



HAL
open science

Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées

Stéphane Barbier

► **To cite this version:**

Stéphane Barbier. Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées. Ecologie, Environnement. Université d'Orléans, 2007. Français. NNT: . tel-00238532

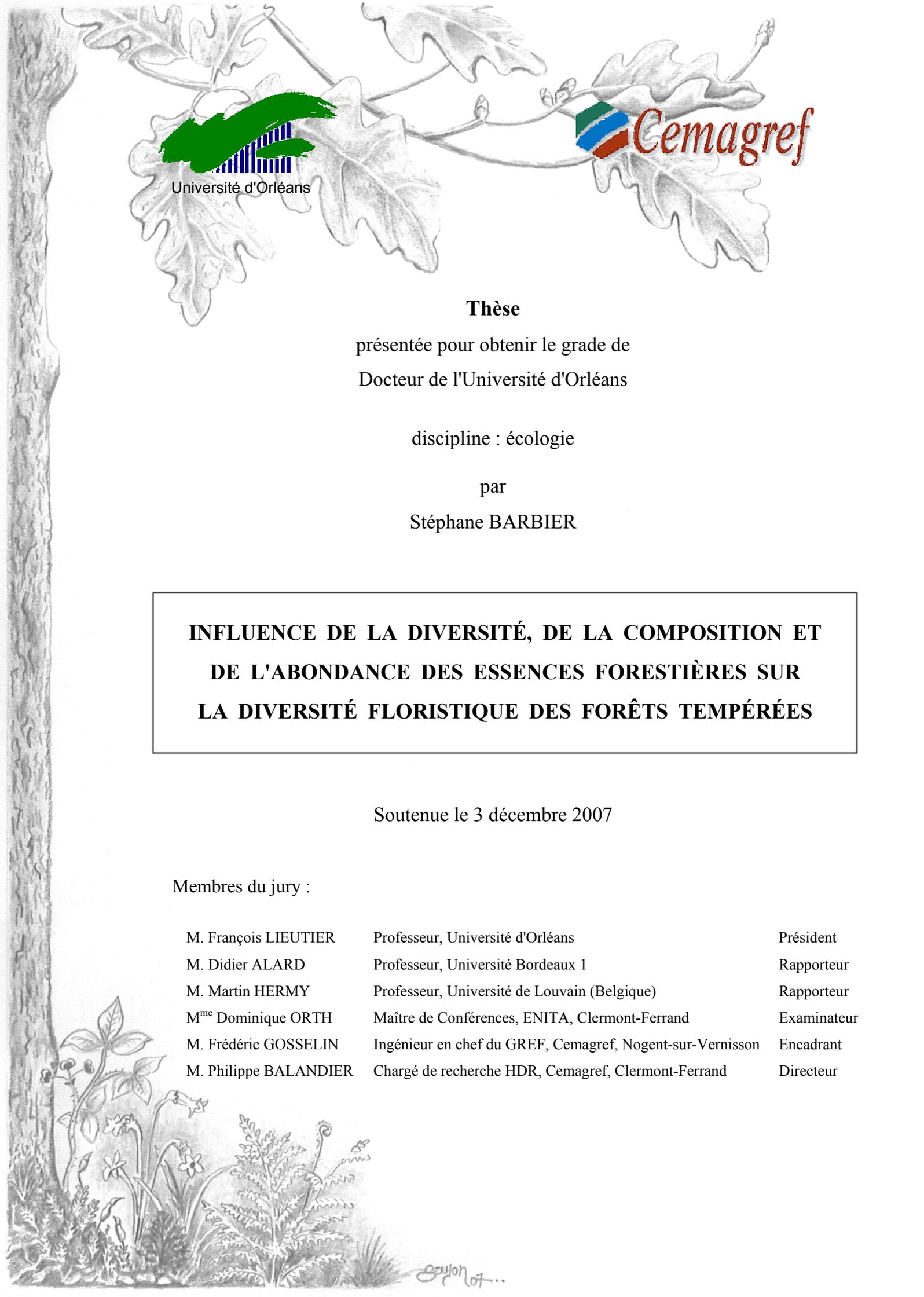
HAL Id: tel-00238532

<https://theses.hal.science/tel-00238532>

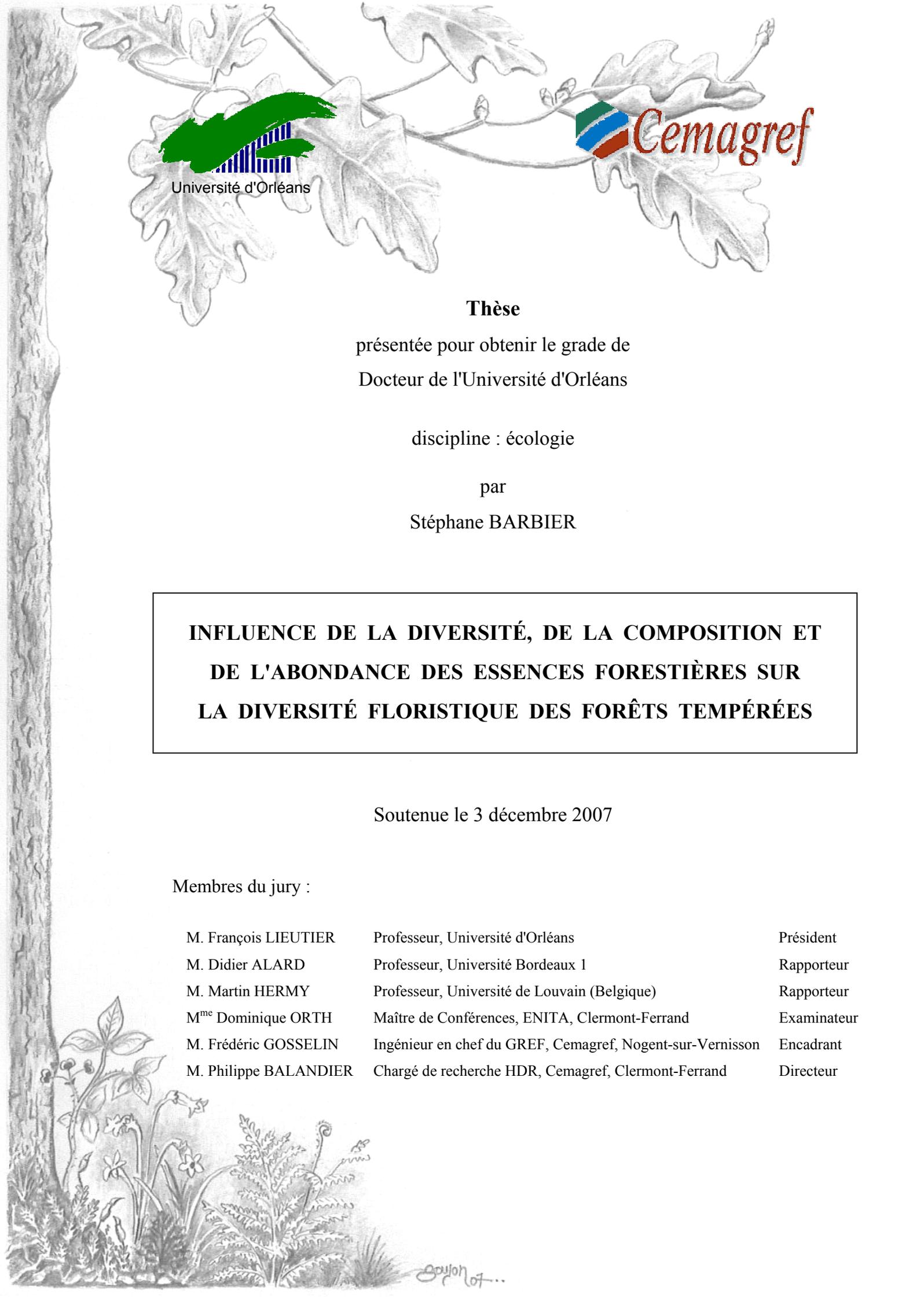
Submitted on 12 Feb 2008

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.



Université d'Orléans

 Cemagref

Thèse

présentée pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université d'Orléans

discipline : écologie

par

Stéphane BARBIER

**INFLUENCE DE LA DIVERSITÉ, DE LA COMPOSITION ET
DE L'ABONDANCE DES ESSENCES FORESTIÈRES SUR
LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE DES FORÊTS TEMPÉRÉES**

Soutenu le 3 décembre 2007

Membres du jury :

M. François LIEUTIER	Professeur, Université d'Orléans	Président
M. Didier ALARD	Professeur, Université Bordeaux 1	Rapporteur
M. Martin HERMY	Professeur, Université de Louvain (Belgique)	Rapporteur
M ^{me} Dominique ORTH	Maître de Conférences, ENITA, Clermont-Ferrand	Examineur
M. Frédéric GOSSELIN	Ingénieur en chef du GREF, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson	Encadrant
M. Philippe BALANDIER	Chargé de recherche HDR, Cemagref, Clermont-Ferrand	Directeur

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont aux encadrants de ce travail : Frédéric Gosselin, qui a initié ce projet de thèse, m'a fait découvrir la modélisation et m'a apporté ses conseils en statistiques et rédaction scientifique notamment ; Jean-Claude Rameau, qui a accepté de diriger cette thèse et a été disponible pour quelques discussions enrichissantes, avant son décès brutal ; Philippe Balandier, qui a assuré la suite de la direction de ma thèse, a été très disponible malgré la distance et m'a apporté de précieux conseils, notamment pour le chapitre 2 et pour la rédaction.

Je remercie les membres du comité de thèse pour les discussions très constructives que nous avons eues lors de nos rencontres : Thomas Cordonnier, Jean-Luc Dupouey, Jean-Claude Gégout et Jean-Christophe Hervé. Merci à Martin Hermy et Didier Alard d'avoir été les rapporteurs de ma thèse et pour leurs remarques et conseils sur mon travail ; merci également à François Lieutier et Dominique Orth pour avoir complété le jury. Je remercie les collègues d'autres établissements pour leur aide ponctuelle : Marie Forêt et Catherine Cluzeau pour les informations sur les données de l'IFN, et François Chièze pour les indications sur les peuplements de la forêt de Montargis.

Un grand merci à tout le personnel du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson pour votre sympathie et votre accueil chaleureux au domaine des Barres. Merci !

Certains ont, en plus, directement participé à ma thèse : Françoise et Dominique qui m'ont apporté de nombreux coups de main de secrétariat ; Sonia qui m'a aidé pour la recherche bibliographique ; Gilles et Philippe, toujours disponibles pour dompter *Pentium vulgare* ; Manue qui a toujours trouvé du temps pour discuter "statistiques" et répondre à mes questions ; Laurent pour ses divers conseils sur mon travail ; Yann avec qui j'ai fait ma campagne de terrain et qui m'a initié à la détermination des bryophytes ; Michel B. qui m'a aidé à faire les mesures dendrométriques ; Daniel, Carl et Franck pour les bricolages et dépannages techniques ; Hilaire qui m'a aidé pour la cartographie ; Gérard qui enjolive la couverture de ma thèse ; et Richard, Yann et Frédéric A. qui m'ont apporté de précieux conseils, toujours en adéquation avec les réalités du terrain dont je m'éloignais parfois lors de longues périodes de bureau !

Merci à ma famille, à Hélène et aux amis pour votre précieux soutien. Une petite dédicace aux amis stagiaires et vacataires à Nogent, en souvenir des chouettes soirées passées ensemble ! Et une petite pensée pour les arbres *in situ*, la Loire et le Sancy, lieux d'évasion pendant ces trois années de thèse.

Ce travail a bénéficié d'une collaboration avec l'IFN (Inventaire Forestier National) et a été en partie financé par la Région Centre ; Météo-France nous a gracieusement fourni des données pluviométriques. Nous les en remercions.

SOMMAIRE

Introduction générale	11
1. LA BIODIVERSITÉ EN FORÊT.....	13
1.1. Définition, contexte et politiques.....	13
1.2. Les indicateurs de biodiversité	14
2. LES FACTEURS DE LA DIVERSITÉ VÉGÉTALE EN FORÊT.....	15
3. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THÈSE	17
3.1. Organisation du travail et plan du manuscrit.....	18
3.2. Choix méthodologiques.....	20
3.3. Nomenclature, vocabulaire spécifique et abréviations	21

Chapitre 1

Synthèse bibliographique	23
---------------------------------------	-----------

Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests	27
Rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review of tree species effect	59

Chapitre 2

Effets de l'essence arborée sur la diversité floristique et sur certaines ressources (éclairage et eau du sol) à l'échelle de l'arbre individuel	79
---	-----------

1. INTRODUCTION.....	81
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	83
2.1. Sites d'étude.....	83
2.2. Principe de l'étude.....	85
2.3. Sélection des paires d'arbres.....	85
2.4. Description des dispositifs.....	86
2.5. Collecte des données	87
2.5.1. <i>Données floristiques</i>	87
2.5.2. <i>Éclairage</i>	88
2.5.3. <i>Humidité du sol</i>	89
2.5.4. <i>Abondance des jeunes arbres sous les houppiers</i>	91
2.6. Méthodes d'analyses et structure des modèles.....	91

3. RÉSULTATS.....	97
3.1. Eclaircement.....	97
3.2. Humidité du sol.....	98
3.3. Flore.....	100
3.3.1. Valeurs indicatrices (L et F).....	100
3.3.2. Richesse spécifique des groupes écologiques.....	101
4. DISCUSSION.....	105
4.1. Variations des niveaux de ressources entre essences.....	105
4.1.1. Éclaircement.....	105
4.1.2. Humidité du sol.....	106
4.2. Variations de composition et de richesse floristique entre essences.....	107
4.2.1. Valeurs indicatrices de la flore.....	108
4.2.2. Richesse spécifique des groupes écologiques.....	108
4.3. Effets de l'abondance des arbrisseaux (surface terrière à 5 m).....	110
4.4. Bilan.....	111
4.4.1. Quelques différences abiotiques et floristiques parfois concordantes.....	111
4.4.2. Une réponse marquée des bryophytes entre chêne et pin.....	112
4.4.3. Importance des caractéristiques du peuplement dans l'effet essence.....	112
4.4.4. Perspectives.....	113

Chapitre 3

Effets de la composition, de la diversité et de l'abondance des essences sur la diversité floristique sur un même type de station dans quelques forêts de Brie 115

1. INTRODUCTION.....	117
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	118
2.1. Site d'étude.....	118
2.2. Description des placettes.....	120
2.3. Collecte des données.....	121
2.3.1. Données dendrométriques.....	121
2.3.2. Données pédologiques.....	122
2.3.3. Données floristiques.....	124
2.4. Méthodes d'analyses.....	124
2.4.1. Structure des modèles.....	124
2.4.2. Classifications écologiques de la flore.....	126
2.4.3. Inférences bayésiennes.....	127
2.4.4. Critères de comparaison des modèles.....	128
2.4.5. Estimation des effets.....	129
3. RÉSULTATS.....	130
3.1. Comparaison des modèles.....	130
3.2. Réponses de la flore aux variables explicatives des modèles.....	133
3.2.1. Richesse en essences (modèle R).....	133
3.2.2. Groupe d'essences principal + pureté (modèle gep+Pur(ep)).....	135
3.2.3. Pureté par groupe d'essences principal (modèle Pur(gep):gep).....	136

3.2.4.	<i>Abondance totale + richesse (modèle G+R)</i>	138
3.2.5.	<i>Abondance des groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$)</i>	141
4.	DISCUSSION	144
4.1.	La richesse en essences, un mauvais indicateur pour les herbacées en forêts de Brie	144
4.2.	La pureté par essence principale, un indicateur difficile à tester en forêt de Brie	144
4.3.	Importance de l'effet de l'abondance (surface terrière) des essences	145
4.4.	Autres indicateurs	146
4.5.	Bilan	147
4.6.	Perspectives	147

Chapitre 4

Effets de la composition, de la diversité et de l'abondance des essences sur la diversité floristique dans les forêts de six régions forestières (est et sud-est du Bassin Parisien)

149

1.	INTRODUCTION	151
2.	MATÉRIEL ET MÉTHODES	152
2.1.	Présentation des données de l'IFN	152
2.1.1.	<i>Méthodes d'inventaire</i>	152
2.1.2.	<i>Variables utilisées</i>	154
2.2.	Présentation des données analysées	156
2.2.1.	<i>Zone d'étude</i>	156
2.2.2.	<i>Restriction du jeu de données</i>	158
2.3.	Description des données analysées	158
2.3.1.	<i>Régions forestières</i>	159
2.3.2.	<i>Date et auteurs des relevés</i>	159
2.3.3.	<i>Caractéristiques stationnelles</i>	160
2.3.4.	<i>Surface terrière totale</i>	162
2.3.5.	<i>Essence dominante</i>	163
2.3.6.	<i>Essence principale</i>	164
2.3.7.	<i>Groupe d'essences principal</i>	165
2.3.8.	<i>Pureté de l'essence principale</i>	165
2.3.9.	<i>Abondance par groupe d'essences</i>	167
2.3.10.	<i>Richesse en essences</i>	168
2.4.	Méthodes d'analyses	169
2.4.1.	<i>Structure des modèles</i>	169
2.4.2.	<i>Classifications écologiques de la flore</i>	173
2.4.3.	<i>Inférences bayésiennes</i>	174
2.4.4.	<i>Méthodes de comparaison des modèles</i>	175
2.4.5.	<i>Estimation des effets</i>	175
2.4.6.	<i>Autres tests statistiques</i>	176
3.	RÉSULTATS	177
3.1.	Comparaison des modèles	177
3.1.1.	<i>Classification "For" (caractère forestier)</i>	177
3.1.2.	<i>Classification "Hélio" (caractère héliophile)</i>	179
3.1.3.	<i>Commentaires globaux</i>	181

3.2.	Significativité des effets	181
3.2.1.	<i>Covariables</i>	182
3.2.2.	<i>Richesse en essences (modèle R)</i>	185
3.2.3.	<i>Pureté par essence principale (modèle Pur(EP):EP)</i>	186
3.2.4.	<i>Essence principale (modèle EP)</i>	187
3.2.5.	<i>Essence dominante (modèle ED)</i>	191
3.2.6.	<i>Essence principale + richesse (modèle EP+R)</i>	194
3.2.7.	<i>Essence principale + pureté (modèle EP+Pur(EP))</i>	194
3.2.8.	<i>Abondance des groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$)</i>	195
4.	DISCUSSION	198
4.1.	Qualité relative des modèles.....	198
4.1.1.	<i>Des indicateurs de biodiversité non validés</i>	198
4.1.2.	<i>Importance de l'identité de l'essence principale ou dominante</i>	198
4.1.3.	<i>L'abondance des groupes d'essences, un bon descripteur de la richesse floristique</i>	199
4.2.	Interprétation des effets de certaines variables spécifiques sur la richesse des groupes écologiques.....	200
4.2.1.	<i>Charme et essences de taillis</i>	200
4.2.2.	<i>Effets du mélange (versus dominance d'une essence)</i>	200
4.2.3.	<i>Effets de la pureté de l'essence principale</i>	201
4.2.4.	<i>Effets de la richesse en essences</i>	202
4.3.	Importance de l'approche par groupes écologiques.....	202
4.4.	Qualité des données floristiques pour une étude de biodiversité.....	203
4.5.	Perspectives.....	204
4.5.1.	<i>Amélioration des modèles</i>	204
4.5.2.	<i>Analyse d'autres données</i>	206

Chapitre 5

Discussion générale 207

1.	DES INDICATEURS REMIS EN CAUSE POUR LA FLORE	209
1.1.	Des résultats contraires aux prédictions	209
1.2.	De nouveaux indicateurs plus pertinents	210
1.3.	Des réponses variables selon l'écologie des espèces	211
2.	LA COMPOSITION EN ESSENCES : UNE VARIABLE SYNTHÉTIQUE DE CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES FORÊTS	213
2.1.	Effet essence et structure du peuplement.....	213
2.2.	Effet essence et caractéristiques stationnelles	214
2.3.	Effet essence et âge des forêts	215
2.4.	Test d'indicateurs versus test de l'effet essence	215
3.	INTÉRÊTS ET LIMITES DES INDICATEURS DE BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE BASÉS SUR LA DIVERSITÉ, LA COMPOSITION ET L'ABONDANCE DES ESSENCES FORESTIÈRES	216
3.1.	Des variables simples et objectives	216
3.2.	Une validité limitée dans l'espace et dans le temps	217

4. PERSPECTIVES.....	217
4.1. Amélioration des modèles	217
4.2. Analyse de données d'autres forêts	219
4.3. Autres descripteurs de diversité floristique.....	219
4.4. Proposition d'expérimentations.....	220
5. CONCLUSION.....	221

Bibliographie	223
----------------------------	------------

Annexes	233
----------------------	------------

ANNEXE 1 : LOCALISATION DES PAIRES D'ARBRES EN FORÊT DE LORRIS (CH. 2)	235
ANNEXE 2 : LOCALISATION DES PAIRES D'ARBRES EN FORÊT DE MONTARGIS (CH. 2).....	237
ANNEXE 3 : CARACTÉRISTIQUES DES PAIRES D'ARBRES (CH. 2).....	238
ANNEXE 4 : PHOTOGRAPHIES DE QUELQUES PAIRES D'ARBRES (CH. 2)	241
ANNEXE 5 : DIAGNOSTICS DES PRINCIPAUX MODÈLES (CH. 2)	243
ANNEXE 6 : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES (CH. 2)	247
ANNEXE 7 : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES (CH. 3)	251
ANNEXE 8 : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES (CH. 4)	255
ANNEXE 9 : LISTE DES COMMUNICATIONS ORALES ET PUBLICATIONS	261
ANNEXE 10 : ACTE DE COLLOQUE (ATELIERS REGEFOR 2007).....	263

Introduction générale

1. LA BIODIVERSITÉ EN FORÊT

1.1. Définition, contexte et politiques

La biodiversité correspond à la variété du vivant à tous les niveaux : génétique, taxonomique (spécifique, générique, par familles, etc.), mais aussi écosystémique, morphologique, écologique ou fonctionnel ; elle est mesurée à une échelle donnée, allant du microhabitat à la biosphère (e.g. Gaston 1996, DeLong 1996). Une forte diminution de la diversité spécifique sur terre, imputée notamment aux modifications écosystémiques et atmosphériques engendrées par les activités humaines, a été constatée récemment (Pimm *et al.* 1995, Lawton et May 1995). Face à ces pertes, l'émergence de politiques de conservation de la biodiversité s'est accélérée. Au niveau international, l'objectif de préserver la biodiversité s'est affirmé avec la convention sur la diversité biologique de 1992 (ONU 1993), signée par 176 états dont la France. Son objectif de base est "*la conservation de la diversité biologique*". Chacun des états signataires doit "*élaborer des stratégies, plans ou programmes nationaux tendant à assurer la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique [...]*". Lors de la 6^{ème} conférence de 2002, les états se sont engagés à "*assurer d'ici à 2010 une forte réduction du rythme actuel de perte de la diversité biologique au niveau mondial, régional et national*". De son côté, la France a mis en place un programme pour essayer d'y parvenir (Ministère de l'écologie et du développement durable 2004).

Les écosystèmes forestiers sont particulièrement concernés par les mesures de préservation de la biodiversité : ils couvrent environ 30 % des terres émergées du globe (27% de la surface de la France métropolitaine), et sont des écosystèmes relativement peu anthropisés en comparaison avec les agrosystèmes (bien que les forêts soient très souvent exploitées par l'homme, en général les interventions n'y sont que pluriannuelles et leur sol est rarement manié ou amendé). Des réflexions sur la *gestion durable* des forêts ont amené à la création en 1990 d'un organisme de suivi et de préconisation de gestion : le MCPFE ("Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe"); au niveau français, un programme forestier national (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006a) s'appuyant aussi sur des objectifs de gestion durable a été mis en place. Le MCPFE et le programme forestier national incluent une composante "conservation de la diversité biologique" dans leurs programmes.

1.2. Les indicateurs de biodiversité

La biodiversité spécifique est si vaste qu'il n'est pas possible de la mesurer directement ; pour la quantifier, il faut définir des *indicateurs* (Lindenmayer 1999, Hagan et Whitman 2006). Un indicateur de diversité est une variable facile à communiquer et simple à mesurer qui résume la diversité de un ou plusieurs taxons (Blandin 1986).

La définition d'indicateurs de la biodiversité a été fixée comme un des objectifs de recherche pour les forêts européennes (Third Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe 1998) ; les indicateurs européens ont été affinés au niveau français (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b). Ils sont calculés sur la base de données existantes (les données de l'Inventaire Forestière National par exemple), et non suite à des mesures de terrain spécifiques (Balmford *et al.* 2005). Sur la base de connaissances empiriques couramment admises par les forestiers, selon lesquelles à une grande diversité en essences est associée une grande diversité des autres taxons, deux indicateurs de biodiversité basés sur la composition en essences ont été définis :

- indicateur n° 4.1 : "*Surface de forêts et autres terres boisées, classées par nombre d'essences présentes et par type de forêts*" (la richesse en essences est calculée sur une surface de 25 m de rayon en prenant en compte toutes les essences forestières, quel que soit leur diamètre) ;
- indicateur n° 4.1.1 : "*Pureté en surface terrière des peuplements par essence principale*" (la pureté est calculée sur la base de relevés dendrométriques sur une surface de 15 m de rayon en prenant en compte les arbres de diamètre supérieur à 7,5 cm).

D'après l'indicateur 4.1 (MCPFE 2003, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b), plus la richesse en essences est élevée et plus la biodiversité associée est élevée ; d'après l'indicateur 4.1.1 (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b), plus la pureté de l'essence principale – c'est-à-dire son abondance relative – est élevée et plus la biodiversité associée est faible (**Figure 0.1**).

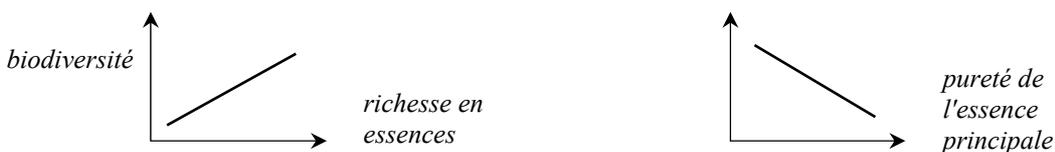


Figure 0.1 : réponse attendue de la biodiversité à deux indicateurs : la richesse en essences et la pureté de l'essence principale.

2. LES FACTEURS DE LA DIVERSITÉ VÉGÉTALE EN FORÊT

Ces indicateurs sont-ils pertinents et suffisants pour décrire la biodiversité, et quelle biodiversité ? nous nous proposons de répondre à ces questions pour une partie de biodiversité : la richesse spécifique de la végétation du sol. Ce taxon est très pertinent pour une étude de biodiversité car il s'agit d'un groupe parapluie : les végétaux constituent la matière première des réseaux trophiques et ils déterminent la structure des biotopes.

La diversité végétale en forêt est soumise à de nombreux facteurs que nous allons rappeler avant de nous concentrer sur l'effet de la composition en essences.

Les espèces de la flore forestière ont des exigences plus ou moins spécifiques en lumière, en nutriments (quantité et composition) et en eau (*e.g.* Landolt 1977, Rameau *et al.* 1989, Ellenberg *et al.* 1992). Dans une région biogéographique déterminée, les variations de composition et de diversité floristiques en forêt sont directement dues à des variations des gradients de ressources (lumière, eau et nutriments) et à des variations de gradients physico-chimiques tels que le pH (Tilman 1982, Austin et Smith 1989). En outre, la flore peut aussi avoir des effets marqués sur ces gradients de ressources, en particulier l'humidité (Balandier *et al.* 2006) ou la lumière (Montgomery 2004).

De nombreux facteurs influencent la flore forestière, directement ou indirectement via ces gradients de ressources (**Figure 0.2**) ; ces relations ont été l'objet de travaux de recherche plus ou moins approfondis selon les facteurs :

- les caractéristiques de la flore par type de station sont bien connues (*e.g.* Becker et Le Goff 1988) ;
- les effets de la gestion forestière sur la biodiversité ont été l'objet de nombreuses études ces dernières années (Gosselin et Laroussinie 2004) ;
- des travaux récents ont montré l'effet de facteurs historiques et paysagers sur la composition en espèces (*e.g.* Dupouey *et al.* 2002, Vellend *et al.* 2006) ;
- enfin, la composition en essences – en interaction avec les caractéristiques stationnelles et sylviculturales – a également des effets sur la composition et la diversité floristique (*e.g.* Skov 1997, Reich *et al.* 2001, Fahy et Gormally 1998, Qian *et al.* 2003) mais elle a été moins étudiée en tant que facteur de biodiversité que les facteurs stationnels et d'autres facteurs sylviculturaux (intensité et fréquence des coupes, présence de trouées, etc.).

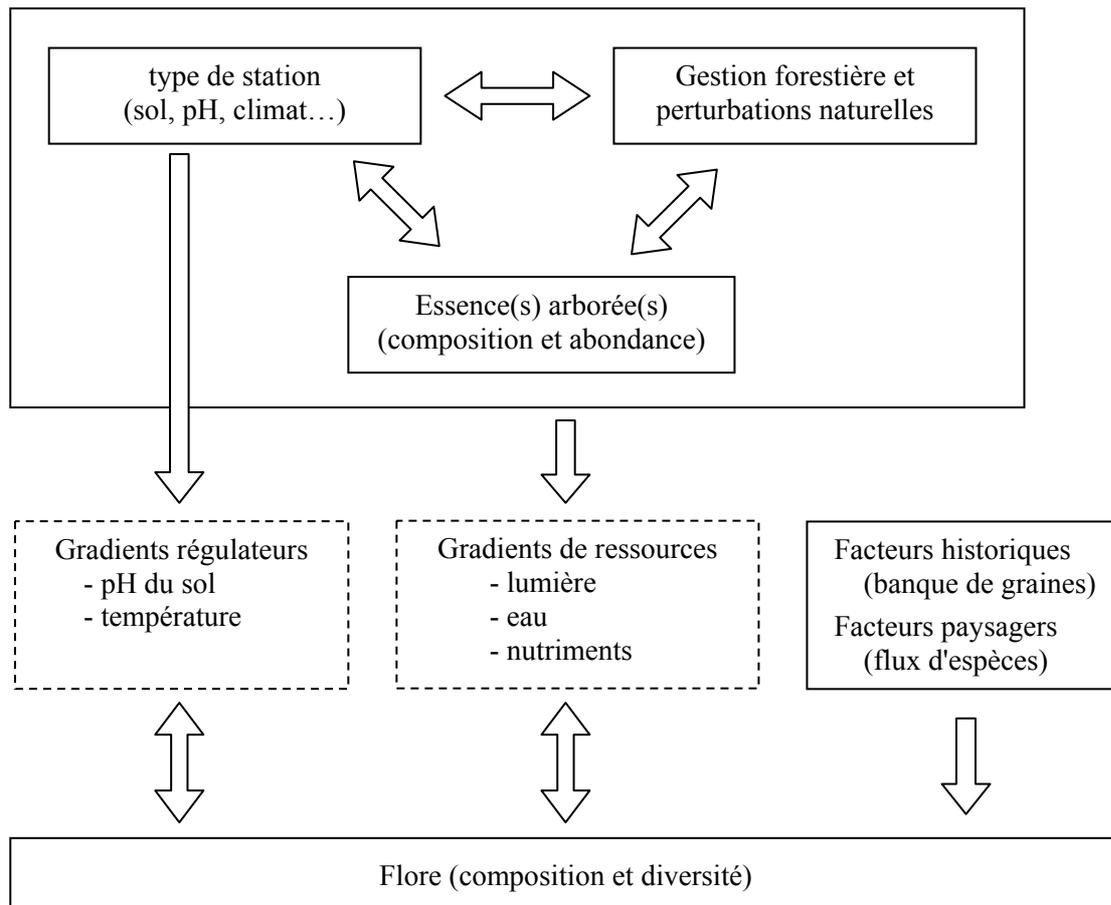


Figure 0.2 : facteurs influençant la flore en forêt.

La composition en essences arborées est un des premiers critères pour décrire une forêt : on parle souvent de "chênaie" ou de "pessière" par exemple. De plus, la présence d'arbustes ou d'arbres en taillis dans le sous-étage – strate arborée inférieure et/ou strate arbustive sous la strate arborée supérieure – est aussi une caractéristique essentielle ; on parle par exemple de "taillis sous futaie" pour certains de ces peuplements. Dans les forêts exploitées – qui représentent la majorité des forêts de France métropolitaine –, la composition en essences est déterminée par des choix de gestion : c'est le forestier qui décide d'installer et/ou de favoriser telle ou telle(s) essence(s) en fonction des caractéristiques stationnelles et des demandes de la société.

