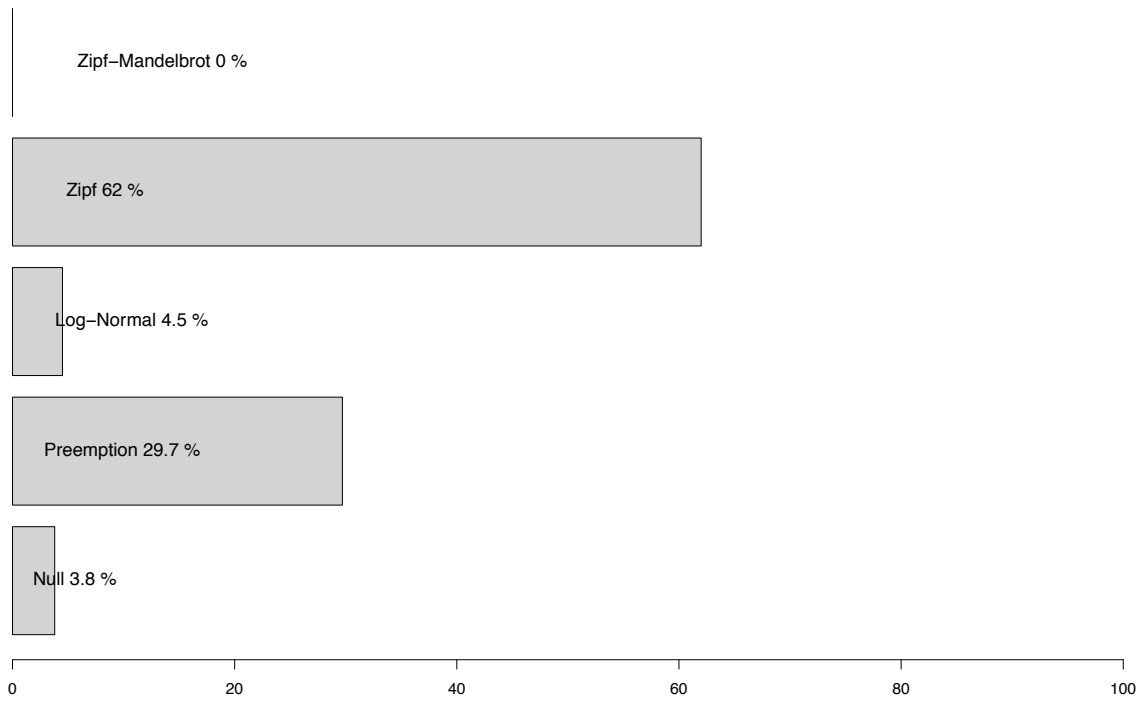
based on 660 plots

RAD models frequency ajusted 9130_ALP



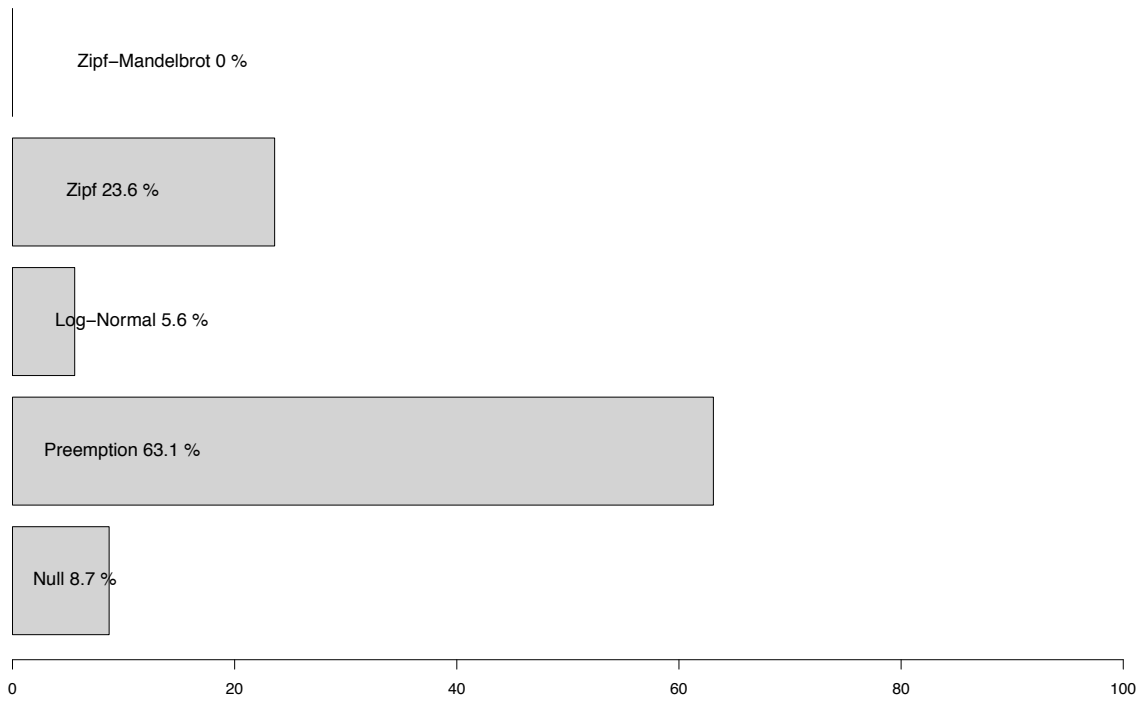
based on 149 plots

RAD models frequency ajusted 9120_CON



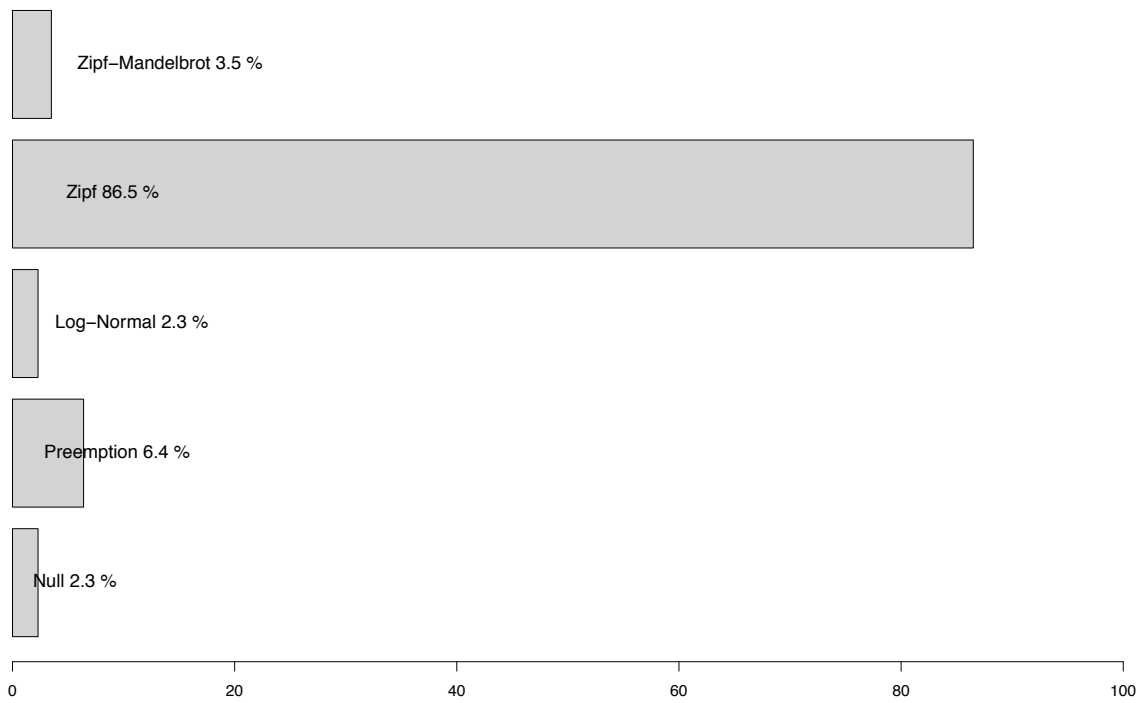
based on 313 plots

RAD models frequency ajusted 9120_ATL



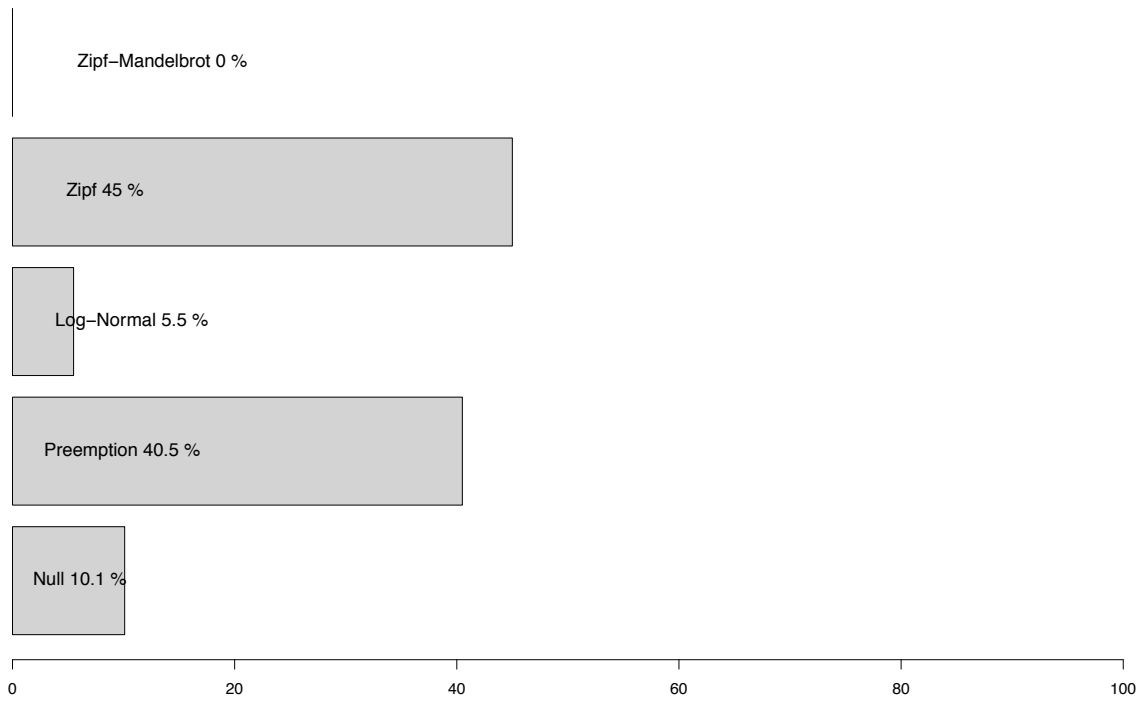
based on 664 plots

RAD models frequency ajusted 9120_ALP



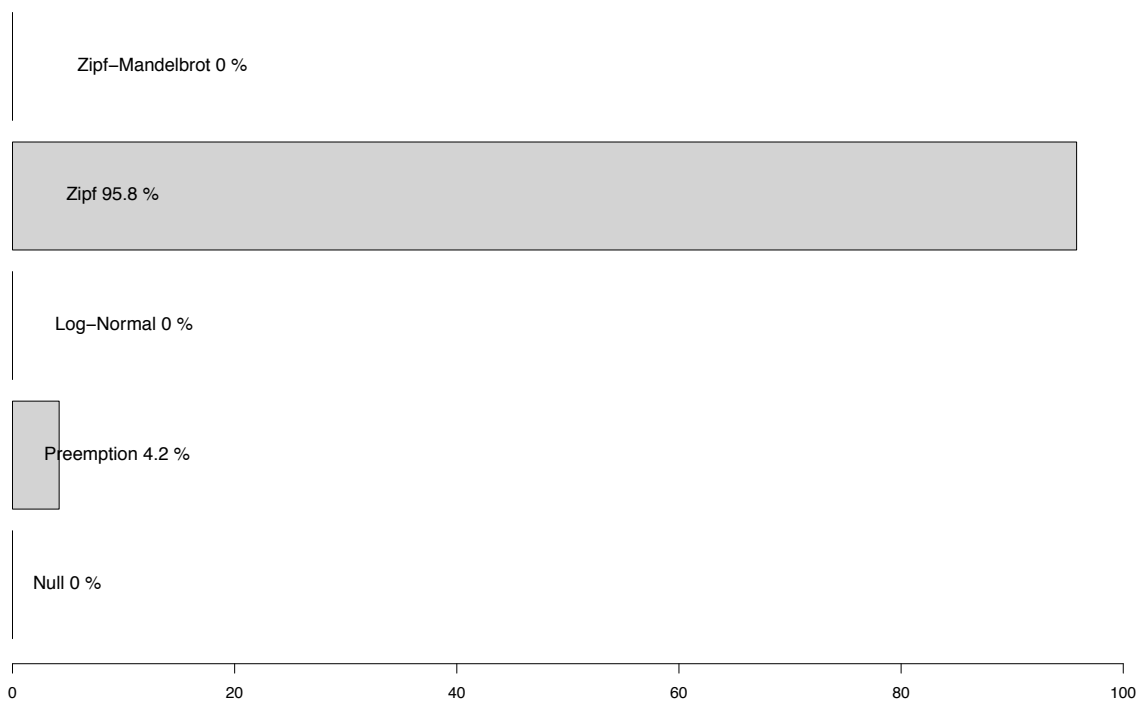
based on 171 plots

RAD models frequency ajusted 9110_CON



based on 656 plots

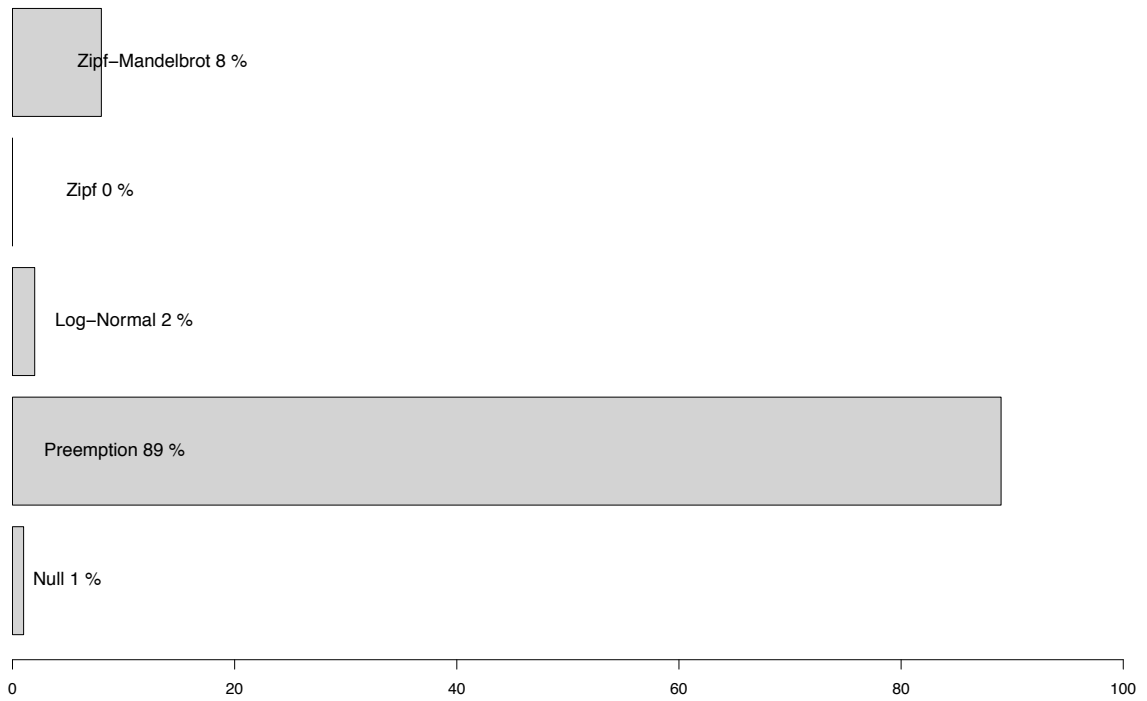
RAD models frequency ajusted 9110_ALP



based on 48 plots

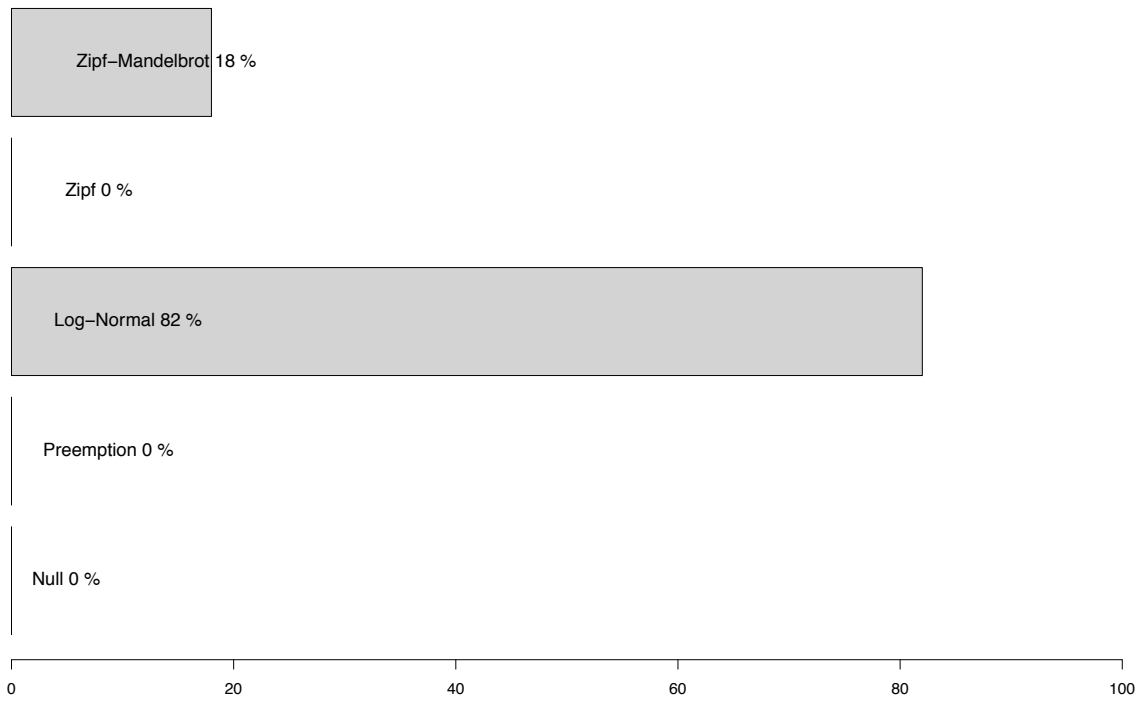
K.2 A l'échelle des métacommunautés

RAD models frequency ajusted 91D0_CON