De par leur dominance physique dans l'écosystème forestier, les arbres ont un effet significatif sur les gradients de ressources (Palik et Engstrom 1999) :

- la quantité de lumière qui arrive au sol est liée à la composition du couvert arboré (e.g. Canham *et al.* 1994, Sonohat *et al.* 2004) : la densité du couvert, la morphologie de l'arbre et la densité du feuillage, plus ou moins spécifiques, sont déterminants ;
- les quantités de nutriments du sol sont dépendantes de la composition en essences (Binkley 1995, Augusto *et al.* 2002) : le turnover des cycles biogéochimiques dépend des quantités de matière libérées (quantités et teneur en nutriments de la litière, composition minérale des eaux d'égouttement) et de la composition organique de cette litière

(abondance des substances inhibitrices de la minéralisation), qui sont plus ou moins spécifiques des essences arborées ;

- la teneur en eau du sol peut également être influencée par la composition en essences (Nihlgard 1970), via un contrôle des quantités d'eau arrivant au sol (*e.g.* Aussenac 1970) et des quantités d'eau évapotranspirées (*e.g.* Ewers *et al.* 2002), mais ce facteur a été très peu étudié.

Les modalités d'action des gradients de ressources sur la diversité sont l'objet de débats en écologie. En particulier, des théories s'affrontent pour défendre l'importance relative des quantités ou de l'hétérogénéité des ressources (*e.g.* Stevens et Carson 2002). Dans le contexte de la diversité de la flore forestière, les ressources – en grande partie interceptées par les arbres – sont généralement très limitantes pour la végétation ; par conséquent, l'augmentation des niveaux de ressources pourrait être systématiquement favorable à la diversité floristique puisqu'elle permet à un grand nombre d'espèces de pouvoir se développer (jusqu'à une certaine limite où des espèces compétitives peuvent faire régresser la richesse spécifique, *e.g.* Balandier *et al.* 2006). Plusieurs études ont par exemple montré des diminutions de la diversité de la flore avec la diminution de la quantité de lumière due à des modifications de la composition en essences (*e.g.* Kwiatkowska 1994). Cependant, il existe aussi des changements de la *composition* de la flore avec les niveaux des ressources ; ces changements peuvent être détectés avec la valeur indicatrice de la flore ou en étudiant la diversité de la flore indépendamment pour des groupes d'espèces définis sur la base de leur optimum de développement envers la ressource considérée. Nous allons travailler sur la richesse spécifique de groupes d'espèces avec des hypothèses basées sur le postulat suivant : plus le niveau de la ressource est élevé et plus les espèces ayant leur optimum de développement pour des niveaux élevés de la ressource sont nombreuses ; plus le niveau de la ressource est bas et plus les espèces ayant leur optimum pour de faibles niveaux de la ressource seront nombreuses.

3. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THÈSE

L'objectif global de cette thèse est d'étudier l'*effet essence* – c'est-à-dire l'effet de la composition, de l'abondance et/ou de la diversité des essences arborées et arbustives – sur la diversité floristique en forêts adultes.

Les effets de la composition en essences sur la diversité floristique ont fait l'objet de quelques études indépendantes ; des synthèses ont été réalisées, mais elles sont anciennes (Mitchell et Kirby 1989) ou incomplètes (Gosselin 2004, Hart et Chen 2006). De plus, des variables telles que la richesse en essences ou la pureté de l'essence principale – qui sont utilisées comme des indicateurs de biodiversité, cf. section 1.2 – ont été très peu étudiés et les résultats sont contradictoires ; il est nécessaire de les tester scientifiquement pour savoir si ce sont réellement des indicateurs de biodiversité et dans quelles limites (Levrel *et al.* 2007).

Nous allons donc tester les indicateurs de biodiversité 4.1 (richesse) et 4.1.1 (pureté) pour la flore. Nous allons aussi chercher s'il existe de meilleurs indicateurs basés sur la composition en essences, en particulier des indicateurs qui tiennent compte de l'identité des essences et de leur abondance (Betts *et al.* 2005). Dans un objectif plus fondamental de compréhension des relations entre composition en essences et diversité floristique, nous allons étudier quelques mécanismes d'action de l'essence sur la flore ; nous explorerons en particulier le rôle des quantités d'eau de sol qui a été très peu étudié.

3.1. Organisation du travail et plan du manuscrit

Le premier travail de cette thèse a consisté en une synthèse bibliographique de l'effet de la composition en essences sur la diversité floristique (pour les forêts tempérées et boréales) et des mécanismes impliqués dans cette relation.

Les mécanismes les plus souvent étudiés ou évoqués dans la littérature sont des variations entre essences de l'éclairement (*e.g.* Canham *et al.* 1994, Sonohat *et al.* 2004) ou des nutriments du sol (*e.g.* Augusto *et al.* 2002, Binkley et Giardina 1998). En revanche, l'effet de la composition en essences sur la flore via des modifications des quantités d'eau du sol a été très peu étudié (Nihlgard 1970) bien que ces variations de quantités d'eau soient parfois évoquées en tant que mécanisme potentiel de l'effet de l'essence sur la flore (Weisberg *et al.* 2003, Wallrup *et al.* 2006) ; il nous a donc paru intéressant de l'explorer. La teneur en eau du sol dépend (1) des quantités d'eau qui arrivent au sol et (2) des quantités d'eau évapotranspirées. De nombreuses études se sont intéressées à cette première partie (variations des quantités d'eau qui arrivent au sol) ; nous avons regroupé et analysé ces données pour voir s'il existe des variations de quantités d'eau arrivant au sol selon les essences d'arbres. Nous n'avons pas eu le temps d'explorer l'effet de l'essence sur les quantités d'eau évapotranspirées, qui semble avoir été beaucoup moins étudié.

La synthèse bibliographique globale de l'effet essence sur la flore et l'analyse des données de l'effet essence sur les écoulements d'eau constituent chacun un article (accepté ou soumis) ; ils sont regroupés dans le chapitre 1.

Les études qui ont comparé la diversité floristique entre essences sont souvent confrontées à de forts biais stationnels car chaque essence se trouve plus ou moins spécifiquement sur certaines stations (*e.g.* Ewald 2000, Augusto *et al.* 2003). On peut donc envisager plusieurs manières d'appréhender l'effet de la composition en essences sur la flore : soit essayer de s'affranchir du biais stationnel pour étudier l'effet essence en lui-même, soit travailler malgré les biais stationnels pour comparer les peuplements tels qu'ils sont dans le paysage (approche mensurative, Krebs 1999) et en prenant en compte les facteurs stationnels dans les analyses.

Dans un premier temps, nous avons souhaité étudier l'effet de la composition en essences sur la flore et sur certains des mécanismes en cause. Pour cela, nous avons voulu supprimer le biais stationnel ; comme la composition en essences des peuplements forestiers du centre de la France est très souvent biaisée (les essences qui se développent sont choisies selon le type de station),

nous avons choisi de mener cette étude à l'échelle de l'arbre en comparant des arbres voisins d'essences différentes, des arbres voisins se développent *a priori* sur le même type de station.

Les mécanismes de l'effet essence sur la flore impliquent essentiellement des modifications des gradients de ressources : lumière, nutriments et eau du sol. Nous avons choisi d'étudier (1) la ressource lumière, qui est la plus fréquemment évoquée pour expliquer l'effet de la composition en essences sur la flore mais qui n'a pas souvent été mesurée à l'échelle de l'arbre, et (2) la ressource eau, très rarement considérée dans la relation essence-flore alors qu'elle pourrait être impliquée. Nous n'avons pas eu le temps de nous intéresser à d'autres mécanismes potentiels (caractéristiques minérales du sol notamment). Nous avons donc étudié à cette échelle de l'arbre les variations de la composition et de la richesse de la flore puis en parallèle les variations de l'éclaircissement et de la teneur en eau du sol entre des arbres voisins d'essences différentes.

Cette étude de l'effet essence à l'échelle de l'arbre – sur la flore et deux mécanismes potentiels, les modifications de lumière et de l'eau du sol – constituent le chapitre 2.

Dans un second temps, nous avons testé à l'échelle du peuplement les indicateurs de biodiversité basés sur la composition en essences : l'indicateur 4.1 (richesse en essences) et l'indicateur 4.1.1 (pureté de l'essence principale, par essence principale). Ces indicateurs ont besoin d'être étudiés car ils montrent des résultats contradictoires dans les rares études qui les ont testés. Nous testerons aussi d'autres indicateurs basés notamment sur l'abondance et/ou la composition en essences et nous les comparerons les uns aux autres pour identifier ceux qui sont les plus pertinents pour la diversité floristique. Pour cela, nous avons travaillé sur deux jeux de données :

D'abord, nous avons testé nos indicateurs en contrôlant le type de station. Cette étude a été conduite dans quatre massifs forestiers de Brie Francilienne où il a été possible d'échantillonner des peuplements de compositions en essences variable mais sur un seul grand type de station.

Ces comparaisons d'indicateurs sur un type de station dans quelques massifs forestiers constituent le chapitre 3.

Ensuite, nous avons testé les indicateurs sur des forêts réparties sur une plus grande étendue géographique et avec des stations variables. Cette étude a été conduite dans six régions forestières (dont la Brie) de l'est et du sud-est du Bassin Parisien. Le type de station a été pris en compte dans les analyses statistiques.

Ces comparaisons d'indicateurs sur les forêts de six régions forestières nationales constituent le chapitre 4.

Une **discussion générale (chapitre 5)** apporte une vision synthétique et des perspectives à partir des résultats des différents chapitres.

3.2. Choix méthodologiques

Le descripteur de biodiversité choisi pour toutes les analyses de données est la **richesse spécifique**, c'est-à-dire le nombre d'espèces. C'est le descripteur de diversité le plus fréquemment utilisé dans la littérature. De plus, il a pour avantage d'être simple à concevoir ; en effet, il représente une grandeur concrète – le nombre d'espèces – contrairement à l'indice de diversité de Shannon par exemple. En revanche, l'estimation de la richesse spécifique peut être biaisée par l'identité des observateurs, la richesse totale du milieu, la détectabilité des espèces et la durée d'échantillonnage (*e.g.* Boulinier *et al.* 1998, Archaux *et al.* 2006) ; d'un point de vue écologique, il a aussi l'inconvénient de donner la même importance à toutes les espèces, qu'elles soient abondantes ou très rares (Gosselin et Laroussinie 2004).

Nous avons choisi de nous intéresser à la richesse spécifique de **groupes d'espèces**. Travailler au niveau de la richesse totale de la végétation ne serait pas satisfaisant car toutes les espèces n'ont pas les mêmes réponses, et travailler au niveau de l'espèce nécessite des modèles plus complexes à mettre en place. Nous avons donc choisi le compromis de travailler sur la richesse spécifique de groupes d'espèces qui pourraient avoir une réponse similaire aux facteurs étudiés. La composition de la flore devrait varier sous les essences différentes en fonction des gradients de ressources et des optima de développement des espèces vis-à-vis des ressources (**Figure 0.2**) ; nous choisissons donc de classer la flore selon certains de ces gradients (en particulier l'héliophilie, car la lumière est une ressource dépendante par la composition en essences, *e.g.* Sonohat *et al.* 2004, Canham *et al.* 1994) et selon des gradients synthétiques comme le caractère forestier car nous supposons que certaines essences pourraient être plus favorables aux espèces forestières et d'autres aux espèces non forestières. Nos groupes écologiques seront définis indépendamment pour les trois formes biologiques – bryophytes, herbacées et ligneux – qui sont souvent distinguées dans la littérature et qui peuvent avoir des réponses différentes à la composition en essences des peuplements (*e.g.* Hill 1979, Reich *et al.* 2001).

Notre étude bibliographique porte sur toutes les forêts tempérées et boréales de la planète ; nos analyses de données se restreignent à quelques forêts de plaine du Bassin Parisien. Que ce soit dans l'analyse bibliographique ou dans les analyses de données, nous avons choisi de nous intéresser à des **forêts adultes** (définies sur la base de la taille et de l'abondance des plus gros arbres). L'impact de l'intensité des coupes sur la végétation forestière au cours de la maturation des peuplements a été l'objet de nombreuses études (Olsson et Staaf 1995, Hannerz et Hanell 1997, Roberts *et al.* 1998, Maynard et Maclsaac 1998, Nagaïke *et al.* 1999, Ramovs et Roberts 2003). Par contre, la composition en essences des peuplements adultes a été moins étudiée alors qu'elle peut aussi avoir des effets marqués sur la flore. L'effet de la composition en essences sur la flore serait d'ailleurs plus prononcé dans ces stades adultes selon plusieurs auteurs (Auclair et Goff 1971, Gilliam et Turrill 1993), alors qu'en début de succession la flore dépend surtout de facteurs tels que l'intensité de la perturbation, la banque de graines ou l'environnement immédiat de la parcelle.

Pour tester les indicateurs et les comparer les uns aux autres, nous avons développé des modèles statistiques paramétriques. Ils peuvent être comparés entre eux sur la base de critères de comparaison de modèles et nous permettent de quantifier les effets des variables (sauf pour les modèles plus complexes sur les données IFN avec lesquels nous n'avons pu étudier que le sens des effets). Nous avons souhaité dans ce travail affiner la méthode de modélisation statistique de la richesse spécifique ; ceci nous a amené à utiliser différents logiciels (R, S-Plus, Winbugs, puis de la programmation en C) et nous a demandé beaucoup de temps, expliquant pourquoi nous n'avons pas abordé l'analyse au niveau espèce notamment. Ces développements nous permettent de travailler avec des outils numériques relativement performants et avec des modèles dont la structure probabiliste est mieux vérifiée.

3.3. Nomenclature, vocabulaire spécifique et abréviations

La nomenclature des espèces suit la flore forestière française de Rameau *et al.* (1989), qui est la plus fréquemment utilisée par les professionnels du milieu forestier en France. Pour les espèces qui n'y figurent pas, nous utilisons la nomenclature de l'index synonymique de Kerguelen (1999).

Quelques termes spécifiques à l'écologie forestière et à la sylviculture seront souvent utilisés :

- la **surface terrière** (Pardé et Bouchon 1988) représente la surface virtuelle des sections des troncs à 1,30 m du sol par unité de surface au sol (exprimée en $m^2 \cdot ha^{-1}$) ;
- une **station forestière** est "une étendue de terrain de superficie variable (quelques mètres carrés à plusieurs dizaines d'hectares), homogène dans ses conditions physiques et biologiques : mésoclimat, topographie, composition floristique, sol, dynamique et structure de la végétation spontanée. Une station forestière justifie, pour une essence déterminée, une sylviculture précise avec laquelle on peut espérer une productivité comprise entre des limites connues" (IFN 2007) ;
- une **région forestière** est une division territoriale naturelle qui présente, pour la végétation forestière, des conditions de sol et de climat suffisamment homogènes ; chaque région forestière correspond donc à des types de forêts et de paysages comparables. Les régions forestières nationales sont indépendantes de tout découpage administratif ; néanmoins, lorsqu'une région forestière s'étend sur plusieurs départements, chacune de ses parties dans chaque département constitue une région forestière départementale. Les régions forestières sont définies par l'IFN (Inventaire Forestier National), qui distingue 309 régions forestières nationales.
- une **essence** est une espèce d'arbre ou d'arbuste apte à produire du bois.
- un **peuplement** forestier correspond à l'ensemble des essences.

Nous parlerons souvent d'"*effet essence sur x*" ; l'*effet essence* représente les variations de x en fonction de la composition, de la richesse et/ou de l'abondance des essences. La notation " $x \sim N(\mu, \sigma^2)$ " signifie " x suit une loi Normale de moyenne μ et de variance σ^2 ". Dans les modèles, les effets fixes sont représentés par la lettre x et les effets aléatoires par la lettre ε ; la notation $x:a$ signifie que l'effet de la variable quantitative x est calculée indépendamment pour chaque modalité de la variable qualitative a .

Les abréviations suivantes sont utilisées :

m	mètre
km	kilomètre
dm	décimètre
cm	centimètre
mm	millimètre
ha	hectare
ha	hectare
g	gramme
kg	kilogramme
s	seconde
°C	degré Celsius
cmol+.kg ⁻¹	centimoles de charges positives positives par kg

Les niveaux de significativités sont symbolisés de cette manière :

***	$p < 0,001$
**	$p < 0,01$
*	$p < 0,05$
(*)	$p < 0,1$
ns	$p \geq 0,1$ (non significatif)

Chapitre 1

Synthèse bibliographique

ARTICLE 1

Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests

Effets de la composition en essences sur la diversité spécifique de la flore et mécanismes impliqués – synthèse bibliographique pour les forêts tempérées et boréales

Article publié en 2008 dans *Forest Ecology and Management* **254** (1) : 1-15.

ARTICLE 2

Rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review of tree species effect

Répartition des eaux de pluie en forêts tempérées et boréales : analyse de l'effet essence sur la base des résultats publiés

Article soumis le 28/07/2007 à *Annals of Forest Science*

Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests

Barbier S., Gosselin F. et Balandier P.

Forest Ecology and Management **254** (1) : 1-15.

Résumé

La composition en essences arborées, qui est une des principales caractéristiques des écosystèmes forestiers, est souvent influencée par la sylviculture. La diversification des essences est préconisée pour favoriser la biodiversité en forêt. Pour vérifier cela, nous analysons les publications portant sur les relations entre composition en essences et diversité floristique ; en complément, nous examinons les mécanismes impliqués dans cette relation. D'après les données publiées, les forêts de résineux sont moins diversifiées que les forêts de feuillus. Au niveau de l'espèce d'arbre, il n'y a pas assez de données pour conclure sur l'effet de telle ou telle essence. Le mélange d'essences résineuses et feuillues a un effet sur la diversité floristique, mais dans presque tous les cas le maximum de diversité est observé dans l'une des situations pures, et pas dans la situation de mélange. La flore forestière est influencée par la composition et la structure des arbres via des modifications des niveaux de ressources (lumière, eau et nutriments du sol) et via d'autres mécanismes comme les effets physiques de la litière. La transmission de la lumière et diverses caractéristiques de la litière en fonction de l'essence sont les mécanismes qui ont été le plus étudiés ; en revanche, d'autres facteurs peu étudiés comme la quantité et la composition chimique de l'eau arrivant au sol doivent aussi avoir un rôle non négligeable. Bien que l'importance relative des mécanismes explicatifs de l'effet essence sur la diversité floristique ait souvent été discutée, ces mécanismes ont rarement fait l'objet d'expérimentations précises. La grande variabilité des pratiques de gestion et des caractéristiques stationnelles dans les quelques études publiées rend difficile une généralisation des effets de la composition et de la diversité en essences sur la diversité floristique ; ces effets sylviculturaux et stationnels interagissent avec celui des essences mais ils sont rarement pris en compte dans les analyses. Des recherches sont nécessaires pour une meilleure compréhension des relations entre essences arborées et diversité floristique afin d'essayer d'établir des modèles généraux.

ABSTRACT

Tree species composition is a primary attribute of forest ecosystems, and is often manipulated by silvicultural practices. Forest management to diversify tree species is now being promoted to favor biodiversity. To assess the soundness of this policy we reviewed and analyzed the literature on the relationship between tree species composition and floristic diversity, including the mechanisms involved therein. Coniferous forests generally provide less diversified vascular understories than broadleaved forests. At the tree species scale, there are not enough reports to draw firm conclusions on the effect of any particular species. Mixing of deciduous and coniferous tree species generally affects understory diversity, but in almost all cases maximum diversity is observed in one of the pure stands, not in mixed stands. Understory vegetation is influenced by overstory composition and structure through modifications of resource availability (light, water and soil nutrients) and other effects, such as physical characteristics of the litter layer. Overstory light transmittance and diverse properties of forest litter are factors that have been most fully studied to date, but other factors such as throughfall water quantity and chemistry may also play a role. While the relative importance of mechanisms that account for the effect of overstory on understory biodiversity has often been discussed, these mechanisms have rarely been the subject of formal experiments. Overall, varying management practices and site attributes make it difficult to generalize results. They combine with the effects of tree species in influencing understory vegetation diversity, but they have been rarely considered. Future research is needed to gain a better understanding of the relationship between overstory and understory diversity and establish general laws.

KEY WORDS

Forest; biodiversity; tree species; understory vegetation; light; litter; water flows

1. INTRODUCTION

In managed forests, which cover most temperate forests and an increasing proportion of the boreal forests, the choice of tree species is one of the forester's fundamental acts. Owing to the dominant position of trees in forests and their impact on various ecological gradients, the identity and composition of tree species can be expected to influence plant biodiversity, *i.e.* understory vegetation diversity and composition (Bratton 1976, Palik and Engstrom 1999). As a direct consequence, tree species composition and diversity is considered as a biodiversity indicator (MCPFE 2003). Many assumptions are often made, *e.g.*, that hardwoods are more favorable to biodiversity than conifers, or that mixed stands are more favorable than pure ones. However, these assumptions may not always be sound. Moreover, the mechanisms involved in the effects of tree species on vegetation are not yet fully understood. Policy makers and researchers need information about how tree species impact on understory vegetation diversity. Mitchell and Kirby (1989) reviewed results chiefly for British forests, and Hart and Chen (2006) have briefly discussed overstory composition effects on understory vegetation. Here we take this assessment further by (i) reviewing studies on the effects of tree species or diversity on understory vegetation in all boreal and temperate forests (mountain forests included), and (ii) examining many of the mechanisms involved (except for physiological characteristics of tree species). In the first part, we review work concerning the global relationship between tree species and understory vegetation diversity. Most of the work does not report on management practices and we therefore do not consider these in this first part, although they can greatly affect understory vegetation. In the second part, ecological mechanisms potentially involved in the overstory-understory relation are reviewed. We mainly consider light, water, nutrients, physical effects of litter and phytotoxic compounds. Each factor is dealt with as follows: (i) a brief general introduction to the factor, (ii) how tree species affect this factor, and (iii) the responses of understory diversity and (or) composition to changes in this factor among tree species. In the third part, we focus on the potential interaction between management practices and (or) site characteristics and tree species in their influence on understory diversity. We then give some perspectives to improve the study of the effects of tree species on understory vegetation diversity; we especially stress the importance of analyzing different ecological groups, particularly those related to potential ecological mechanisms.

2. METHODS

Papers were selected on two online bibliographic databases: ISI Web of Knowledge and Science Direct Navigator, over all the available years. We used ten requests, containing six or seven key words each (requests are available from the authors). We selected about 700 potentially interesting articles. We reviewed the reference lists of about 200 of these, and for about 50 of them a search for other papers citing them was made.

We take "overstory species" to mean woody species of the tree strata, excluding climber species, and "understory species" bryophytes, herbaceous and woody species growing on the forest floor (generally less than 2 m high). Epiphytic vegetation was not taken into account. We often differentiate "conifers" from "hardwoods", which is a common classification of tree species. Conifers are tree species with needles (mostly persistent, but not always, *e.g. Larix sp.*), and hardwoods are tree species with leaves (mostly deciduous, except for some species such as *Quercus ilex*). A "plantation" is a forest with trees deliberately planted, while in a "naturally regenerated forest" trees have grown from seeds naturally present in the soil. An "old forest" is a forest with a continuous sequence of tree generations, the number of which ranges among studies.

Biodiversity descriptors are noted as follows: SR = specific richness (number of species), H' = Shannon diversity index (Margalef 1958), and E = equitability. E is defined as H'/H'_{\max} with $H'_{\max} = \ln(SR)$ by one of the two authors cited who used this descriptor (Augusto *et al.* 2003), but it is not defined by the other one (Nagaike 2002). We note that E defined thus is not the best quantifier of species equitability (Gosselin 2006).

More than half of the analyzed data gave only mean values, without variability information. It was therefore not possible to carry out a classical meta-analysis. Instead, we performed a binomial test (with software R version 2.4.1). Thus we tested whether the ratio of vascular SR under hardwoods to vascular SR under conifers was greater than 1 by estimating the one-tailed probability of observed data under the null model of a 0.5 probability that vascular SR(hardwoods)/vascular SR(conifers) was greater than 1 (data from **Table 1**). SR of bryophytes and shrub species were not well enough documented to be tested. The same was the case for other descriptors based on H' or E. It would have been interesting to make an internal comparison of tree species (instead of grouping hardwood species and conifer species), but here again data were too sparse for such analysis (**Tables 1 and 2**).

3. RESPONSE OF UNDERSTORY VEGETATION DIVERSITY TO OVERSTORY

The effect of tree species diversity on understory vegetation can be studied (i) by the effect of the dominant tree species (which occupied more than 70 to 80% of total cover or basal area), and (ii) by the effect of tree species richness, mixing degree or global composition. We deal with both approaches below.

3.1 Differences in understory diversity influenced by dominant tree species

It is generally considered that conifers are less favorable to understory diversity than deciduous trees. In the published data (**Table 1**) for understory vascular SR there were 10 results with higher SR under hardwoods and 4 results with higher SR under conifers. Thus the ratio of understory vascular SR (hardwoods) to understory vascular SR (conifers) was significantly higher than 1 ($p = 0.029$). These ratios and those for other understory groups are plotted in **Figure 1**. As we see, values greater than 1 were mostly less than 2: SR is thus often higher under

hardwoods, but is rarely doubled. We note that bryophyte diversity has very seldom been investigated.

Fewer studies compared hardwood (or coniferous) species internally (**Table 2**). No statistically significant trend appeared at the species level as data was insufficient. Among hardwoods, three studies compared *Fagus sp.* and *Quercus sp.*, and all reported a higher vascular SR in *Quercus sp.* stands. Among conifers, three studies compared *Picea sp.* and *Pinus sp.* The results were conflicting: vascular diversity was higher under *Pinus sp.* in two studies (and lower in the third), while bryophyte diversity was higher under *Picea sp.* in two studies (and no different from under *Pinus sp.* in the third). On the whole, coniferous species from the *Pinus* and *Larix* genera appeared to promote a diversified understory (**Tables 1 and 2**). In all cases, most existing studies suffer from a lack of statistical testing to evaluate the significance of the differences stated, and (or) from a lack of standard deviation values, which would have enabled us to carry out a useful meta-analysis.

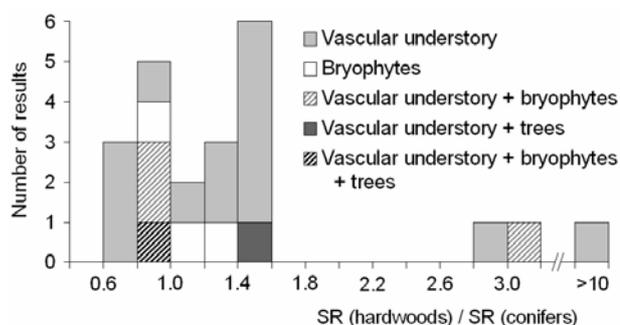


Figure 1: distribution of the ratio of species richness under hardwoods to species richness under conifers.

Table 1: understory vegetation diversity variations between hardwood and coniferous dominant tree species (“Difference Har.-Con.”: sign of the difference between understory descriptor for hardwood species and understory descriptor for coniferous species); mean values in italics are approximate (read on figures); statistical tests were performed by authors on the difference Har.-Con., except Augusto *et al.* (2003) who tested the ratio Har./Con.).

Reference	Hardwood dominant species	Coniferous dominant species	Understory descriptor	Difference Har.-Con.	Significance	Mean values (\pm s.d.)
Daubenmire 1930	<i>Fagus sp.-Acer sp.</i> association	<i>Tsuga canadensis</i> association	Herbaceous SR Shrubs SR	+ +	? ?	14 – 1 4 – 0
Auclair and Goff 1971	<i>Acer saccharum</i> , <i>Quercus alba</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. velutina</i> , <i>Tilia americana</i>	<i>Abies balsamea</i> , <i>Picea glauca</i> , <i>Pinus banksiana</i> , <i>P. resinosa</i> , <i>P. strobus</i> , <i>Thuja occidentalis</i> , <i>Tsuga canadensis</i>	Herbaceous SR Shrubs SR	+ +	? ?	<i>51.0</i> (± 3.7) – <i>36.9</i> (± 6.2) <i>11.7</i> (± 3.1) – <i>10.4</i> (± 2.8)
Beatty 1984	<i>Acer saccharum</i> and <i>Fagus grandifolia</i>	<i>Tsuga Canadensis</i> codominant with <i>Acer saccharum</i> and <i>Fagus grandifolia</i>	Vascular SR	+	?	19 – 13
Teuscher 1985	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Picea sp.</i>	Herbaceous SR	+	?	?
Amezaga and Onaindia 1997	<i>Quercus robur</i> (mixed with <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> and <i>Castanea sativa</i>)	<i>Pinus radiata</i> <i>Larix kaempferi</i>	Vascular SR Vascular SR	+ +	** *	<i>33.3</i> (± 1.07) – <i>22.5</i> (± 0.83) <i>33.3</i> (± 1.07) – <i>22.7</i> (± 10.97)
Saetre <i>et al.</i> 1997	<i>Betula sp.</i> (<i>B. pendula</i> and <i>B. pubescens</i>) mixed with young <i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	Vascular SR Bryophytes SR	– –	ns ns	<i>7.44</i> – <i>8.80</i> <i>9.12</i> – <i>10.30</i>
Skov 1997	<i>Fagus sylvatica</i> <i>Quercus robur</i>	<i>Picea abies</i> , <i>P. sitchensis</i> , <i>Abies grandis</i> , <i>A. nordmanniana</i> , <i>Thuja plicata</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> ...	Vascular SR Vascular SR	+ +	? ?	<i>14.29</i> – <i>11.27</i> <i>17.81</i> – <i>11.27</i>
Emmer <i>et al.</i> 1998	<i>Fagus sylvatica</i> (>50%)	<i>Picea abies</i>	Vascular + trees SR Vascular + trees H'	+ +	? ?	<i>12.9</i> (± 5.3) – <i>8.1</i> (± 4.6) <i>1.75</i> (± 0.42) – <i>1.19</i> (± 0.51)
Fahy and Gormally 1998	<i>Quercus petraea</i> (or its hybrid with <i>Q. robur</i>)	<i>Picea sitchensis</i>	Vascular + bryophytes SR	+	?	<i>17</i> (± 2.11) – <i>5.6</i> (± 1.96)
Brososke <i>et al.</i> 2001	<i>Quercus rubra</i> , <i>Populus grandidentata</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Betula papyrifera</i>	<i>Pinus resinosa</i> <i>Pinus banksiana</i> <i>Pinus resinosa</i> <i>Pinus banksiana</i>	Vascular + bryophytes SR Vascular + bryophytes SR Vascular + bryophytes H' Vascular + bryophytes H'	– – + –	ns ns ? ?	<i>25.9</i> – <i>26.6</i> <i>25.9</i> – <i>31.1</i> <i>1.80</i> – <i>1.68</i> <i>1.80</i> – <i>1.95</i>
Reich <i>et al.</i> 2001	<i>Populus tremuloides</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Populus tremuloides</i> <i>Populus tremuloides</i>	<i>Pinus banksiana</i> <i>Pinus banksiana</i> <i>Picea mariana</i> <i>Picea mariana</i>	Vascular SR Bryophytes SR Vascular SR Bryophytes SR	+ + + +	? ? ? ?	<i>51.1</i> – <i>44.7</i> <i>32.2</i> – <i>24.8</i> <i>51.1</i> – <i>17.0</i> <i>32.2</i> – <i>28.2</i>
Nagaike 2002	<i>Quercus crispula</i> <i>Quercus crispula</i> <i>Quercus crispula</i>	<i>Larix kaempferi</i> <i>Larix kaempferi</i> <i>Larix kaempferi</i>	Vascular SR Vascular H' Vascular E	– – –	* ns ns	<i>35.7</i> (± 9.6) – <i>48.1</i> (± 16.1) <i>4.09</i> (± 0.60) – <i>4.60</i> (± 1.02) <i>0.80</i> (± 0.06) – <i>0.83</i> (± 0.09)
Qian <i>et al.</i> 2003	<i>Populus tremuloides</i> <i>Populus tremuloides</i>	<i>Picea mariana</i> <i>Picea mariana</i>	Herbaceous SR Woody SR	+ +	? ?	<i>14.2</i> – <i>10.0</i> <i>6.3</i> – <i>5.2</i>
Augusto <i>et al.</i> 2003	<i>Fagus sylvatica</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Fagus sylvatica</i>	<i>Abies alba</i> <i>Abies alba</i> <i>Pseudotsuga menziesii</i>	Vascular + bryophytes + trees SR Vascular + bryophytes + trees H' Vascular + bryophytes + trees H'	– – –	** ** *	? ? ?
Nagaike <i>et al.</i> 2005	<i>Fagus crenata</i> <i>Quercus crispula</i> and <i>Q. serrata</i>	<i>Cryptomeria japonica</i> <i>Cryptomeria japonica</i>	Vascular SR Vascular SR	– –	? ?	<i>45.2</i> – <i>65.4</i> <i>47.3</i> – <i>65.4</i>

Table 2: understory vegetation diversity variations among hardwoods and among coniferous dominant tree species (“Difference Sp1-Sp2”: difference between understory descriptor for species 1 and understory descriptor for species 2; mean values in italics are approximate (read on figures); statistical tests were performed by authors on the difference Sp1-Sp2, except for Augusto *et al.* (2003) who tested the ratio Sp1/Sp2).