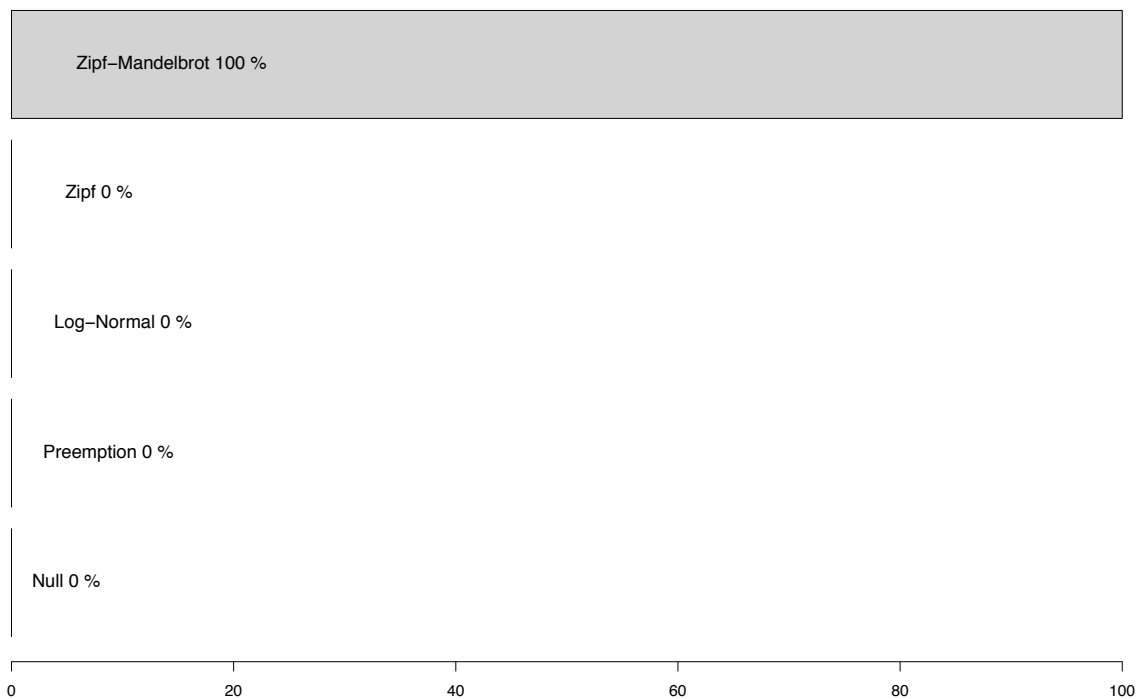
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9110_ALP



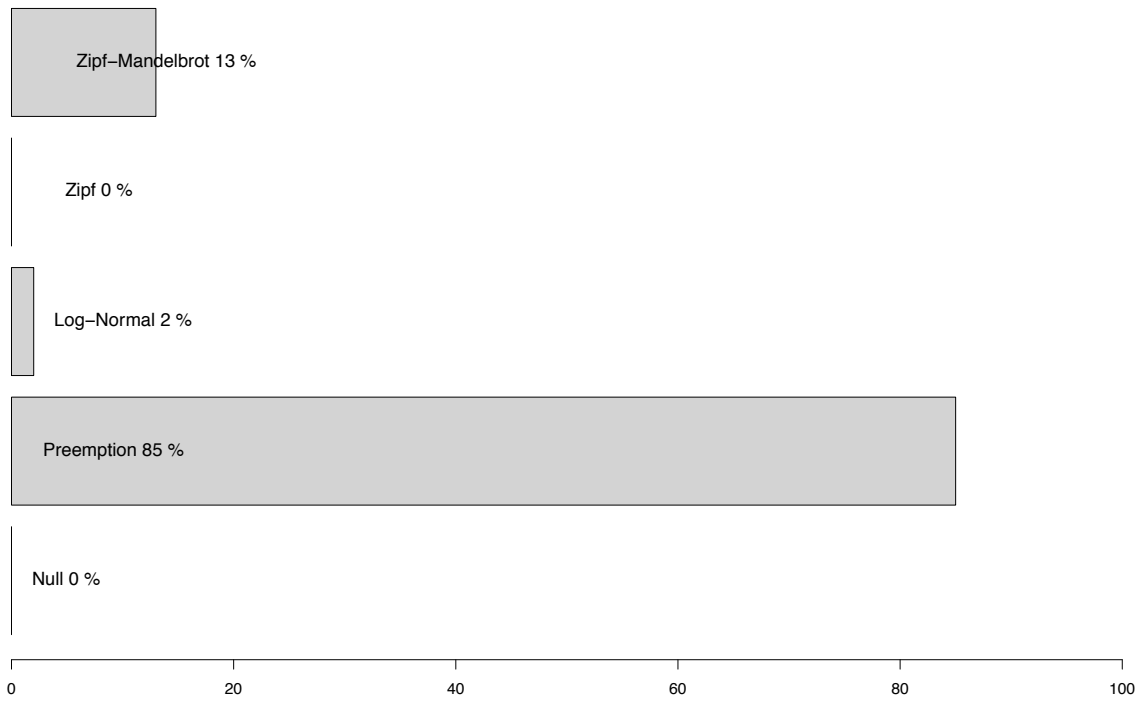
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9110_CON



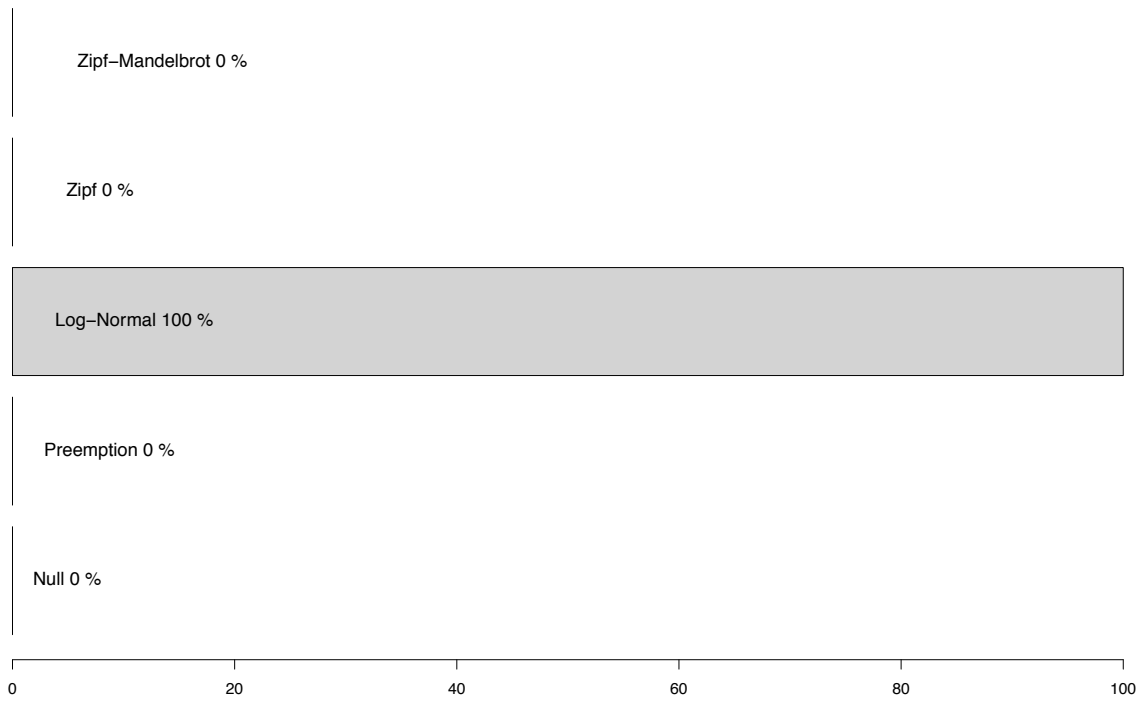
based on 8 replications

RAD models frequency ajusted 9430_CON



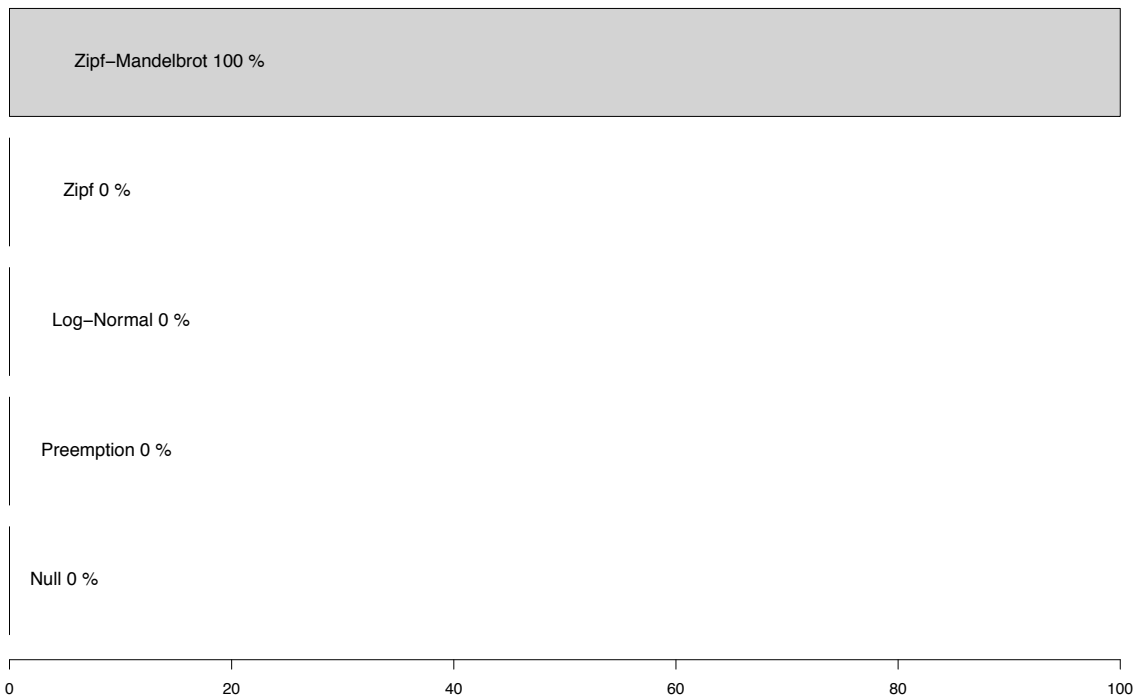
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9430_ALP



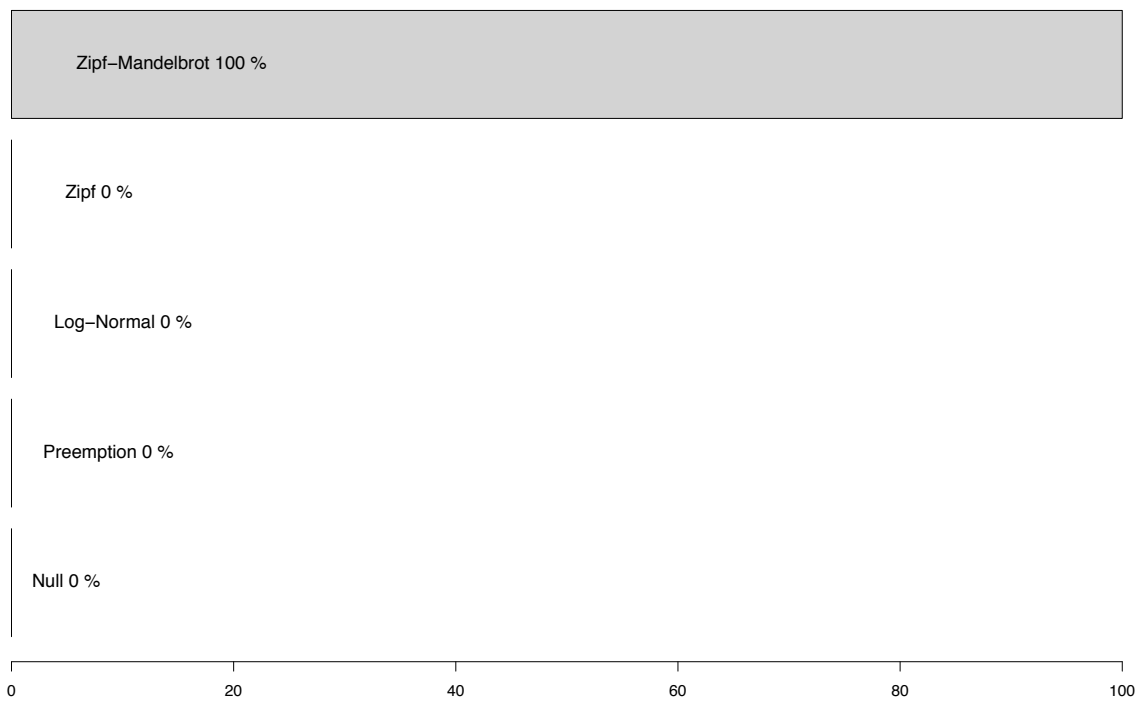
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9420_ALP



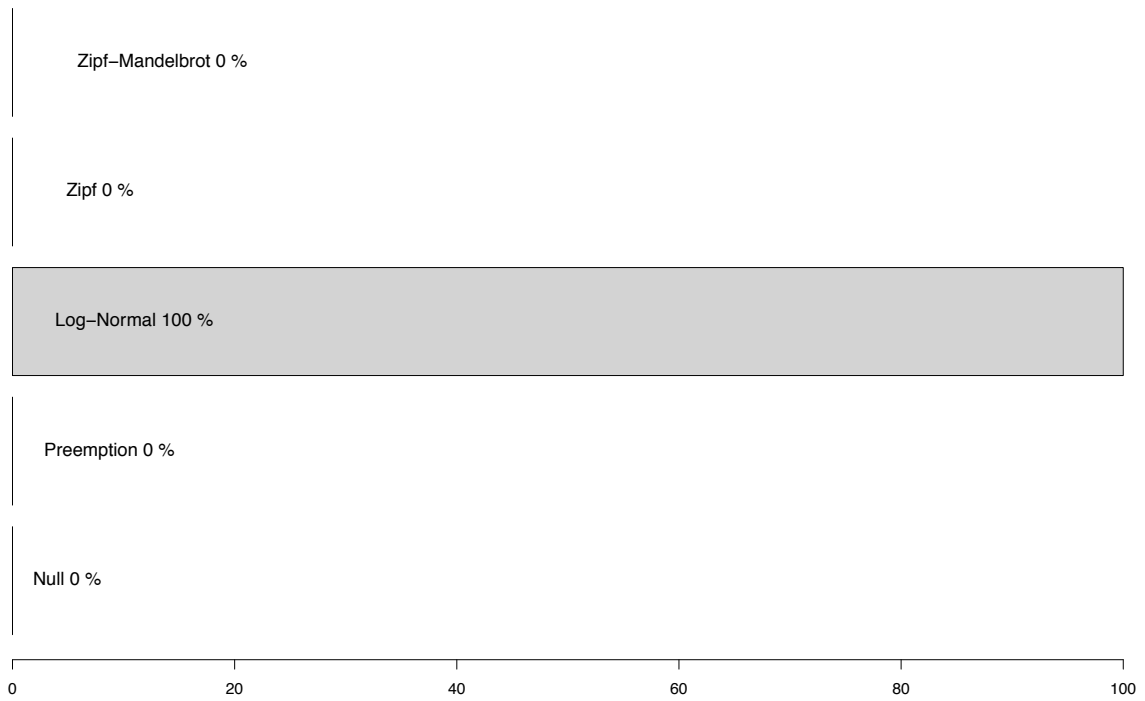
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9410_CON



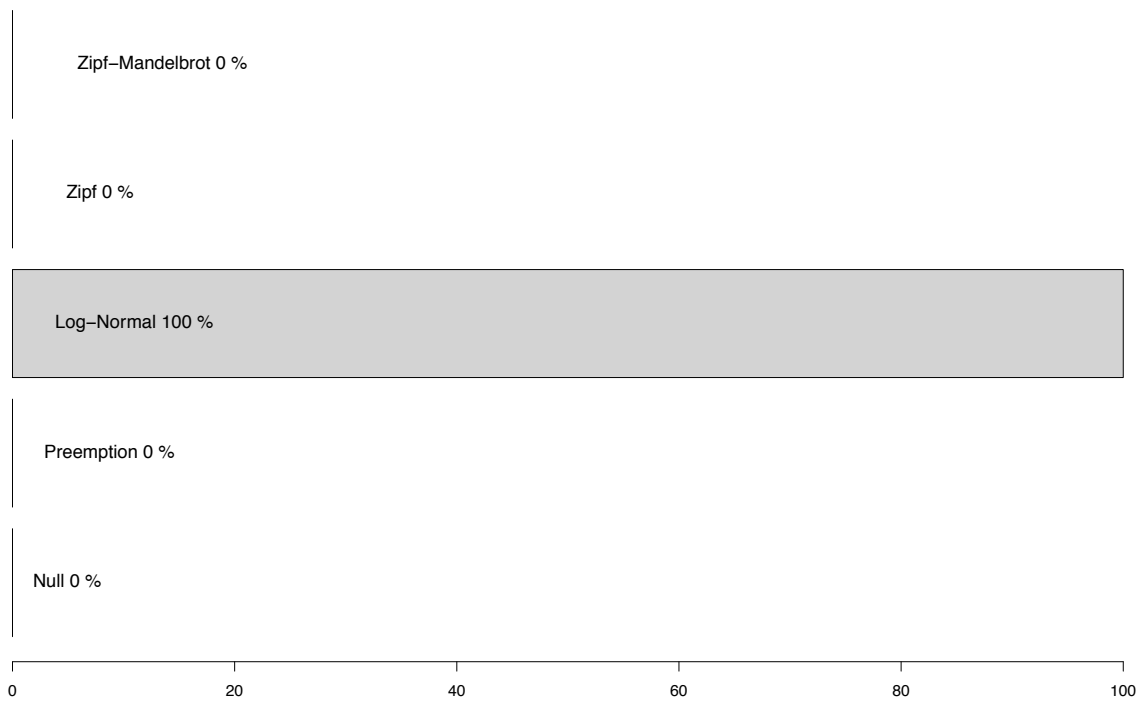
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9410_ALP



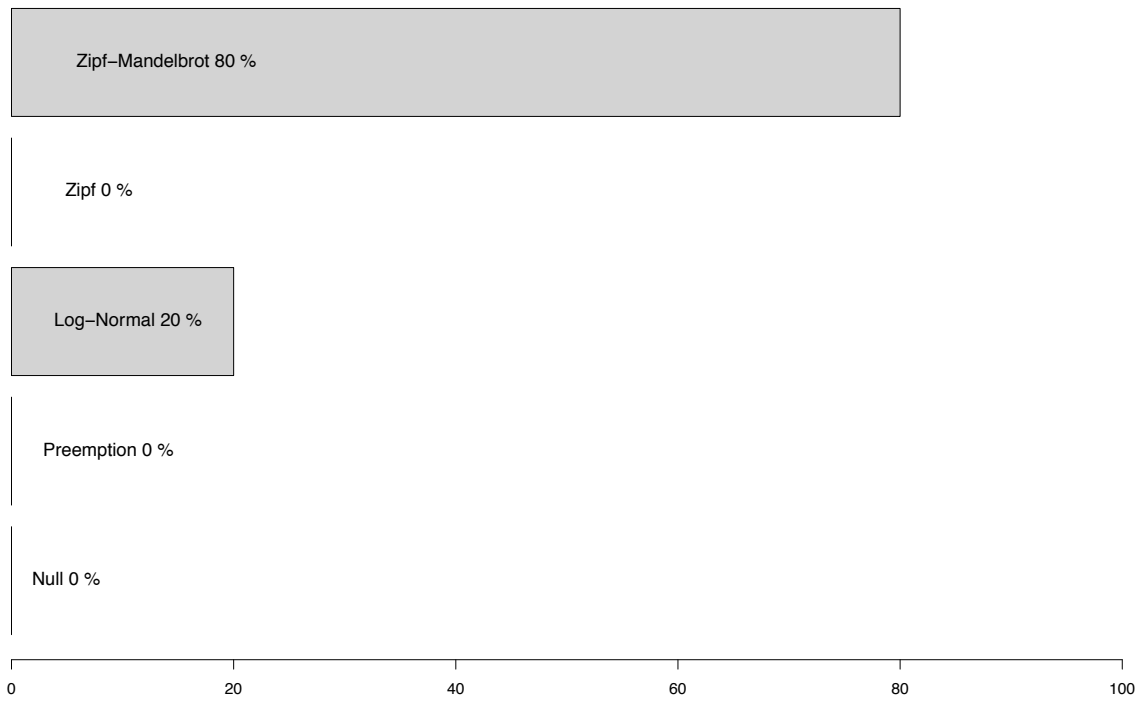
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9340_MED



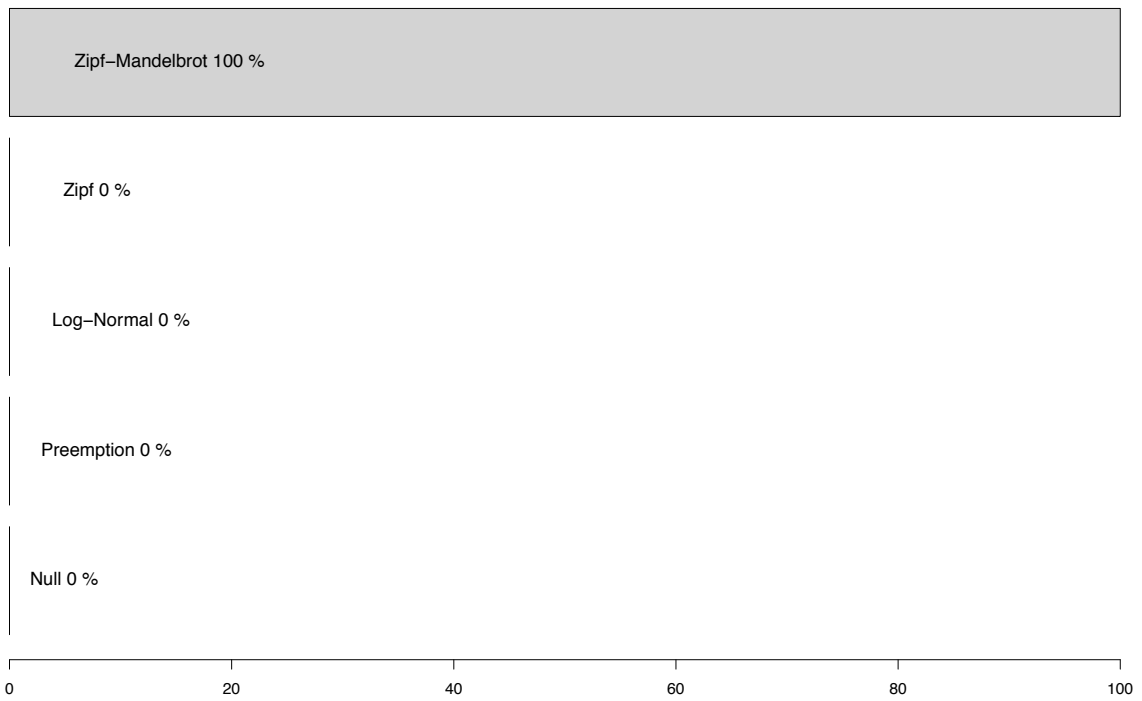
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9340_ATL



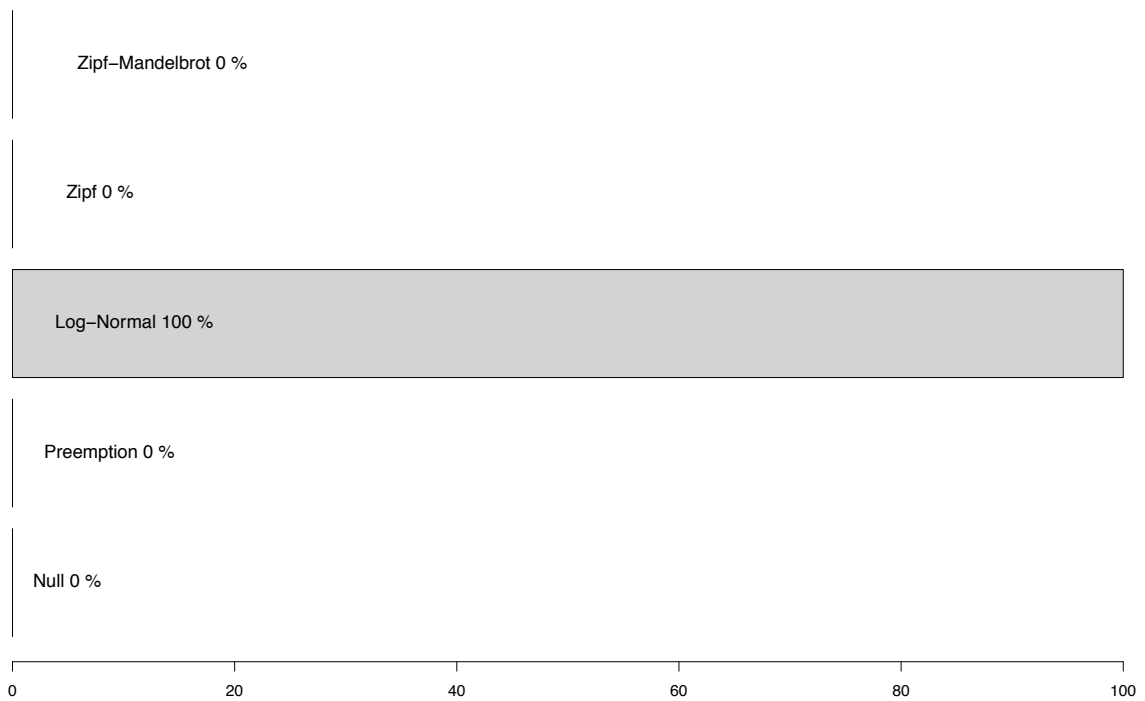
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 92A0_MED



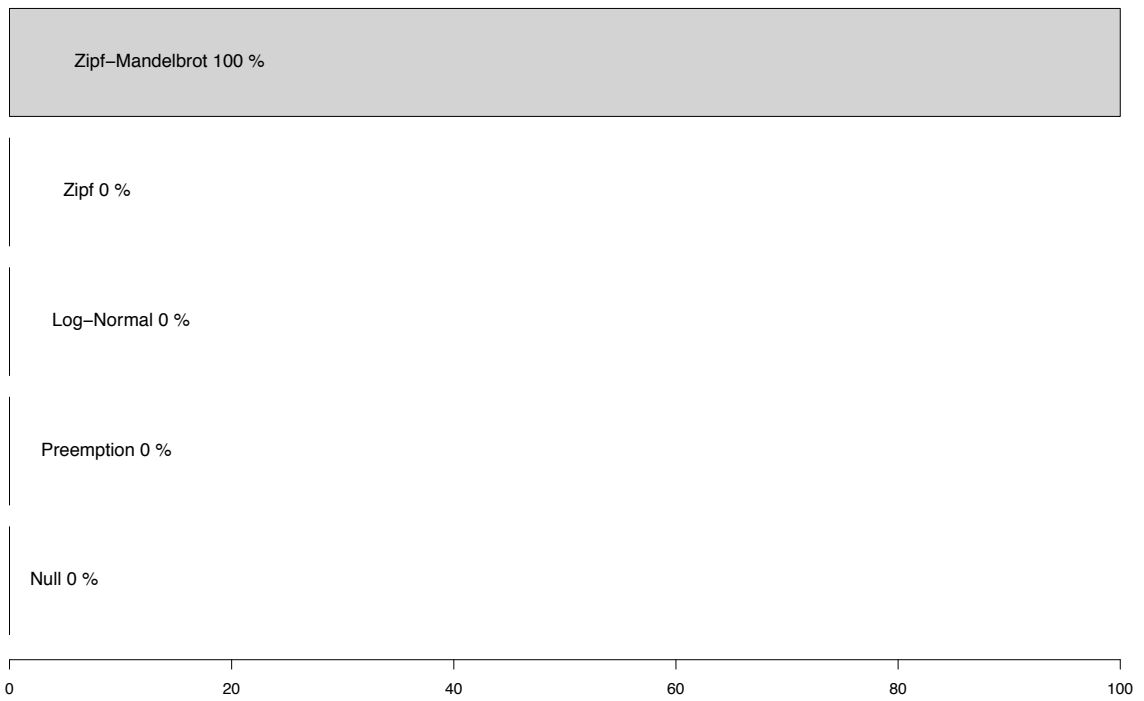
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9260_MED



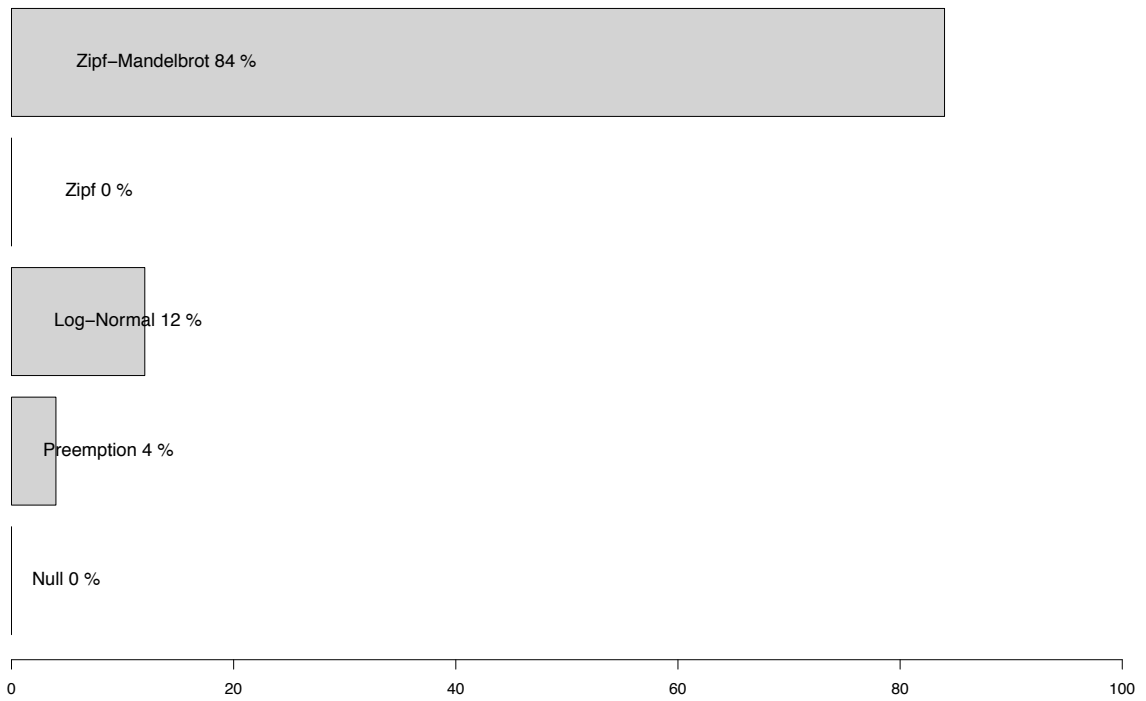
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9260_CON



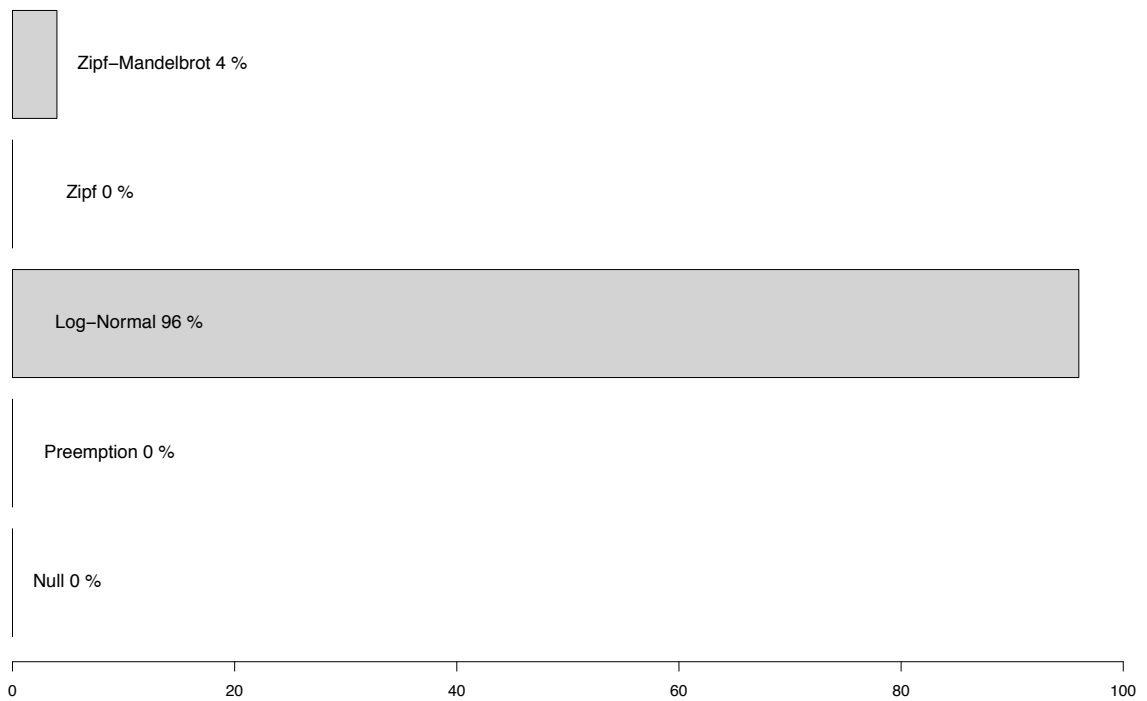
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9260_ATL