Reference	Dominant tree species 1	Dominant tree species 2	Understory descriptor	Difference Sp1-Sp2	Significance	Mean values (\pm s.d.)
Hardwood species						
Brunet <i>et al.</i> 1996	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i> (or <i>Q. petraea</i> in a few cases), sometimes codominant with <i>Carpinus betulus</i>	All vascular SR	–	?	13.54 – 24.95
			Forest herbaceous SR	0	?	6.95 – 6.95
			Other herbaceous SR	–	?	4.26 – 10.53
			Woody SR	–	?	2.34 – 7.47
Skov 1997	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i>	Vascular SR	–	?	14.29 – 17.81
Nagaike <i>et al.</i> 2005	<i>Fagus crenata</i>	<i>Quercus crispula</i> and <i>Q. serrata</i>	Vascular SR	–	?	45.2 – 47.3
Coniferous species						
Hill 1979	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus sp.</i>	Vascular H'	–	?	?
			Bryophytes H'	0	?	?
			Vascular H'	–	?	?
Økland and Eilertsen 1996	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	Vascular SR	+	?	10.8 – 5.1
			Bryophytes + lichens SR	+	?	12.3 – 10.4
Amezaga and Onaindia 1997	<i>Pinus radiata</i>	<i>Larix kaempferi</i>	Vascular SR	–	ns	22.5 (\pm 0.83) – 22.7 (\pm 10.97)
Hedman <i>et al.</i> 2000	<i>Pinus palustris</i>	<i>Pinus taeda</i>	Herbaceous SR	+	*	14.69 – 11.68
			Herbaceous SR	+	*	14.69 – 12.70
			Herbaceous SR	–	ns	11.68 – 12.70
			Woody SR	+	ns	7.41 – 6.39
			Woody SR	–	ns	7.41 – 8.38
			Woody SR	–	*	6.39 – 8.38
Brosofske <i>et al.</i> 2001	<i>Pinus resinosa</i>	<i>Pinus banksiana</i>	Vascular + bryophytes SR	+	ns	31.1 – 26.6
			Vascular + bryophytes H'	+	?	1.95 – 1.68
Reich <i>et al.</i> 2001	<i>Picea mariana</i>	<i>Pinus banksiana</i>	Vascular SR	–	?	17.0 – 44.7
			Bryophytes SR	+	?	28.2 – 24.8
Augusto <i>et al.</i> 2003	<i>Picea abies</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Vascular + bryophytes + trees E	–	*	?
			Vascular + bryophytes + trees E	+	*	?

3.2 Understory diversity response to mixed tree species

By increasing resource diversity, mixed stands have been assumed to host a more heterogeneous and species-rich flora than pure stands (Hill 1992). However, the superiority of two-species mixed stands over pure stands has rarely been proved; only Jobidon *et al.* (2004) explored a quadratic relation between understory diversity and mixing degree, and found that a nearly equal mixture of *Picea mariana* and hardwoods was most favorable to SR and H' of herbaceous plants (**Table 3**). Other authors explored only linear relations, but only half of them justified this choice.

Mixing degree has been studied mainly in mixed deciduous-coniferous stands (**Table 3**). Of the twelve studies of vascular diversity (SR or H'), nine reported an effect – positive or negative – of mixing degree on vascular diversity. For the authors who studied linear relations, the sign of the effect depended on the tree species: in *Fagus sylvatica*-*Picea abies* stands, the relative abundance of *P. abies* had a positive effect on bryophyte SR or H' (Lücke and Schmidt 1997 and Ewald 2000 respectively), and no systematic effect on herbaceous SR or H'; in *Acer saccharum* (and other hardwoods)-*Tsuga canadensis* stands, the relative abundance of *T. canadensis* had a negative effect on herbaceous H' in two studies (Lewin 1973 and Hicks 1980), and its absolute abundance had no effect on herbaceous SR in one study (Williams *et al.* 1999).

It is important to distinguish canopy and sub-canopy tree species. The development of the latter generally had a negative effect on herbaceous SR, as observed for *Carpinus betulus* (Kwiatkowska 1994), *Prunus serotina* (Godefroid *et al.* 2005), *Rhododendron maximum* (Baker and Van Lear 1998) and *Leucothoe recurva* (Hicks 1980).

Six studies investigated the effects of tree diversity on understory. Three authors studied tree H' effect on vascular diversity. All found a positive effect on vascular SR (Helliwell 1978), herb H' (Hicks 1980) or "herb accumulation rate" (Lenière and Houle 2006), which is defined as the parameter "a" of the regression herb SR = a * sampling area. Helliwell (1978) observed this positive correlation only for "ordinary forests", which excluded old forests and plantations (in these two last types effects were not significant). Auclair and Goff (1971) plotted tree SR and herb SR, and found a positive relation between them. However, they considered all successional stages: apparently this positive relation may not be valid when considering each successional stage individually (pioneer, successional, climax). For bryophytes SR, Pharo *et al.* (2000) showed a positive relation with tree SR in hardwood Australian forests, while this correlation was not significant in planted or semi-natural British forests (Humphrey *et al.* 2002).

Finally, multivariate methods revealed specific features in understory species composition as a function of (i) dominant tree species (Légaré *et al.* 2001), (ii) opposition between pure and mixed stands (Saetre *et al.* 1997), or (iii) global tree species composition (Gilliam *et al.* 1995, Humphrey *et al.* 2002 for bryophytes, Thomsen *et al.* 2005). These results are difficult to summarize due to the idiosyncratic nature of each set of factorial axes.

Table 3: effect of tree mixing on understory vegetation diversity (“BA”: basal area in $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$; density is in $\text{stems}.\text{ha}^{-1}$; all mixing gradient is taken into account (from 0 to 100% of the hardwood species and from 100 to 0% of the coniferous species) except when otherwise stated or symbol “(§)” which signifies unknown).

Reference	Hardwood species	Coniferous species	Understory descriptor	Factor	Relation	Significance
Lücke and Schmidt 1997	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Picea abies</i>	Bryophytes SR	<i>Picea</i> % cover	+	(*)
			Herbaceous SR	<i>Picea</i> % cover	+	*
Ewald 2000	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Picea abies</i>	Vascular + bryophytes SR	<i>Picea</i> % cover	+	*
			Vascular + bryophytes H'	<i>Picea</i> % cover	–	ns
			Vascular + bryophytes E	<i>Picea</i> % cover	–	*
			Ferns SR	<i>Picea</i> % cover	+	ns
			Gramidoids SR	<i>Picea</i> % cover	+	ns
			Herbs SR	<i>Picea</i> % cover	+	ns
			Shrubs SR	<i>Picea</i> % cover	+	ns
			Mosses SR	<i>Picea</i> % cover	+	***
Simmons and Buckley 1992	<i>Quercus sp.</i>	<i>Picea abies</i>	Bryophytes SR	<i>Picea</i> BA	?	ns
			Bryophytes SR	<i>Picea</i> density	?	ns
			Bryophytes SR	<i>Quercus</i> BA	?	ns
			Bryophytes SR	<i>Quercus</i> density	?	ns
			Vascular SR	<i>Picea</i> BA	?	ns
			Vascular SR	<i>Picea</i> density	–	***
			Vascular SR	<i>Quercus</i> BA	?	ns
			Vascular SR	<i>Quercus</i> density	?	ns
Simmons and Buckley 1992	<i>Fagus sylvatica</i> (§)	<i>Pinus sylvestris</i> (§)	Bryophytes SR	<i>Pinus</i> BA	?	ns
			Bryophytes SR	<i>Pinus</i> density	?	ns
			Bryophytes SR	<i>Fagus</i> BA	–	*
			Bryophytes SR	<i>Fagus</i> density	–	***
			Vascular SR	<i>Pinus</i> BA	+	**
			Vascular SR	<i>Pinus</i> density	+	*
			Vascular SR	<i>Fagus</i> BA	–	***
			Vascular SR	<i>Fagus</i> density	–	***
Helliwell 1978	<i>Crataegus oxyacantha</i> , <i>C. monogyna</i> , <i>Berberis vulgaris</i> , <i>Sorbus intermedia</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Malus sp.</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Viburnum opulus</i> , <i>Salix pentandra</i> , <i>Prunus spinosa</i> ... (§)	<i>Picea sp.</i> and <i>Pinus sp.</i> (§)	Vascular SR (in plantations)	<i>Picea</i> % BA	–	ns
			Vascular SR (in plantations)	Broadleaves % BA	–	ns
			Vascular SR (in old forests)	<i>Picea</i> % BA	+	ns
			Vascular SR (in old forests)	Broadleaves % BA	+	ns
			Vascular SR (in other forests)	<i>Picea</i> % BA	+	ns
			Vascular SR (in other forests)	Broadleaves % BA	+	**
Jobidon et al. 2004	<i>Acer rubrum</i> , <i>A. spicatum</i> , <i>Alnus rugosa</i> , <i>Amelanchier sp.</i> , <i>Betula alleghaniensis</i> , <i>B. papyrifera</i> , <i>Cornus stolonifera</i> ...	<i>Picea mariana</i> (and <i>Picea glauca</i> , <i>Abies balsamea</i> , <i>Thuja occidentalis</i>)	Vascular SR	<i>Picea</i> % BA	max. at 57.6%	***
			Vascular H'	<i>Picea</i> % BA	max. at 56.7%	***

Lewin 1973	<i>Acer saccharum</i> , <i>Fagus sp.</i> , <i>Tilia sp.</i> , <i>Liriodendron tulipifera</i> , <i>Quercus sp.</i> , <i>Betula lenta</i>	<i>Tsuga canadensis</i>	Vascular H'	<i>Tsuga</i> %	–	(*)
Hicks 1980	<i>Acer saccharum</i> , <i>Halesia monticola</i> , <i>Aesculus octandra</i> , <i>Fagus grandifolia</i> , <i>Betula lutea</i> , <i>Tilia heterophylla</i> , ... (§)	<i>Tsuga canadensis</i> (§)	Herbaceous H'	<i>Tsuga</i> % BA	–	?
Williams <i>et al.</i> 1999	<i>Fagus grandifolia</i> , <i>Acer saccharum</i> , <i>A.</i> <i>rubrum</i> , <i>Betula alleghaniensis</i> , <i>Prunus</i> <i>serotina</i> , etc... (§)	<i>Tsuga canadensis</i> (§)	Vascular SR	<i>Tsuga</i> BA	–	ns
Peterken and Game 1984	? (§)	? (§)	Woodland vascular SR	Coniferous % area	?	ns
Glenn-Lewin 1977	? (§)	<i>Tsuga canadensis</i> (and <i>Pinus sp.</i> , <i>Picea rubens</i> , <i>Abies fraseri</i>) (§)	Vascular + tree SR	Coniferous % cover	–	?
Berger and Puettmann 2000	<i>Populus tremuloides</i> (43-100% total BA) and other hardwoods: <i>Betula papyrifera</i> , <i>Acer saccharum</i> , <i>A. rubrum</i> , <i>Quercus</i> <i>rubra</i> , <i>Tilia americana</i> (0-44% total BA)	<i>Abies balsamea</i> (or other boreal conifers) (0-42% total BA)	Herbaceous H' Herbaceous H' Herbaceous H'	Conifers % BA <i>Populus</i> % BA Other hardwoods % BA	+ + –	ns ** **

4. ECOLOGICAL MECHANISMS OF TREE SPECIES EFFECTS

Some of the studies cited above showed variations in understory diversity and (or) composition in relation to tree species. However, these results are correlative and so cannot establish causality; they would have had more weight if the mechanisms accounting for the relations between overstory identity and understory diversity had been identified (Palik and Engstrom 1999).

4.1 Changes in resource availability

4.1.1 Understory light

Light is commonly considered to be the major limiting factor of forest vegetation cover and (or) richness (Hill 1979, Kirby 1988, Bazzaz 1990, Jennings *et al.* 1999). Understory light is closely dependent on the canopy structure. Air temperature and air humidity in the understory are also dependent on canopy structure, particularly canopy density (Sharpe *et al.* 1996). Variations of these factors among tree species have been observed (Hunter 1990, Porté *et al.* 2004) and are sometimes discussed as affecting understory flora (*e.g.* Nihlgard 1969). However, since these temperature and humidity regime variations can be expected to be correlated with light regimes (Barkman 1992), understory light can be used as a single synthetic factor grouping less apparent microclimatic variations.

Understory species vary in their optimal light requirement, or heliophilia. Some ecological classifications of plants are based on this feature: Rameau *et al.* (1989) distinguished heliophilous, semi-heliophilous and shade-tolerant species, while Ellenberg *et al.* (1992) classified vascular species along a gradient of nine light indicator values.

Overstory transmittance depends on many tree species properties such as spatial arrangement of leaves (Horn 1971, Planchais and Sinoquet 1998), leaf size (Barkman 1992) and (or) optical properties of leaves, which can be approximated by variables such as canopy closure or leaf area index (LAI). Variations in transmittance among tree species can be considerable. For example, in coniferous plantations of similar basal area, Bolstad *et al.* (1990) measured a LAI for *Picea abies* that was twice that of *Larix decidua*. Among other conifers planted at strictly identical stem densities and constant site type, Klinka *et al.* (1996) measured variations in canopy cover that ranged from 71.6-80% for *Pseudotsuga menziesii*, *Chamaecyparis lawsoniana* and *Picea sitchensis* to 42.1-45% for *Abies amabilis*, *A. grandis* and *Thuja plicata*; Canham *et al.* (1994) observed less than 2% transmittance for *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis*, but more than 5% for *Quercus rubra* and *Fraxinus americana*. Although tree species and light quantifiers vary greatly from study to study, consensus emerged on tree species classifications according to transmittance, *e.g.*, *Fagus sp.* < *Betula sp.*, and *Picea sp.* ≤ *Pinus sp.* Conversely, results were conflicting in different studies for the relative classification of species such as *Quercus sp.* and

Pinus sp. (Brown 1970, Hill 1979, Bolstad *et al.* 1990, Klinka *et al.* 1996, Aubin *et al.* 2000, Sonohat *et al.* 2004).

In mixed stands, variations in transmittance are sometimes explained by the relative proportion of one species: in *Picea abies-Fagus sylvatica* stands, total cover decreased and understory light increased with the proportion of *P. abies* (Lücke and Schmidt 1997); in mixed *Fagus sylvatica-Quercus sp.* stands, the more abundant *Quercus sp.* was, the lighter was the canopy cover (Härdtle *et al.* 2003). The development of subcanopy tree species such as *Carpinus betulus* led to a reduction in understory light (Kwiatkowska and Wyszomirski 1988). To improve transmittance, Schütz (1998) recommended mixing stands with species such as *Betula sp.*, *Fraxinus sp.* or *Pinus sp.* which have a sparse canopy during the growing season, or *Larix sp.*, which promotes a brighter understory in winter and spring, like hardwoods.

A few studies sought to explain the effects of tree species on understory vegetation through transmittance quantities. Most were indirect, using different light-related ecological groups or light indicator values. Concerning indicator values, Augusto *et al.* (2003) found that understory vegetation under *Pinus sylvestris* had higher Ellenberg's indicator values for light than understory vegetation under *Quercus sp.* or *Picea abies*, although no difference among tree species for transmittance was detected. Using ecological groups, Lücke and Schmidt (1997) showed that understory vegetation was more heliophilous in *Picea abies* and mixed *P. abies-Fagus sylvatica* stands than in pure *F. sylvatica* stands. Some studies underlined the effect of subcanopy. In stands of *Populus grandidentata*, Roberts (1992) noted an understory of shade-tolerant species under a dense subcanopy of *Acer rubrum*, *A. saccharum* and *Fagus grandifolia*, while mid-tolerant species became dominant without a hardwood subcanopy. In *Quercus sp.* forests, Kwiatkowska and Wyszomirski (1988) reported a decrease in light indicator value with the growth of *Carpinus betulus*.

An important remark was made by Thomas *et al.* (1999): light-vegetation relationships might be better explained by past light regimes rather than by current light conditions because of the slowness of species pool variations. Consequently, understory vegetation responses to current light transmittance would be stronger in stands that had few variations in past light regimes.

4.1.2 Soil water

Water is another essential resource for vegetation. In French forests, seven groups of species can be distinguished according to their water preference, from xerophilous to hygrophilous (Rameau *et al.* 1989). Although these classes are somewhat subjective, these empirical descriptors give an idea of the hygrometric preference of understory species. A somewhat more detailed classification (indicator values, from 1 to 9) was proposed by Ellenberg *et al.* (1992).

Tree species may affect soil water availability by changing (i) amounts of non-intercepted water, (ii) quantity of water absorbed by tree roots, and (iii) spatial distribution of water at the tree scale (trunk and crown). Many studies have focused on comparing amounts of throughfall, stemflow and (or) intercepted water (relative to rainfall) among tree species. In a review of these studies, Barbier *et al.* (Submitted for publication) reported that throughfall is higher under

deciduous than under coniferous species, and declines with the successional status of the tree species – from pioneer through post-pioneer to late-successional species. They also found that, among tree genera with enough data, *Picea sp.* (respectively, *Betula sp.*) has lower (resp., larger) throughfall values while *Fagus sp.* (respectively, *Pinus sp.*) has larger (resp., lower) stemflow values.

As regards physiological properties, tree species differ in transpiration rate per unit of soil water content or potential (e.g. Ewers *et al.* 2002, Pataki and Oren 2003, Bladon *et al.* 2006). Water uptake by roots is also species-dependent (among other specific features linked to water), and can to some extent be related to root system morphology. A constant variation in root system morphology has been shown for some American tree species according to their status in the succession: the fine roots of late-successional trees, such as *Abies balsamea* and *Picea glauca*, are located at more superficial levels in the soil than those of early-successional *Populus tremuloides* and *Betula papyrifera* (Grier *et al.* 1981, Gale and Grigal 1987, Finér *et al.* 1997, Bauhus and Messier 1999). In Europe, *Fagus sylvatica* is known to have denser fine roots than *Quercus petraea* (Leuschner *et al.* 2001) or *Pinus sylvestris* (Curt and Prévosto 2003). By their potential high water absorption, these dense fine roots near the surface may be determining in limiting understory vegetation. However, no study has demonstrated this in the context of tree species comparisons. Studies on the effect of root competition between trees and understory vegetation are relatively numerous (Toumey and Kienholz 1931, McCune 1986, Coomes and Grubb 2000, Lindh *et al.* 2003, Powell and Bork 2006); typically, understory species are released from below-ground competition with trees (for water and also nutrients) by cutting trenches. These experiments emphasize the importance of root competition in limiting understory flora (only total cover for most of them), but there are no studies on the relative effects of different tree species.

Nihlgard (1970) attributed the 19% drier soil under *Picea abies* compared with *Fagus sylvatica* to the difference in rainfall interception (39% for *P. abies*, compared with 19% for *F. sylvatica*), but did not test this hypothesis. To our knowledge, no other author has measured soil humidity for tree species comparison. However, making such comparisons *in situ* may be quite difficult in many situations where an understory vegetation takes up a non-negligible part of the soil water, sometimes more than the overstory trees (e.g. Vincke *et al.* 2005).

4.1.3 Soil nutrients

Plant requirements for soil mineral contents and pH differ among species (e.g. Wherry 1927). Understory species are classified according to soil acidity requirements (Rameau *et al.* 1989, Ellenberg *et al.* 1992), and thus understory composition is often used as an indicator of site acidity (Becker 1988, Brêthes 1989). Even within each site type, species respond to slight pH variations (Schlenker 1968).

The effects of tree species on nutrient supply have been reviewed in Europe (Augusto *et al.* 2002) and the USA (Binkley 1995). However, irrespective of these differences in nutrient supply, the most useful parameter for understory vegetation may be the resulting soil mineral availability. While some authors (e.g. Toutain 1987) have argued that soil nutrient availability is positively

correlated with foliar litter decomposition rate, Prescott (2002) considers that mass and nutrient content of litter produced is the best indicator of soil mineral availability.

Differences in soil mineral content have been noted among tree species (Binkley 1995, Prescott 2002). An obvious effect is soil nitrogen enrichment by tree species that have symbiotic relationships with nitrogen-fixing microorganisms, such as *Alnus sp.*, *Albizia sp.*, *Leucaena sp.*, *Acacia sp.* and *Robinia sp.* (Binkley 1995, Prescott 2002). Concerning soil pH, it is commonly accepted that conifers produce more acidic topsoil than hardwoods, but this generalization is sometimes wrong. For example, France *et al.* (1989) measured lower topsoil pH under *Betula papyrifera* and *Acer saccharinum* than under *Pinus strobus* and *Picea glauca*, all planted at the same site. Among hardwoods, *Fagus sp.* and *Tilia sp.* produced more acid topsoil than other hardwoods (Pigott 1989, Nordén 1994, Neiryneck *et al.* 2000, Hagen-Thorn *et al.* 2004). Soil mineral content may also be influenced by throughfall, as throughfall mineral composition varies with tree species (Parker 1983, Augusto *et al.* 2002). Despite geographical variations, there are local and constant differences among tree species. For example, in Europe, atmospheric sulfur deposition under the canopy is two to four times greater than open deposition under *Picea abies*, and only 1.2 to 2.5 times greater under hardwoods (Augusto *et al.* 2002, reviewing 10 studies). In these studies, we do not know whether these variations in deposition amounts lead to differences in soil mineral content among tree species.

Differences in understory diversity or composition in parallel with tree species composition are often seen as being a consequence of differences in topsoil. In particular, several authors have reported a higher carbon/nitrogen ratio, lower pH and lower nutrient content in coniferous stands compared with hardwood stands, or with an increasing proportion of conifers in mixed stands as explanations of tree species effects (Hicks 1980, Brown 1982, Whitney and Foster 1988, Emmer *et al.* 1998, L egar e *et al.* 2001, Augusto *et al.* 2003). Bryophytes and herbaceous species often do not have the same responses to these soil modifications. Some authors consider that acidic soil conditions (produced by conifer litter, which is a false generalization, see above) are generally favorable to bryophytes (Harris and Harris 1997), especially to their cover (*e.g.* Ewald 2000). In *Picea abies* stands, pure or mixed with *Betula sp.*, Saetre *et al.* (1997) explained the lower abundance of bryophytes and the higher abundance of understory vascular species with increasing *Betula sp.* by a gradient of increasing litter pH and topsoil base saturation caused by *Betula sp.* leaves.

Some systematic and ecological characteristics of vascular understory species have been advanced to explain understory composition differences between hardwoods and conifers. Hicks (1980) observed more evergreen species under *Tsuga canadensis*, and Whitney and Foster (1988) observed more ericaceous species under *Pinus strobus*, compared with hardwood understories. The authors discussed these greater abundances as being a consequence of lower nutrient content in coniferous topsoil. Differences in abundance of acidophilous species – which are more numerous under *Picea abies* than under various hardwoods (Teuscher 1985, Emmer *et al.* 1998) – have also been logically related to topsoil characteristics. Among the few studies targeted on understory differences between deciduous species, Brown (1982) discussed differences in soil characteristics developed under *Quercus petraea* and *Alnus glutinosa* as the factor explaining the

differences in understory composition, and Aubert *et al.* (2004) considered that the more acidic topsoil found under pure *Fagus sylvatica* compared with mixed *F. sylvatica*-*Carpinus betulus* explained the higher number of acidophilous species under pure *F. sylvatica* stands.

In lowland European forests, Burger (1991) and Lücke and Schmidt (1997) found that understory vegetation was richer in nitrophilous species in *Picea abies* stands than in *Fagus sylvatica* stands. By contrast, in mountain forests Emmer *et al.* (1998) observed fewer nitrogen indicator species under *Picea abies* than under *Fagus sylvatica*. Results varied according to the study location; this could be due to variations in climate, atmospheric pollution level or soil characteristics.

At the tree crown scale, there are variations in abundance of some understory species with distance (not specified) to the nearest stem. Crozier and Boerner (1984) showed that five herbaceous species (out of seven studied) had a mean distance from the stem that varied according to the tree species (*Betula lenta*, *Acer rubrum*, *Fagus grandifolia* and *Quercus alba*). Andersson (1991) found that most species avoided the stem zone of *Quercus sp.* while *Mercurialis perennis* and *Hepatica nobilis* were present around it. Neite and Wittig (1985) observed that base indicator species avoided the stem zone of *Fagus sylvatica*. These authors attributed the modified plant compositions near the stem to particular mineral soil composition due to stemflow characteristics; solutes in stemflows are known to be more concentrated than throughfalls (Voigt 1960, Mina 1965, Edmonds *et al.* 1991) and alter chemical properties of the soil near the trunk (Gersper and Holowaychuck 1971), especially by acidifying topsoil (*e.g.* Crozier and Boerner 1984, Falkengren-Grerup 1989). This spatial heterogeneity may cause differences in understory diversity at the crown scale among tree species.

4.2 Other mechanisms

4.2.1 Physical effects of litter

Litter also has physical effects on understory vegetation: seeds under litter are deprived of light and seeds on it cannot root easily (Hamrick and Lee 1987, Facelli and Pickett 1991b, Ellsworth *et al.* 2004). It also has both positive and negative effects on understory development by influencing microclimatic conditions on the floor, such as humidity (Facelli and Kerrigan 1996, Graae and Heskjaer 1997) and temperature (MacKinney 1929, Barkman 1992, Estes-Martínez and Gil-Pelegrín 2004). The nature of this physical effect – positive or negative – on understory vegetation may be non-linear, and reversed above a certain amount of litter (Suding and Goldberg 1999), and species-dependent.

The amount of soil litter is mainly determined by the balance between litter production and litter decomposition (Staelens *et al.* 2003). This is influenced by tree species, tree density (*e.g.* Lebret *et al.* 2001), site type (Facelli and Pickett 1991a) and climate characteristics (Bray and Gorham 1964). Litter weight is also directly dependent on microbial and faunal soil communities. In addition, these communities may be tree species specific. Little characterization has been carried out, but Bezkorovaynaya (2005) showed high variation in soil invertebrate species

richness and composition between *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Larix sibirica*, *Picea abies*, *Betula fruticosa* and *Populus tremula*. These faunal and microbial communities may provide a mechanism by which the overstory indirectly influences the diversity of the understory.

Augusto *et al.* (2002) reviewed studies on litter weights in Europe. Data showed that they ranged by a factor of 1.7 to 5.2 among tree species compared in pairs, with *Fagus sylvatica* < *Picea abies*, *Quercus petraea* < *Picea abies*, *Quercus robur* < *Picea abies*, *Quercus robur* < *Pseudotsuga menziesii* and *Quercus robur* < *Fagus sylvatica*. A constant trend is higher litter mass under conifers than under hardwoods. Binkley (1995) also reviewed this in the USA. *Alnus rubra* seemed to have higher litter mass than *Pseudotsuga menziesii*, but for other tree species which were compared in more than two studies (*Pinus resinosa*, *Pinus strobus* and *Picea abies*) tree rank according to litter mass varied among studies.

Several litter removal experiments – focused on some particular understory species – showed the inhibitor effect of litter depth on vegetation biomass (*e.g.* Sydes and Grime 1981a) or germination rate (*e.g.* Holderegger 1996). This negative effect may be at least partly due to the physical effect of litter thickness (Sydes and Grime 1981b). Ground flora species differ according to their ability to penetrate litter (Sydes and Grime 1981a). Graae and Heskjaer (1997) observed that *Lamiastrum galeobdolon* and *Oxalis acetosella* are able to penetrate litter layers, whereas *Ficaria verna* and *Poa trivialis* are not; Sydes and Grime (1981b) experimentally observed a negative relation between shoot biomass of *Holcus mollis* and *Poa trivialis* and the specific weight of litter applied to them, while *Endymion non-scriptus*, *Viola riviana* and *Lamiastrum galeobdolon* yields were insensitive to litter type (litter from four deciduous species, with a factor of 10 between extreme weights).

Penetrating litter requires energy; we can therefore suppose that the more reserves the seed has, the more easily it can get through deep litter. This ability to penetrate litter has been linked to several ecological characteristics: thick litter may impact on the development of acaulescent plants with evergreen leaves (Whitney and Foster 1988), or annual species compared with perennial (Monk and Gabrielson 1985). Bryophyte species are more sensitive to the physical effects of litter than vascular species (Hill 1979). Ewald (2000) explained the higher abundance of mosses under *Picea abies* relative to deciduous by the fact that they can survive on a relatively large amount of litter simply by creeping on the litter without contact with the mineral soil layer, but are disadvantaged by relatively large deciduous leaves due to their slow growth rate, which makes them sensitive to covering.

Among the studies comparing understory diversity of the whole community, several authors suggest that the effect of tree species on understory diversity may result from differences in litter thickness among tree species (Emmer *et al.* 1998, Simmons and Buckley 1992, Augusto *et al.* 2003) but this has not yet been proved experimentally.

4.2.2 Phytotoxic compounds

In forest ecosystems, phytotoxic substances that may affect understory vegetation are contained in water running down through the canopy and in the litter (*e.g.* Helliwell 1982, Stewart *et al.* 1984), or directly in the soil for substances released by tree roots (Bertin *et al.*

2003). They are chiefly water-soluble phenolic compounds (Lodhi 1976, Becker and Drapier 1985), which may have negative effects on germination and (or) root development of some species (Beck *et al.* 1969, Heisey 1996, Pellissier and Souto 1999).

The abundance and composition of potential phytotoxic substances depend on tree species (Coulson *et al.* 1960, Kuiters and Denneman 1987, Souto *et al.* 1994). This abundance in the topsoil may be inversely related to litter decomposition rate (*e.g.* Hagen-Thorn *et al.* 2004), from which we could argue that coniferous litter may be more toxic for the understory than that from deciduous trees.

Tree allelopathic effects on understory vegetation have been studied on a few species, mostly on tree seedlings in the context of regeneration (*e.g.* Becker and Drapier 1984, Facelli 1994). The following three studies focused on herbaceous species. Lodhi (1976) found that *Acer pseudoplatanus*, *Celtis occidentalis*, *Quercus rubra*, and *Quercus alba* reduced seed development of two studied herbaceous species, while *Ulmus sp.* did not (in stands with fixed light availability, amounts of most mineral elements and soil pH); the author attributed this effect to growth inhibitors. Pigott (1990) planted *Lamium galeobdolon* in pots with fixed light intensity in topsoil of *Larix sp.* (with or without addition of CaCO₃ to correct pH) or *Quercus sp.* Growth was significantly smaller in *L. decidua* topsoil; the author interpreted this to be the action of growth inhibitors in topsoil under *Larix sp.* Souto *et al.* (1994) investigated litter toxicity of four tree species on *Lactuca sativa* seeds; a toxic effect of leaf litter solution was noted with *Eucalyptus globulus* and *Acacia melanoxylon* and not with *Quercus robur* and *Pinus radiata* solutions.

Allelopathic *in situ* studies are scant. Daubenmire (1930) and Beatty (1984) pointed out the allelopathic effect of *Tsuga canadensis* to explain the global lower understory SR compared with deciduous stands, without demonstrating this experimentally. This is particularly difficult to do for various reasons such as isolating the potential active substance from others in the soil, and because soil microbes can play a key role in altering allelochemicals (Kohli *et al.* 2001).

5. DISCUSSION

From the reviewed papers, we can conclude that it is very difficult to make generalizations on the effect of tree species on understory diversity or to establish consensual mechanisms by which tree species can act. Results ranged widely and were sometimes conflicting. This may be partly due to other factors not taken into account in most studies, especially those related to site characteristics and management practices. These are discussed below, and perspectives to improve studies of the effects of tree species on the understory are proposed.