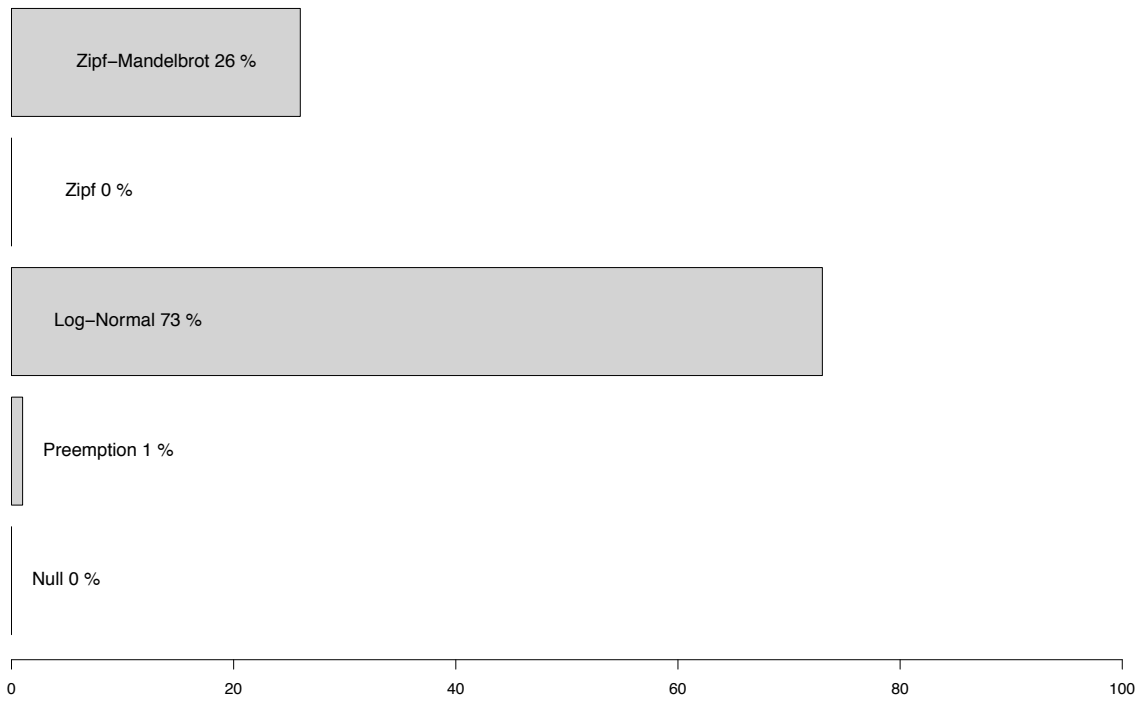
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9260_ALP



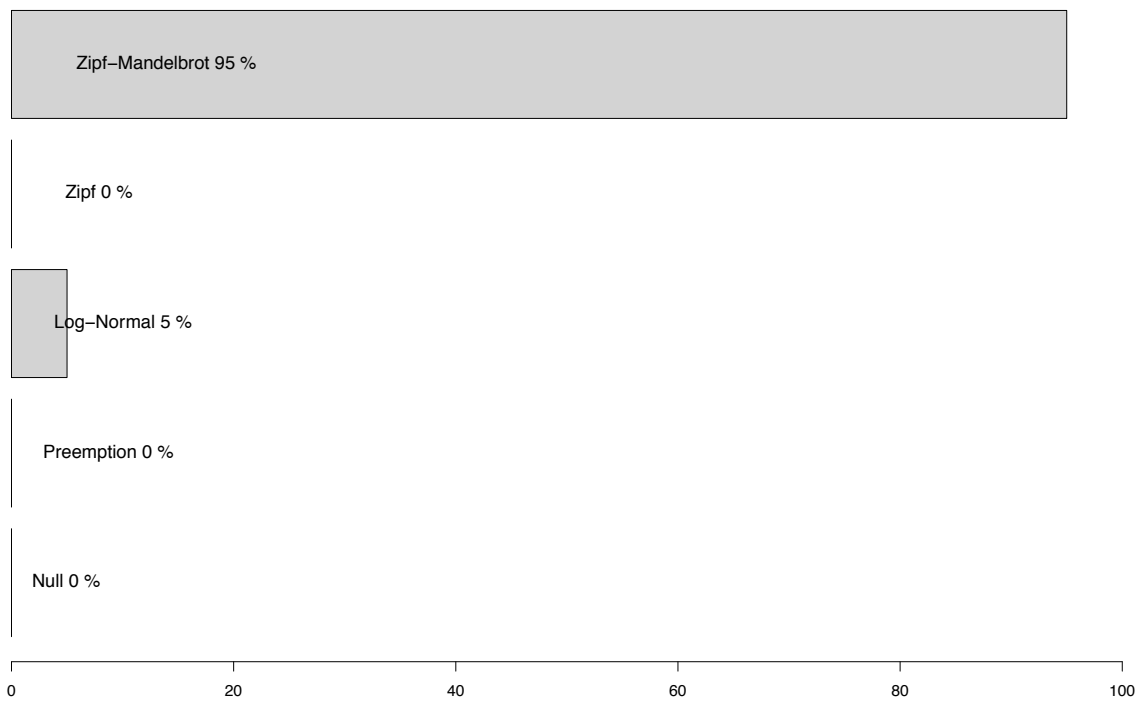
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9230_MED



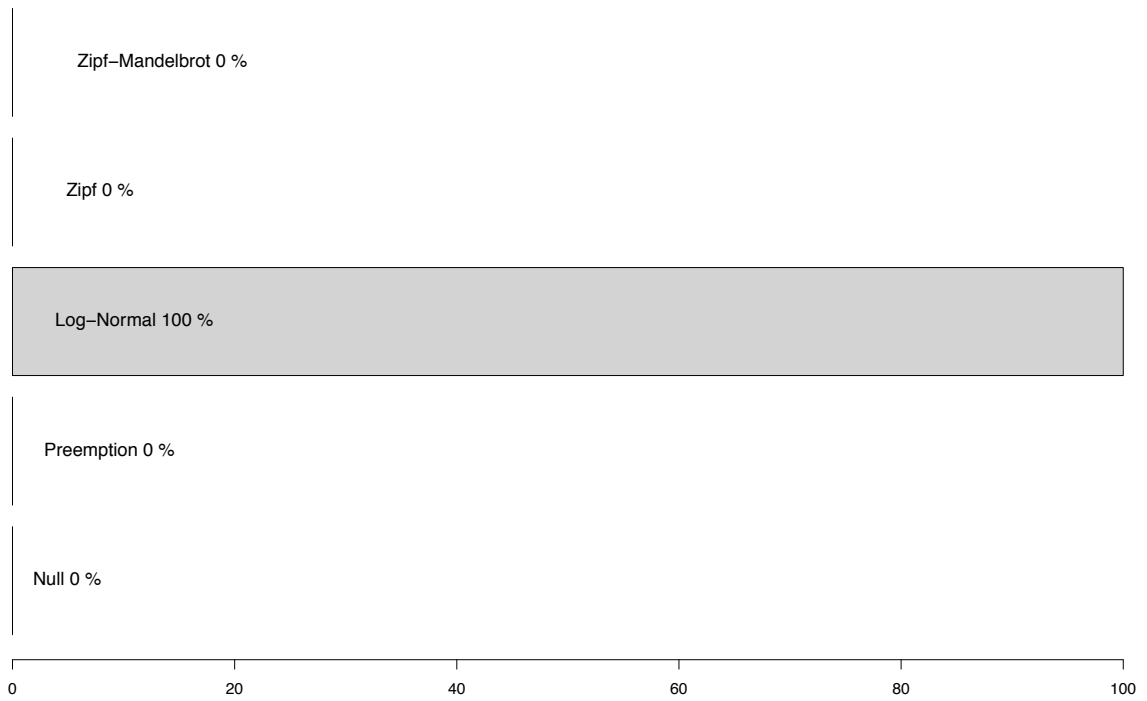
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9230_ATL



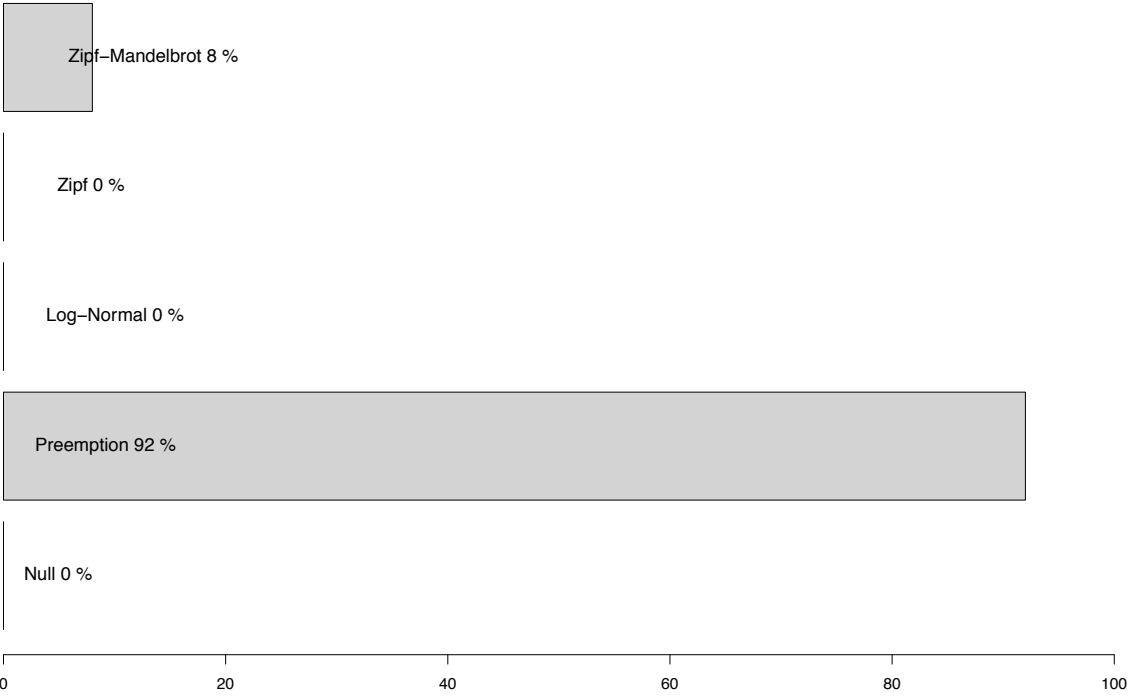
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9230_ALP



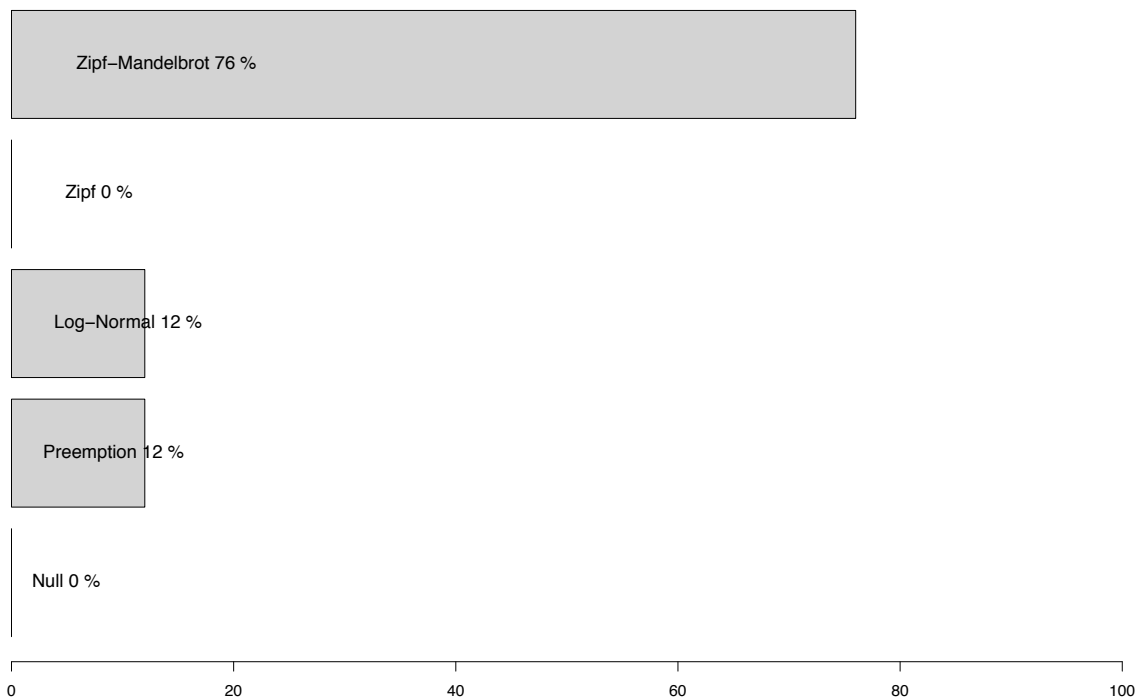
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91F0_CON



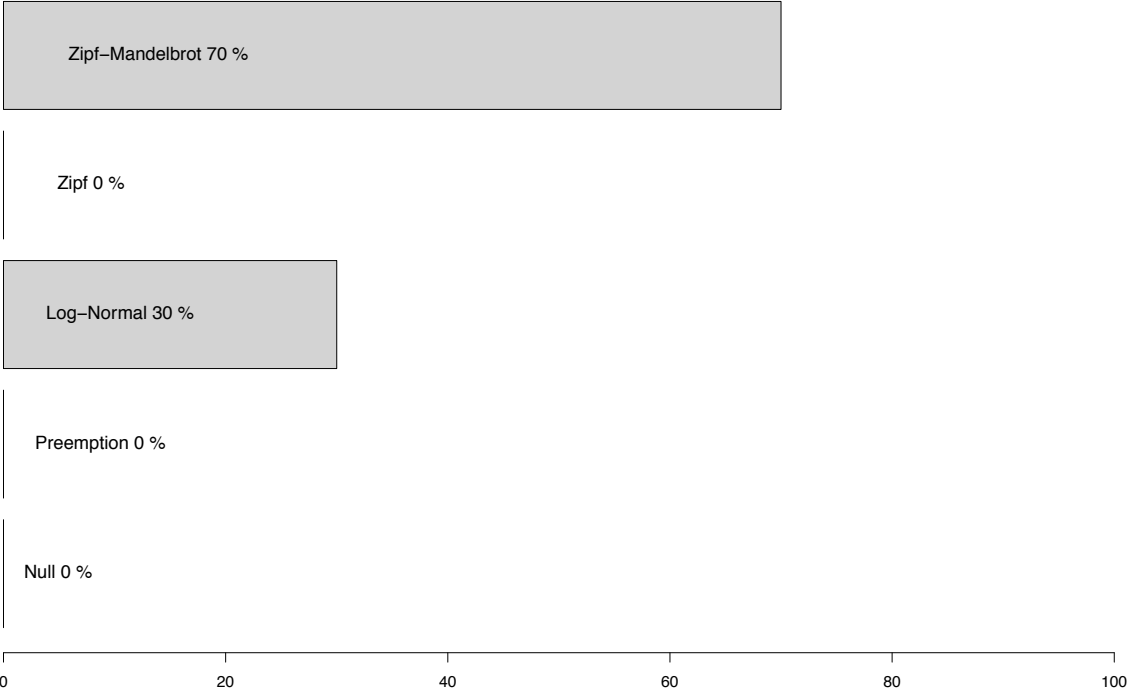
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91F0_ATL



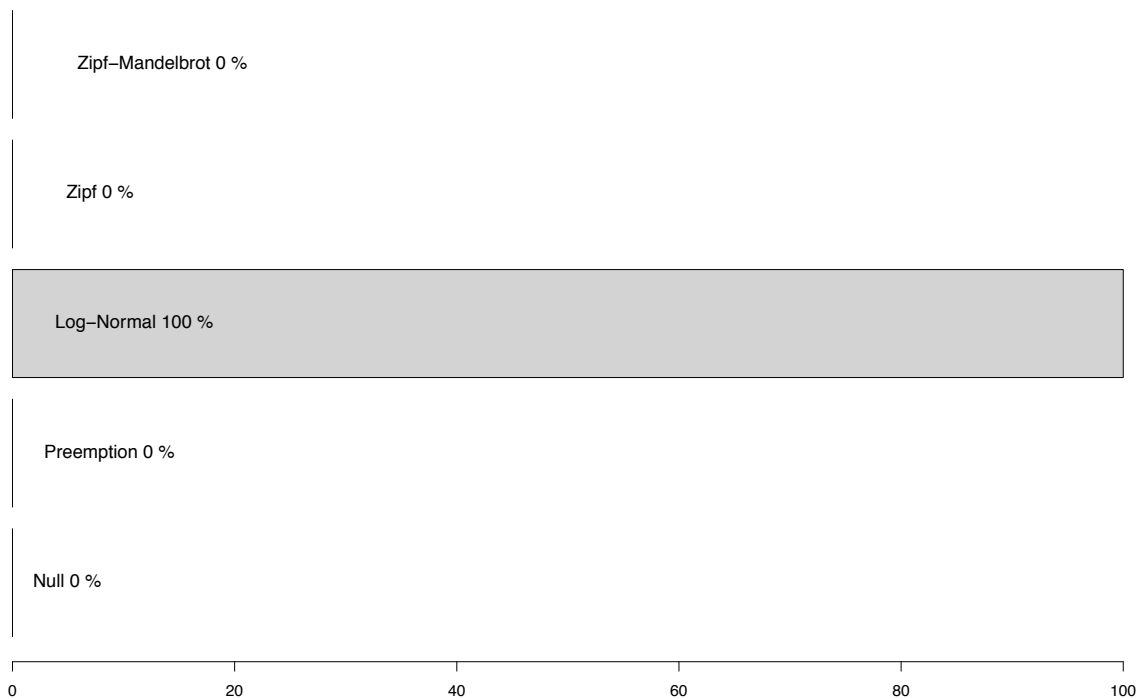
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_MED



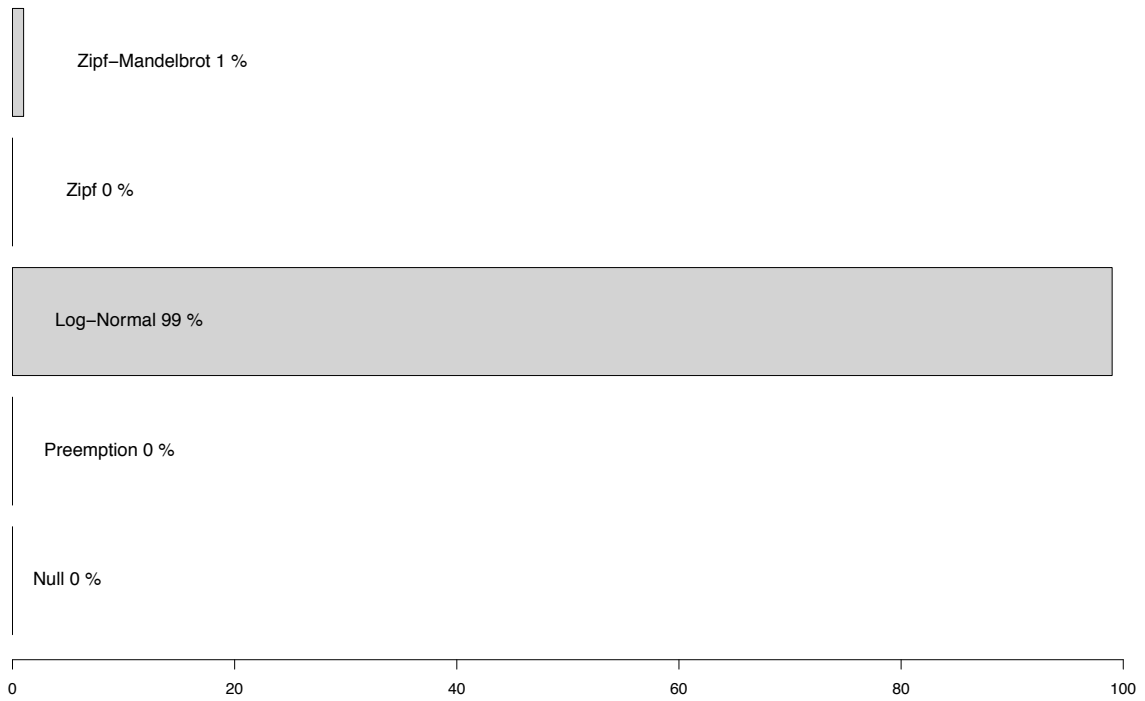
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_ATL



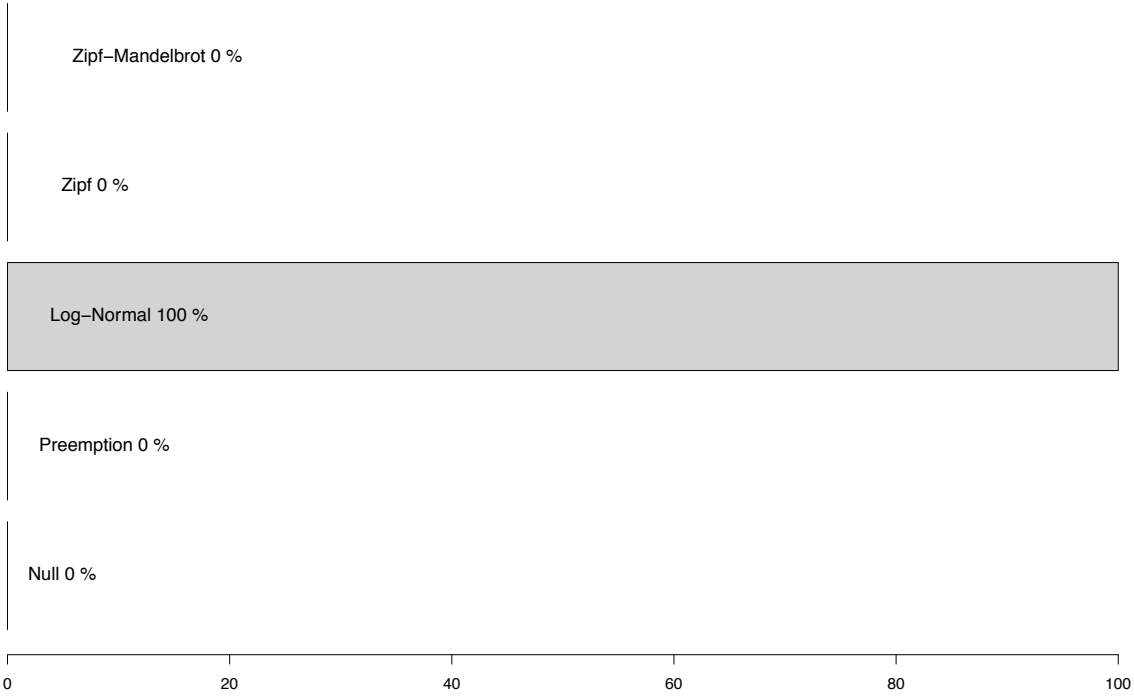
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_ALP



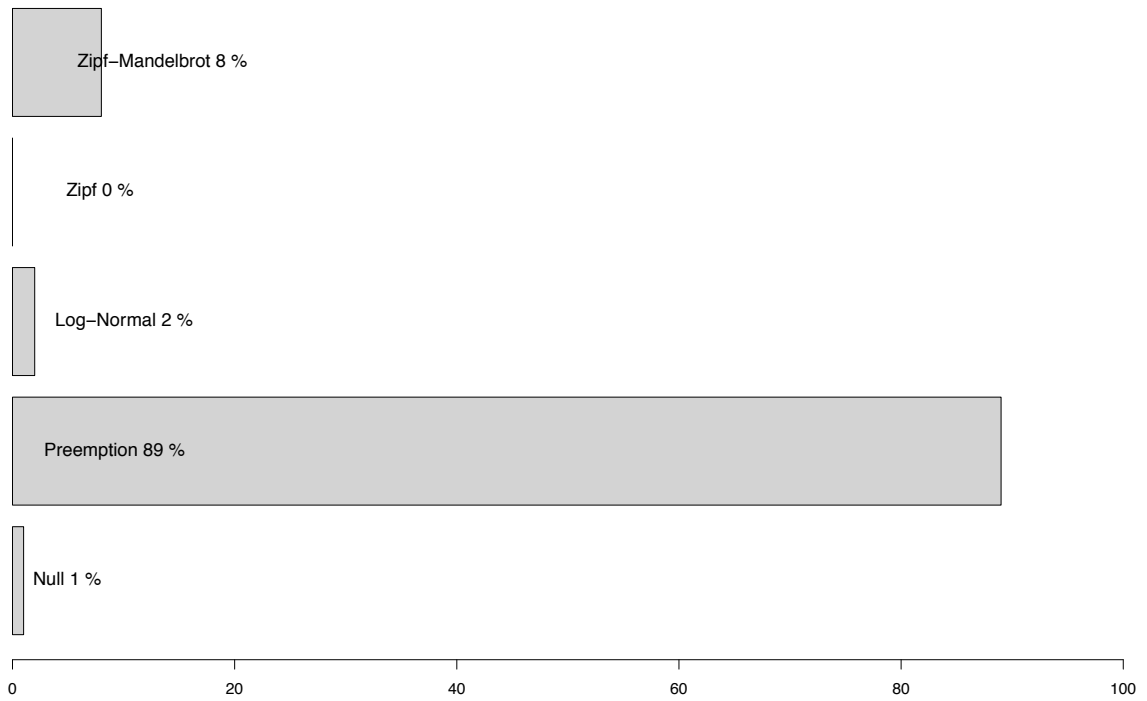
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91E0_CON



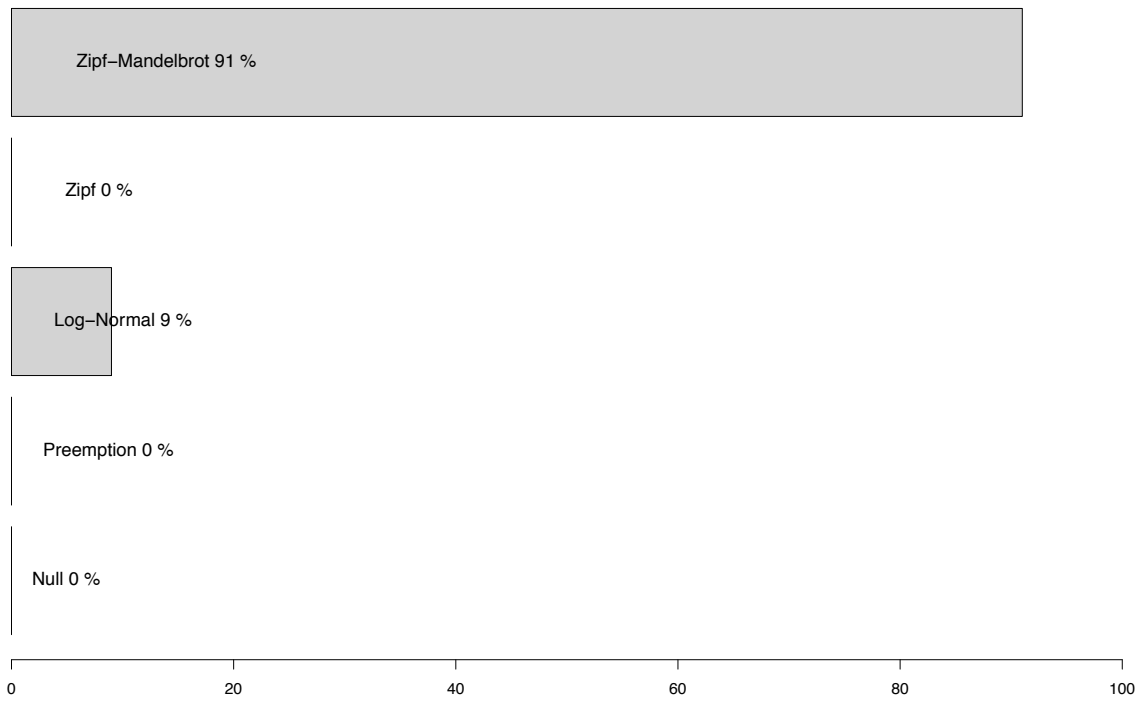
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 91D0_CON



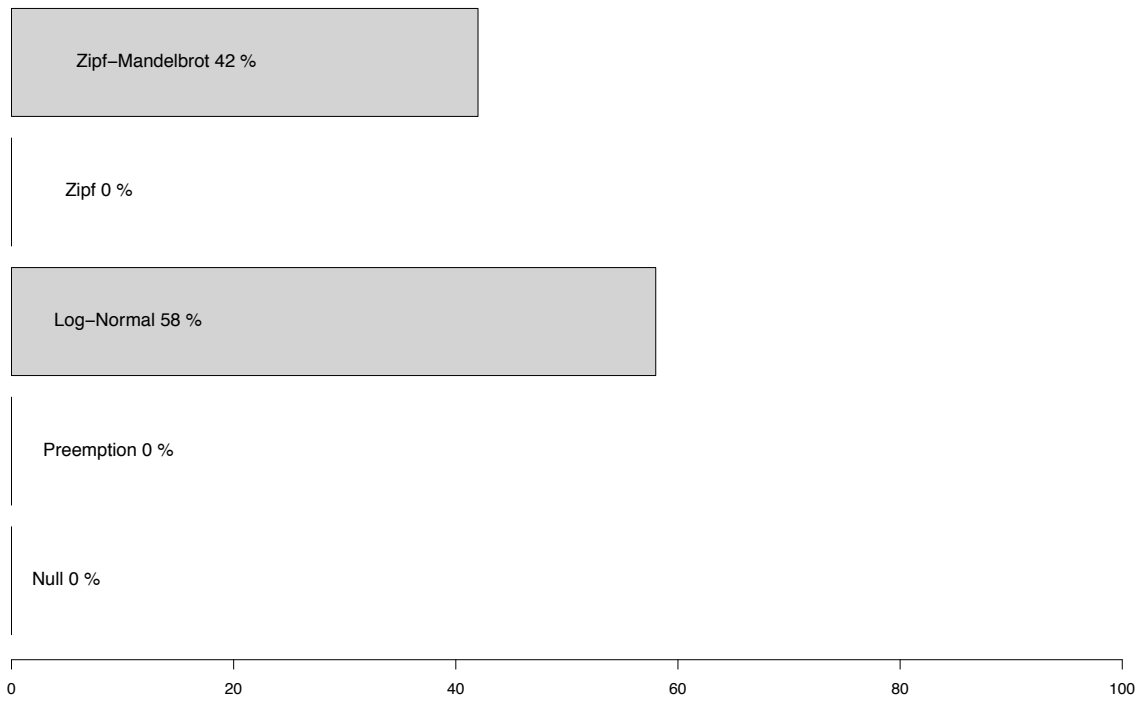
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9190_CON



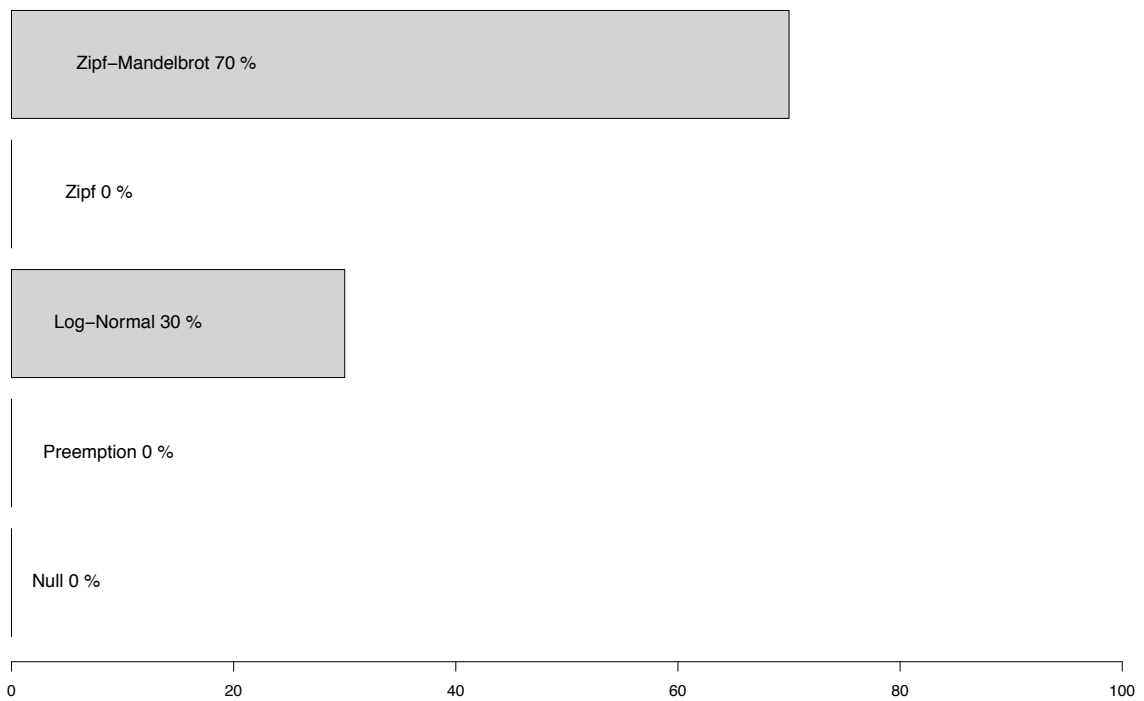
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9190_ATL



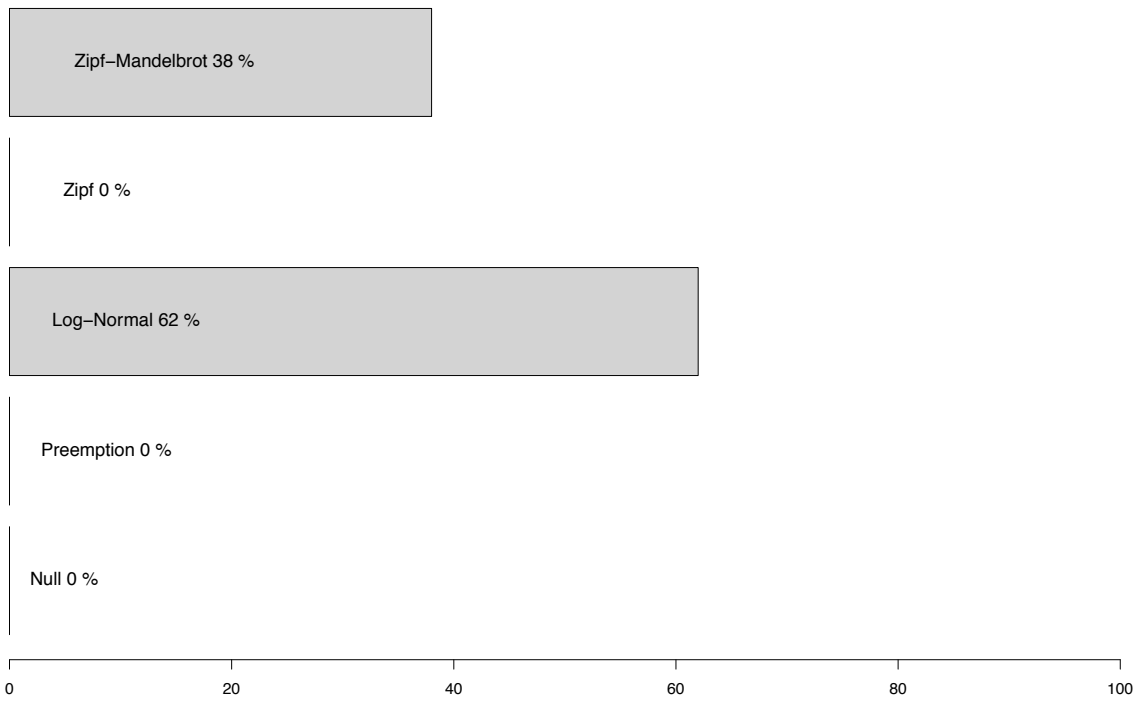
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9180_CON