5.1 Difficulties encountered in studies comparing tree species

5.1.1 Site type and characteristics

Tree species depend on site characteristics. In managed forests and plantations the dominant tree species is usually chosen by foresters according to site type; in natural regeneration patterns, tree species composition depends on climate, soil characteristics, disturbance regimes and seed bank composition. For instance, tree SR can be influenced by soil moisture (Hicks 1980), and tree mixing degree is often explained by topographic characteristics, especially in uplands where the percentage of conifers is positively correlated with elevation (Glenn-Lewin 1977, Hicks 1980, Emmer *et al.* 1998). Understory vegetation is also highly dependent on these site characteristics. Consequently, observed links between overstory and understory (in composition or diversity) are not necessarily causal since understory and overstory may both respond in parallel to site type, as suggested by some authors (McCune and Antos 1981, Berger and Puettmann 2000, Légaré *et al.* 2001).

It would thus be interesting to know whether tree species effect is constant regardless of the site type. Generally, the site type effect is removed by comparing neighbouring stands established on a fixed site type (*e.g.* Brown 1982), or its variability is unfortunately not taken into account in studies on a larger spatial scale where only the mean response of understory vegetation to tree species is considered (*e.g.* Kirby 1988, Simmons and Buckley 1992, Augusto *et al.* 2003).

5.1.2 Stand management and forest characteristics

Many stand characteristics and practices associated with stand management can affect understory vegetation, such as forest age, total tree abundance, and the preservation of sub-canopy trees.

Forest age was shown as influencing the chemical and structural properties of soil, and consequently understory vegetation (Honnay *et al.* 1999, Dupouey *et al.* 2002). This may obscure tree species effects. For example, Whitney and Foster (1988) observed that the age of New England forests – more than or less than three centuries – affected understory composition more than overstory composition (though summarized as conifers or hardwoods). Even so, forest age was not systematically mentioned in the studies on tree species effects that we review (but see Emmer *et al.* 1998).

For a given tree species, numerous studies have pointed out the negative effect of tree abundance (quantified through basal area or stem density, or directly by light availability) on understory vegetation cover or diversity (Alaback and Herman 1988, Thomas *et al.* 1999). This effect can be considerable and may thus bias tree species effect: an abundant overstory can suppress almost all understory species, and a very open overstory can reduce SR by favoring invasive species, as observed for example in *Larix sp.* stands varying in basal area (Balandier *et al.* 2006). Tree abundance is influenced by stand age and thinning intensity, itself generally driven by silvicultural guidelines for tree species. Hence the diversity of understory vegetation can sometimes be more closely related to silviculture operations than to tree species itself. In studies on tree species effects, authors sometimes seek to control stand age (*e.g.* Brown 1982) or

mean basal area (e.g. Berger and Puettmann 2000). However, these variables cannot be set jointly, as tree species differ in their rotation times – especially conifers compared with hardwoods, or early-successional compared with late-successional tree species. Tree abundance, which is not systematically notified in the studies in **Tables 1, 2 and 3** (e.g. Skov 1997, Brunet *et al.* 1996), has to be taken into account in some way when studying tree species effects (cf. 5.2.3).

The preservation or absence of a subcanopy layer greatly modifies understory vegetation (Nagaike *et al.* 1999), especially by modifying understory light (cf. 4.1.1). For example, Kwiatkowska (1994) noted a drastic decrease in understory SR with the development of *Carpinus betulus* in the subcanopy of *Quercus sp.* forests.

Globally, information on forest management is partial and very heterogeneous among studies. More precise indications on past land use (especially former agricultural land or forest land), forest history (forest age and past tree composition), tree regeneration method (natural or plantation, e.g. Fahy and Gormally 1998), thinning intensity in the last decades (e.g. Nagaike 2002) and tree abundance, by species (e.g. Reich *et al.* 2001) and by class of diameter, would be useful for clarifying how a tree species acts through specific management practices.

5.1.3 Mechanisms

The interacting nature of the factors involved in plant diversity as controlled by tree species has often been underlined (Whitney and Foster 1988, Berger and Puettmann 2000, Harrington *et al.* 2003). Especially noteworthy are the correlations between light, throughfall and litter amounts, which fluctuate with canopy density (Hill 1979). Interactions have also been shown to occur among species response to one factor and the level of another factor; for example a lower resistance of vegetation to shade parallel to soil acidification has often been mentioned (Moir 1966, Mitchell and Kirby 1989, Portsmouth and Niinemets 2007). Because of these interactions, the analysis of factors taken individually may lead to erroneous interpretations of the mechanisms involved (cf. 5.2.1). We should keep in mind the various potential influencing factors and envisage interacting effects among them to explain the response of the different ecological groups to the tree species effect. It is especially important to carry out experiments paying careful attention to factors other than those actually under study, as did Pigott (1990), who demonstrated the implication of allelopathic substances by setting light quantity and controlling topsoil composition and pH. Although the mechanisms cited in section 4 are often mentioned in discussions to explain tree species effect, they have rarely been treated as working hypotheses.

5.2 Perspective: improving statistical analysis of the link between biodiversity and tree species composition

More consideration should be devoted to the development of statistical models to analyze the relation between tree species composition and selected parts of understory vegetation biodiversity. Below, we stress three points in particular: (i) the choice of the level at which biodiversity should be analyzed, (ii) the choice of the general structure of the statistical models –

linear or non-linear, with or without random effects, probability distributions underlying the model, etc., and (iii) the choice of the way in which ecological variables are incorporated into the model.

5.2.1 Level of biodiversity

We believe that it is important to take a pluralistic view of the analysis of biodiversity response to tree species composition, because composition differences may occur even when total diversity does not change. Detecting responses at the species, ecological group and global levels is particularly important (Gosselin and Gosselin 2004). Different techniques can be used here, including multivariate analyses (*e.g.* Légaré *et al.* 2001) and parametric or non-parametric analyses of the diversity of subgroups based on ecological characteristics (*e.g.* Lücke and Schmidt 1997), indicator values (*e.g.* Augusto *et al.* 2003), or presence/absence or abundance of species (*e.g.* Peterken and Game 1984, Ewald 2000). Following Gosselin and Gosselin (2004), we consider only parametric models below.

Ecological groups may have a central role, helping to explain the mechanisms behind the tree species-biodiversity relation. Ecological groups defined by the relationship between floristic species and a particular mechanism – for example the heliophilous character of understory species – would make it possible to indirectly test hypotheses on the importance of the mechanism in this relation. This can be done at the level of the ecological group, as in references quoted in 4.1.1, or at the species level, as in Thomas *et al.* (1999), Richard (2004) or Gelfand *et al.* (2005).

This does not preclude testing hypotheses based on other ecological classifications of species. For example, boreal, mountain and vernal species should be favored by hardwoods, which have a colder understory in winter and more light in spring than conifers (Roussel 1972, Mitchell and Kirby 1989, Pigott 1990, Barkman 1992, Harris and Harris 1997). By contrast, among deciduous species, trees such as *Betula sp.*, which have early bud break and early leaf fall, have a light regime favorable to bryophytes, while *Quercus sp.* has a light regime favorable to geophytes (Barkman 1992). It is also possible to distinguish understory species according to their successional status, using a hypothesis that specifies the different response of successional understory ecological groups to the successional status of the dominant tree species (building on Auclair and Goff 1971).

5.2.2 General structure of statistical models

Statistical models used to analyze biodiversity-tree species relations in the past were limited by (i) the probability distributions used in the model – most models were based on Gaussian distribution, (ii) the linearity of the model, and (or) (iii) non-allowance for the structure of the sampling design in the analysis. The more the analyses target specific groups or species (*cf.* 5.2.1), the more we need non-linear statistical models (Austin 2002). In their statistical models analysts should use probability distributions restricted to non-negative values for most biodiversity quantifiers. They should also consider incorporating the sampling structure – especially the spatial structure – in some way (*e.g.* through data transformation based on

summaries at the level of spatial clusters, cf. Augusto *et al.* 2003, or by using random effects accounting for spatial structure of the data). The previously mentioned lack of statistical tests on the biodiversity-tree species link (cf. 3.1) may be partially accounted for by authors' difficulty in developing statistical models with an adequate structure.

5.2.3 Choice of the ecological model

An additional improvement in statistical models could be achieved by the way ecological models are formulated. For example, instead of analyzing only the effect of the identity of the dominant tree species (as in **Tables 1** and **2**), we can analyze the combination of identity of dominant tree species and centered stand abundance. This would account for effects of varying stand density inside each tree species category (cf. 5.1.2). Also, if we believe that absolute abundance is a key variable in shaping floristic biodiversity, we could replace the analyses in **Table 3**, in which only one variable (abundance or relative abundance of one tree species) is used in the regression, by a model in which the combination (linear or nonlinear) of abundances of both species is incorporated (*e.g.* Gosselin and Barbier 2005). Another alternative would be to integrate a combination of total abundance and relative abundance or presence/absence of a tree species (cf. Saetre *et al.* 1997). This kind of choice can change the significance or the direction of the results. For example, Saetre *et al.* (1997) observed that the effect on vegetation abundance of *Betula sp.* presence in *Picea abies* stands appeared only when the model was adjusted to total stand basal area, a measure of tree absolute abundance. These approaches may be limited by correlations between factors.

Concerning site type, we can (i) work within a restricted site type variability and compare models of tree species effect among site types or (ii) work on datasets with various site characteristics and include them as co-variables in the models, or even try to develop models where site characteristics interact with tree species effects, if there is enough data.

6. CONCLUSION

Tree species effect on understory vegetation diversity and composition between conifers and hardwoods has often been compared and discussed, whereas studies among coniferous species or deciduous species are scarcer. In addition, few statistical tests have been performed in these studies. We must be careful when reducing tree species effect to a "coniferous" or "hardwood" effect. The study of the mechanisms show that the two groups intersect in the classification of tree species according to light interception, for example, and species such as *Pinus sp.* or *Larix sp.* can have a more diversified understory than some hardwood species. Although tree SR is nowadays promoted to favor understory diversity, it has rarely been a subject of study. Also, there are indications that in many cases, monospecific stands would be more favorable to biodiversity than two-species mixed stands, insofar as SR or H' are considered.

The mechanistic approach enables us to build hypotheses for the different responses of understory species to various tree species. However, further experimental studies *in situ* are

needed, and we must pay close attention to avoid confusing interpretations of the mechanisms involved because of their interacting nature.

When comparing tree species, we must be careful to allow for the effects of site type and stand management practices, because these factors may add variability to tree species effects on understory vegetation, or may even be the main factors. We should accurately control these factors before concluding on potential tree species effects, either by taking into account site and management variability in the models, or by setting site and management characteristics and so investigating tree species effects in a specific ecological forest context. Finally, we advocate using special care to determine the structure and content of the statistical models used to analyze the relation between tree species and floristic biodiversity.

7. ACKNOWLEDGMENTS

We thank Frédéric Archaux, Yann Dumas and Richard Chevalier for their comments to improve some parts of the manuscript. This work was financed by the Region Centre.

8. REFERENCES

- Alaback P.B. and Herman F.R., 1988** – Long-term response of understory vegetation to stand density in *Picea-Tsuga* forests. *Canadian Journal of Forest Research* **18** (12): 1522-1530.
- Amezaga I. and Onaindia, M., 1997** – The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations on the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecography* **20** (3): 308-318.
- Andersson T., 1991** – Influence of stemflow and throughfall from common oak (*Quercus robur*) on soil chemistry and vegetation patterns. *Canadian Journal of Forest Research* **21** (6): 917-924.
- Aubert M., Bureau F., Alard D. and Bardat J., 2004** – Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research* **34** (1): 233-248.
- Aubin I., Beaudet M. and Messier C., 2000** – Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **30** (1): 168-177.
- Auclair A.N. and Goff F.G., 1971** – Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *The American Naturalist* **105** (946): 499-528.
- Augusto L., Dupouey J. and Ranger J., 2003** – Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* **60** (8): 823-831.
- Augusto L., Ranger J., Binkley D. and Rothe A., 2002** – Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* **59** (3): 233-253.
- Austin M.P., 2002** – Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157** (2-3): 101-118.

- Baker T.T. and Van Lear D.H., 1998** – Relations between density of rhododendron thickets and diversity of riparian forests. *Forest Ecology and Management* **109** (1-3): 21-32.
- Balandier P., Collet C., Miller J., Reynolds P. and Zedaker S., 2006** – Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79** (1): 3-27.
- Barbier S., Balandier P. and Gosselin F., Submitted for publication.** Rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review of tree species effect. *Annals of Forest Science*.
- Barkman J.J., 1992** – Canopies and microclimate of tree species mixtures. In: Cannell M.G.R., Malcolm D.C. and Robertson P.A. (Eds.), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 181-188.
- Bauhus J. and Messier C., 1999** – Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **29** (2): 260-273.
- Bazzaz F.A., 1990** – Plant-plant interactions in successional environments. In: Grace J.B. and Tilman D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego. pp. 239-263.
- Beatty S.W., 1984** – Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understorey plants. *Ecology* **65** (5): 1406-1419.
- Beck G., Dommergues Y. and van der Driessche R., 1969** – L'effet litière: II. Etude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. *Acta Oecologica* **4**: 237-266.
- Becker M., 1988** – Démarche méthodologique préconisée pour la typologie des stations forestières. In: Gehu J. (Ed.), *Phytosociologie et foresterie*. Cramer, Berlin-Stuttgar. pp. 299-311.
- Becker M. and Drapier J., 1984** – Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin. *Acta Oecologica* **5**: 347-356.
- Becker M. and Drapier J., 1985** – Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). II. Etude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. *Acta Oecologica* **6**: 31-40.
- Berger A.L. and Puettmann K.J., 2000** – Overstorey composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota. *American Midland Naturalist* **143** (1): 111-125.
- Bertin C., Yang X. and Weston L.A., 2003** – The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil* **256** (1): 67-83.
- Bezkorovaynaya I.N., 2005** – The Formation of Soil Invertebrate Communities in the Siberian Afforestation Experiment. In: Binkley D. and Menyailo O. (Eds.), *Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change*. NATO Science Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 307-316.
- Binkley D., 1995** – The influence of tree species on forest soils: processes and patterns. In: Mead D.J. and Cornforth I.S. (Eds.), *Trees and Soil Workshop*, Lincoln University Press, Canterbury. pp. 1-33.

- Bladon K.D., Silins U., Landhäusser S.M. and Lieffers V.J., 2006** – Differential transpiration by three boreal tree species in response to increased evaporative demand after variable retention harvesting. *Agricultural and Forest Meteorology* **138** (1-4): 104-119.
- Bolstad P.V., Gower S.T., Isebrands J.G., Dickson R.E. and Ceulemans R., 1990** – Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *Tree Physiology* **7** (1-4): 115-124.
- Bratton S., 1976** – Resource division in an understory herb community: responses to temporal and microtopographic gradients. *The American Naturalist* **110** (974): 679-693.
- Bray J.R. and Gorham E., 1964** – Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research* **2**: 101-187.
- Brêthes A., 1989** – La typologie des stations forestières. Recommandations méthodologiques. *Revue Forestière Française* **41** (1): 7-27.
- Brosfokske K.D., Chen J. and Crow T.R., 2001** – Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. *Forest Ecology and Management* **146** (1-3): 75-87.
- Brown A.H.F., 1982** – The effects of tree species, planted pure and in mixtures, on vegetation and soils at Gisburn. In: anonymous (Ed.), Annual Report 1981. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. pp. 74-75.
- Brown M., 1970** – The effects of planting trees. In: Perring F. (Ed.), The flora of a changing Britain. Botanical Society of the British Isles, London. pp. 51-57.
- Brunet J., Falkengren-Grerup U. and Tyler G., 1996** – Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management* **88** (3): 259-272.
- Bürger R., 1991** – Immissionen und Kronenverlichtung als Ursachen für Veränderungen der Waldbodenvegetation im Schwarzwald. *Tuexenia* **11**: 407-424.
- Canham D.C., Finzi A.C., Pacala S.W. and Burbank D.H., 1994** – Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* **24** (2): 337-349.
- Coomes D.A. and Grubb P.J., 2000** – Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* **70** (2): 171-207.
- Coulson C.B., Davies R.I. and Lewis D.A., 1960** – Polyphenols in plant, humus and soil. *Journal of Soil Science* **11**: 20-44.
- Crozier C.R. and Boerner R.E.J., 1984** – Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* **62** (3): 337-343.
- Curt T. and Prévosto B., 2003** – Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecology* **167** (2): 269-282.
- Daubenmire R.F., 1930** – The relation of certain ecological factors to the inhibition of forest floor herbs under hemlock. *Butler University Botanical Studies* **1**: 61-76.
- Dupouey J.L., Dambrine E., Laffite J.D. and Moares C., 2002** – Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83** (11): 2978-2984.

- Edmonds R.L., Thomas T.B. and Rhodes J.J., 1991** – Canopy and soil modification of precipitation chemistry in a temperate rain forest. *Soil Science Society of America Journal* **55** (6): 1685-1693.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. and Paulißen D., 1992** – *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Verlag Goltze, Göttingen. 248 p.
- Ellsworth J.W., Harrington R.A. and Fownes J.A., 2004** – Seedling emergence, growth, and allocation of Oriental bittersweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. *Forest Ecology and Management* **190** (2-3): 255-264.
- Emmer I.M., Fanta J., Kobus A.T., Kooijman A., Sevink J. and Fanta J., 1998** – Reversing borealization as a means to restore biodiversity in Central-European mountain forests – an example from the Krkonoše mountains, Czech Republic. *Biodiversity and Conservation* **7** (2): 229-247.
- Esteso-Martínez J. and Gil-Pelegrín E., 2004** – Frost resistance of seeds in Mediterranean oaks and the role of litter in the thermal protection of acorns. *Annals of Forest Science* **61** (5): 481-486.
- Ewald J., 2000** – The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science* **3** (1): 123-134.
- Ewers B.E., Mackay D.S., Gower S.T., Ahl D.E., Burrows S.N. and Samanta S.S., 2002** – Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research* **38** (7): 1-11.
- Facelli J.M. and Kerrigan R., 1996** – Effects of ash and four types of litter on the establishment of *Eucalyptus obliqua*. *Ecoscience* **3**: 319-324.
- Facelli J.M. and Pickett S.T.A., 1991a** – Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* **57** (1): 1-32.
- Facelli J.M. and Pickett S.T.A., 1991b** – Plant litter: light interception and effects on an oldfield plant community. *Ecology* **72** (3): 1024-1031.
- Facelli J.M., 1994** – Multiple indirect effects of litter affect the establishment of woody seedlings in oldfields. *Ecology* **75** (6): 1727-1735.
- Fahy O. and Gormally M., 1998** – A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecology and Management* **110** (1-3): 263-273.
- France E.A., Binkley D. and Valentine D., 1989** – Soil chemistry changes after 27 years under four tree species in southern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* **19** (12): 1648-1650.
- Falkengren-Grerup U., 1989** – Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern Sweden. *Journal of Applied Ecology* **26** (1): 341-352.
- Finér L., Messier C. and De Grandpré L., 1997** – Fine-root dynamics in mixed boreal conifer-broad-leaved forest stands at different successional stages after fire. *Canadian Journal of Forest Research* **27** (3): 304-314.
- Gale M.R. and Grigal D.F., 1987** – Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Canadian Journal of Forest Research* **17** (8): 829-834.

- Gelfand A.E., Schmidt A.M., Wu S., Silander J.A. and Latimer A., 2005** – Modelling species diversity through species level hierarchical modelling. *Journal of the Royal Statistical Society, Series C* **54** (1): 1-20.
- Gersper P.L. and Holwaychuck N., 1971** – Some effects of stemflow from forest canopy trees on chemical properties of soils. *Ecology* **52** (4): 691-702.
- Gilliam F.S., Turrill N.L. and Adams M.B., 1995** – Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications* **5** (4): 947-955.
- Glenn-Lewin D.C., 1977** – Species diversity in North American temperate forests. *Vegetatio* **33**: 153-162.
- Godefroid S., Phartyal S., Weyembergh G. and Koedam N., 2005** – Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management* **210** (1-3) 91-105.
- Gosselin F., 2006** – An assessment of the dependence of evenness indices on species richness. *Journal of Theoretical Biology* **242** (3): 591-597.
- Gosselin F. and Barbier S., 2005** – Indicateurs, gradients écologiques et sélection de modèles. Cas de la composition et de la richesse en essences comme indicateurs de biodiversité floristique. In: Barbault R. and Le Duc J.P. (Eds.), Proceedings of the International Conference "Biodiversity: Science and Governance". Unesco, Paris. 3 p.
- Gosselin F. and Gosselin M., 2004** – Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes. In: Gosselin M. and Larroussinie O. (Eds.), Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony. pp. 58-99.
- Graae B.J. and Heskjaer V.S., 1997** – A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* **96** (1-2): 111-123.
- Grier C.C., Vogt K.A., Keyes M.R. and Edmonds R.L., 1981** – Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Canadian Journal of Forest Research* **11** (1): 155-167.
- Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K. and Nihlgard B., 2004** – The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology and Management* **195** (3): 373-384.
- Hamrick J.L. and Lee J.M., 1987** – Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *American Journal of Botany* **74** (3): 451-457.
- Härdtle W., von Oheimb G. and Westphal C., 2003** – The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* **182** (1-3): 327-338.
- Harrington T.B., Dagley C.M. and Edwards M.B., 2003** – Above- and belowground competition from longleaf pine plantations limits performance of reintroduced herbaceous species. *Forest Science* **49** (5): 681-695.

- Harris E. and Harris J., 1997** – *Wildlife conservation in managed woodlands and forests*. John Wiley, Chichester. 342 p.
- Hart S.A. and Chen H.Y.H., 2006** – Understorey vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* **25** (4): 381-397.
- Hedman C.W., Grace S.L. and King S.E., 2000** – Vegetation composition and structure of southern coastal plain pine forests: an ecological comparison. *Forest Ecology and Management* **134** (1-3): 233-247.
- Heisey R.M., 1996** – Identification of an allelopathic compound from *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae) and characterization of its herbicidal activity. *American Journal of Botany* **83** (2): 192-200.
- Helliwell D.R., 1978** – Floristic diversity in some central Swedish forests. *Forestry* **51** (2): 151-161.
- Helliwell D.R., 1982** – *Options in forestry. A review of literature on the effects of different tree species and silvicultural systems on the soil, flora, fauna, visual amenity, and timber production*. Packard Publishing, Chichester. 60 p.
- Hicks D.J., 1980** – Intra-stand distribution patterns of southern Appalachian forest herbaceous species. *American Midland Naturalist* **104** (2): 209-223.
- Hill M.O., 1979** – The development of a flora in even-aged plantations. In: Ford E.D., Malcolm D.C. and Atterson J. (Eds.), *The ecology of even-aged forest plantations*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. pp. 175-192.
- Hill M.O., 1992** – Mixtures as habitats for plants. In: Cannell M.G.R., Malcolm D.C. and Robertson P.A., (Eds.), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 301-302.
- Holderegger R., 1996** – Effects of litter removal on the germination of *Anemone nemorosa* L. *Flora* **191** (2): 175-178.
- Honnay O., Hermy M. and Coppin P., 1999** – Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* **115** (2-3): 157-170.
- Horn H.S., 1971** – *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 144 p.
- Humphrey J.W., Davey S., Peace A.J., Ferris R. and Harding K., 2002** – Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* **107** (2): 165-180.
- Hunter M.L., 1990** – *Wildlife, forests and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. 370 p.
- Jennings S.B., Brown N.D. and Sheil D., 1999** – Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* **72** (1): 59-73.
- Jobidon R., Cyr G. and Thiffault N., 2004** – Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management* **198** (1-3): 209-221.
- Kirby K.J., 1988** – Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry* **61** (4): 317-338.

- Klinka K.H., Chen Y.H., Wang Q. and Montigny L.D., 1996** – Forest canopies and their influence on understory vegetation in early-seral stands on West Vancouver Island. *Northwest Science* **70** (3): 193-200.
- Kohli R.K., Singh H.P. and Batish D.R., 2001** – *Allelopathy in Agroecosystems*. Food Product Press, New York. 470 p.
- Kuiters A.T. and Denneman C.A.J., 1987** – Water-soluble phenolic substances in soils under several coniferous and deciduous tree species. *Soil Biology and Biochemistry* **19** (6): 765-769.
- Kwiatkowska A.J., 1994** – Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with the decline of oak forest. *Vegetatio* **112** (2): 171-180.
- Kwiatkowska A.J. and Wyszomirski T., 1988** – Decline of *Potentillo albae-Quercetum* phytocoenoses associated with the invasion of *Carpinus betulus*. *Vegetatio* **75** (1-2): 49-55.
- Lebret M., Nys C. and Forgeard F., 2001** – Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. *Annals of Forest Science* **58** (7): 755-768.
- Légaré S., Bergeron Y., Leduc A. and Paré D., 2001** – Comparison of understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany* **79** (9): 1019-1027.
- Lenière A. and Houle G., 2006** – Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *Forest Ecology and Management* **231** (1-3): 94-104.
- Leuschner C., Hertel D., Coners H. and Buttner V., 2001** – Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia* **126** (2): 276-284.
- Lewin D.C., 1973** – Diversity in temperate forests. *Dissertation Abstracts International*, series B. **34** (2): 633-634.
- Lindh B.C., Gray A.N. and Spies T.A., 2003** – Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: a trenching experiment in old-growth Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* **33** (10): 2052-2057.
- Lodhi M.A.K., 1976** – Role of allelopathy as expressed by dominating trees in a lowland forest in controlling the productivity and pattern of herbaceous growth. *American Journal of Botany* **63** (1): 1-8.
- Lücke K. and Schmidt W., 1997** – Vegetation und Standortverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv* **68** (4): 135-143.
- Mackinney A.L., 1929** – Effects of forest litter on soil temperature and soil freezing in autumn and winter. *Ecology* **10**: 312-321.
- Margalef D.R., 1958** – Information theory in ecology. *General Systems* **3**: 36-71.
- McCune B. and Antos J.A., 1981** – Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana. *Ecology* **62** (5): 1196-1204.
- McCune B., 1986** – Root competition in a low-elevation grand fir forest in Montana: a trenching experiment. *Northwest Science* **60** (1): 52-54.
- MCPFE, 2003** – Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienna. 6 p.

- Mina V.N., 1965** – Leaching of certain substances by precipitation from woody plants and its importance in the biological cycle. *Soviet Soil Sciences* **6**: 609-617.
- Mitchell P.L. and Kirby K.J., 1989** – *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*. Oxford Forestry Institute, Oxford. 172 p.
- Moir W.H., 1966** – Influence of ponderosa pine on herbaceous vegetation. *Ecology* **47**: 1045-1048.
- Monk C. and Gabrielson F., 1985** – Effects of shade, litter and root competition on old-field vegetation in South Carolina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **112** (4): 383-392.
- Nagaike T., Kamitani T. and Nakashizuka T., 1999** – The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan. *Forest Ecology and Management* **118** (1-3): 161-171.
- Nagaike T., 2002** – Differences in plant species diversity between conifer (*Larix kaempferi*) plantations and broad-leaved (*Quercus crispula*) secondary forests in central Japan. *Forest Ecology and Management* **168** (1-3): 111-123.
- Nagaike T., Kamitani T. and Nakashizuka T., 2005** – Effects of different forest management systems on plant species diversity in a *Fagus crenata* forested landscape of central Japan. *Canadian Journal of Forest Research* **35** (12): 2832-2840.
- Neiryneck J., Mirtcheva S., Sioen G. and Lust N., 2000** – Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil. *Forest Ecology and Management* **133** (3): 275-286.
- Neite H. and Wittig R., 1985** – Correlation of chemical soil pattern with the floristic pattern in the trunk base area of the beech. *Acta Oecologica* **6** (4): 375-385.
- Nihlgard B., 1969** – The microclimate in a beech and a spruce forest – a comparative study from Kongalund, Scania, Sweden. *Botaniska Notiser* **5**: 333-352.
- Nihlgard B., 1970** – Precipitation, its chemical composition and effect on soil water in a beech and a spruce forest in south Sweden. *Oikos* **21** (2): 208-217.
- Nordén U., 1994** – Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* **9** (1): 1-8.
- Økland, R. H. and Eilertsen, O., 1996** – Dynamics of understory vegetation in an old-growth boreal coniferous forest, 1988-1993. *Journal of Vegetation Science* **7** (5): 747-762.
- Palik B. and Engstrom R.T., 1999** – Species composition. In: Hunter M.J. (Ed.), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 65-94.
- Parker G.G., 1983** – Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research* **13**: 58-120.
- Pataki D.E. and Oren R., 2003** – Species differences in stomatal control of water loss at the canopy scale in a mature bottomland deciduous forest. *Advances in Water Resources* **26** (12): 1267-1278.
- Pellissier F. and Souto X.C., 1999** – Allelopathy in Northern Temperate and Boreal Semi-Natural Woodland. *Critical Reviews in Plant Sciences* **18** (5): 637-652.

- Peterken G.F. and Game M., 1984** – Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* **72** (1): 155-182.
- Pigott C.D., 1989** – The growth of lime *Tilia cordata* in an experimental plantation and its influence on soil development and vegetation. *Quarterly Journal of Forestry* **83** (1): 14-24.
- Pigott C.D., 1990** – The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities. *Journal of Applied Ecology* **27** (2): 448-459.
- Pharo E.J., Beattie A.J. and Pressey R.L., 2000** – Effectiveness of using vascular plants to select reserves for bryophytes and lichens. *Biological Conservation* **96** (3): 371-378.
- Planchais I. and Sinoquet H., 1998** – Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* **89** (3-4): 241-253.
- Porté A., Huard F. and Dreyfus P., 2004** – Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **126** (1-2): 175-182.
- Portsmouth A. and Niinemets U., 2007** – Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* **21** (1): 61-77.
- Powell G.W. and Bork E.W., 2006** – Aspen canopy removal and root trenching effects on understory vegetation. *Forest Ecology and Management* **230** (1-3): 79-90.
- Prescott C.E., 2002** – The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* **22** (15-16): 1193-1200.
- Qian H., Klinka K., Okland R.H., Krestov P. and Kayahara G.J., 2003** – Understorey vegetation in boreal *Picea mariana* and *Populus tremuloides* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science* **14** (2): 173-184.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoïnte A., Dupont R. and Keller R., 1989** – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1785 p.
- Reich P.B., Bakken P., Carlson D., Frelich L.E., Friedman S.K. and Grigal D.F., 2001** – Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* **82** (10): 2731-3748.
- Richard E., 2004** – Réponse des communautés de carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. Ph.D thesis, environmental sciences, ENGREF, Paris. 446 p.
- Roberts M.R., 1992** – Stand development and overstory-understory interactions in an aspen-northern hardwoods stand. *Forest Ecology and Management* **54** (1-4): 157-174.
- Roussel L., 1972** – *Photologie forestière*. Masson, Paris. 144 p.
- Saetre P., Saetre L.S., Brandtberg P.O., Lundkvist H. and Bengtsson J., 1997** – Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* **27** (12): 2034-2042.

- Schlenker G., 1968** – Experiments in culture with plants of the forest ground flora, subjected to different degrees of acidity and variations in the form of nitrogen supply. *Acta Oecologica* **3**: 7-27.
- Schütz J.P., 1998** – Licht bis auf den Waldboden: Waldbauliche Möglichkeiten zur Optimierung des Lichteinfalls im Walde. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **149** (11): 843-864.
- Sharpe F., Shaw D.C., Rose C.L., Sillett S.C. and Carey A.B., 1996** – The biologically significant attributes of forest canopies to small birds. *Northwest Science* **70**: 86-93.
- Simmons E.A. and Buckley G.P., 1992** – Ground vegetation under planted mixtures of trees. In: Cannell M.G.R., Malcolm D.C. and Robertson P.A. (Eds.), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 211-231.
- Skov F., 1997** – Stand and neighbourhood parameters as determinants of plant species richness in a managed forest. *Journal of Vegetation Science* **8** (4): 573-578.
- Sonohat G., Balandier P. and Ruchaud F., 2004** – Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* **61**: 629-641.
- Souto X.C., Gonzalez L. and Reigosa M.J., 1994** – Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology* **20** (11): 3005-3015.
- Staelens J., Nachtergale L., Luysaert S. and Lust N., 2003** – A model of wind-influenced leaf litterfall in a mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* **33** (2): 201-209.
- Stewart R.E., Gross L.L. and Honkala B.H., 1984** – Effects of competing vegetation on forest trees: a bibliography with abstracts. USDA Forest Service Research Notes, Washington D.C.
- Suding K. and Goldberg D.E., 1999** – Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *Journal of Ecology* **87**: 436-449.
- Sydes C. and Grime J.P., 1981a** – Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *Journal of Ecology* **69**: 237-248.
- Sydes C. and Grime J.P., 1981b** – Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *Journal of Ecology* **69**: 249-262.
- Teuscher F., 1985** – Fichtenforste im Mittelland. *Schweizerische Zeitschrift für das Forstwesen* **136** (9): 755-761.
- Thomas S.C., Halpern C.B., Falk D.A., Liguori D.A. and Austin, K.A., 1999** – Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications* **9** (3): 864-879.
- Thomsen R.P., Svenning J.C. and Balslev H., 2005** – Overstorey control of understorey species composition in a near-natural temperate broadleaved forest in Denmark. *Plant Ecology* **181** (1): 113-126.
- Toumey J.W. and Kienholz R., 1931** – Trenched plots under forest canopies. *Yale University School of Forestry Bulletin* **1**: 1-31.
- Toutain F., 1987** – Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. *Biology and Fertility of Soils* **3** (1-2): 31-38.