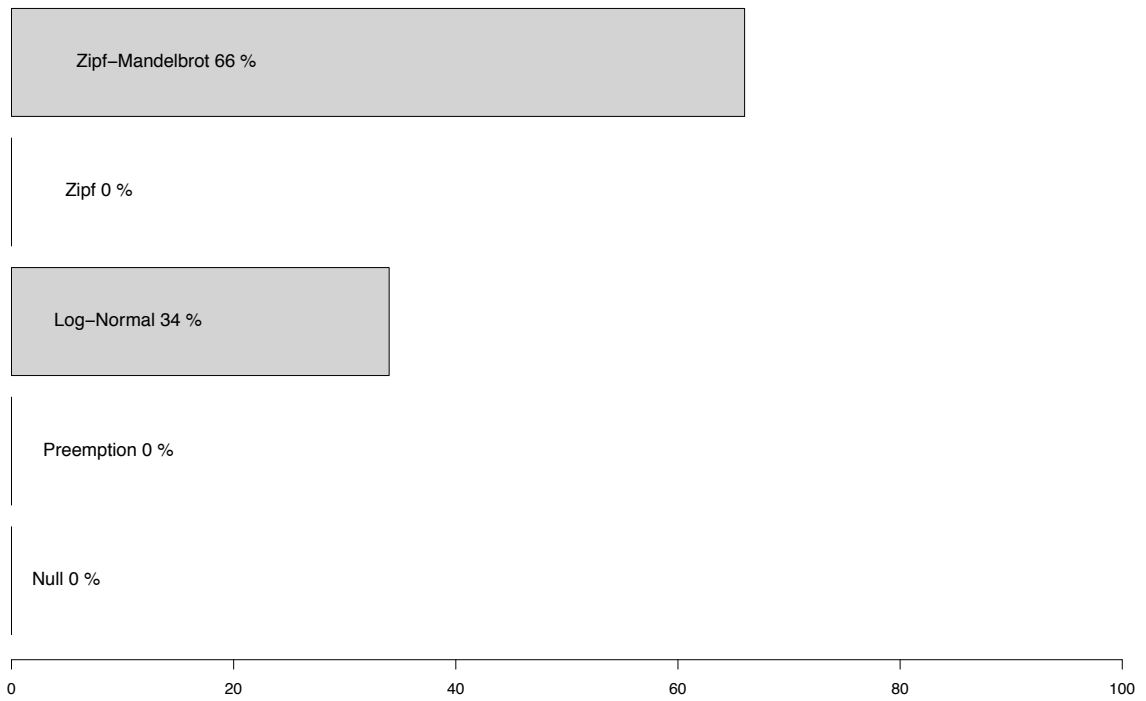
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9180_ATL



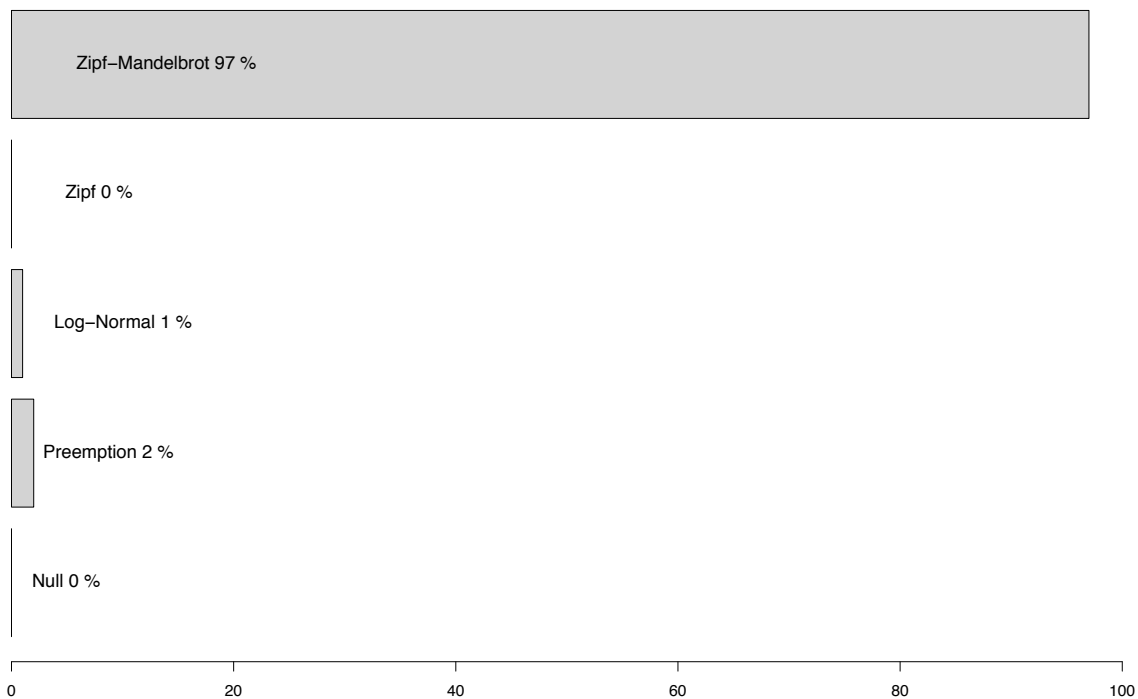
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9180_ALP



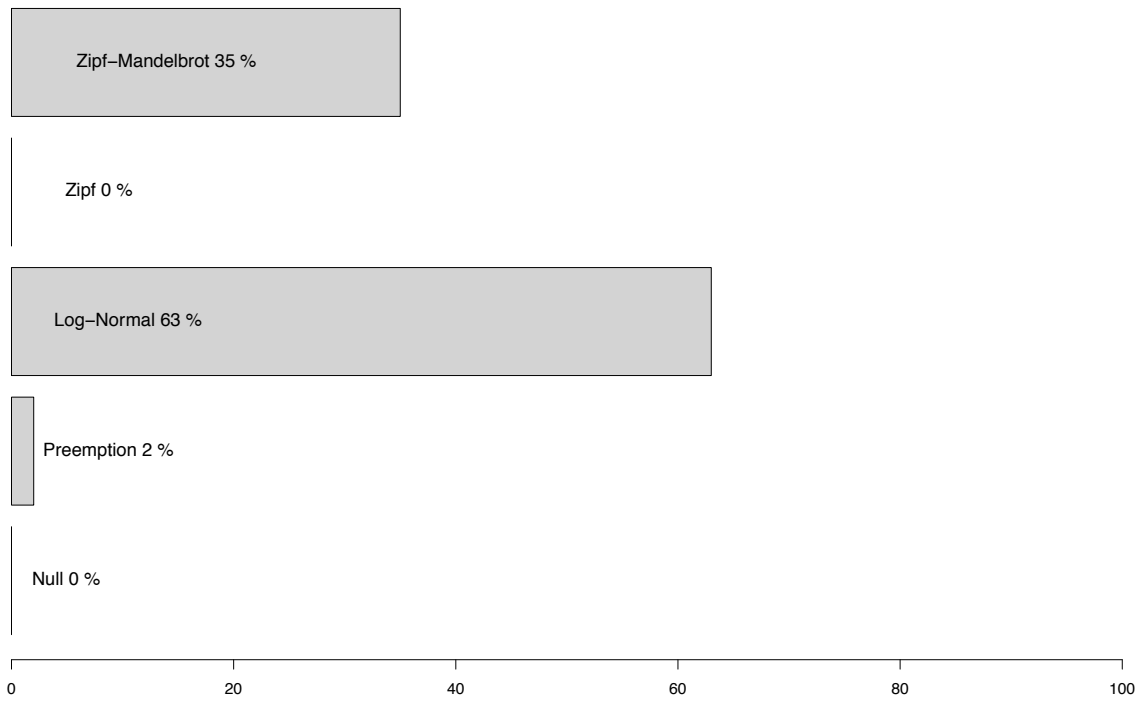
based on 97 replications

RAD models frequency ajusted 9170_CON



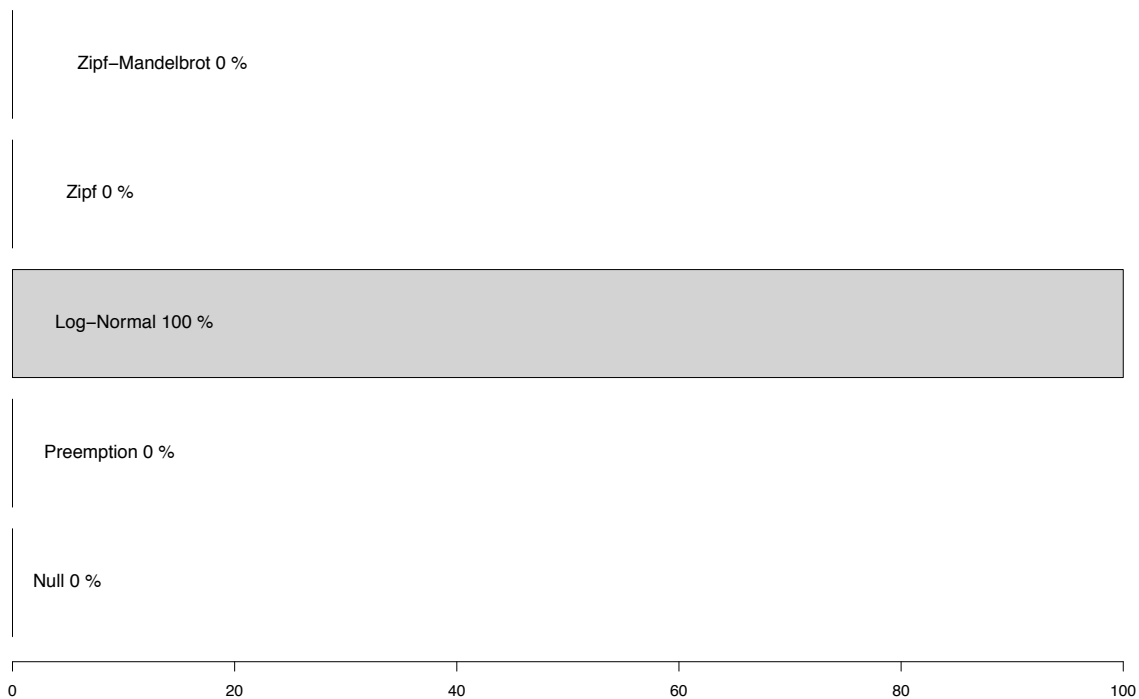
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9160_ATL



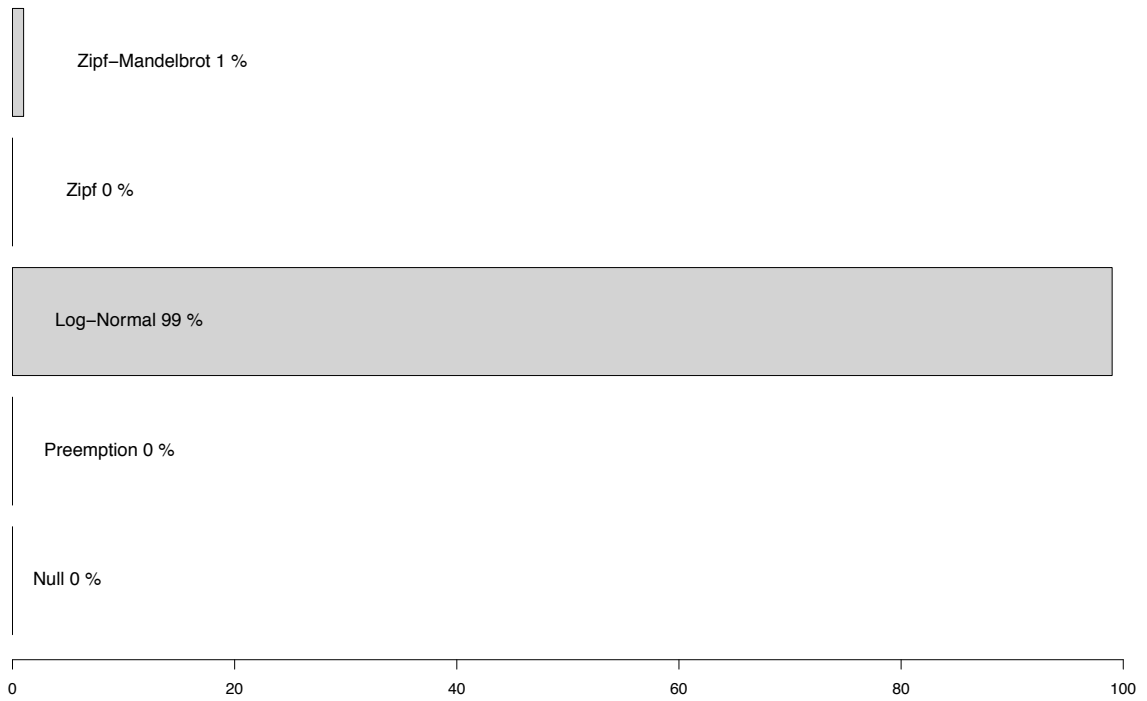
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9150_MED



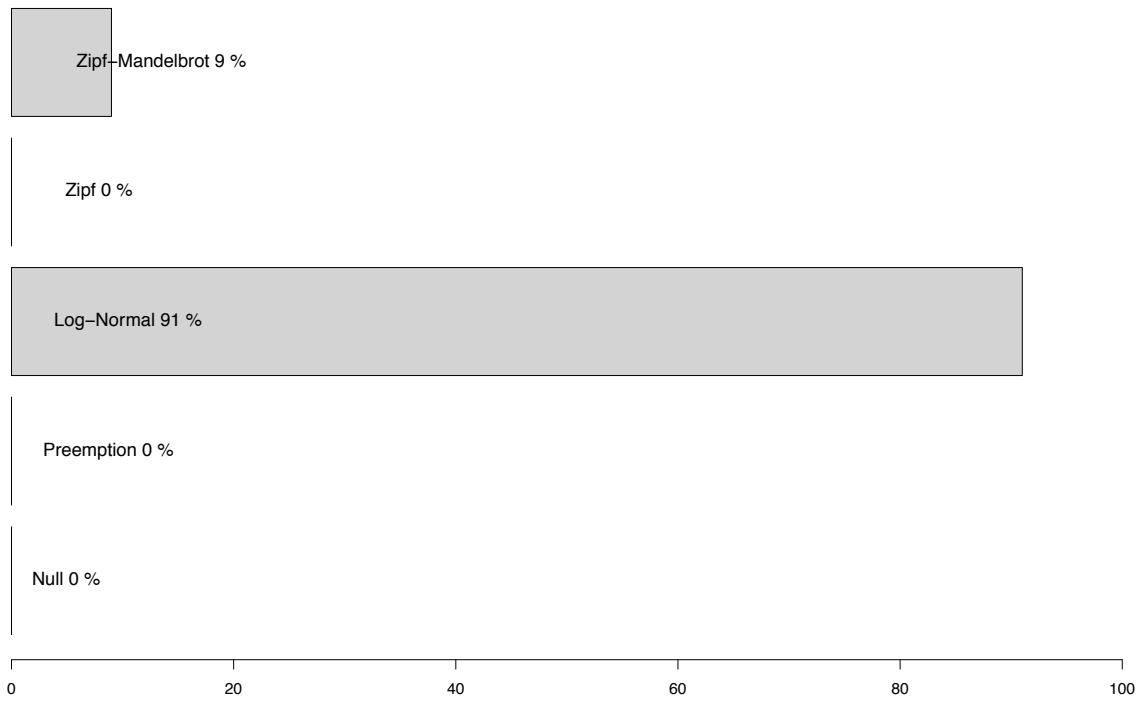
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9150_ATL



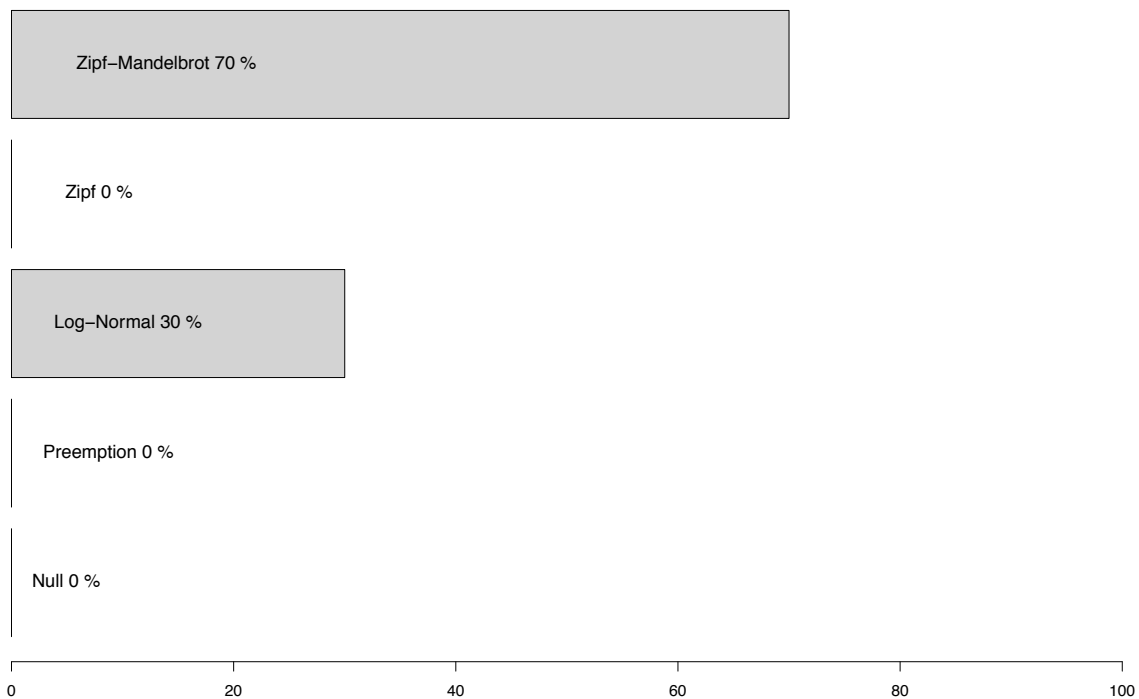
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9150_ALP