- Vincke C., Bréda N., Granier A. and Devillez F., 2005** – Evapotranspiration of a declining *Quercus robur* (L.) stand from 1999 to 2001. I. Trees and forest floor daily transpiration. *Annals of Forest Sciences* **62**: 503-512.
- Voigt G.K., 1960** – Distribution of rainfall under forest stands. *Forest Science* **6** (1): 2-10.
- Wherry E.T., 1927** – Divergent soil reaction preferences of related plants. *Ecology* **8** (2): 197-206.
- Whitney, G.G. and Foster, D.R., 1988** – Overstory composition and age as determinants of the understory flora of woods of central New England. *Journal of Ecology* **76**: 867-876.
- Williams C.E., Moriarity W.J., Walters G.L. and Hill, L., 1999** – Influence of inundation potential and forest overstory on the ground-layer vegetation of Allegheny Plateau riparian forests. *American Midland Naturalist* **141** (2): 323-338.

Rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review of tree species effect

Barbier S., Balandier P. et Gosselin F.

Annals of Forest Science, soumis

Résumé

Nous avons analysé les données des études portant sur l'effet de l'essence arborée sur la ségrégation des eaux de pluies en eau interceptée par les arbres (IW), en égouttements du feuillage (TF) et en écoulements le long des branches puis du tronc (SF). Il y a un effet marqué de l'essence d'arbre sur ces différents volumes. Les espèces à feuillage persistant (espèces résineuses) interceptent 8,9% (7,5%) plus d'eau que les espèces à feuillage caduque (espèces feuillues) et ont 9,5% (6,0%) moins d'égouttements. Les égouttements diminuent avec le statut successional des espèces, des pionnières aux dryades. Les écoulements diminuent fortement avec la rugosité de l'écorce (des plus lisses au plus rugueuses) et sont influencés par la forme générale des branches principales (diminution des espèces à couronne en "entonnoir" aux espèces à couronne en "parapluie"). Il y a quelques différences entre genres, comme de plus faibles égouttements sous *Picea sp.* que sous *Fagus sp.*, *Quercus sp.* ou *Pinus sp.* L'amplitude des différences d'égouttements entre quelques genres – conjointement avec des différences spécifiques de quantités d'eau évapotranspirées – induit probablement des différences significatives de teneur en eau du sol entre essences. Les conséquences de ces différences sont discutées du point de vue de la végétation du sous-bois et de l'adaptativité et de la croissance des arbres.

ABSTRACT

We reviewed the published work on tree species effect on rainfall partitioning into intercepted water (IW), throughfall (TF) and stemflow (SF). There was a marked tree species effect. Evergreen species (coniferous species) intercepted 8.9% (7.5%) more rainfall than deciduous species (broadleaves) and had 9.5% (6.0%) lower TF. TF also declined with the successional status of the tree species from pioneer to late-successional species. SF decreased strongly with bark roughness (from smoother to rougher bark), and was influenced by branching pattern (decreases from species with "funnel" crown to "umbrella" crown). Some differences appeared among tree genera, such as a lower TF under *Picea sp.* than under *Fagus*, *Quercus* or *Pinus* genera. The amplitude of TF differences among several tree genera – jointly with specific transpiration amounts – must induce significant differences in soil water content among trees. Consequences of such differences are discussed in relation to stand fitness and growth, and understory vegetation.

KEY WORDS

Water; tree species; stemflow; throughfall; interception

INTRODUCTION

Rainwater falling on the forest canopy is partitioned into three fractions: (i) throughfall – TF – which corresponds to the water that reaches the soil, directly through canopy gaps or indirectly after running off the canopy; (ii) stemflow – SF – which corresponds to water running down to the soil along the trunk; and (iii) intercepted water – IW – which is the water that after collecting in the crown, does not reach the soil because it is re-evaporated or absorbed by leaves.

The distinction between these different kinds of water flow is of ecological importance at the tree scale (Levia and Frost 2003): TF makes up the net rainfall for most of the forest floor surface area, while SF is an input of water (and solutes) spatially localized at the tree stem base. These differences in water flows may affect the whole content and distribution of soil water in addition to tree specific transpiration. Besides the importance of soil water availability for tree survival and growth (Bréda *et al.* 2006), many processes are linked to soil water content, such as soil biology and fauna, plant diversity and microclimate. It is therefore important to know how water flows differ among tree species.

The relative importance of IW, SF and TF volumes has been the subject of many studies. Several authors have already reviewed some of these in the context of tree species comparison (Aussenac 1970, Forgeard *et al.* 1980, Wei *et al.* 2005, Llorens and Domingo 2007), or TF chemistry (Parker 1983). Here we review all the published work on tree species effect on rainfall partitioning for temperate and boreal forests. We analyze the findings to assess the potential effects of tree genus, ecological groups, successional status, and crown and bark features on water partitioning. Ecological characteristics of trees have often been discussed as factors of water flows (*e.g.* bark roughness effect on SF (Aboal *et al.* 1999, Levia and Herwitz 2005), evergreenness effect on IW (Aussenac and Boulangeat 1980)), but not yet assessed in the context of tree species comparisons.

MATERIALS AND METHODS

We reviewed 54 articles comparing TF, SF and (or) IW in at least two tree species. We excluded young forests (*i.e.* plantations younger than twenty years and forest aged less than thirty years after last cutting). As water flows are highly dependent on rainfall characteristics (*e.g.* Toba and Ohta 2005), tree species effects on water partitioning may be distorted when distant stands subjected to different precipitation regimes are compared. Thus we excluded experiments comparing tree species in stands located more than 50 km apart, and in stands from 20 km to 50 km apart if mean annual precipitation differed between stands by more than 20%. In some publications different groups of more than two species were compared in sites located more than 20-50 km apart; each site was then considered as an independent study. Hence we analysed data from 61 *studies*. 46 of them included TF values, while fewer than half included SF and IW values. These data are compiled in **Table S1** [*après les références bibliographiques*].

Using these data, five hypotheses were tested. Our first two hypotheses concerned the two ecological characteristics of tree species that are most often considered as associated with rainfall partitioning: broadleaved character and evergreenness. These hypotheses were as follows:

(H1) conifers have higher IW and lower TF than broadleaves (as observed by Keim *et al.* 2006);

(H2) deciduous trees intercept less water and have higher TF than evergreens (as observed by Aussenac and Boulangeat 1980, Helliwell 1982).

Among the coniferous species, *Larix sp.* was the only deciduous genus, and among broadleaves there were nine evergreen species. We also compared SF between these groups, but with no *a priori* hypothesis.

The other three hypotheses concerned the effect of successional status of tree species on TF and IW, and bark roughness and branching pattern on SF:

(H3) TF decreases and IW increases from pioneer through post-pioneer to late-successional species, because of the global increase of canopy cover in this sequence;

(H4) SF decreases with bark roughness of trees, from species with smooth bark through intermediate to species with rough bark;

and (H5) SF decreases with the divergence angle of the main branches with respect to the trunk of tree species, from species with a funnel crown through intermediate to those with umbrella crown (based on Packham *et al.* 1992, Levia and Herwitz 2005).

A successional status (pioneer, post-pioneer or late-successional) was assigned using data in Rameau *et al.* (1989) for European species, and various free published sources on the internet for the other species (**Table 1**). A bark roughness level (smooth, intermediate or rough) and a branching pattern (funnel, intermediate or umbrella crown) were assigned to adult trees from our own knowledge and free photographs published on the internet (**Table 2**). Branching pattern was based on the divergence angle of the main branches with respect to the trunk, for the average adult tree; when this angle was lower than 20° we considered that the species had a "funnel" crown; when it was larger than 90° we considered that it had an "umbrella" crown; an intermediate crown corresponded to an angle between 20° and 90°. Several species were not classified owing to lack of information. Clearly these criteria are more explorative than the broadleaved or evergreen character since no scientific measurement is yet available.

Finally, we compared tree genera. Few genera had enough data to be analysed (and even fewer at the species scale); we kept only those with more than 10 values for the precipitation fraction studied. We compared TF in four genera (*Fagus*, *Quercus*, *Picea* and *Pinus*), SF in three genera (*Quercus*, *Picea* and *Pinus*) and IW in three genera (*Fagus*, *Picea* and *Pinus*). We examined differences between tree genera, but with no specific *a priori* hypothesis.

Standard deviations and (or) number of measurements were stated in less than half of the studies. We therefore decided not to analyse these data using classical meta-analysis techniques (Gurevitch and Hedges 2001), but instead to use simple linear mixed effect models (lme function in S-Plus 6.2). Random effects were either the study identity (Schmid and Brown 2000), when comparing tree genera, or cross random effects mixing study identity and tree species when

comparing tree groups (H1 to H5). We used a multiple comparisons procedure based on the estimates extracted from the linear mixed effect model. To test hypotheses H1 and H2, the "multiple" comparisons actually involved only one comparison, and the number of tree species in the model minus the number of fixed effects estimated gave the number of degrees of freedom. This gave a much lower number than the one provided by lme function, and thus gave a more conservative test. For hypotheses H3 to H5, which all involved classifications with three levels, we transformed the qualitative classification variable into a quantitative variable taking values -1, 0 and 1.

We used Tukey's studentized range distribution when calculating significance intervals. Levels of statistical significance are summarized as follows: *** = $p < 0.001$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, (*) = $p < 0.1$ and "ns" = non-significant ($p \geq 0.1$).

Table 1: successional status of tree species.

Tree species	Successional status
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	pioneer
<i>Betula pendula</i> Roth.	pioneer
<i>Betula sp.</i>	pioneer
<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	pioneer
<i>Populus alba</i> L.	pioneer
<i>Populus grandidentata</i> Michaux	pioneer
<i>Populus sp.</i>	pioneer
<i>Acer platanoides</i> L.	post-pioneer
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	post-pioneer
<i>Carpinus betulus</i> L.	post-pioneer
<i>Larix cajanderi</i> Mayr.	post-pioneer
<i>Larix decidua</i> L.	post-pioneer
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch	post-pioneer
<i>Larix x eurolepis</i> Henry	post-pioneer
<i>Pinus contorta</i> Dougl. Ex Loud. var. <i>murrayana</i> (Balf.) Engelm.	post-pioneer
<i>Pinus nigra</i> Arn.	post-pioneer
<i>Pinus nigra</i> Arn. var. <i>laricio</i>	post-pioneer
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	post-pioneer
<i>Pinus radiata</i> D. Don.	post-pioneer
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	post-pioneer
<i>Pinus strobus</i> L.	post-pioneer
<i>Pinus sylvestris</i> L.	post-pioneer
<i>Quercus ilex</i> L.	post-pioneer
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	post-pioneer
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Lieb.	post-pioneer
<i>Quercus prinus</i> L.	post-pioneer
<i>Quercus robur</i> L.	post-pioneer
<i>Quercus rubra</i> L.	post-pioneer
<i>Tilia cordata</i> Mill.	post-pioneer

<i>Abies alba</i> Mill.	late-successional
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	late-successional
<i>Abies grandis</i> (Dougl.) Lindl.	late-successional
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	late-successional
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (Murr.) Parl.	late-successional
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	late-successional
<i>Fagus sylvatica</i> L.	late-successional
<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Blume	late-successional
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	late-successional
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	late-successional
<i>Picea mariana</i> (Mill.) B. S. P.	late-successional
<i>Picea omorika</i> (Pancic) Purkyně	late-successional
<i>Picea rubens</i> Sarg.	late-successional
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr	late-successional
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	late-successional
<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	late-successional
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	late-successional
<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.	late-successional

Table 2: bark roughness and branching pattern of tree species.

Tree species	Bark roughness	Branching pattern
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	intermediate	umbrella
<i>Abies grandis</i> (Dougl.) Lindl.	intermediate	intermediate
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	intermediate	intermediate
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	rough	intermediate
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	intermediate	funnel
<i>Betula pendula</i> Roth.	intermediate	funnel
<i>Betula platyphylla</i> Sukachev.	intermediate	funnel
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (Murr.) Parl.	intermediate	umbrella
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Sieb. & Zucc.) Endl.	intermediate	umbrella
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	smooth	funnel
<i>Fagus sylvatica</i> L.	smooth	funnel
<i>Larix cajanderi</i> Mayr.	intermediate	umbrella
<i>Larix decidua</i> L.	rough	umbrella
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch	intermediate	umbrella
<i>Larix x eurolepis</i> Henry	rough	umbrella
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	rough	umbrella
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	rough	umbrella
<i>Picea omorika</i> (Pancic) Purkyně	rough	umbrella
<i>Picea rubens</i> Sarg.	rough	umbrella
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr	intermediate	umbrella
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.	intermediate	intermediate
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	rough	intermediate
<i>Pinus nigra</i> Arn.	rough	intermediate

<i>Pinus palustris</i> Mill.	rough	intermediate
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	rough	intermediate
<i>Pinus pseudostrabus</i> Lindl.	rough	intermediate
<i>Pinus radiata</i> D. Don	intermediate	intermediate
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	rough	intermediate
<i>Pinus roxburghii</i> Sarg.	rough	intermediate
<i>Pinus strobus</i> L.	intermediate	intermediate
<i>Pinus sylvestris</i> L.	rough	intermediate
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr.	rough	intermediate
<i>Populus grandidentata</i> Michaux	intermediate	funnel
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	rough	umbrella
<i>Quercus acutissima</i> Carruth.	rough	intermediate
<i>Quercus ilex</i> L.	rough	intermediate
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Lieb.	rough	intermediate
<i>Quercus rubra</i> L.	intermediate	intermediate
<i>Thuja occidentalis</i> L.	rough	umbrella
<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	rough	umbrella
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	intermediate	umbrella
<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.	intermediate	umbrella

RESULTS

As expected in H1, conifers were found to have a lower TF (-6.0 ± 2.1 ; 65 d.f.; **) and a higher IW ($+7.5\% \pm 1.9$; 52 d.f.; ***) than broadleaves. Hypothesis H2 was also verified: for all data together, TF was 9.5% lower (± 2.0 ; 62 d.f.; ***) and IW 8.9% higher (± 2.0 ; 48 d.f.; ***) for evergreens than for deciduous species. For TF the difference between deciduous and evergreens was also significant considering data for the whole year ($+14.0\% \pm 2.8$; 43 d.f.; ***) or only data for the growing period ($+6.6\% \pm 3.6$; 43 d.f.; *), *i.e.* during the leafy period of the deciduous cycle. SF differences were not significant between evergreens and deciduous ($-0.7\% \pm 1.2$; 55 d.f.; ns), but were significant and of the same sign as TF between conifers and broadleaves ($-3.1\% \pm 1.1$; 58 d.f.; **). Mean values of water flows for these groups are pooled in **Table 3**.

Table 3: estimates (\pm standard errors) of water flows for the tree species groups (% of total precipitation).

	Hardwoods	Conifers	Deciduous	Evergreens
TF	75.1 (± 1.9)	69.2 (± 1.7)	77.3 (± 1.9)	67.8 (± 1.6)
SF	7.1 (± 1.0)	4.0 (± 0.9)	5.7 (± 1.1)	5.0 (± 1.0)
IW	19.9 (± 2.0)	27.4 (± 1.8)	18.7 (± 2.2)	27.5 (± 1.8)

As speculated in hypothesis H3, TF differed according to the successional status of tree species; when moving from pioneer to late successional species, TF decreased by 5.1% (± 1.7 ; 43

d.f.; **) with each successional group. The result for IW was only marginally significant ($+2.6\% \pm 2.6$; 31 d.f.; (*)), while SF did not significantly differ along this successional gradient.

In agreement with hypotheses H4 and H5, there were significant differences in SF values according to tree species bark roughness or branching pattern. SF decreased for species with smooth bark to species with more bark roughness ($-2.1\% \pm 0.6$ for each group; 30 d.f.; ***). The coefficient was still significant for deciduous species ($-3.4\% \pm 0.9$; 37 d.f.; ***), but not for evergreen species ($-0.8\% \pm 1.1$; 37 d.f.; ns). SF also significantly decreased from funnel to umbrella branching patterns ($-1.3\% \pm 0.6$ for each group; 39 d.f.; *). Restricting the analysis to deciduous species, the coefficient was very significantly negative ($-3.6\% \pm 0.9$; 37 d.f.; ***), which was no longer the case when only evergreen species were considered ($1.4\% \pm 1.0$; 37 d.f.; ns).

Comparing those genera that were well enough documented (**Table 4**), we noted the following differences:

- for TF, *Picea sp.* had lower values ($-8.9\% \pm 3.0$; 94 d.f.; **) than the mean of the other three genera;
- for SF, the three selected genera did not differ significantly;
- for IW, *Fagus sp.* intercepted less ($-14.7\% \pm 2.9$; 61 d.f.; ***) and *Picea sp.* more ($11.5\% \pm 2.8$; 61 d.f.; ***) water than the mean of the other genera.

Table 4: estimates (\pm standard errors) of water flow for the selected tree genera (% of total precipitation).

	<i>Fagus sp.</i>	<i>Quercus sp.</i>	<i>Picea sp.</i>	<i>Pinus sp.</i>
TF	70.6 (± 3.6)	73.0 (± 3.0)	63.1 (± 2.7)	72.3 (± 2.0)
SF	not selected	7.4 (± 1.7)	4.6 (± 1.6)	3.5 (± 1.1)
IW	14.5 (± 3.0)	not selected	31.9 (± 2.8)	26.5 (± 2.1)

DISCUSSION

Intercepted water (IW), throughfall (TF) and stemflow (SF) amounts are obviously dependent on the characteristics of the rain event, such as its duration and the quantity of precipitation per unit time (Puckett 1991, Link *et al.* 2004, Toba et Ohta 2005). Despite this fact, as shown by our analyzes, over a long period of time – more than two months in most of the studies reviewed – a clear tree species effect is obvious. Conifers intercepted more rainfall and had lower TF than broadleaves. This is explained by needle morphology in Keim *et al.* (2006). The TF difference was stronger when species evergreenness is considered instead of simply distinguishing between broadleaves and conifers. Larcher (1975) considered that IW is about 30% with evergreen conifers and about 20% with broadleaved deciduous; this clearly agrees with our results (cf. **Table III**). According to several authors (Aussenac and Boulangeat 1980, Helliwell 1982), this difference holds even in summer when deciduous trees are in full leaf. The

lower significance of the difference between evergreens and deciduous trees in summer may be due to the smaller number of measurements taken in summer only.

Globally, canopy cover increases during the natural forest cycle, from pioneer to late-successional stages (Howard and Lee 2003). This should induce a decrease in TF with successional status, and our results are in consistent with this deduction. Thus the higher TF amount found under pioneer species can be explained by their relatively clear canopy (the main genera are *Betula* and *Populus* in our data set). The reverse can be said for *Picea sp.* in line with its late-successional status in general. However, as most of the data for pioneer trees corresponds to *Betula sp.*, and much of the data for late-successional trees corresponds to *Picea sp.*, the effect of successional status on TF needs to be confirmed with other pioneer and late-successional genera.

Comparing successional status among deciduous trees or among evergreens, the results were not significant for IW but were slightly significant for TF (deciduous: $-2.4\% \pm 1.8$; 41 d.f.; *; evergreen: $-3.1\% \pm 2.4$; 41 d.f.; (*); by successional stage, from pioneer to late-successional). These amplitudes were lower than for the comparison of all tree species (-5.1% by successional stage), probably because of the correlation between evergreenness and successional status (chi-squared test: 2 d.f.; **): almost all pioneer species were deciduous, and almost all late-successional species were evergreen.

Levia and Herwitz (2005) and Packham *et al.* (1992) assume that SF abundance depends on bark roughness and branching pattern. We actually detected a decrease in SF with bark roughness, and differences in SF according to branching pattern (increase from umbrella to funnel crown species). These differences were higher for deciduous species. *Fagus sp.* – the only genus in our "smooth bark" category – is well known for its smooth surface, which is considered to favor SF (Otto 1998). At the tree scale, SF effect on soil chemistry has been the subject of several studies. The large SF of *Fagus sp.* is known to increase soil nutrient content near the stem (Chang and Matzner 2000), which influences understory composition (Wittig and Neite 1985).

What are the likely consequences on the ecosystem of such differences in rainfall partitioning among tree species? We need to consider two different effects, first the modification of the total amount of water arriving at the soil, and second the modification of the spatial distribution of water on the soil. Considering the first point, to our knowledge the effects of rainfall partitioning on soil water availability, particularly within the perspective of tree species comparisons, has not been studied, but only discussed. Nihlgard (1970) expected the 19% drier soil found in a *Picea abies* forest to be partly due to the greater rainfall interception of this species, compared with a *Fagus sylvatica* forest. Our data precisely supported this assumption, with +17.5% more water intercepted by *Picea sp.* than by *Fagus sp.* Examining all tree species, there was 9.5% (± 2.0) less throughfall under evergreens than under deciduous species. In a region with an annual rainfall of 800 mm for example, this makes a difference of 84 (± 16) mm/year of water arriving on the ground. In a context of climate change, with more droughts during the growth period in particular for Western Europe (IPCC 2007), this is not an insignificant amount, and marked soil water differences may occur between different tree species with different impact on tree fitness and growth (Bréda *et al.* 2006). Favoring deciduous species in forest stands could help to increase

soil water content. In the same way, because of their larger TF, pioneer species may provide moister soils than late-successional species. Promoting mixed stands with early successional species might therefore help to increase soil water availability and so improve stand fitness. However, we recognize that tree transpiration should also be taken into account and that it can vary among tree species (e.g. Ewers *et al.* 2002, Pataki and Oren 2003, Bladon *et al.* 2006). Soil water differences induced by TF and SF between tree species may also influence understory vegetation composition and density. In particular, greater SF (e.g. hardwoods *versus* conifers) can increase water soil availability locally around the trunk. Following the niche theory, such heterogeneity in water distribution in the understory could lead to a more diversified flora (Crozier and Boerner 1984). Regarding TF, the large abundance of vegetation in stages dominated by early successional tree species is often attributed to the greater light transmittance at this stage (Ross *et al.* 1986, Canham *et al.* 1994); conversely, light is often considered as the limiting factor of understory vegetation under *Picea sp.* stands (Howard and Lee 2003). These results may also be accounted for by TF variations: in particular, we suspect that soil water may also play a significant role as a limiting factor in the late successional stages. The relationship between understory and TF in pioneer stages might be more ambiguous, since in some situations the understory vegetation is then composed of high water-competing species that can take up a large proportion of available soil water (Balandier *et al.* 2006) and so counterbalance the beneficial effect of pioneer trees on soil water content. These possibilities at least deserve to be tested.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was partly funded by the Centre Region.

REFERENCES

[Les références bibliographiques des données analysées qui n'ont pas été citées dans le corps du texte ne figurent pas dans cette liste mais uniquement à la fin du Table S1]

Aboal J.R., Morales D., Hernández M. and Jiménez M.S., 1999 – The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Hydrology* **221** (3-4) : 161-175.

Aussenac G. and Boulangeat C., 1980 – Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillus (*Fagus sylvatica* L.) et de résineux. *Annals of Forest Science* **37** (2) : 91-107.

Aussenac G., 1970 – Aperçu du rôle de la forêt dans l'économie d'eau. *Revue Forestière Française* **22** (6) : 603-618.

Balandier P., Collet C., Miller J., Reynolds P. and Zedaker S., 2006 – Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79** (1) : 3-27.

- Bladon K.D., Silins U., Landhäusser S.M. and Lieffers V.J., 2006** – Differential transpiration by three boreal tree species in response to increased evaporative demand after variable retention harvesting. *Agricultural and Forest Meteorology* **138** (1-4) : 104-119.
- Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., 2006** – Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* **63** (6) : 625-644.
- Canham D.C., Finzi A.C., Pacala S.W. and Burbank D.H., 1994** – Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* **24** (2) : 337-349.
- Chang S.C. and Matzner E., 2000** – Soil nitrogen turnover in proximal and distal stem areas of European beech trees. *Plant and Soil* **218** (1-2) : 117-125.
- Crozier C.R. and Boerner R.E.J., 1984** – Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* **62** (3) : 337-343.
- Ewers B.E., Mackay D.S., Gower S.T., Ahl D.E., Burrows S.N. and Samanta S.S., 2002** – Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research* **38** (7) : 1-11.
- Forgeard F., Gloaguen J.C. and Touffet J., 1980** – Interception des précipitations et apports au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviollessivats dans une hêtraie atlantique et dans quelques peuplements résineux de Bretagne. *Annals of Forest Science* **37** (1) : 53-71.
- Gurevitch J. and Hedges L.V., 2001** – Meta-analysis. Combining the results of independent experiments. In: Scheiner S.M. and Gurevitch J. (Eds.), *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Oxford University Press, New-York. pp. 347-369.
- Helliwell D.R., 1982** – *Options in forestry. A review of literature on the effects of different tree species and silvicultural systems on the soil, flora, fauna, visual amenity, and timber production*. Packard Publishing, Chichester, UK. 60 p.
- Howard L.F. and Lee T.D., 2003** – Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. *For. Ecol. Manage.* **185** (1-2) : 5-20.
- IPCC, 2007** – Summary for Policymakers. In: Solomon S. *et al.* (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York.
- Keim R.F., Skaugset A.E. and Weiler M., 2006** – Storage of water on vegetation under simulated rainfall of varying intensity. *Advances in Water Resources* **29** (7) : 974-986.
- Larcher W., 1975** – *Physiological plant ecology*. Springer, Berlin. 513 p.
- Levia D.F. and Frost E.E., 2003** – A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems. *Journal of Hydrology* **274** (1-4) : 1-29.
- Levia D.F. and Herwitz S.R., 2005** – Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena* **64** : 117-137.
- Link T.E., Unsworth M. and Marks D., 2004** – The dynamics of rainfall interception by a seasonal temperate rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* **124** : 171-191.

- Llorens P. and Domingo F., 2007** – Rainfall partitioning by vegetation under Mediterranean conditions. A review of studies in Europe. *Journal of Hydrology* **335** : 37-54.
- Nihlgård B., 1970** – Precipitation, its chemical composition and effect on soil water in a beech and a spruce forest in south Sweden. *Oikos* **21** (2) : 208-217.
- Otto H.J., 1998** – *Ecologie forestière*. Institut pour le Développement Forestier, Paris, France. 397p.
- Packham J.R., Harding D., Hilton G. and Stuttard R., 1992** – *Functional ecology of woodlands and forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 407 p.
- Parker G.G., 1983** – Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research* **13** : 58-120.
- Pataki D.E. and Oren R., 2003** – Species differences in stomatal control of water loss at the canopy scale in a mature bottomland deciduous forest. *Advances in Water Resources* **26** (12) : 1267-1278.
- Puckett L.J., 1991** – Spatial variability and collector requirements for sampling throughfall volume and chemistry under a mixed-hardwood canopy. *Canadian Journal of Forest Research* **21** (11) : 1581-1588.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecointe A., Dupont P. and Keller R., 1989** – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1785 p.
- Ross M., Flanagan L. and La Roi G., 1986** – Seasonal and successional changes in light quality and quantity in the understory of boreal forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany* **64** : 2792-2799.
- Schmid C.H. and Brown E.N., 2000** – Bayesian hierarchical models. *Methods in Enzymology* **321** : 305-330.
- Toba T. and Ohta T., 2005** – An observational study of the factors that influence interception loss in boreal and temperate forests. *Journal of Hydrology* **313** (3-4): 208-220.
- Wei X., Liu S., Zhou G. and Wang C., 2005** – Hydrological processes in major types of Chinese forest. *Hydrological Processes* **19** (1): 63-75.
- Wittig R. and Neite H., 1985** – Acid indicators around the trunk base of *Fagus sylvatica* in limestone and loess beechwoods: distribution pattern and phytosociological problems. *Vegetatio* **64** (2-3): 113-119.

[Les données analysées dans l'article (**Table S1**) seront publiées sous forme de données additionnelles sur le site internet de l'éditeur ; toutes les références citées dans ce tableau sont listées à la fin]

Table S1: throughfall (TF), stemflow (SF) and intercepted water (IW) amounts, in percent of total precipitations (digit between brackets are used to distinguish different studies in the same publication; see "Materials and Methods").

Tree species	TF	SF	IW	Study
mixed broadleaved		8,3	31,8	Yan <i>et al.</i> 2003 (<i>In: Wei et al.</i> 2005)
mixed <i>Carpinus betulus</i> L. + <i>Fagus sylvatica</i> L.	76	7,1	16,9	Aussenac 1968 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
mixed hardwoods	81,0			Best and Monk 1975 (<i>In: Parker</i> 1983)
mixed hardwoods	88,9			Wells <i>et al.</i> 1972 (<i>In: Parker</i> 1983)
mixed broadleaved	66	8	26	Huber and Iroumé 2001 (3)
mixed hardwoods			12	Helvey 1967
mixed <i>Quercus sp.</i> + <i>Carya sp.</i>	85,7			Henderson <i>et al.</i> 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Abies alba</i> Mill.	77,6			Balestrini and Tagliaferri 2001
<i>Abies alba</i> Mill.	83,9			Ferres <i>et al.</i> 1984 (<i>In: Llorens and Domingo</i> 2007)
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	70,2	0,63		Courchesne and Hendershot 1988
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	75	3,5	16,5	Mahendrappa 1990
<i>Abies grandis</i> (Dougl.) Lindl.	55,8	1,1	43,1	Aussenac 1968 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Abies grandis</i> (Dougl.) Lindl.			50,2	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Abies grandis</i> (Dougl.) Lindl.	49,27	0,13		Ovington 1954
<i>Acer platanoides</i> L.	67			Norden 1991
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	80,08	2,65		Courchesne and Hendershot 1988
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	68,6	4,8	26,6	Freedman and Prager 1986
<i>Acer sp.</i>	77	5,6	23,4	Mahendrappa 1990
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	73,5	9	17,5	Cape <i>et al.</i> 1991 (1)
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	78			Robertson <i>et al.</i> 2000
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	82,5			Comerford and White 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	89,79	2,94		Courchesne and Hendershot 1988
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	83	3,9	12,1	Mahendrappa 1990
<i>Betula pendula</i> Roth.	88,9	7,4		Bergkvist and Folkesson 1995
<i>Betula platyphylla</i> Sukachev.		4,6	25,9	Wei and Zhou 1991 (<i>In: Wei et al.</i> 2005)
<i>Betula sp.</i>	60,0			Abrahamsen <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Betula sp.</i>	85,1			Abrahamsen <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Betula sp.</i>	79,5			Mina 1965 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Betula sp.</i>	64,1			Mina 1965 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Betula sp.</i>			29,8	Noirfalise 1959 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Betula sp.</i>	84,0			Sokolov 1972 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Carpinus betulus</i> L.			34,1	Leyton <i>et al.</i> 1967 (<i>In: Rutter et al.</i> 1975)
<i>Carpinus betulus</i> L.			17,5	Leyton <i>et al.</i> 1967 (<i>In: Rutter et al.</i> 1975)
<i>Carpinus betulus</i> L.	68			Norden 1991
<i>Carpinus betulus</i> L.	76			Norden 1991
<i>Carpinus betulus</i> L.	73			Norden 1991

<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) Carr.	52,7			González del Tánago <i>et al.</i> 1988 (<i>In: Llorens and Domingo 2007</i>)
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (Murr.) Parl.	56,19	0,12		Ovington 1954
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Siebold & Zucc.) S. & Z. ex Endl.	51,4			Hou <i>et al.</i> 2005
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Siebold & Zucc.) S. & Z. ex Endl.	74	10	14,4	Tanaka <i>et al.</i> 2005
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don	76,7			Hou <i>et al.</i> 2005
<i>Cryptomeria japonica</i> (L. fil.) D. Don	79	5	15,8	Tanaka <i>et al.</i> 2005
<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	63,0			Calvo de Anta <i>et al.</i> 1979 (<i>In: Parker 1983</i>)
<i>Eucalyptus nitens</i> (Deane & Maiden) Maiden	73	2	25	Huber and Iroumé 2001 (2)
<i>Eucalyptus nitens</i> (Deane & Maiden) Maiden	68,3	3	28,7	Huber and Iroumé 2001 (2)
<i>Eucalyptus nitens</i> (Deane & Maiden) Maiden	64,7	4	32	Huber and Iroumé 2001 (2)
<i>Eucalyptus sp.</i>	84,5	4,1	11,4	Crockford and Richardson 1990
<i>Eucalyptus viminalis</i> Labill.			8,32	Pook <i>et al.</i> 1991
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	65,7	9,6	24,7	Voigt 1960
<i>Fagus sylvatica</i> L.	80	5	15	Aussenac and Boulangeat 1980
<i>Fagus sylvatica</i> L.	74	8,9		Bergkvist and Folkesson 1995
<i>Fagus sylvatica</i> L.	64,8	20,4	14,8	Didon-Lescot 1998 (<i>In: Llorens and Domingo 2007</i>)
<i>Fagus sylvatica</i> L.	80,3			Ferres <i>et al.</i> 1984 (<i>In: Llorens and Domingo 2007</i>)
<i>Fagus sylvatica</i> L.			19	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Fagus sylvatica</i> L.			18,2	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Fagus sylvatica</i> L.			28,3	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Fagus sylvatica</i> L.			30,3	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Fagus sylvatica</i> L.			33,4	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Fagus sylvatica</i> L.	81,5			Heinrichs and Mayer 1977 (<i>In: Parker 1983</i>)
<i>Fagus sylvatica</i> L.	65,4	12,8	21,8	Horton 1919 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Fagus sylvatica</i> L.	69,8	11,4	18,7	Nihlgard 1970
<i>Fagus sylvatica</i> L.			25	Noirfalise 1959 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Fagus sylvatica</i> L.	65			Norden 1991
<i>Fagus sylvatica</i> L.	70			Norden 1991
<i>Fagus sylvatica</i> L.	65			Norden 1991
<i>Fagus sylvatica</i> L.		5	32,25	Petit and Kamutanda 1984
<i>Fagus sylvatica</i> L.	63,5	6,5	30	Santa Regina and Tarazona 2000
<i>Larix cajanderi</i> Mayr.	71,3	0,003	29	Toba and Ohta 2005 (1)
<i>Larix decidua</i> L.	77	3,5	19,5	Cape <i>et al.</i> 1991 (2)
<i>Larix decidua</i> L.	84	0,7	15,5	Cape <i>et al.</i> 1991 (3)
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch	81	1,6	17,4	Mahendrappa 1990
<i>Larix x eurolepis</i> Henry	77,42	0,05		Ovington 1954
<i>Laurus azorica</i> (Seub.) Franco		3,99		Aboal <i>et al.</i> 1999
<i>Liriodendron sp.</i>	85,8			Henderson <i>et al.</i> 1977 (<i>In: Parker 1983</i>)
<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Blume	86	3	10	Huber and Iroumé 2001 (1)
<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Blume	68,65	0,12		Ovington 1954
<i>Persea indica</i> (L.) Spreng.		4,94		Aboal <i>et al.</i> 1999
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	63,9	1,8	34,3	Aussenac 1968 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	76,4			Balestrini and Tagliaferri 2001
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	66,5	2,0		Bergkvist and Folkesson 1995
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	70,5	13,5	17	Cape <i>et al.</i> 1991 (1)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	83,3			Didon-Lescot 1998 (<i>In: Llorens and Domingo 2007</i>)

<i>Picea abies</i> (L.) Karst			59,3	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	39,8	1,4	58,8	Horton 1919 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst			40,6	Leyton <i>et al.</i> 1967 (<i>In: Rutter et al.</i> 1975)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	57,8	3,4	38,7	Nihlgard 1970
<i>Picea abies</i> (L.) Karst			23	Noirfalise 1959 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst			38	Noirfalise 1959 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	42			Robertson <i>et al.</i> 2000
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	52,29	0,13		Ovington 1954
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	73	6,4	20,6	Mahendrappa 1990
<i>Picea mariana</i> (Mill.) B. S. P.	69,4	0,2	30,4	Freedman and Prager 1986
<i>Picea mariana</i> (Mill.) B. S. P.	76,9			Verry and Timmons 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Picea omorika</i> (Panic) Purkyně	60,09	0,23		Ovington 1954
<i>Picea rubens</i> Sarg.	67,1	1	31,9	Freedman and Prager 1986
<i>Picea rubens</i> Sarg.	76	2,3	21,7	Mahendrappa 1990
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr	66,5	13,5	20,5	Cape <i>et al.</i> 1991 (3)
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr			60,2	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Picea sp.</i>	46,7			Abrahamsen <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Picea sp.</i>	5,7			Abrahamsen <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Picea sp.</i>	72,1			Heinrichs and Mayer 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Picea sp.</i>	68,9			Mina 1965 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Picea sp.</i>	56,0			Mina 1965 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Picea sp.</i>		1	33,5	Petit and Kamutanda 1984
<i>Picea sp.</i>	74,9			Sokolov 1972 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus armandi</i> Franch		5	19	Lei <i>et al.</i> 1994 (<i>In: Wei et al.</i> 2005)
<i>Pinus contorta</i> Dougl. Ex Loud. var. <i>murrayana</i> (Balf.) E.			53,4	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.	79,4	1		Heon-Ho and Jae-Chul 1998
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.	86,6			Hou <i>et al.</i> 2005
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.		6,3		Iida <i>et al.</i> 2005
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.	80,4	2,7	17	Toba and Ohta 2005 (2)
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.	82,6	3,3	14	Toba and Ohta 2005 (2)
<i>Pinus densiflora</i> Sieb. & Zucc.	82,3	5,2	13	Toba and Ohta 2005 (2)
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	78,5			Rapp and Romane 1968
<i>Pinus nigra</i> Arn.	84,3	12,3	3,4	Domingo <i>et al.</i> 1994 (<i>In: Llorens and Domingo</i> 2007)
<i>Pinus nigra</i> Arn.	52,62	0,21		Ovington 1954
<i>Pinus nigra</i> Arn. (var. <i>laricio</i>)			50,4	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Pinus nigra</i> Arn. (var. <i>laricio</i>)	73,0			Houdijk and Roelofs 1991 (1)
<i>Pinus nigra</i> Arn. (var. <i>laricio</i>)	63,1			Houdijk and Roelofs 1991 (2)
<i>Pinus nigra</i> Arn. (var. <i>laricio</i>)			22,6	Robins 1974 (<i>In: Rutter et al.</i> 1975)
<i>Pinus palustris</i> Mill.	80,5	1,96	17,6	Bryant <i>et al.</i> 2005
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	64,3			Calvo de Anta <i>et al.</i> 1979 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	85,9	1,5	12,6	Domingo <i>et al.</i> 1994 (<i>In: Llorens and Domingo</i> 2007)
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.		0,6	19,2	Cantú Silva and González Rodríguez 2001
<i>Pinus radiata</i> D. Don	72,7	8,9	18,3	Crockford and Richardson 1990
<i>Pinus radiata</i> D. Don	79	3	17	Huber and Iroumé 2001 (1)
<i>Pinus radiata</i> D. Don	69	5	27	Huber and Iroumé 2001 (1)
<i>Pinus radiata</i> D. Don	73	1	26	Huber and Iroumé 2001 (2)
<i>Pinus radiata</i> D. Don	69,5	1,5	29,5	Huber and Iroumé 2001 (2)
<i>Pinus radiata</i> D. Don	69,3	2	28,3	Huber and Iroumé 2001 (2)

<i>Pinus radiata</i> D. Don	66	3	31	Huber and Iroumé 2001 (2)
<i>Pinus radiata</i> D. Don			26,54	Pook <i>et al.</i> 1991
<i>Pinus radiata</i> D. Don	63,1			Calvo de Anta <i>et al.</i> 1979 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	73,9			Comerford and White 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	69	0,7	28,3	Mahendrappa 1990
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	80,1	1,2	18,7	Voigt 1960
<i>Pinus roxburghii</i> Sarg.	74,93	0,29	22,17	Loshali and Singh 1992
<i>Pinus sp.</i>	66,7			Abrahamsen <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus sp.</i>	78,7			Abrahamsen <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus sp.</i>	77,2	0,54	22,3	Bryant <i>et al.</i> 2005
<i>Pinus sp.</i>	85,2			Henderson <i>et al.</i> 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus sp.</i>		0		Horton 1919 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Pinus sp.</i>		2,5		Horton 1919 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Pinus sp.</i>	64,8			Mina 1965 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus sp.</i>	28			Noirfalise 1959 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Pinus sp.</i>	91,9			Wells <i>et al.</i> 1972 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus sp.</i>		1,9	14,7	Yan <i>et al.</i> 2003 (<i>In: Wei et al.</i> 2005)
<i>Pinus strobus</i> L.	75,5			Best and Monk 1975 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pinus strobus</i> L.	83	3	26	Helvey 1967
<i>Pinus strobus</i> L.	85	6	19	Helvey 1967
<i>Pinus strobus</i> L.	85	9	15	Helvey 1967
<i>Pinus strobus</i> L.	65	5,3	30,7	Mahendrappa 1990
<i>Pinus sylvestris</i> L.	68	1,5	30,5	Aussenac 1968 (<i>In: Forgeard et al.</i> 1980)
<i>Pinus sylvestris</i> L.	58,5	6,5	35	Cape <i>et al.</i> 1991 (1)
<i>Pinus sylvestris</i> L.	54,5	14	30,5	Cape <i>et al.</i> 1991 (2)
<i>Pinus sylvestris</i> L.	75,5	9	15,5	Cape <i>et al.</i> 1991 (3)
<i>Pinus sylvestris</i> L.			50,8	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Pinus sylvestris</i> L.	65,14			Houdijk and Roelofs 1991 (1)
<i>Pinus sylvestris</i> L.	66,93			Houdijk and Roelofs 1991 (2)
<i>Pinus sylvestris</i> L.	51,6	0,5	47,9	Santa Regina and Tarazona 2000
<i>Pinus sylvestris</i> L.	64,3	0,028	36	Toba and Ohta 2005 (1)
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr.		2,6	20	Lei <i>et al.</i> 1994 (<i>In: Wei et al.</i> 2005)
<i>Populus alba</i> L.	58,5			González del Tánago <i>et al.</i> 1988 (<i>In: Llorens and Domingo</i> 2007)
<i>Populus grandidentata</i> Michaux	80	6,1	14,9	Mahendrappa 1990
<i>Populus sp.</i>	77,0			Verry and Timmons 1977 (<i>In: Parker</i> 1983)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	61	4	35	Aussenac and Boulangeat 1980
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	53	11	36	Aussenac and Boulangeat 1980
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	46	17	37	Aussenac and Boulangeat 1980
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco			51,2	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	46,33	0,06		Ovington 1954
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	63,17			Houdijk and Roelofs 1991 (1)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	48,89			Houdijk and Roelofs 1991 (2)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco	60	6	34	Huber and Iroumé 2001 (3)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb) Franco		0,15	28,3	Robins 1974 (<i>In: Rutter et al.</i> 1975)
<i>Quercus acutissima</i> Carruth.	78	3		Heon-Ho and Jae-Chul 1998
<i>Quercus acutissima</i> Carruth.	72,4	2,5	24	Toba and Ohta 2005 (3)
<i>Quercus acutissima</i> Carruth.	78,7	3	18	Toba and Ohta 2005 (3)
<i>Quercus aliena</i> Blume		2,3	17,9	Lei <i>et al.</i> 1994 (<i>In: Wei et al.</i> 2005)
<i>Quercus ilex</i> L.	63,8			Ferres <i>et al.</i> 1984 (<i>In: Llorens and Domingo</i> 2007)
<i>Quercus ilex</i> L.	68			Rapp and Romane 1968

<i>Quercus ilex</i> L.	72,3			Rapp and Romane 1968
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.		15,5	20	Wei and Zhou 1991 (<i>In: Wei et al. 2005</i>)
<i>Quercus myrsinaefolia</i> Blume	52,6			Hou <i>et al.</i> 2005
<i>Quercus myrsinaefolia</i> Blume		37,7		Iida <i>et al.</i> 2005
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Lieb.	74	10	16	Cape <i>et al.</i> 1991 (1)
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Lieb.	66,41	0,28		Ovington 1954
<i>Quercus prinus</i> L.	84,7			Henderson <i>et al.</i> 1977 (<i>In: Parker 1983</i>)
<i>Quercus robur</i> L.	77,5			Amezaga <i>et al.</i> 1997
<i>Quercus robur</i> L.	71,0			Calvo de Anta <i>et al.</i> 1979 (<i>In: Parker 1983</i>)
<i>Quercus robur</i> L.	57,4			Calvo de Anta <i>et al.</i> 1979 (<i>In: Parker 1983</i>)
<i>Quercus robur</i> L.	77			Norden 1991
<i>Quercus robur</i> L.	71			Norden 1991
<i>Quercus robur</i> L.	80			Norden 1991
<i>Quercus rubra</i> L.	91,6			Amezaga <i>et al.</i> 1997
<i>Quercus rubra</i> L.	69,29	0,32		Ovington 1954
<i>Quercus sp.</i>		0,5	13,6	Cantú Silva and González Rodríguez 2001
<i>Quercus sp.</i>	78,57	0,12	19,46	Loshali and Singh 1992
<i>Rhus trichocarpa</i> Miq.		19,4		Iida <i>et al.</i> 2005
<i>Thuja occidentalis</i> L.	61,03	0,41		Courchesne and Hendershot 1988
<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	64,08	0,09		Ovington 1954
<i>Tilia cordata</i> Mill.	71			Norden 1991
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	60,9	5,9	33,1	Voigt 1960
<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.			42,6	Forgeard <i>et al.</i> 1980
<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.	53,85	0,05		Ovington 1954

References [Table S1]

- Aboal J.R., Morales D., Hernández M. and Jiménez M.S., 1999** – The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Hydrology* **221** (3-4): 161-175.
- Abrahamsen G., Bjor K., Horntvedt R. and Tveite B., 1976** – Effects of acid precipitation on coniferous forest. *In: Braekke F.H. (Ed.), Impact of Acid Precipitation on Forest and Freshwater Ecosystems in Norway.* SNSF Project, FA 1/75, AS-NLH, Oslo, Norway. pp.36-63.
- Amezaga I., Arias A.G., Domingo M., Echeandia A. and Onaindia M., 1997** – Atmospheric deposition and canopy interactions for conifer and deciduous forests in northern Spain. *Water, Air, and Soil Pollution* **97** (3-4): 303-313.
- Aussenac G., Boulangeat C., 1980** – Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillus (*Fagus sylvatica* L.) et de résineux. *Annals of Forest Science* **37** (2): 91-107.
- Aussenac G., 1968** – Interception des précipitations par le couvert forestier. *Annals of Forest Science* **25** (3): 135-156.
- Balestrini R. and Tagliaferri A., 2001** – Atmospheric deposition and canopy exchange processes in alpine forest ecosystems (northern Italy). *Atmospheric Environment* **35** (36): 6421-6433.

- Bergkvist B. and Folkesson L., 1995** – The influence of tree species on acid deposition proton budgets and element fluxes in south Swedish forest ecosystems. *Ecological Bulletin* **44**: 90-99.
- Best G.R. and Monk C.D., 1975** – Cation flux in hardwood and White Pine watersheds. *In*: Howell F.G. *et al.* (Eds.), Mineral Cycling in Southwestern Ecosystems. Natl. Tech. Inf. Ctr., Springfield, Virginia. pp. 847-861.
- Bryant M.L., Bhat S. and Jacobs J.M., 2005** – Measurements and modelling of throughfall variability for five forest communities in the southeastern US. *Journal of Hydrology* **312** (1-4): 95-108.
- Calvo de Anta R.M., Gonzalez A.P. and Viqueira F.D., 1979** – Nuevos datos sobre la influencia de la vegetación en la formación del suelo en Galicia. II. Aportes de elementos por lavado de cubierta y tronco. *Anales de edafología y agrobiología* **38**: 1675-1692.
- Cantú Silva I. and González Rodríguez H., 2001** – Interception loss, throughfall and stemflow chemistry in pine and oak forests in northeastern Mexico. *Tree Physiology* **21** (12-13): 1009-1013.
- Cape J.N., Brown A.H.F., Robertson S.M.C., Howson G. and Paterson I.S., 1991** – Interspecies comparisons of throughfall and stemflow at three sites in northern Britain. *Forest Ecology and Management* **46** (3-4): 165-178.
- Comerford N.B. and White E.H., 1977** – Nutrient content of throughfall in Paper Birch and Red Pine stands in northern Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* **7** (4): 556-561.
- Courchesne F. and Hendershot W.H., 1988** – Supply of sulphate and water at the soil surface under four tree species T2 - Apport en sulfate et en eau a la surface du sol sous quatre especes arborescentes. *Naturaliste Canadien* **115** (1): 57-63.
- Crockford R.H. and Richardson D.P., 1990** – Partitioning of rainfall in a eucalypt forest and pine plantation in southeastern Australia: IV. The relationship of interception and canopy storage capacity, the interception of these forests, and the effect on interception of thinning the pine plantation. *Hydrological Processes* **4** (2): 169-188.
- Didon-Lescot J.F., 1998** – The importance of throughfall in evaluating hydrological and biogeochemical fluxes: example of a coniferous catchment (Mont-Lozère, France). Conference on catchment Hydrological and Biochemical Processes in Changing Environment, Liblice, Czech Republic. 17-20
- Domingo F., Puigdefàbregas J., Moro M. and Bellot J., 1994** – Role of vegetation cover in the biogeochemical balances of a small afforested catchment in southeastern Spain. *Journal of Hydrology* **159** (1-4): 275-289.
- Ferres L., Rodà F., Verdú A.M.C. and Terradas J., 1984** – Circulación de nutrientes en algunos ecosistemas forestales del Montseny (Barcelona), *Mediterranea*, series Biología **7**: 139-166.
- Forgeard F., Gloaguen J.C. and Touffet J., 1980** – Interception des précipitations et apports au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviolessivats dans une hêtraie atlantique et dans quelques peuplements résineux de Bretagne. *Annals of Forest Science* **37** (1): 53-71.
- Freedman B. and Prager U., 1986** – Ambient bulk deposition, throughfall, and stemflow in a variety of forest stands in Nova Scotia. *Canadian Journal of Forest Research* **16** (4): 854-860.

- González del Tánago M., García M., Ortega L., Pardillo G. and Tourné M., 1988** – Intercepción y calidad del agua de lluvia bajo diferentes condiciones de cubierta vegetal. *Ecología* **2**: 99-110.
- Heinrichs H. and Mayer R., 1977** – Distribution and cycling of major and trace elements in two Central European forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality* **6**: 402-407.
- Helvey J.D., 1967** – Interception by Eastern White Pine. *Water Resources Research* **3** (3): 723-729.
- Henderson G.S., Harris W.F., Todd, D. E. and Grizzard T., 1977** – Quality and chemistry of throughfall as influenced by forest type and season. *Journal of Ecology* **65**: 365-374.
- Heon-Ho L. and Jae-Chul P., 1998** – Characteristics of water budget on throughfall and stemflow in *Pinus densiflora* and *Quercus acutissima*. *Korean Journal of Environment and Ecology* **12** (3): 259-270.
- Horton R.E., 1919** – Rainfall interception. *Monthly Weather Review* **47**: 608-623.
- Hou H., Takamatsu T., Koshikawa M.K. and Hosomi M., 2005** – Copper complexing capacity of throughfall and its environmental effect. *Water, Air, and Soil Pollution* **162** (1-4): 229-245.
- Houdijk A.L.F.M. and Roelofs J.G.M., 1991** – Deposition of acidifying and eutrophating substances in Dutch forests. *Acta Botanica Neerlandica* **40** (4): 245-255.
- Huber A. and Iroumé A., 2001** – Variability of annual rainfall partitioning for different sites and forest covers in Chile. *Journal of Hydrology* **248** (1-4): 78-92.
- Iida S., Tanaka T. and Sugita M., 2005** – Change of interception process due to the succession from Japanese red pine to evergreen oak. *Journal of Hydrology* **315** (1-4): 154-166.
- Lei R., Zhang Y. and Dang K., 1994** – A study on hydrological effects of forest in the Qinling Mountains Forest Region. In: Zhou X. (Ed.), *Studies on Forest Ecosystems*. Northeast Forestry University Press, Harbin. pp. 223-234.
- Leyton L., Reynolds E.R. and Thompson F.B., 2007** – Rainfall interception in forest and moorland. In: Sopper W.E. and Lull H.W. (Eds.), *Forest Hydrology*. Pergamon Press, Oxford. pp.163-168.
- Llorens P. and Domingo F., 2007** – Rainfall partitioning by vegetation under Mediterranean conditions. A review of studies in Europe. *Journal of Hydrology* **335** (1-2): 37-54.
- Loshali D.C. and Singh R.P., 1992** – Partitioning of rainfall by three Central Himalayan forests. *Forest Ecology and Management* **53** (1-4): 99-105.
- Mahendrappa M.K., 1990** – Partitioning of rainwater and chemicals into throughfall and stemflow in different forest stands. *Forest Ecology and Management* **30** (1-4): 65-72.
- Mina V.N., 1965** – Leaching of certain substances by precipitation from woody plants and its importance in the biological cycle. *Soviet Soil Sciences* **6**: 609-617.
- Nihlgård B., 1970** – Precipitation, its chemical composition and effect on soil water in a beech and a spruce forest in south Sweden. *Oikos* **21** (2): 208-217.
- Noirfalise A., 1959** – Sur l'interception de la pluie par le couvert dans quelques forêts belges. *Bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique* **10**: 433-439.
- Norden U., 1991** – Acid deposition and throughfall fluxes of elements as related to tree species in deciduous forests of south Sweden. *Water, Air, and Soil Pollution* **60** (3-4): 209-230.
- Ovington J.D., 1954** – A comparison of rainfall in different woodlands. *Forestry* **27**: 41-53.
- Parker G.G., 1983** – Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research* **13**: 58-120.

- Petit F. and Kamutanda K., 1984** – L'interception des pluies par différents types de couverts forestiers. *Bulletin de la Société Géographique de Liège* **20**: 99-127.
- Pook E.W., Moore P.H.R. and Hall T., 1991** – Rainfall interception by trees of *Pinus radiata* and *Eucalyptus viminalis* in a 1300 mm rainfall area of southeastern New South Wales: I. Gross losses and their variability. *Hydrological Processes* **5** (2): 127-141.
- Rapp M. and Romane F., 1968** – Contribution à l'étude du bilan de l'eau dans les écosystèmes méditerranéens. I. Egouttement des précipitations sous les peuplements de *Quercus ilex* L. et de *Pinus halepensis* Mill. *Oecologia Plantarum* **3**: 271-284.
- Robertson S.M., Hornung M. and Kennedy V.H., 2000** – Water chemistry of throughfall and soil water under four tree species at Gisburn, northwest England, before and after felling. *Forest Ecology and Management* **129** (1-3): 101-117.
- Robins P.C., 1974** – A method of measuring the aerodynamic resistance to the transport of water vapour from forest canopies. *Journal of Applied Ecology* **11**: 315-325.
- Rutter A., Morton A. and Robins P., 1975** – A predictive model of rainfall interception in forests. II. Generalization of the model and comparison with observations in some coniferous and hardwood stands. *Journal of Applied Ecology* **12**: 367-380.
- Santa Regina I. and Tarazona T., 2000** – Nutrient return to the soil through litterfall and throughfall under beech and pine stands of Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* **14** (3): 239-252.
- Sokolov A.A., 1972** – Chemical composition of rainfall passed through the birch and spruce canopies. *Lesovedenie* **3**: 103-105.
- Tanaka N., Kuraji K., Shiraki K., Suzuki M., Suzuki M., Ohta T. and Suzuki M., 2005** – Throughfall, stemflow and rainfall interception at mature *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* stands in Fukuroyamasawa watershed. *Bulletin of the Tokyo University Forests* **113**: 197-240.
- Toba T. and Ohta T., 2005** – An observational study of the factors that influence interception loss in boreal and temperate forests. *Journal of Hydrology* **313** (3-4) 208-220.
- Verry F.S. and Timmons D.R., 1977** – Precipitation nutrients in the open and under two forests in Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* **7** (1): 112-119.
- Voigt G.K., 1960** – Distribution of rainfall under forest stands. *Forest Science* **6** (1): 2-10.
- Wei X., Liu S., Zhou G. and Wang C., 2005** – Hydrological processes in major types of Chinese forest. *Hydrological Processes* **19** (1): 63-75.
- Wei X. and Zhou X., 1991** – Hydrological characteristics of oak forests. In: Zhou X. (Ed.), *Studies on Forest Ecosystems*. Northeast Forestry University Press, Harbin. pp. 332-345.
- Wells C.A., Whigham D. and Lieth H., 1972** – Investigations of mineral cycling in an upland piedmont forest. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* **88**: 66-78.
- Yan J., Zhou G., Zhang D. and Wang X., 2003** – Spatial and temporal variations of some hydrological factors in a climax forest ecosystem in the Dinghushan region. *Acta Ecologica Sinica* **23**: 2359-2366.

Chapitre 2

Effets de l'essence arborée sur la diversité floristique et
sur certaines ressources (éclairage et eau du sol)
à l'échelle de l'arbre individuel

1. INTRODUCTION

Les effets de l'essence arborée sur la flore à l'échelle de la parcelle ou du massif forestier sont en partie dus à des effets stationnels ou de gestion sylvicole, qui sont plus ou moins corrélés à la composition en essences des peuplements ; ainsi la comparaison de peuplements de compositions différentes est très souvent biaisée par leurs caractéristiques stationnelles et sylviculturales (chapitre 1, 1^{er} article). Un moyen de s'affranchir de ces biais est de comparer des arbres d'essences différentes à l'échelle de l'arbre lui-même : c'est une échelle appropriée pour voir *in situ* si l'identité de l'essence en elle-même, en tant qu'espèce d'arbre et non en tant qu'essence formant un peuplement aux caractéristiques stationnelles et sylvicoles plus ou moins spécifiques, a un effet sur la flore. Les arbres suffisamment proches dans des parcelles dont la surface du sol est visuellement plane se développent probablement sur des substrata et types de sols similaires (l'essence peut influencer les caractéristiques superficielles du sol, cf. chapitre 1). Les différences floristiques entre peuplements distants peuvent être attribuées à des caractéristiques stationnelles, sylvicoles ou historiques, alors qu'à l'échelle de l'arbre sur un type de station constant les différences floristiques peuvent raisonnablement être imputées à un effet de l'essence d'arbre elle-même via des mécanismes tels que des différences d'éclairement ou d'humidité du sol par exemple (chapitre 1).

L'étude des différences de composition floristique entre essences à l'échelle de l'arbre a été l'objet de quelques études :

1. Crozier et Boerner (1984) ont mis en évidence des différences de composition floristique selon la distance au tronc et selon l'essence (*Betula lenta* L., *Acer rubrum* L., *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Quercus alba* L.) en Amérique du nord.

2. Wallrup *et al.* (Wallrup *et al.* 2006) ont mis en évidence des différences de richesse et de composition floristique entre les bouleaux (*Betula pendula* Roth et *B. pubescens* Ehrh.) et des essences résineuses (*Picea abies* (L.) Karst. et *Pinus sylvestris* L.) ; le pH ne différait pas entre leurs deux groupes d'essences et ils soupçonnaient la lumière et les différences d'eau arrivant au sol pour expliquer les différences floristiques.

3. Certains auteurs ont travaillé à l'échelle de l'arbre en ne s'intéressant qu'à une seule essence et ont montré l'implication de certains mécanismes (Økland *et al.* 1999) : les différences de composition floristique entre les individus d'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) étaient en accord avec les différences d'humidité du sol et d'éclairement entre les arbres ; plusieurs études ont montré une forte présence d'espèces indicatrices de conditions acides sous le hêtre (*e.g.* Wittig et Neite 1985).

Nous allons travailler à l'échelle de l'arbre en comparant des essences européennes deux à deux : chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) *versus* hêtre (*Fagus sylvatica* L.), et chêne sessile *versus* pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.). Ces deux paires d'essences se trouvent

fréquemment dans les forêts françaises (Hervé *et al.* 2007). Nous voulons vérifier s'il existe (1) des différences de composition et de richesse floristique entre les arbres et (2) des différences abiotiques afin de vérifier si certains des mécanismes potentiels d'effet essence sur la flore varient dans le sens des différences de composition floristique observées. Parmi les mécanismes explicatifs de l'effet essence sur la flore, l'éclairement et la composition de la litière sont souvent mis en avant (chapitre 1, 1^{er} article) ; nous allons nous intéresser à l'éclairement et à la teneur en eau du sol :

(i) l'éclairement en forêt dépend essentiellement de la densité et des propriétés optiques du couvert arboré ; il n'a à notre connaissance pas été évalué à l'échelle de l'arbre dans un contexte de comparaison d'essences, et c'est une piste à explorer (Wallrup *et al.* 2006) ;

(ii) la teneur en eau du sol a rarement été comparée à l'échelle de l'arbre entre essences différentes (Nihlgard 1970). Des différences de volumes d'eau rejoignant le sol et d'eau évaporée entre essences peuvent nous laisser supposer qu'il existe des différences de quantités d'eau du sol entre essences (chapitre 1, 2nd article). C'est aussi un mécanisme d'action de l'essence sur la flore qui mérite d'être exploré (Wallrup *et al.* 2006).

L'étude des différences de composition de la litière et/ou de composition minérale du sol a été envisagée mais nous n'avons pas eu le temps de la faire.

L'étude de la flore est basée sur la comparaison de la richesse de groupes d'espèces d'une part, et sur les valeurs indicatrices de la flore pour la lumière et l'humidité du sol (à partir des notations d'Ellenberg) d'autre part. Nos hypothèses sont les suivantes (mL = valeur indicatrice moyenne "éclairement" ; mF = valeur indicatrice moyenne "humidité du sol" ; m'L et m'F = valeurs indicatrices moyennes pondérées par le recouvrement de l'espèce) :

1. Il existe des différences d'éclairement au sol entre essences (hypothèses basées sur le 1^{er} article du chapitre 1) :

1.1 pin > chêne ; hêtre < chêne

2. Il existe des différences d'humidité du sol entre certaines essences (basées sur le 2nd article du chapitre 1) :

2.2 pin = chêne ; hêtre = chêne, sauf à proximité du tronc où hêtre > chêne

3. Il existe des différences de valeur indicatrice de la flore selon l'essence d'arbre (hypothèses basées sur les hypothèses de différences abiotiques ci-dessus) :

3.1 mL et m'L : pin > chêne ; hêtre < chêne

3.2 mF et m'F : pin = chêne ; hêtre = chêne, sauf à proximité du tronc où hêtre > chêne

4. Il existe des différences de richesse de la flore selon l'essence d'arbre (hypothèses basées sur les hypothèses de différences abiotiques ci-dessus) :

4.1 en fonction du caractère héliophile de la flore :

4.1.1 espèces sciaphiles : pin < chêne ; hêtre > chêne

4.1.2 espèces héliophiles : pin > chêne ; hêtre < chêne

4.2 en fonction du caractère hygrophile de la flore :

4.2.1 espèces hygroclines : pin = chêne ; hêtre = chêne, sauf à proximité du tronc où hêtre > chêne

4.2.2 espèces xérophiles : pin = chêne ; hêtre = chêne, sauf à proximité du tronc où hêtre < chêne

Nous testons également l'effet essence sur la richesse de la flore classée selon le caractère forestier des espèces car c'est une classification que nous allons utiliser dans les autres chapitres de la thèse et que nous voulons aussi tester à l'échelle de l'arbre ; nous n'avons pas d'hypothèse *a priori* sur le sens des réponses. Nous testerons également s'il existe des différences abiotiques ou de valeur indicatrice entre les placettes selon la distance au tronc, sans hypothèse *a priori*.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Sites d'étude

Cette étude a été menée sur deux forêts : la Forêt Domaniale de Montargis pour la comparaison chêne-hêtre, et la Forêt Domaniale d'Orléans (massif de Lorris) pour la comparaison chêne-pin (**Figure 2.1**). Ces essences arborées ont été choisies car elles se trouvent assez fréquemment en mélange dans la région et parce qu'il était possible de trouver suffisamment de paires d'arbres dans des forêts proches du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson (forêt de Montargis et massif de Lorris de la forêt d'Orléans) pour pouvoir y retourner fréquemment pour les mesures abiotiques.