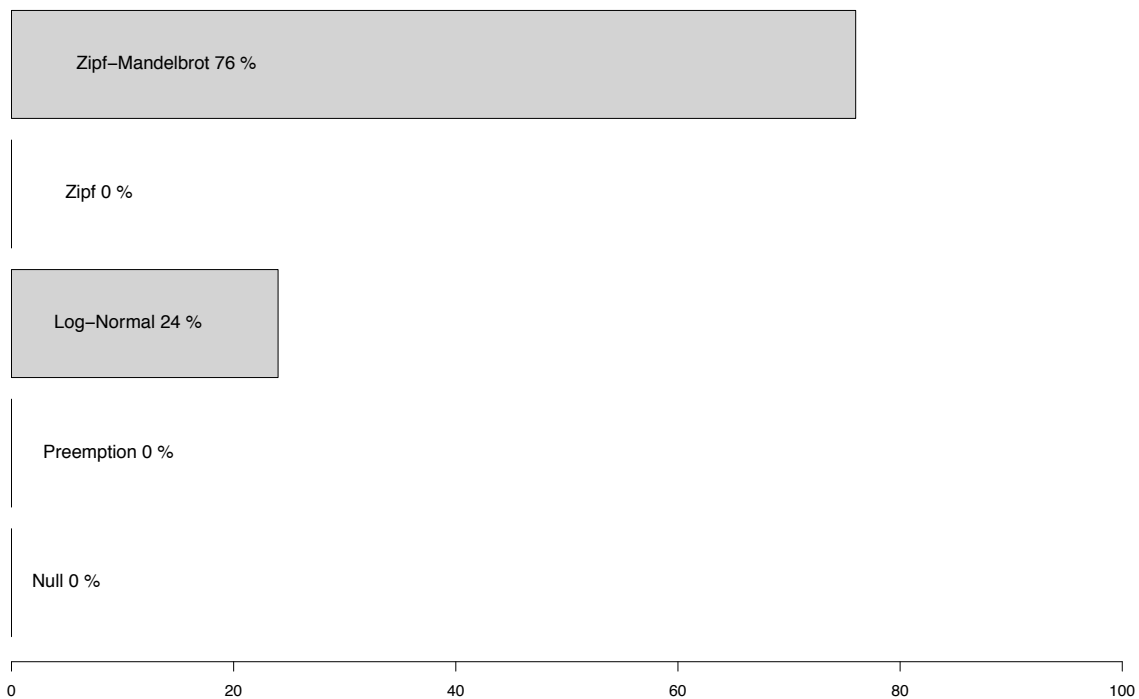
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9150_CON



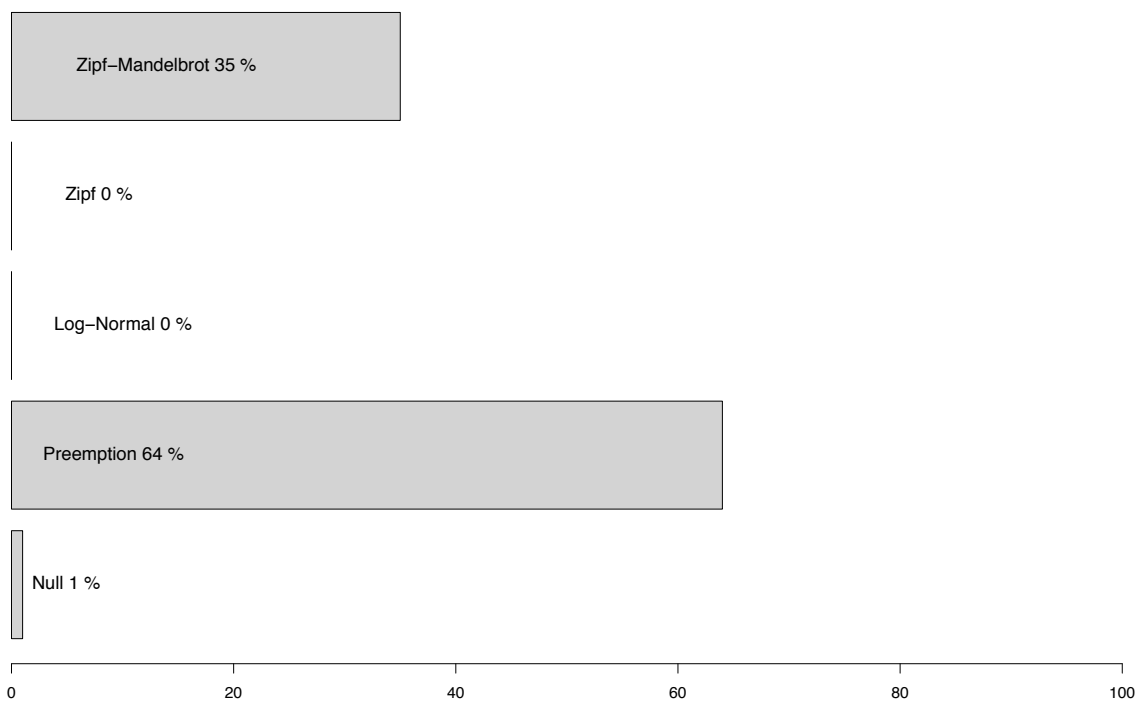
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9140_CON



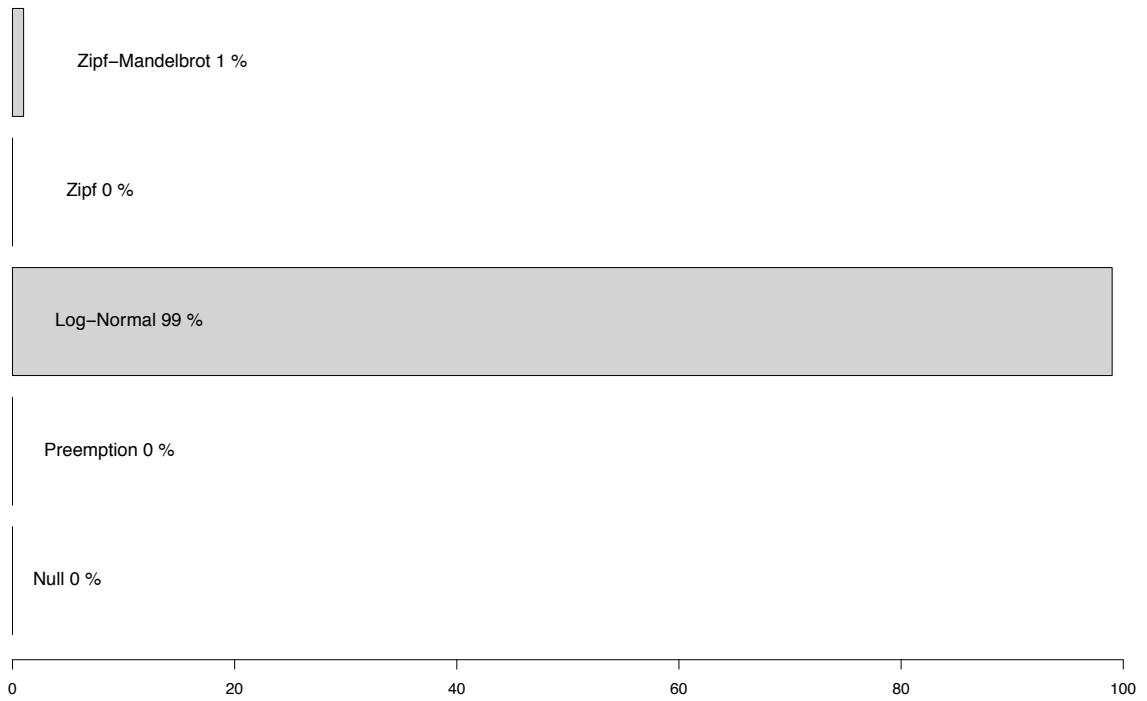
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9140_ALP



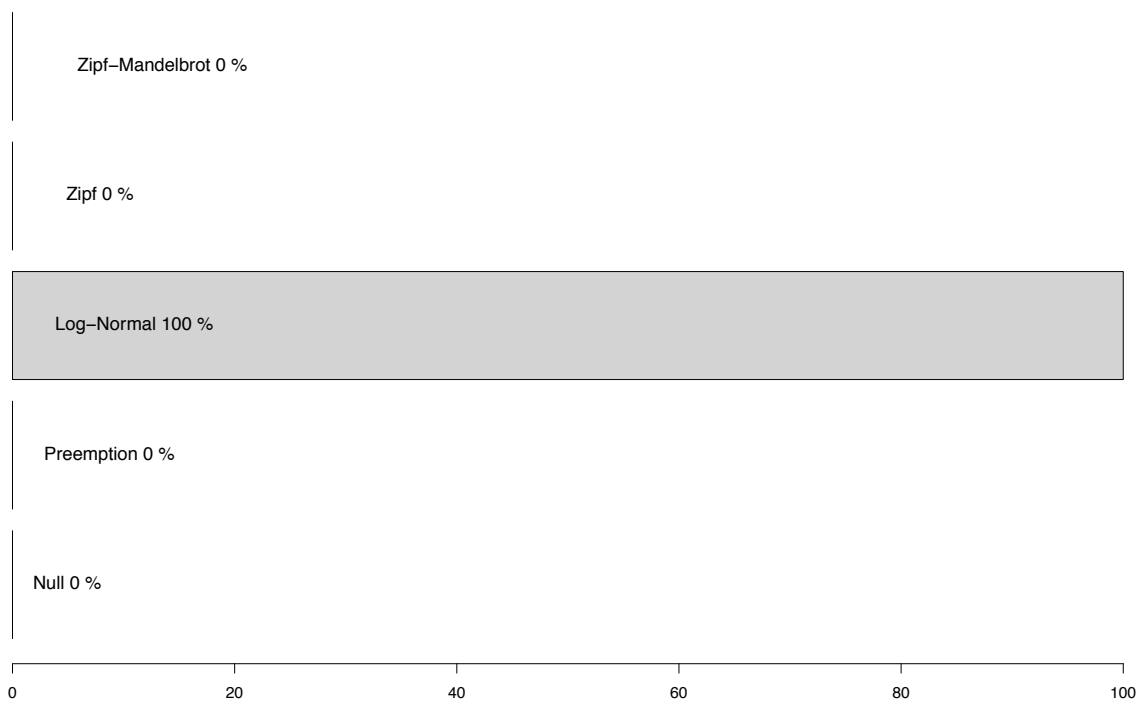
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9130_ALP



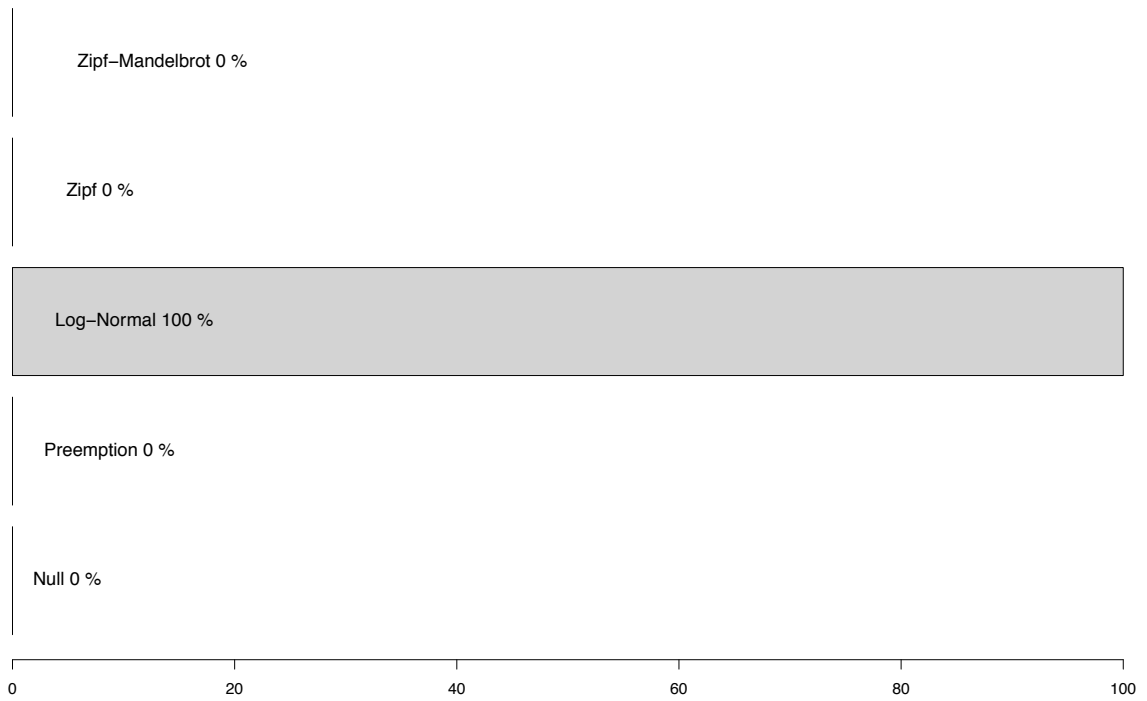
based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9120_CON



based on 100 replications

RAD models frequency ajusted 9120_ALP



based on 100 replications

Bibliographie

- [Al-Mufti 77] M.M. Al-Mufti, C.L. Sydes, S.B. Furness, J.P. Grime & S.R. Brand. *A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation*. *Journal of Ecology*, vol. 65, pages 759–791, 1977.
- [Amanieu 81] M. Amanieu, P.L. Gonzales & O. Guelorget. *Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondance*. *Acta Oecologica*, vol. 2, pages 265–286, 1981.
- [Araujo 11] M. B. Araujo, D. Alagador, M. Cabeza, D. Nogues-Bravo & W. Thuiller. *Climate change threatens European conservation areas*. *Ecology Letters*, vol. 14, no. 5, pages 484–492, 2011.
- [Auclair 71] A.N. Auclair & G.F. Goff. *Diversity relations of upland forests in the western great lakes area*. *The American Naturalist*, vol. 105, no. 946, pages 499–527, 1971.
- [Austin 11] M. P. Austin & K. P. Van Niel. *Improving species distribution models for climate change studies : variable selection and scale*. *Journal of Biogeography*, vol. 38, no. 1, pages 1–8, 2011. Austin, Mike P. Van Niel, Kimberly P.
- [Barbier 09] S. Barbier, R. Chevalier, P. Loussot, L. Berges & F. Gosse- lin. *Improving biodiversity indicators of sustainable forest management : Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests*. *Forest Ecology and Management*, vol. 258, pages S176–S186, 2009. [www](#)
- [Bashkirov 00] A. G. Bashkirov & A. V. Vityazev. *Information entropy and power-law distributions for chaotic systems*. *Physica A*, vol. 277, no. 1-2, pages 136–145, 2000. [www](#)
- [Bell 01] Graham Bell. *Neutral Macroecology*. *Science*, vol. 293, pages 2413–2418, 2001. [www](#)

- [Bensettiti 01] F. Bensettiti, J.C. Rameau & H el ene Chevallier. Cahiers d'habitats. natura 2000. connaissance et gestion des habitats et des esp ces d'int r t communautaire. habitats forestiers tome i, vol 1, volume 1. La documentation fran aise, Paris, 2001.
- [Bertrand 2] Romain Bertrand, Vincent Perez & Jean-Claude Gegout. *Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change : the case of Quercus pubescens in France*. GLOBAL CHANGE BIOLOGY, vol. 18, no. 8, pages 2648–2660, AUG 2012.
- [Bertrand 11a] Romain Bertrand, Jean-Claude G gout & Jean-Daniel Bontemps. *Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny*. Oikos, vol. 120, no. 10, pages 1479–1488, 2011.
- [Bertrand 11b] Romain Bertrand, Jonathan Lenoir, Christian Piedallu, Gabriela Riofrio-Dillon, Patrice de Ruffray, Claude Vidal, Jean-Claude Pierrat & Jean-Claude Gegout. *Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests*. Nature, pages –, 10 2011. [www](#)
- [Bertrand 12] Romain Bertrand & Damien Marage. *Importance des variables non-climatiques pour le d terminisme environnemental des v g taux*. Poster Colloque Ecologie des communaut s v g tales, 28-30 mars, Nancy, mars 2012.
- [Blondel 95] J. Blondel. Biog ographie. approche  cologique et  volutive. Masson, Paris, 1995.
- [Bolte 06] A Bolte. *Biomasse- und Elementvorr te der Bodenvegetation auf Fl chen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II)*. Rapport technique 72, 1-80., Ber. Forsch.zent. Wald kosyst., 2006.
- [Braun-Blanquet 32] J. Braun-Blanquet. Plant sociology, the study of plant communities. McGraw-Hill Book Company, New York, 1932.
- [Breiman 84] L. Breiman, J.H. Friedman, R.A. Olshen & C.J. Stone. Classification and regression trees. The Wadsworth statistics probability series. Chapman and Hall, New York, USA, 1984.
- [Breiman 01] L. Breiman. *Random forests*. Machine Learning, vol. 45, no. 1, pages 5–32, 2001.