La Forêt Domaniale de Montargis a une superficie d'environ 4000 ha. C'est une chênaie de plaine, dominée par le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). La plupart des parcelles sont d'anciens taillis sous futaie en cours de conversion. Le taillis est dominé par le charme (*Carpinus betulus* L.). Certaines parcelles à l'ouest du massif ont été plantées de résineux. Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) se trouve dans quelques parcelles, en sous-étage, en essence principale ou en mélange avec le chêne. Cette forêt repose sur un substrat calcaire de l'éocène (Chantraine *et al.* 1996) recouvert d'éléments fins (sables et argiles) et de cailloutis (Denizot 1971).

La Forêt Domaniale d'Orléans s'étend au nord de la Loire sur près de 35000 ha ; sa partie orientale, le massif de Lorris, occupe environ 14400 ha. La majorité des parcelles du massif de Lorris sont dominées par le chêne sessile et/ou le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) ; ces peuplements sont plus ou moins mélangés à du charme et du bouleau (*Betula pendula* Roth). Le secteur sur lequel se trouvent nos paires d'arbres repose sur des calcaires du miocène (Chantraine *et al.* 1996) recouverts d'une couche plus ou moins épaisse de sables et argiles.

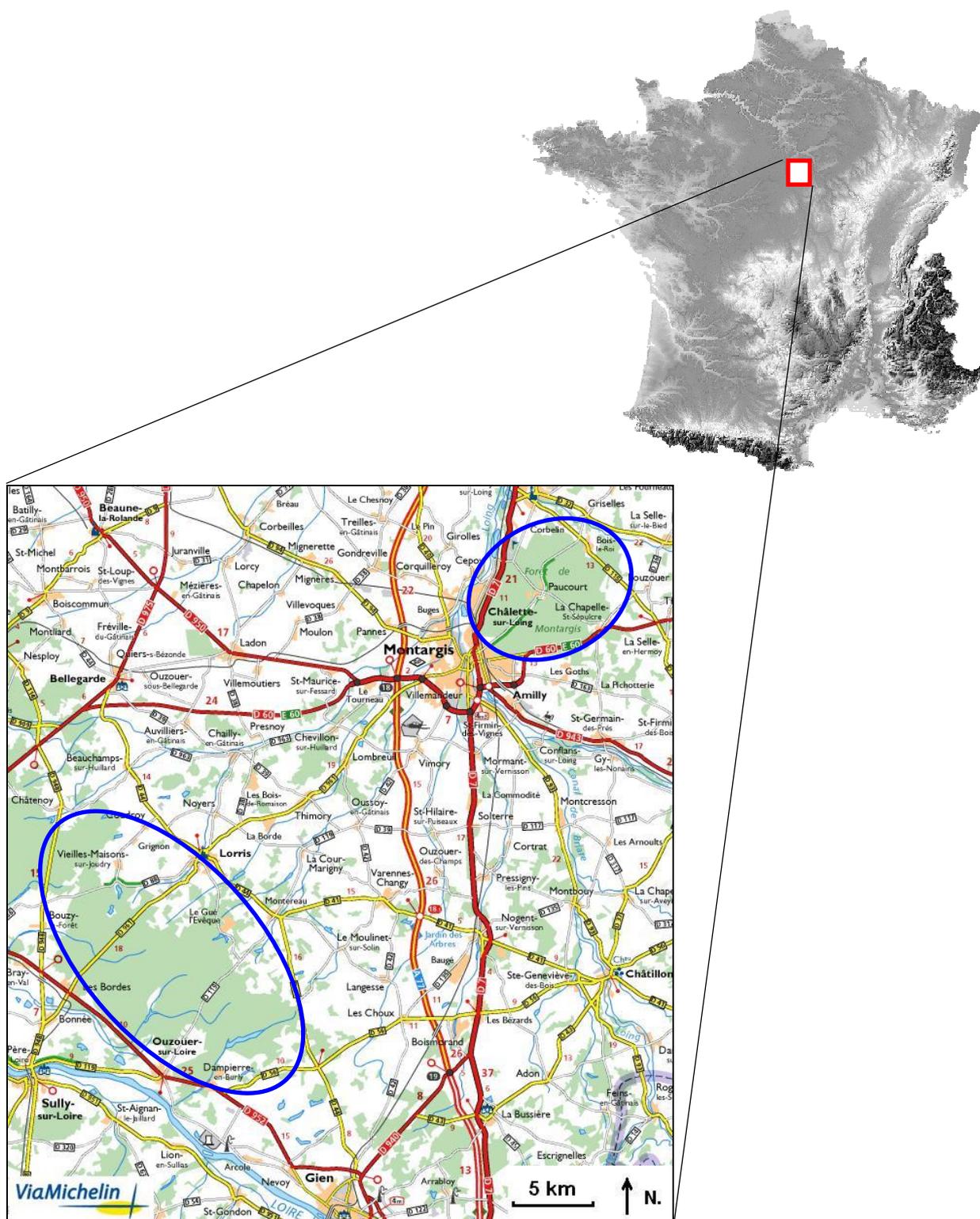


Figure 2.1 : carte des massifs forestiers étudiés : forêt de Montargis (en haut à droite) et partie sud-est du massif de Lorris de la forêt d'Orléans (en bas à gauche).

2.2. Principe de l'étude

Cette étude consiste à comparer la flore (richesse des groupes écologiques et valeurs indicatrices), l'éclaircissement et la teneur en eau du sol entre essences différentes à l'échelle de l'arbre, c'est-à-dire sous le houppier d'arbres d'essences différentes à proximité l'un de l'autre. Nous avons sélectionné des paires d'arbres dans chaque forêt en respectant certains critères.

2.3. Sélection des paires d'arbres

Les deux arbres d'une paire doivent répondre aux conditions suivantes pour être sélectionnés :

- leur houppier est distant de 0 à 5 m (les arbres sont considérés trop éloignés sinon) ;
- leur tronc est distant de 6 à 18 m (c'est une distance entre les bords des troncs les plus proches à 1,30 m du sol ; les arbres sont considérés trop éloignés sinon) ;
- le diamètre des troncs à 1,30 m est supérieur à 45 cm (nous avons quelques exceptions à cette règle : deux hêtres ont un diamètre de 41 et 43 cm) ;
- il n'y a pas de ligneux de diamètre à 1,30 m supérieur à 5 cm à moins de 3 m de chaque arbre de la paire (leur présence pourrait avoir un effet négatif sur la richesse floristique, l'éclaircissement et l'humidité) ;
- dans la mesure du possible, la présence d'arbrisseaux et de taillis jeune sous les arbres de la paire est évitée ; elle est tolérée lorsqu'elle est équilibrée entre les deux arbres de la paire (appréciation visuelle) ;
- la pente du sol inférieure à 2 % (en pente plus forte, le sol pourrait être érodé et d'épaisseur irrégulière).

Les arbres qui fourchent à moins de 1,30 m du sol ("jumelles") sont acceptés ; il y en a deux sur l'ensemble des 61 paires d'arbres.

Les cartes de localisation des paires d'arbres se trouvent en **annexe 1** (forêt d'Orléans) et **annexe 2** (forêt de Montargis). Des informations détaillées de chaque paire d'arbres (diamètres, distances entre troncs, orientation) sont regroupées en **annexe 3**.

Tableau 2.1 : caractéristiques générales des arbres sélectionnés.

	forêt d'Orléans		forêt de Montargis	
	chêne	pin	chêne	hêtre
nombre de paires d'arbres	31		30	
diamètre des arbres (cm)				
moyenne (\pm s.d.)	61 ($\pm 8,6$)	58 ($\pm 9,1$)	58 ($\pm 9,6$)	52 ($\pm 6,2$)
min. ; max.	45 ; 86	47 ; 79	45 ; 85	41 ; 66
distance entre les arbres (m)				
moyenne (\pm s.d.)	11,50 ($\pm 2,69$)		11,6 ($\pm 2,50$)	
min. ; max.	8,0 ; 18,0		6,5 ; 16,8	
Localisation				
latitude (min ; max)	47° 46' 55" ; 47° 54' 56" N		48° 00' 14" ; 48° 03' 04" N	
longitude (min ; max)	2° 24' 45" ; 2° 36' 01" E		2° 45' 25" ; 2° 50' 42" E	
Altitude (m) (min ; max)	128 ; 168		92 ; 144	

2.4. Description des dispositifs

Autour de chacun des deux arbres de la paire, 2 placettes circulaires et concentriques ont été distinguées : S1 et S2 (**Figure 2.2**). La placette S1 a une surface de 10 m², section du tronc comprise ($r_1 = 1,78$ m à partir du centre du tronc). La placette S2 a une surface de 15 m² ; c'est une placette en forme de couronne autour de S1 (comprise entre les cercles de rayons r_1 et $r_2 = 2,82$ m).

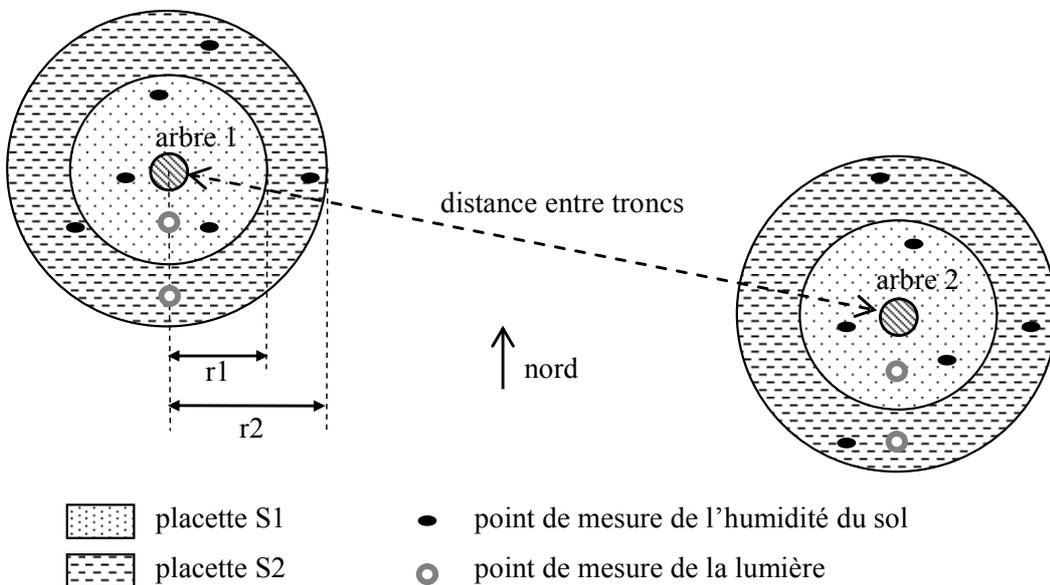


Figure 2.2 : schéma du dispositif expérimental ; placettes des relevés floristiques et points de mesures abiotiques

2.5. Collecte des données

Les données sont de 3 types : relevés floristiques, mesures de l'éclairement et mesure de la teneur en eau du sol.

Le relevé floristique est réalisé pour chaque paire d'arbres. Par contre, les mesures d'éclairement et de teneur en eau du sol n'ont été effectuées que pour la moitié d'entre eux (pour des raisons de temps). Nous avons sélectionné 15 paires chêne-pin et 15 paires chêne-hêtre pour ces mesures abiotiques (les mesures d'humidité du sol sont ainsi faisables en une journée). Ils ont été choisis aléatoirement en respectant certaines conditions :

- au moins une des paires d'une même parcelle ou de plusieurs parcelles adjacentes a été sélectionnée, et au moins deux lorsqu'il y en avait quatre dans une même parcelle ou plusieurs parcelles adjacentes ;
- certaines parcelles de la forêt de Montargis ont été exclues pour ces mesures abiotiques (parcelles n° 228 et 27) car le sol était très chargé en cailloux sur les 20 premiers centimètres, ce qui rendait la mesure de la teneur en eau très difficile avec une sonde TDR ;
- les paires chêne-hêtre dont un des arbres est une jumelle (M-154-1 et M-157-2) n'ont pas été retenues.

2.5.1. *Données floristiques*

L'inventaire floristique porte sur les bryophytes et les espèces vasculaires (herbacées et ligneuses de diamètre inférieur à 2,5 cm à 1,30 m du sol). Les bryophytes se développant sur des rochers ou sur des souches ne sont pas prises en compte. L'inventaire est réalisé par deux personnes, chacun d'eux prospectant l'ensemble des placettes (5 des paires d'arbres ont été inventoriés par seulement une personne). L'abondance des espèces est codée avec une échelle proche de celle de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1932) ; nous voulions utiliser l'échelle classique de Braun-Blanquet mais nous avons défini les classes "+", "1" et "2" différemment (**Tableau 2.2**), par erreur. Cette erreur serait gênante si nos résultats étaient comparés à d'autres études utilisant l'échelle de Braun-Blanquet (dans les résultats présentés, l'abondance des espèces est utilisée uniquement pour calculer les valeurs indicatrices pondérées).

Pour estimer le recouvrement des espèces ligneuses, seul le feuillage à moins de 1,50 m de hauteur est pris en compte.

Les relevés floristiques ont été effectués en 2006, entre le 31 mai et le 21 juin en forêt de Montargis (chêne-hêtre) et entre le 22 juin et le 5 juillet en forêt d'Orléans (chêne-pin). Ces relevés ont été réalisés sur une période la plus courte possible (13 jours en forêt de Montargis et 21 jours en forêt d'Orléans) afin qu'il n'y ait pas d'effet de saisonnalité dans les données. A ces périodes, un maximum d'espèces est identifiable ; nous nous privons néanmoins d'espèces vernaies mais il aurait fallu faire un second passage dans la saison pour les inventorier aussi.

Tableau 2.2 : classes de recouvrement utilisées pour les relevés floristiques.

Code	Classe de pourcentage de recouvrement	Pourcentage de recouvrement médian
0	0	0
+	1-5	2,5
1	5-12	8
2	12-25	18
3	25-50	37
4	50-75	62
5	75-100	87,5

2.5.2. *Éclairement*

L'éclairement a été mesuré à l'aide de 2 jeux de 4 sondes reliées à une centrale d'enregistrement, plus 1 sonde avec son enregistreur indépendant qui servait de témoin hors couvert forestier. Nous avons utilisé des capteurs PAR – rayonnement photosynthétique actif, soit entre 400 et 700 nm – de marque *Skye* (la centrale d'enregistrement est de type *MiniMet-SDL 2900*). L'unité de mesure est le μmol de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Pour chaque paire d'arbres, une sonde a été placée dans chacune des deux placettes de chaque arbre, et la cinquième sonde disposée dans une clairière, située entre 2 et 11 km des paires d'arbres en forêt d'Orléans (parcelle n° 265, totalement déboisée suite à un incendie), et entre 1 et 4 km en forêt de Montargis (parcelle agricole cultivée dans la clairière de Paucourt).

Deux sondes sont donc placées sous chaque arbre, une en placette S1 et une en placette S2 ; elles sont disposées sur la droite virtuelle centre du tronc - azimuth sud (afin d'éviter l'ombre du tronc en milieu de journée). La première est disposée au centre de S1 sur cette droite, soit à 0,75 m du tronc en considérant le rayon moyen des arbres pour toutes les paires (soit 28,7 cm) ; l'autre sonde est disposée au centre de S2 sur cette droite soit à 2,30 m du tronc.

Les sondes sont placées à 1,50 m de hauteur afin d'estimer la quantité de lumière qui arrive à cette hauteur ; plus bas, une partie a déjà pu être interceptée par les espèces vasculaires les plus hautes (fougère-aigle et petits arbrisseaux notamment). Les mesures sont faites pendant 24 heures pour chaque paire d'arbres pour prendre en compte l'ensemble de la course du soleil. Une valeur (en μmol de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) est enregistrée toutes les minutes (cette valeur est une moyenne de 6 mesures instantanées toutes les 10 secondes). Nous avons apporté une correction d'étalonnage à nos valeurs : des mesures de lumière ont été faites à découvert pendant 24 heures pour tous les capteurs côte à côte (une fois avant le début des mesures et une fois à la fin) ; un coefficient d'étalonnage a été calculé pour chaque capteur (valeur mesurée par le capteur / valeur mesurée par le témoin) et appliqué aux valeurs mesurées dans chaque placette (ce coefficient varie de 0,822 à 1,097). A partir de ces enregistrements sur 24 heures corrigés, nous avons calculé une valeur d'éclairement relatif (par rapport à l'éclairement sans couvert arboré, mesuré dans la clairière) pour chaque placette et pour chaque arbre afin de pouvoir comparer entre elles des mesures prises avec des météorologies différentes.

2.5.3. Humidité du sol

L'humidité du sol est mesurée à l'aide d'une sonde TDR (*Time Domain Reflectometry*) de marque *IMKO*, type *Trime-P3*. A partir du temps de retour de l'onde électromagnétique émise – qui est freinée proportionnellement à la teneur en eau du sol –, nous obtenons une teneur en eau instantanée (en pourcentage d'eau dans le volume du sol). Les mesures sont faites sur les 20 premiers centimètres du sol (après avoir retiré la litière) ; la majorité de la biomasse racinaire des herbacées se situe à cette profondeur (Jackson *et al.* 2000). Dans chacune des 4 placettes des paires d'arbres, 3 mesures sont effectuées de manière aléatoire en veillant à ce qu'il y en ait une dans chaque tiers de la placette, délimité virtuellement à chaque passage en portions d'angle 120°.

Nous ne savons pas si les différences de teneur en eau entre essences sont plus fortes en début ou en fin de saison, et combien de temps après un évènement de précipitations ces différences sont les plus marquées, si elles existent. Pour prendre en compte ces variables, des mesures ont été faites tout au long de la saison de végétation et à différentes périodes après les évènements de précipitations. Au total, 11 passages ont été retenus pour les analyses (d'autres passages n'ont pas été retenus car peu d'arbres ont été mesurés à cause de problèmes techniques) ; un passage correspond à une journée de mesures (une demi-journée par forêt). Ces mesures ont été faites entre le 30 mai et le 21 août 2006. 4 périodes sont distinguées (**Tableau 2.3**) : chaque période débute après un évènement de précipitations supérieur à 10 mm/jour ; trois passages (ou seulement deux pour l'une des quatre périodes) sont alors effectués entre 1 et 11 jours après l'évènement pluvieux. Pour identifier les évènements pluvieux de plus de 100 mm/jour, la pluviométrie a été mesurée à Nogent-sur-Vernisson, soit à 13 et 19 km des placettes les plus proches dans les forêts d'Orléans et Montargis respectivement. Les précipitations réelles sur chacune de ces forêts sont différentes de celles mesurées à Nogent-sur-Vernisson, nos périodes ne débutent donc pas forcément sur un évènement pluvieux de plus de 10 mm/jour dans ces forêts ; c'est en particulier le cas des périodes 1 et 2, qui débutent tout de même après des précipitations de plus de 5 mm sur les trois jours précédant le début de la période (**Figure 2.3**).

Tableau 2.3 : périodes et dates des mesures de la teneur en eau du sol.

Période	Dates de mesure (année 2006)
1	30 mai ; 5 juin ; 9 juin
2	27 juin ; 30 juin
3	2 août ; 4 août ; 8 août
4	16 août ; 18 août ; 21 août

Les données de pluviométrie de chacune des forêts ont été gracieusement fournies par Météo-France. Pour estimer la pluviométrie dans chacune des forêts, nous avons moyenné les valeurs mesurées dans 2 stations en bordure des forêts : "Les Choux (route de Chatillon)" et "Lorris (Faubourg de Sully)" pour la forêt d'Orléans, et "Cepoy (rue des alouettes)" et "Montargis (écluse de la Marolle)" pour la forêt de Montargis. Une variable "Pluviosité" est intégrée à nos modèles. Si J est le jour de la mesure de l'humidité du sol et P_J la quantité de pluie au jour J (mm) :

$$\text{Pluviosité} = P_{J-1} + 0,8 * P_{J-2} + 0,6 * P_{J-3} + 0,4 * P_{J-4} + 0,2 * P_{J-5}$$

Nous avons testé plusieurs formules linéaires pour calculer la pluviosité (dont $P_J + 0,8 * P_{J-1} + 0,6 * P_{J-2} + 0,4 * P_{J-3} + 0,2 * P_{J-4}$ ou $P_{J-1} + 0,9 * P_{J-2} + 0,7 * P_{J-3} + 0,6 * P_{J-4} + 0,5 * P_{J-5} + 0,4 * P_{J-6} + 0,3 * P_{J-7} + 0,2 * P_{J-8} + 0,1 * P_{J-9}$ par exemple) ; c'est celle que nous avons retenue qui étaient la mieux corrélée aux mesures d'humidité du sol moyennes dans nos placettes.

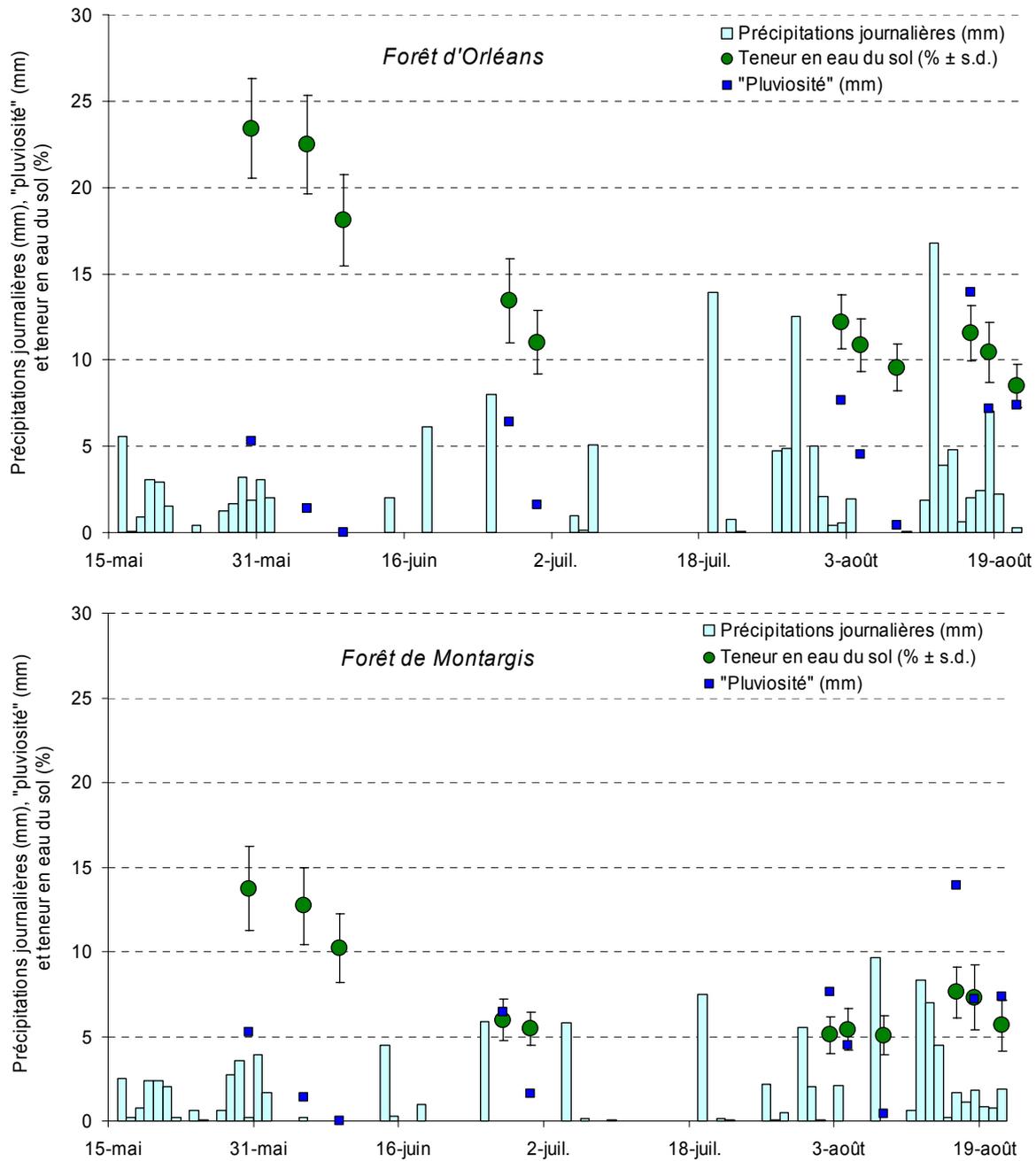


Figure 2.3 : précipitations journalières, "pluviosité" (moyenne pondérée des précipitations sur les 5 derniers jours) et teneur en eau du sol (moyenne et écart-type) en fonction de la date de mesure (en haut, forêt d'Orléans et en bas, forêt de Montargis).

2.5.4. *Abondance des jeunes arbres sous les houppiers*

En complément de ces mesures abiotiques et de ces relevés floristiques, la surface terrière des arbres de diamètre supérieur à 2,5 cm a été mesurée autour de chacun des deux arbres de chaque relevé à différents rayons. Wallrup *et al.* (2006) ont observé un effet essence sur la richesse de la flore à l'échelle de l'arbre (dans un rayon de 2 m), mais cet effet disparaissait au profit d'un effet surface terrière (dans un rayon de 6 m) quand celle-ci était intégrée à leur modèle. Nous voulons aussi tester l'effet de la surface terrière dans nos modèles, d'autant plus que nous avons trouvé qu'elle variait entre les essences de la paire. Notre relevé floristique a été réalisé dans un rayon de 2,82 m et les arbres des paires sont distants de 6,5 à 18 m. Comme les arbres et arbustes situés à proximité de notre relevé floristique peuvent avoir un effet sur la flore, et comme Wallrup *et al.* (2006) ont trouvé un effet significatif de la surface terrière mesurée sur un rayon de 6 m (pour un relevé floristique autour de l'arbre dans un rayon de 2 m), nous avons choisi de mesurer la surface terrière au delà de notre relevé floristique ; pour que les surfaces de mesure de la surface terrière des deux arbres des paires ne se chevauchent pas trop, nous nous limitons à la surface terrière mesurée dans un rayon de 5 m (il n'y a que 18 paires d'arbres sur 62 où les deux arbres sont distants de moins de 10 m, et parmi eux seulement 2 paires où les arbres sont distants de moins de 8 m). Nous testerons nos modèles en y ajoutant cette covariable "surface terrière sous chaque arbre dans un rayon de 5 m".

2.6. Méthodes d'analyses et structure des modèles

Nous modélisons l'effet essence sur la flore, la lumière et l'eau du sol indépendamment pour chaque forêt (chêne-pin en forêt d'Orléans ou chêne-hêtre en forêt de Montargis). Comme nous avons détecté un effet essence sur la surface terrière dans un rayon de 5 m, les modèles d'effet essence sur l'éclairement, sur les valeurs indicatrices et sur la richesse floristique sont également calés avec un effet indépendant "surface terrière autour de chaque arbre de la paire" ; nous souhaitons ainsi vérifier si l'effet essence disparaît dans ce cas (Wallrup *et al.* 2006).

Les logiciels utilisés sont S-Plus 6.2 pour les modèles linéaires (fonction "lme") et R 2.4.1 pour les modèles linéaires généralisés (fonction "lmer").

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés de type Poissonien pour la richesse spécifique ; les modèles linéaires n'étaient pas corrects (diagnostics basés sur la normalité de la distribution des résidus, l'absence d'hétéroscédasticité et l'absence de biais), et les modèles Poissoniens sont mieux adaptés aux données discrètes non négatives comme la richesse spécifique. Les diagnostics des modèles linéaires des valeurs indicatrices, lumière relative et humidité du sol n'étaient satisfaisants que pour les valeurs indicatrices (**Annexe 5**). Comme les mesures de teneur en eau du sol décroissaient de manière logarithmique avec la date, nous avons choisi de modéliser le logarithme de ces données ; comme les valeurs d'éclairement relatif présentaient un grand nombre de valeurs faibles et quelques valeurs plus élevées (à la fois à Montargis et à Orléans), nous avons choisi de modéliser le logarithme de ces données. Les diagnostics de ces modèles sont regroupés en **Annexe 5**.

Nous extrayons des modèles des valeurs moyennes et leurs niveaux de significativité estimés par test t. Étant donné que nous utilisons le plus souvent des modèles généralisés (qui se basent sur une fonction de lien exponentiel) ou des modèles linéaires sur les logarithmes des données, nous mentionnerons les valeurs moyennes et le sens des effets dans nos résultats mais pas leurs écarts types (il est difficile de les ramener en unités linéaires comme nous le faisons pour les valeurs moyennes).

(1) Effet essence sur l'éclairement au sol :

- modèles pour étudier l'effet essence par placette :

$$(1.1) \quad \log(Lumière)_{jkl} = x_1 Placette_k + x_{2,j} Essence_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{jkl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma^2)$$

$$(1.1.bis) \quad \log(Lumière)_{jkl} = x_1 Placette_k + x_{2,j} Essence_k + x_{3,l} G_{kl} + \varepsilon_k + \varepsilon_{jkl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma^2)$$

- modèle pour étudier l'effet placette par essence :

$$(1.2) \quad \log(Lumière)_{jkl} = x_1 Essence_k + x_{2,l} Placette_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{jkl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma^2)$$

- modèle pour étudier l'effet essence sans distinction des placettes (sur S1+S2) :

$$(1.3) \quad \log(Lumière)_{kl} = x_1 Essence_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{kl} \quad \text{avec } \varepsilon_{kl} \sim N(0, \sigma^2)$$

$$(1.3.bis) \quad \log(Lumière)_{kl} = x_1 Essence_k + x_{2,l} G_{kl} + \varepsilon_k + \varepsilon_{kl} \quad \text{avec } \varepsilon_{kl} \sim N(0, \sigma^2)$$

j = placette [2 modalités : S1 ou S2] ;

l = essence [2 modalités : chêne ou bien hêtre (Montargis) ou pin (Lorris)] ;

k = paire d'arbres [15 modalités] ;

$\log(Lumière)_{kl}$ = logarithme de la lumière +1 (en μmol de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) sous l'essence l de la paire d'arbres k (valeur moyenne des deux capteurs en S1 et en S2) ;

$\log(Lumière)_{jkl}$ = logarithme de la lumière +1 (en μmol de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dans la placette j sous l'essence l de la paire d'arbres k ;

$Essence_k$ = identité de l'essence de la paire d'arbres k ;

$Placette_k$ = identité de la placette de la paire d'arbres k ;

G_l = surface terrière par essence l , calculée sur un rayon de 5 m autour de chacun des deux arbres ;

ε_k = effet aléatoire "paire d'arbres" k ;

ε_{jkl} = résidu.

(2) Effet essence sur l'humidité du sol :

- modèles pour étudier l'effet essence par placette et par période :

(2.1)

$$\log(\text{Humidité})_{jklp} = x_1 \text{Période} + x_2 \text{Pluviosité} + x_3 \text{Placette}_k + x_{4,pj} \text{Essence}_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{jklp}$$

avec $\varepsilon_{jklp} \sim N(0, \sigma^2)$

(2.1.bis)

$$\log(\text{Humidité})_{jklp} = x_1 \text{Période} + x_2 \text{Pluviosité} + x_3 \text{Placette}_k + x_{4,pj} \text{Essence}_k + x_5 G_{kl} + \varepsilon_k + \varepsilon_{jklp}$$

avec $\varepsilon_{jklp} \sim N(0, \sigma^2)$

- modèle pour étudier l'effet placette par essence et par période :

(2.2)

$$\log(\text{Humidité})_{jklp} = x_1 \text{Période} + x_2 \text{Pluviosité} + x_3 \text{Essence}_k + x_{4,pl} \text{Placette}_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{jklp}$$

avec $\varepsilon_{jklp} \sim N(0, \sigma^2)$

- modèle pour étudier l'effet essence sans distinction des placettes (sur S1+S2) :

(2.3)

$$\log(\text{Humidité})_{klp} = x_1 \text{Période} + x_2 \text{Pluviosité} + x_{3,p} \text{Essence}_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{klp}$$

avec $\varepsilon_{klp} \sim N(0, \sigma^2)$

j = placette [2 modalités : S1 ou S2] ;

l = essence [2 modalités : chêne ou bien hêtre (Montargis) ou pin (Lorris)] ;

k = paire d'arbres [15 modalités] ;

p = période [4 modalités, cf. **Tableau 2.3**] ;

$\log(\text{Humidité})_{jklp}$ = logarithme de l'humidité (en pourcentage d'eau dans le sol) dans la placette j sous l'essence l de la paire d'arbres k à la période p ;

Période = période où la mesure a été faite [4 modalités, cf. **Tableau 2.3**] ; Essence_k = identité de l'essence dans la paire d'arbres k ;

Pluviosité = quantité de pluie (mm) pondérée sur les 5 jours précédant la mesure ;

G_{kl} = surface terrière dans un rayon de 5 m autour de l'essence l sur la paire d'arbres k ;

ε_k = effet aléatoire "paire d'arbre" ;

ε_{jklp} = résidu.