- [Brisse 95] H. Brisse, P. De Ruffray, G. Grandjouan & M. Hoff. *European vegetation survey - La banque de données phytosociologiques SOPHY*. *Annali di Botanica*, vol. LIII, pages 191–223, 1995.
- [Carnino 08] Nathalie Carnino. *ETAT DE CONSERVATION DES HABITATS FORESTIERS D'INTERET COMMUNAUTAIRE - Méthode d'évaluation à l'échelle du site Natura 2000*. Rapport technique, MNHN, Paris, 2008.
- [CARNINO 10] Nathalie CARNINO & Julien TOUROULT. *EVALUATION DE L'ÉTAT DE CONSERVATION DES HABITATS FORESTIERS À L'ÉCHELLE D'UN SITE NATURA 2000 : DU CONCEPT VERS UN OUTIL POUR LE GESTIONNAIRE*. *Revue forestière française*, vol. 62, no. 2, pages 127–140, 2010.
- [Chytry 02] M. Chytry, L. Tichy, J. Holt & Z. Botta-Dukat. *Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures*. *Journal of Vegetation Science*, vol. 13, no. 1, pages 79–90, 2002.
- [Clements 16] F.E. Clements. *Plant succession*. Carnegie Institution, Washington, vol. 242, pages 8–21, 1916.
- [Combroux 06] I. Combroux, F. Bensettiti, P. Daszkiewicz & J. Moret. *Évaluation de l'état de conservation des habitats et espèces d'intérêt communautaire 2006-2007. guide méthodologique*, volume Document téléchargeable sur le site de l'INPN <http://inpn.mnhn.fr>. 149 pp. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 2006.
- [Commission 07] European Commission. *Interpretation manual of european union habitats - eur 27*. DG Environment, Nature and biodiversity, Bruxelles, 2007.
- [Cornejo 11] Victor Cornejo. *Mesure de la redondance fonctionnelle dans les écosystèmes forestiers de la France tempérée*. Master 2, Université Nancy I, mars-août 2011.
- [Cornelissen 03] J. H. C. Cornelissen, S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas & H. Poorter. *A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide*. *Australian Journal of Botany*, vol. 51, no. 4, pages 335–380, 2003. *Aust. J. Bot.*

- [Coudun 06] Christophe Coudun & Jean-Claude Gégout. *The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics*. Ecological Modelling, vol. 199, no. 2, pages 164–175, 2006. [www](#)
- [Couvet 10] Denis Couvet & Anne Teyssède-Couvet. *Ecologie et biodiversité. des populations aux socioécosystèmes*. Belin, Paris, 2010.
- [Cumming 05] G. S. Cumming, G. Barnes, S. Perz, M. Schmink, K. E. Sieving, J. Southworth, M. Binford, R. D. Holt, C. Stickler & T. Holt. *An Exploratory Framework for the Empirical Measurement of Resilience*. Ecosystems, vol. 8, no. 8, pages 975–987, 2005. [www](#)
- [Daget 68] P. Daget & J. Poissonet. *QUELQUES RÉSULTATS SUR LES MÉTHODES D'ÉTUDES PHYTOÉCOLOGIQUES, LA STRUCTURE, LA DYNAMIQUE ET LA TYPOLOGIE DES PRAIRIES PERMANENTES*. Fourrages, pages 71–81, 1968.
- [Decocq 05] G. Decocq, M. Aubert, F. Dupont, J. Bardat, A. Wattez-Franger, R. Saguez, B. de Foucault, D. Alard & A. Delelis-Dusollier. *Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest*. Annals of Forest Science, vol. 62, no. 4, pages 313–323, 2005. [www](#)
- [Diaz 97] S. Diaz & M. Cabido. *Plant functional types and ecosystem function in relation to global change*. Journal of Vegetation Science, vol. 8, pages 463–474, 1997.
- [Diddelot 11] Cécile Diddelot. *Paramétrisation de modèles de distribution d'abondance du tapis herbacé de hêtraies par le biovolume*. stage master 1, Université de Nancy I, avril-juin 2011.
- [Dubuis 12] Anne Dubuis, Sara Giovanettina, Loïc Pellissier, Julien Pottier, Pascal Vittoz & Antoine Guisan. *Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables*. Journal of Vegetation Science, pages n/a–n/a, 2012.
- [Ehrlich 98] P. R. Ehrlich & B. H. Walker. *Rivets and Redundancy*. BioScience, vol. 48, no. 5, page 387, 1998.
- [Evans 11] Douglas Evans & Marita Arvela. *Assessment and reporting under Article 17 of the Habitats Directive Explanatory*,

- Notes and Guidelines for the period 2007-2012*. Technical Report 123 p., European Topic Centre on Biological Diversity, 2011.
- [Ferrier 02] S. Ferrier, G. Watson, J. Pearce & M. Drielsma. *Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling*. Biodiversity and Conservation, vol. 11, no. 12, pages 2275–2307, 2002.
- [Ferrier 06] SIMON Ferrier & ANTOINE Guisan. *Spatial modelling of biodiversity at the community level*. Journal of Applied Ecology, vol. 43, page 393 :“404, 2006.
- [Fox 02] J. Fox. Linear mixed models : An appendix to “an r and s-plus companion to applied regression” [online]. 2002. [www](#)
- [Frontier 94] S. Frontier. *Species-Diversity as a Fractal Property of Biomass*. Fractals in the Natural and Applied Sciences, vol. 41, pages 119–127, 1994. [www](#)
- [Frontier 98] S. Frontier & D. Pichod-Viale. *Ecosystèmes. structure, fonctionnement, évolution*. Dunod, Paris, 1998.
- [Gégout 05] J.-C. Gégout, Ch. Coudun, Gilles Bailly & B. Jabiol. *Eco-Plant : a forest sites database to link floristic data with soil resources and climatic conditions*. Journal of Vegetation Science, vol. 16, pages 257–260, 2005.
- [Gegout 09] J.C. Gegout, J.C. Rameau, B. Renaux, B. Jabiol, Bar.M & D. Marage. *Les habitats forestiers de la france temperee; typologie et caracterisation phytoecologique*. AgroParisTech-ENGREF, Nancy, 2009.
- [Gégout 12] Jean-Claude Gégout & Christophe Coudun. *The right relevé in the right vegetation unit : a new typicality index to reproduce expert judgement with an automatic classification programme*. Journal of Vegetation Science, vol. 23, no. 1, pages 24–32, 2012. [www](#)
- [Géhu 06] J.M. Géhu. *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétales*. Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 899 p. 2006. [www](#)
- [Gilliam 03] F. S Gilliam & M.R Roberts. *The herbaceous layer in forests of eastern north america*. Oxford University Press, 2003.

- [Godron 65] M. Godron. *Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation*. Oecologica Plantarum, vol. 1, pages 187–197., 1965.
- [Godron 12] M. Godron. *Ecologie et évolution du monde vivant : Volume 1, la vie est une transmission d'information*. Biologie, écologie, agronomie. L'Harmattan, 2012. [www](#)
- [Grime 79] J.P. Grime. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, New York, 1979.
- [Hannon 00] Gina E. Hannon, Richard Bradshaw & Jens Emborg. *6000 years of forest dynamics in Suserup Skov, a seminatural Danish woodland*. Global Ecology and Biogeography, vol. 9, no. 2, pages 101–114, 2000. [www](#)
- [Hastie 90] T. J. Hastie & R. J. Tibshirani. *Generalized additive models*, volume 43 of *Monographs on statistics and applied probability*. Chapman and Hall, London, UK, 1990.
- [Hermy 88] M. Hermy. *Accuracy of visual cover assessments in predicting standing crop and environmental correlation in deciduous forest*. Vegetatio, vol. 75, pages 57–64, 1988.
- [Hill 73] M.O. Hill. *Diversity and evenness : unifying notation and its consequences*. Ecology, vol. 54, pages 427–432, 1973.
- [Hobbs 06] Richard J. Hobbs, Salvatore Arico, James Aronson, Jill S. Baron, Peter Bridgewater, Viki A. Cramer, Paul R. Epstein, John J. Ewel, Carlos A. Klink, Ariel E. Lugo, David Norton, Dennis Ojima, David M. Richardson, Eric W. Sanderson, Fernando Valladares, Montserrat VilÀ, Regino Zamora & Martin Zobel. *Novel ecosystems : theoretical and management aspects of the new ecological world order*. Global Ecology and Biogeography, vol. 15, no. 1, pages 1–7, 2006. [www](#)
- [Hutchinson 57] G.E. Hutchinson. *Concluding remarks*. In Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology, volume 22, pages 415–427, 1957.
- [Jamoneau 12] Aurelien Jamoneau, Olivier Chabrierie, Deborah Closset-Kopp & Guillaume Decocq. *Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities*. Ecography, vol. 35, no. 2, pages 124–133, 2012.
- [Jax 05] Kurt Jax. *Function and functioning in ecology : what does it mean ?* Oikos, vol. 111, no. 3, page 8, 2005. [www](#)

- [Kattge 1] Jens Kattge, Kiona Ogle, Gerhard Boenisch, Sandra Diaz, Sandra Lavorel, Joshua Madin, Karin Nadrowski, Stephanie Noellert, Karla Sartor & Christian Wirth. *A generic structure for plant trait databases*. METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION, vol. 2, no. 2, pages 202–213, APR 2011.
- [Knevel 03] I. C. Knevel, R. M. Bekker, J. P. Bakker & M. Kleyer. *Life-history traits of the Northwest European flora : a data-base (LEDA)*. Journal of Vegetation Science, vol. 14, pages 611–614, 2003.
- [Kubicek 75] F Kubicek & A. Jurko. *Estimation of the above-ground biomass of the herb layer in forest communities*. Folia Geobotanica and Phytotaxonomica, vol. 10, pages 113–129, 1975.
- [Lavorel 97] S. Lavorel, S. McIntyre, J. Landsberg & T.D.A. Forbes. *Plant functional classifications - from general groups to specific groups based on response to disturbance*. Trends in Ecology and Evolution, vol. 12, no. 12, pages 474–478, 1997.
- [Lavorel 02] S. Lavorel & E. Garnier. *Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail*. Functional Ecology, vol. 16, no. 5, pages 545–556, 2002.
- [Lenoir 08] Jonathan Lenoir, J. C. Gégout, Pablo Marquet, (P.) de Ruffray & (H.) Brisse. *A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century*. Science, vol. 320, pages 1768–1771, 2008.
- [Lindbladh 08] Matts Lindbladh, Mats Niklasson, Matts Karlsson, Leif Bjorkman & Marcin Churski. *Close anthropogenic control of Fagus sylvatica establishment and expansion in a Swedish protected landscape : implications for forest history and conservation*. Journal of Biogeography, vol. 35, no. 4, pages 682–697, 2008. [www](#)
- [Lindenmayer 08] D. Lindenmayer, R. J. Hobbs, R. Montague-Drake, J. Alexandra, A. Bennett, M. Burgman, P. Cale, A. Calhoun, V. Cramer, P. Cullen, D. Driscoll, L. Fahrig, J. Fischer, J. Franklin, Y. Haila, M. Hunter, P. Gibbons, S. Lake, G. Luck, C. MacGregor, S. McIntyre, R. Mac Nally, A. Manning, J. Miller, H. Mooney, R. Noss, H. Possingham, D. Saunders, F. Schmiegelow, M. Scott,

- D. Simberloff, T. Sisk, G. Tabor, B. Walker, J. Wiens, J. Woinarski & E. Zavaleta. *A checklist for ecological management of landscapes for conservation*. Ecology Letters, vol. 11, no. 1, pages 78–91, January 2008.
- [Liu 11] C. R. Liu, M. White & G. Newell. *Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data*. Ecography, vol. 34, no. 2, pages 232–243, 2011. Liu, Canran White, Matt Newell, Graeme.
- [Lobo 08] Jorge M Lobo. *More complex distribution models or more representative data?* 2008. 2008.
- [Loreau 02] M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti. *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford University Press, Oxford, 2002.
- [MacArthur 57] Robert MacArthur. *On the relative abundance of bird species*. Proceedings of the National Academy of Sciences, vol. 43, pages 293–296, 1957.
- [Maciejewski 10] Lise Maciejewski. *Méthodologie d'élaboration des listes d'espèces typiques pour des habitats forestiers d'intérêt communautaire en vue de l'évaluation de leur état de conservation*. Rapport technique, Rapport SPN 2010- 12 / MNHN-SPN, Paris, 48 p 2010.
- [Manel 01] Stéphanie Manel, H. Ceri Williams & S. J. Ormerod. *Evaluating presence absence models in ecology : the need to account for prevalence*. Journal of Applied Ecology, vol. 38, no. 5, pages 921–931, 2001.
- [Marage 09] Damien Marage & Jean-Claude Gegout. *Importance of soil nutrients in the distribution of forest communities on a large geographical scale*. Global Ecology and Biogeography, vol. 18, no. 1, pages 88–97, 2009.
- [Marage 10] Damien Marage & Lise Maciejewski. *De la typicité des espèces...à l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers*. In F. Bioret, éditeur, Centenaire de la phytosociologie, Brest, November 2010. Conservatoire botanique national de Brest.
- [Moelder 8] Andreas Moelder, Markus Bernhardt-Roemermann & Wolfgang Schmidt. *Herb-layer diversity in deciduous forests : Raised by tree richness or beaten by beech ?* FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT, vol. 256, no. 3, pages 272–281, JUL 30 2008.

- [Mouillot 00] D. Mouillot, A. Lepretre, M. C. Andrei-Ruiz & D. Viale. *The Fractal Model : a new model to describe the species accumulation process and relative abundance distribution (RAD)*. *Oikos*, vol. 90, no. 2, pages 333–342, 2000.
- [Muukkonen 06] Petteri Muukkonen, R Makipaa, Raija Laiho, Kari Minkkinen, Harri Vasander & Leena Finér. *Relationship between biomass and percentage cover in understorey vegetation of boreal coniferous forests*. *Silva Fennica*, vol. 40, no. 2, page 231, 2006.
- [Muukkonen 07] P Muukkonen & J Heiskanen. *Biomass estimation over a large area based on standwise forest inventory data and ASTER and MODIS satellite data : A possibility to verify carbon inventories*. *Remote Sensing of Environment*, vol. 107, no. 4, pages 617–624, 2007.
- [Naeem 98] S. Naeem. *Redundancy and Ecosystem Reliability*. *Conservation Biology*, vol. 12, no. 1, pages 39–45, 1998.
- [Noss 90] R.F. Noss. *Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach*. *Conservation Biology*, vol. 4, no. 1, pages 355–364, 1990.
- [Oksanen 02] J. Oksanen & P. R. Minchin. *Continuum theory revisited : what shape are species responses along ecological gradients ?* *Ecological Modelling*, vol. 157, no. 2-3, pages 119–129, 2002.
- [Ozinga 05] W. A. Ozinga, J. H. J. Schaminee, R. M. Bekker, S. Bonn, P. Poschlod, O. Tackenberg, J. Bakker & J. M. van Groenendael. *Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation*. *Oikos*, vol. 108, no. 3, pages 555–561, 2005.
- [Pearce 00] J. Pearce & S. Ferrier. *Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression*. *Ecological Modelling*, vol. 133, pages 225–245, 2000.
- [Piedallu 12] Christian Piedallu, Jean-Claude Gégout, Vincent Perez, François Lebourgeois & Richard Field. *Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling*. *Global Ecology and Biogeography*, pages n/a–n/a, 2012.
- [Preston 48] F. W. Preston. *The Commonness, and Rarity, of Species*. *Ecology*, vol. 29, no. 3, pages 254–283, 1948.

- [Rameau 87] J.C. Rameau. *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*. PhD thesis, Univ. Besançon, Besançon, 1987.
- [Rameau 93] J.C. Rameau, D. Mansion & G. Dumé. *Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 2 : montagnes*. Institut pour le Développement, Paris, 1993.
- [Raunkiaer 05] C. Raunkiaer. *Types biologiques pour la géographie botanique*. Kung Dansk Vid. Selsk., pages 347–438, 1905.
- [Robert 10] N. Robert, C. Vidal, A. Colin, J.C. Hervé, N. Hamza & C. Cluzeau. *National Forest Inventories : pathways for common reporting*. In E. Tomppo, T. Gschwantner, M. Lawrence & R.E. McRoberts, éditeurs, National Forest Inventories : pathways for common reporting, pages 207–221. Springer, London, U.K., 2010.
- [Röttgermann 00] M. Röttgermann, T. Steinlein, W. Beyschlag & H. Dietz. *Linear relationships between aboveground biomass and plant cover in low open herbaceous vegetation*. Journal of Vegetation Science, vol. 11, pages 145–148, 2000.
- [SCHEEL-YBERT 98] Rita SCHEEL-YBERT. *STABILITÉ DE L'ÉCOSYSTÈME SUR LE LITTORAL SUD-EST DU BRÉSIL À L'HOLOCÈNE SUPÉRIEUR (5500 – 1400 ANS BP) – LES PÊCHEURS-CUEILLEURS-CHASSEURS ET LE MILIEU VÉGÉTAL : APPORTS DE L'ANTHRACOLOGIE*. Biologie des populations et ecologie, Université de Montpellier, 257 pages 1998.
- [Shannon 48] Claude E. Shannon. *A Mathematical Theory of Communication*. Bell System Technical Journal, vol. 27, pages 379–423, 1948.
- [Soberon 07] J. Soberon. *Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species*. Ecology Letters, vol. 10, no. 12, pages 1115–1123, 2007. Soberon, Jorge.
- [Vallauri 12] D. Vallauri, A. Grel, E. Granier & J. L. Dupouey. *Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles*. Rapport technique 64, Rapport WWF/INRA, Marseille, 2012.
- [Van der Maarel 79] E. Van der Maarel. *Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity*. Vegetatio, vol. 39, pages 97–144, 1979.

- [Vayssières 00] Marc P. Vayssières, Richard E. Plant & Barbara H. Allen-Diaz. *Classification trees : An alternative non-parametric approach for predicting species distributions*. Journal of Vegetation Science, vol. 11, no. 5, pages 679–694, 2000.
- [Walker 92] B. Walker. *Biological diversity and ecological redundancy*. Conservation Biology, vol. 6, pages 18–23, 1992.
- [Whittaker 65] R. H. Whittaker. *Dominance and Diversity in Land Plant Communities*. Science, vol. 147, no. 3655, pages 250–260, 1965.
- [Williams 07] J. W. Williams & S. T. Jackson. *Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises*. Frontiers in Ecology and the Environment, vol. 5, no. 9, pages 475–482, 2007.
- [www](#)
- [Wilson 1] J. Bastow Wilson. *Cover plus : ways of measuring plant canopies and the terms used for them*. JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE, vol. 22, no. 2, pages 197–206, APR 2011.
- [Wilson 91] J. Bastow Wilson. *Methods for fitting dominance/diversity curves*. Journal of Vegetation Science, vol. 2, no. 1, pages 35–46, 1991.
- [Wilson 98] J.B. Wilson, H. Gitay, J.B. Steel & W.M. King. *Relative abundance distributions in plant communities : effects of species richness and of spatial scale*. Journal of Vegetation Science, vol. 9, no. 2, pages 213–220, 1998.
- [Woodward 96] F.I. Woodward & W. Cramer. *Plant functional types and climatic change*. Journal of Vegetation Science, vol. 7, pages 305–430, 1996.
- [Wright 09] Justin P. Wright. *Linking populations to landscapes : richness scenarios resulting from changes in the dynamics of an ecosystem engineer*. Ecology, vol. 90, no. 12, pages 3418–3429, 2009.
- [Yee 91] T.W. Yee & N.D. Mitchell. *Generalized additive models in plant ecology*. Journal of Vegetation Science, vol. 2, pages 587–602, 1991.