(3) Effet essence sur les valeurs indicatrices de la flore vasculaire :

- modèles pour étudier l'effet essence par placette :

$$(3.1) \quad m_{jkl} = x_1 \text{Placette}_k + x_{2,j} \text{Essence}_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{jkl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma^2)$$

$$(3.1.\text{bis}) \quad m_{jkl} = x_1 \text{Placette}_k + x_{2,j} \text{Essence}_k + x_{3,l} G_{kl} + \varepsilon_k + \varepsilon_{jkl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma^2)$$

- modèle pour étudier l'effet placette par essence :

$$(3.2) \quad m_{jkl} = x_1 \text{Essence}_k + x_{2,l} \text{Placette}_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{jkl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma^2)$$

- modèle pour étudier l'effet essence sans distinction des placettes (sur S1+S2) :

$$(3.3) \quad m_{kl} = x_1 \text{Essence}_k + \varepsilon_k + \varepsilon_{kl} \quad \text{avec } \varepsilon_{jk} \sim N(0, \sigma^2)$$

j = placette [2 modalités : S1 ou S2] ;

l = essence [2 modalités : chêne ou bien hêtre (Montargis) ou pin (Lorris)] ;

k = paire d'arbres [15 modalités] ;

m_{jkl} = valeur indicatrice moyenne de la flore dans de la placette j sous l'essence l de la paire d'arbres k ;

m_{kl} = valeur indicatrice moyenne de la flore sous l'essence l de la paire d'arbres k (mesurée sur l'ensemble S1+S2) ;

Essence_k = identité de l'essence par paire d'arbres k ;

Placette_k = identité de la placette par paire d'arbres k ;

ε_k = effet aléatoire "paire d'arbres" k ;

ε_{jkl} = résidu.

Ces modèles "valeur indicatrice" sont calés pour :

- m'L : valeur indicatrice "éclairage", calculée sur la base des espèces vasculaires présentes ;
- m'F : valeur indicatrice "humidité du sol", calculée sur la base des espèces vasculaires présentes ;
- m'L : valeur indicatrice pondérée "éclairage", calculée sur la base du recouvrement moyen des espèces vasculaires présentes ;
- m'F : valeur indicatrice pondérée "humidité du sol", calculée sur la base du recouvrement moyen des espèces vasculaires présentes.

Les valeurs moyennes sont calculées à partir de la valeur indicatrice "éclairage" et "humidité du sol" de Ellenberg (1992), définies pour les espèces vasculaires ; pour les valeurs indicatrices pondérées, la moyenne est calculée en donnant comme poids à chaque espèce le pourcentage de recouvrement médian de la classe d'abondance à laquelle elle appartient (**Tableau 2.2**).

(4) Effet essence sur la richesse spécifique de la flore :

- modèle pour étudier l'effet essence par placette :

$$(4.1) \quad \lambda_{ijkl} = \exp(x_{1,i}Placette_k + x_{2,ij}Essence_k + \varepsilon_{ik}) \quad \text{avec } y_{ijkl} \sim \text{Poisson}(\lambda_{ijkl})$$

$$(4.1.\text{bis}) \quad \lambda_{ijkl} = \exp(x_{1,i}Placette_k + x_{2,ij}Essence_k + x_{3,l}G_{kl} + \varepsilon_{ik}) \quad \text{avec } y_{ijkl} \sim \text{Poisson}(\lambda_{ijkl})$$

- modèle pour étudier l'effet essence sans distinction des placettes (sur S1+S2) :

$$(4.2) \quad \lambda_{ikl} = \exp(x_{1,i}Essence_k + \varepsilon_{ik}) \quad \text{avec } y_{ikl} \sim \text{Poisson}(\lambda_{ikl})$$

j = placette [2 modalités : S1 ou S2] ;

l = essence [2 modalités : chêne ou bien hêtre (Montargis) ou pin (Lorris)] ;

k = paire d'arbres [15 modalités] ;

y_{ijkl} = richesse spécifique du groupe i dans la placette j sous l'essence l de la paire d'arbres k ;

\exp = fonction exponentielle (fonction de lien automatiquement utilisée dans un modèle linéaire généralisé de type Poissonien) ;

$Placette_k$ = identité de la placette par paire d'arbres k ;

$Essence_k$ = identité de l'essence par paire d'arbres k ;

ε_{ik} = effet aléatoire "paire d'arbres" k par groupe d'espèces ;

Les groupes d'espèces i sont définis selon trois classifications écologiques : caractère héliophile, caractère hygrophile et caractère forestier (**Tableau 2.4**). Ces classifications par groupe écologique sont faites indépendamment pour chaque forme biologique (bryophytes, herbacées et ligneuses). La liste des espèces et leur classification écologique est disponible en **annexe 6**.

Les groupes représentés dans moins de 15 relevés (sur 31 (Orléans) ou 30 (Montargis) au total) sont exclus de l'analyse.

Tableau 2.4 : critères de distinction des espèces selon leur caractère héliophile, hygrophile ou forestier (ces trois classes sous distinguées indépendamment au sein des bryophytes, des herbacées et des ligneuses).

Classification	Critères de distinction des espèces
caractère héliophile	caractéristique héliophile selon Rameau <i>et al.</i> (1989)
héliophiles	- Vasculaires : "héliophile ou de demi-ombre" ; "de lumière ou de demi-ombre" ; "héliophile (ou sciatolérante)" ; "héliophile (ou de demi-ombre)" ; "héliophile (mais tolérante à l'ombre)" ; "héliophile" ; "photophile". - Bryophytes : "héliophile à photophile"
semi-héliophile	- Vasculaires : "de demi-ombre (voire sciaphile)" ; "de demi-ombre (ou d'ombre)" ; "de demi-ombre" ; "de demi-ombre (ou héliophile)" ; "de demi-ombre ou héliophile". - Bryophytes : "photophile à sciaphile" ; "photophile sciaphile".
sciaphiles	- Vasculaires : "sciaphile" ; "d'ombre" ; "d'ombre (ou de demi-ombre)" ; "d'ombre ou de demi-ombre" ; "de demi-ombre ou d'ombre" ; "de demi-ombre à sciaphile". - Bryophytes : "sciaphile".
caractère hygrophile	caractéristique moyenne sur leur gradient hydrique optimal selon Rameau <i>et al.</i> (1989)
hygroclines	de milieu frais ou hygrocline
mésophiles	mésophile
xérophiles	mésoxérophile ou xérophile
caractère forestier	habitat préférentiel selon Julve (2007)
forestières	bois ; sous-bois herbacés
péri-forestières	foutrés ; ourlets ; clairières et lisières ; landes
non forestières	pelouses ; prairies ; prés tourbeux ; mégaphorbiaie ; tourbières

3. RÉSULTATS

La surface terrière autour de chaque arbre dans un rayon de 5 m (**Figure 2.4**) varie significativement entre le hêtre et le chêne (test t ; 58 d.d.l. ; *) et presque significativement entre le pin et le chêne (test t ; 60 d.d.l. ; (*)). Nous allons donc tester si l'effet essence de nos modèles est modifié lorsque la surface terrière dans un rayon de 5 m autour de chaque arbre est prise en compte comme variable.

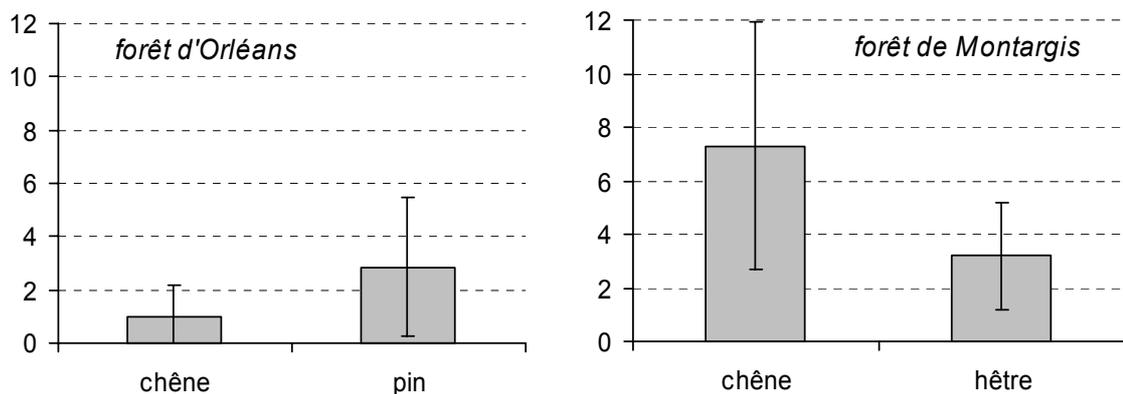


Figure 2.4 : surface terrière moyenne (\pm écart-type) en $m^2 \cdot ha^{-1}$ autour de chaque arbre dans un rayon de 5 m (arbres, arbustes et arbrisseaux de diamètre supérieur à 2,5 cm).

3.1. Eclaircissement

En forêt de Montargis, il n'y a pas de différences d'éclaircissement significatives entre le chêne et le hêtre, que l'on s'intéresse à l'éclaircissement moyen des deux placettes indépendamment (**Tableau 2.5**) ou sous chaque essence en considérant la moyenne des mesures en S1 et S2 (**Tableau 2.6**). En forêt d'Orléans, les différences d'éclaircissement entre le chêne et le pin dans la placette S2 sont très faibles et non significatives ; en revanche, dans la placette S1 l'éclaircissement est presque deux fois plus élevé sous pin que sous chêne (**Tableau 2.5**).

Dans le modèle (1.3.bis), qui inclut la surface terrière mesurée dans un rayon de 5 m sous chaque essence, l'effet surface terrière n'est pas significatif ; l'effet essence en forêt de Montargis reste non significatif, et l'effet essence en forêt de Lorris garde le même seuil de significativité mais il devient moins fort (0,73 **).

Il existe une différence significative de l'éclaircissement au sol entre S1 et S2 sous chêne mais pas sous pin en forêt d'Orléans, et sous chêne mais pas sous hêtre en forêt de Montargis (**Tableau 2.5**).

Tableau 2.5 : éclaircissement moyen et effets essence par placette (ratio chêne / pin ou ratio chêne / hêtre selon la forêt) et placette par essence (ratio S1 / S2) sur l'éclaircissement relatif à 1,50 m du sol.

Modèle		Forêt d'Orléans	Forêt de Montargis
(1.1) et (1.2)	valeur moyenne :	19,81	2,90
(1.1)	effet essence :	ratio chêne / pin	ratio chêne / hêtre
	<i>en S1</i>	0,52 ***	1,07 ns
	<i>en S2</i>	0,85 ns	0,87 ns
(1.2)	effet placette :	ratio S1 / S2	ratio S1 / S2
	<i>sous chêne</i>	0,71 *	0,91 ns
	<i>sous pin ou hêtre</i>	1,16 ns	0,74 *

Tableau 2.6 : valeur moyenne de l'éclaircissement relatif et effet essence (ratio chêne / pin ou ratio chêne / hêtre selon la forêt) sur l'éclaircissement à 1,50 m du sol.

Modèle		Forêt d'Orléans	Forêt de Montargis
(1.3)	effet essence :	ratio chêne / pin	ratio chêne / hêtre
	<i>en S1+S2</i>	0,69 *	0,94 ns

3.2. Humidité du sol

La teneur en eau du sol est très liée à la période de mesure : il y a 2 à 3 fois moins d'eau dans le sol sous les arbres des paires au mois d'août qu'au début du mois de juin (**Tableau 2.7**). Dans chacune de ces périodes, la teneur en eau augmente très légèrement avec les précipitations des jours passés (effet "pluviosité"). La teneur en eau dans la placette S1 est plus faible que dans la placette S2 sous le chêne et sous le pin en forêt d'Orléans ; cette différence est moins marquée et moins souvent significative sous le chêne et sous le hêtre en forêt de Montargis (**Tableau 2.7**). En revanche, l'identité de l'essence a très peu d'effets. Pendant les trois premières périodes, aucune différence significative n'apparaît entre les essences, que ce soit en forêt d'Orléans ou de Montargis ; au cours de la période 4 (fin août), lorsque les deux placettes S1 et S2 ne sont pas distinguées la teneur en eau est significativement plus élevée sous hêtre que sous chêne (ratio chêne / hêtre = 0,88 **), et il n'y a pas de différence entre chêne et pin. Si l'effet essence est étudié indépendamment pour chaque placette, la teneur en eau est faiblement et presque significativement ($p = 0,089$) plus élevée sous chêne que sous pin dans la placette S2 en forêt d'Orléans, et la différence entre chêne et hêtre est valable à la fois en S1 et en S2. Cependant, l'amplitude de cette différence entre chêne et hêtre n'est pas très marquée : le ratio chêne/hêtre est de 0,87 en S1 et 0,89 en S2.

Tableau 2.7 : valeur moyenne de la teneur en eau du sol par période et effets de la pluviosité (facteur multiplicatif), de la placette (ratio S1 / S2) et de l'essence (ratio chêne / pin ou chêne / hêtre) sur la teneur en eau du sol (%) – modèles (2.1) et (2.2).

Modèle		Forêt d'Orléans	Forêt de Montargis
(2.1) et (2.2) valeur moyenne :			
	<i>période 1</i>	18,70	10,42
	2	9,79	4,85
	3	8,82	3,92
	4	6,87	4,79
effet pluviosité (facteur) :		1,04 ***	1,03 ***
(2.1)	effet essence :	ratio chêne / pin	ratio chêne / hêtre
	<i>en S1</i> <i>période 1</i>	1,03 ns	0,96 ns
	2	1,05 ns	0,95 ns
	3	1,02 ns	1,01 ns
	4	1,00 ns	0,87 **
	<i>en S2</i> <i>période 1</i>	1,06 ns	0,98 ns
	2	1,08 ns	0,95 ns
	3	0,98 ns	0,93 ns
	4	1,09 (*)	0,89 *
(2.2)	effet placette :	ratio S1 / S2	ratio S1 / S2
	<i>sous chêne</i> <i>période 1</i>	0,87 **	0,88 **
	2	0,85 **	0,96 ns
	3	0,85 **	0,98 ns
	4	0,83 ***	0,91 (*)
	<i>sous pin ou hêtre</i> <i>période 1</i>	0,90 *	0,90 *
	2	0,88 *	0,97 ns
	3	0,82 ***	0,91 *
	4	0,91 (*)	0,94 ns

Dans le modèle (2.1.bis), la surface terrière autour de chaque arbre est ajoutée comme covariable par rapport au modèle (2.1). En forêt d'Orléans, l'effet essence qui semblait apparaître entre le pin et le chêne en période 4 disparaît ; la surface terrière a un effet négatif (0,054 **). En forêt de Montargis, la surface terrière n'a pas d'effet significatif sur la teneur en eau du sol, et les effets essence restent inchangés.

Si l'on ne distingue pas les placettes S1 et S2 – modèle (2.3) –, le seul effet essence est l'effet chêne/hêtre en période 4 (0,88 **).

3.3. Flore

3.3.1. Valeurs indicatrices (L et F)

La valeur indicatrice moyenne "Lumière" de la flore en forêt de Lorris est de l'ordre de 6, ce qui correspond à une flore semi-héliophile ou héliophile ; en forêt de Montargis, cette valeur est de l'ordre de 4,2, ce qui correspond à une flore plutôt sciaphile (**Tableau 2.8**). Nous allons donc étudier des effets essences sur des cortèges floristiques nettement différents selon la forêt. Par contre, la valeur indicatrice moyenne "humidité du sol" est proche de 5 dans les deux forêts (**Tableau 2.10**).

La valeur indicatrice "Lumière" pondérée est plus faible sous chêne que sous pin ($-0,29^*$, **tableau 2.9**) et la valeur indicatrice "humidité du sol" est légèrement plus faible sous hêtre que sous chêne ($-0,06^*$, **tableau 2.11**). Il n'y a pas d'autres différences significatives de valeurs indicatrices entre les essences si on ne distingue pas S1 et S2.

Lorsque l'on s'intéresse à l'effet essence indépendamment pour les placettes S1 et S2, il apparaît que la différence de valeur indicatrice "Lumière" pondérée entre chêne et pin (valeur plus élevée sous pin) est plus marquée en S1 ($-0,41^{**}$) qu'en S2 ($-0,28^*$, **tableau 2.8**). Une différence de la valeur indicatrice non pondérée apparaît aussi en S1. La différence de valeur indicatrice "humidité du sol" n'est valable qu'en S2 (avec la même amplitude qu'en S1+S2), mais est à peine significative (**Tableau 2.10**).

L'ajout dans le modèle d'une variable surface terrière (calculée pour chaque arbre de la paire, dans un rayon de 5 m – modèle 3.1.bis) ne change pas du tout l'amplitude et la significativité des effets essence sur les valeurs indicatrices, bien que cet effet surface terrière soit significatif pour les valeurs indicatrices de l'éclairement (modèle non présenté).

Tableau 2.8 : valeur indicatrice moyenne et effets essence par placette (différence chêne–pin ou chêne–hêtre) – modèle (3.1) – et placette par essence (différence S1–S2) – modèle (3.2) – sur les valeurs indicatrices moyennes "éclairement" simple (mL) et pondérée (m'L).

Modèle	Forêt d'Orléans		Forêt de Montargis	
	mL	m'L	mL	m'L
(3.1) et (3.2) valeur moyenne	5,96	6,16	4,37	4,17
(3.1) effet essence :	différence chêne–pin		différence chêne–hêtre	
<i>en S1</i>	-0,52 ***	-0,41 **	0,12 ns	0,13 ns
<i>en S2</i>	-0,13 ns	-0,28 *	-0,08 ns	-0,14 ns
(3.2) effet placette :	différence S1–S2		différence S1–S2	
<i>sous chêne</i>	-0,34 *	-0,27 *	0,06 ns	0,11 ns
<i>sous pin ou hêtre</i>	0,04 ns	0,14 ns	-0,14 ns	-0,16 ns

Tableau 2.9 : effets essence (différence chêne–pin ou chêne–hêtre) – modèle 3.3 – sur les valeurs indicatrices moyennes "éclairage" simple (mL) et pondérée (m'L).

Modèle		Forêt d'Orléans		Forêt de Montargis	
		mL	m'L	mL	m'L
(3.3)	effet essence :	différence chêne–pin		différence chêne–hêtre	
	<i>en S1+S2</i>	–0,12 ns	–0,29 *	–0,06 ns	–0,04 ns

Tableau 2.10 : valeur indicatrice moyenne et effets essence par placette (différence chêne–pin ou chêne–hêtre) – modèle (3.1) – et placette par essence (différence S1–S2) – modèle (3.2) – sur les valeurs indicatrices moyennes "humidité du sol" simple (mF) et pondérée (m'F).

Modèle		Forêt d'Orléans		Forêt de Montargis	
		mF	m'F	mF	m'F
(3.1) et (3.2)	valeur moyenne	5,12	5,02	4,93	4,96
(3.1)	effet essence :	différence chêne–pin		différence chêne–hêtre	
	<i>en S1</i>	–0,11 ns	–0,07 ns	0,00 ns	0,01 ns
	<i>en S2</i>	–0,04 ns	0,06 ns	0,06 (*)	0,05 (*)
(3.2)	effet placette :	différence chêne–pin		différence chêne–hêtre	
	<i>sous chêne</i>	–0,20 ns	–0,08 ns	–0,04 ns	–0,02 ns
	<i>sous pin ou hêtre</i>	–0,12 ns	–0,05 ns	0,02 ns	0,02 ns

Tableau 2.11 : effets essence (différence chêne–pin ou chêne–hêtre) – modèle 3.3 – sur les valeurs indicatrices moyennes "humidité du sol" simple (mF) et pondérée (m'F).

Modèle		Forêt d'Orléans		Forêt de Montargis	
		mF	m'F	mF	m'F
(3.3)	effet essence :	différence chêne–pin		différence chêne–hêtre	
	<i>en S1+S2</i>	0,17 ns	–0,09 ns	0,06 *	0,04 ns

3.3.2. *Richesse spécifique des groupes écologiques*

En forêt d'Orléans, nos placettes semblent abriter plus de bryophytes qu'en forêt de Montargis ; les herbacées semblent aussi y être un peu plus riches, mais par contre les espèces ligneuses semblent plus nombreuses en forêt de Montargis (**Tableau 2.12**). Les placettes S1 semblent plus riches en bryophytes que les placettes S2, mais moins riches en espèces herbacées

et ligneuses ; cependant, cette comparaison est faussée par la surface des placettes (10 m² pour S1, tronc compris, et 15 m² pour S2). Nous allons donc par la suite nous intéresser seulement aux différences de richesse spécifique entre essences, au sein de chaque placette S1 et S2 ou dans les deux placettes regroupées, mais pas aux différences entre placettes.

Tableau 2.12 : richesse spécifique moyenne par essence de chaque forme biologique.

forme biologique	forêt d'Orléans			forêt de Montargis		
	S1	S2	S1+S2	S1	S2	S1+S2
Bryophytes	3,60	3,52	4,74	2,12	1,45	2,94
Herbacées	1,88	2,25	2,40	1,37	1,85	2,21
Ligneuses	3,17	3,76	4,46	4,16	5,10	5,52

Si l'on s'intéresse à la richesse par forme biologique – bryophytes, herbacées et ligneuses –, il n'y a aucun effet significatif de l'essence sur la richesse de ces groupes (**Tableau 2.13**), que ce soit pour la comparaison chêne/pin ou chêne/hêtre, et que l'on considère les placettes S1 et S2 indépendamment ou non.

La surface terrière ajoutée en covariable (modèle 4.1.bis) n'a pas d'effet significatif, excepté en S1 sur les herbacées et peut-être sur les bryophytes ; ces effets sont de faible amplitude (0,95 sur les herbacées), et les effets de l'essence demeurent non significatifs (**Tableau 2.13**).

Tableau 2.13 : variations de la richesse spécifique de la flore selon l'essence d'arbre par forme biologique et par placette – sur S1 puis sur S2, modèle (4.1) – ou par forme biologique – sur S1+S2, modèle (4.2) –.

forme biologique	forêt d'Orléans ratio chêne/pin			forêt de Montargis ratio chêne/hêtre		
	en S1	en S2	en S1+S2	en S1	en S2	en S1+S2
Bryophytes	0,97 ns	0,83 ns	0,84 ns	1,18 ns	0,96 ns	1,03 ns
Herbacées	1,25 ns	1,12 ns	1,16 ns	0,96 ns	0,79 ns	0,79 ns
Ligneuses	1,19 ns	0,92 ns	1,03 ns	0,94 ns	0,97 ns	0,95 ns

3.3.2.1. Caractère héliophile

Des effets de l'essence apparaissent en forêt d'Orléans si l'on distingue les espèces par groupes selon leur caractère héliophile (**Tableau 2.14**) : les bryophytes héliophiles sont très significativement et fortement plus nombreuses sous pin que sous chêne, à la fois en placette S1 et en placette S2 (mais ce groupes n'est représenté que par 2 espèces) ; les bryophytes semi-héliophiles sont significativement plus nombreuses sous chêne que sous pin en S1 ; les herbacées semi-héliophiles et les ligneuses semi-héliophiles semblent aussi plus nombreuses sous chêne que sous pin (effet à peine significatif). En revanche, en forêt de Montargis, il n'existe aucune différence significative de la richesse de ces groupes entre le chêne et le hêtre.

Lorsque la surface terrière autour de chacun des deux arbres est ajoutée en covariable (modèle 4.1.bis), son effet n'est significatif que sur les bryophytes héliophiles, mais de faible amplitude (1,05 (*) en S1 et 1,06 * en S2) ; les effets essence sur la flore en forêt de Lorris sont alors quasiment inchangés, et il n'y a toujours aucun effet significatif en forêt de Montargis.

Tableau 2.14 : variations de la richesse spécifique de la flore selon l'essence d'arbre (ratio chêne/pin ou chêne/hêtre) par groupe d'espèces selon leur caractère héliophile et par placette – sur S1 puis sur S2, modèle (4.1) – ou par groupe d'espèces selon leur caractère héliophile – sur S1+S2, modèle (4.2) –. Valeur en italique : nombre d'espèces par groupe et par forêt.

forme biologique	groupe écologique	forêt d'Orléans ratio chêne/pin				forêt de Montargis ratio chêne/hêtre			
		<i>en S1</i>	<i>en S2</i>	<i>en S1+S2</i>		<i>en S1</i>	<i>en S2</i>	<i>en S1+S2</i>	
Bryophytes	héliophiles	0,17 ***	0,22 **	0,29 **	2	-	-	-	-
	semi-hélio.	1,45 *	1,11 ns	1,09 ns	10	1,08 ns	1,03 ns	1,00 ns	9
	sciaphiles	1,04 ns	1,00 ns	1,00 ns	3	1,46 ns	0,67 ns	1,11 ns	5
Herbacées	héliophiles	1,07 ns	1,02 ns	1,00 ns	13	0,73 ns	0,68 ns	0,67 ns	12
	semi-hélio.	2,00 (*)	1,67 ns	1,92 (*)	7	1,13 ns	0,79 ns	0,82 ns	14
	sciaphiles	-	-	-	-	0,94 ns	0,92 ns	0,92 ns	13
Ligneuses	héliophiles	0,98 ns	0,79 ns	0,87 ns	15	0,97 ns	0,95 ns	0,96 ns	12
	semi-hélio.	1,78 (*)	1,20 ns	1,46 ns	5	0,72 ns	0,84 ns	0,83 ns	7
	sciaphiles	-	-	-	-	0,92 ns	0,93 ns	0,97 ns	1

3.3.2.2. Caractère hygrophile

Avec les espèces classées selon leur caractère hygrophile, il y a toujours une forte différence entre le chêne et le pin pour les bryophytes en forêt d'Orléans : il y a nettement plus de bryophytes hydroclines et nettement moins de bryophytes mésophiles sous chêne que sous pin ; les herbacées ne répondent pas significativement à l'essence ; les ligneuses mésophiles sont significativement plus abondantes sous chêne que sous pin dans la placette S1 (**Tableau 2.15**). En forêt de Montargis, il n'y a pas d'effet essence significatif, à l'exception des bryophytes hydroclines qui semblent plus nombreuses sous chêne que sous hêtre (**Tableau 2.15**). Cette tendance disparaît si l'on ajoute la surface terrière autour de chaque arbre en covariable (modèle

4.1.bis), bien que cette surface terrière n'ait pas d'effet nettement significatif ($p < 0,05$) ; les différences entre chêne et pin restent quasiment inchangées (modèle non présenté).

Tableau 2.15 : variations de la richesse spécifique de la flore selon l'essence d'arbre (ratio chêne/pin ou chêne/hêtre) par groupe d'espèces selon leur caractère hygrophile et par placette – sur S1 puis sur S2, modèle (4.1) – ou par groupe d'espèces selon leur caractère hygrophile – sur S1+S2, modèle (4.2) –. Valeur en italique : nombre d'espèces par groupe et par forêt.

forme biologique	groupe écologique	forêt d'Orléans ratio chêne/pin				forêt de Montargis ratio chêne/hêtre			
		<i>en S1</i>	<i>en S2</i>	<i>en S1+S2</i>		<i>en S1</i>	<i>en S2</i>	<i>en S1+S2</i>	
Bryophytes	hygroclines	2,36 ***	1,68 *	1,65 *	<i>7</i>	1,51 (*)	0,96 ns	1,17 ns	<i>8</i>
	mésophiles	0,59 **	0,60 **	0,61 **	<i>8</i>	0,79 ns	0,96 ns	0,84 ns	<i>8</i>
Herbacées	mésophiles	1,88 ns	1,66 ns	1,90 ns	<i>9</i>	1,05 ns	0,80 ns	0,79 ns	<i>26</i>
	xérophiles	2,49 ns	0,71 ns	0,75 ns	<i>3</i>	-	-	-	<i>-</i>
Ligneuses	hygroclines	1,43 ns	0,72 ns	0,88 ns	<i>4</i>	0,67 ns	0,87 ns	0,85 ns	<i>5</i>
	mésophiles	2,00 **	1,24 ns	1,50 (*)	<i>11</i>	0,87 ns	0,90 ns	0,91 ns	<i>12</i>

3.3.2.3. Caractère forestier

Lorsque les espèces sont distinguées selon leur caractère forestier, aucun groupe d'espèces ne répond à l'essence en forêt de Montargis ; en forêt de Lorraine, seules quelques ligneuses y répondent : les ligneuses péri-forestières sont plus nombreuses sous pin que sous chêne dans la placette S2, et les ligneuses forestières tendent à être moins nombreuses sous pin que sous chêne dans la placette S1 (**Tableau 2.16**).

La surface terrière autour de chaque arbre a, avec cette classification, des effets significatifs mais de très faible amplitude sur la richesse de plusieurs groupes en forêt de Montargis (aucun effet en forêt d'Orléans) ; néanmoins, les deux effets essence significatifs ou presque significatifs restent inchangés (modèle non présenté).

Tableau 2.16 : variations de la richesse spécifique de la flore selon l'essence d'arbre (ratio chêne/pin ou chêne/hêtre) par groupe d'espèces selon leur caractère forestier et par placette – sur S1 puis sur S2, modèle (4.1) – ou par groupe d'espèces selon leur caractère forestier – sur S1+S2, modèle (4.2) –. Valeur en italique : nombre d'espèces par groupe et par forêt.

forme biologique	groupe écologique	forêt d'Orléans ratio chêne/pin				forêt de Montargis ratio chêne/hêtre			
		<i>en S1</i>	<i>en S2</i>	<i>en S1+S2</i>		<i>en S1</i>	<i>en S2</i>	<i>en S1+S2</i>	
Bryophytes	forestières	1,01 ns	0,87 ns	0,88 ns	<i>17</i>	1,18 ns	0,98 ns	1,04 ns	<i>18</i>
	forestières	-	-	-	<i>-</i>	0,88 ns	0,80 ns	0,76 ns	<i>16</i>
Herbacées	péri-forest.	1,28 ns	1,24 ns	0,97 ns	<i>9</i>	1,33 ns	0,84 ns	0,73 ns	<i>14</i>
	non forest.	1,20 ns	1,00 ns	1,34 ns	<i>12</i>	0,71 ns	0,71 ns	0,93 ns	<i>11</i>
Ligneuses	forestières	1,32 (*)	1,11 ns	1,13 ns	<i>10</i>	0,92 ns	0,96 ns	0,94 ns	<i>13</i>
	péri-forest.	0,90 ns	0,61 *	0,85 ns	<i>12</i>	1,06 ns	1,04 ns	1,00 ns	<i>9</i>

4. DISCUSSION

4.1. Variations des niveaux de ressources entre essences

4.1.1. Éclairément

Conformément à notre hypothèse, l'éclairément sous pin est nettement plus élevé que l'éclairément sous chêne. Mais cela n'est vrai qu'à 0,75 m du tronc (S1), pas à 2,30 m (S2). Le chêne présente en effet une placette S1 plus sombre que sa placette S2 et que la placette S1 du pin. La couronne large et épaisse du chêne explique sans doute cet assombrissement à proximité de son tronc, alors que la base du pin (S1) reste aussi lumineuse que sa placette S2 et que la placette S2 sous le chêne ; à l'inverse du chêne, le pin a une couronne étroite et aérée, qui intercepte donc beaucoup moins de lumière en S1 que le chêne.

Contrairement à notre hypothèse, nous n'avons pas mesuré d'éclairément plus fort sous chêne que sous hêtre. Le hêtre est connu pour former des peuplements à couvert plus denses que le chêne et laissant donc moins passer de lumière (*e.g.* Härdtle *et al.* 2003) ; nous n'observons pas cela à l'échelle de l'arbre.

L'éclairément au sol en forêt ne dépend pas que de l'arbre au dessus du point de mesure ; il est fortement influencé par le couvert aux alentours. Les différences d'éclairément entre peuplements de hêtre et de chêne mentionnées par Härdtle *et al.* (2003) s'expliquent en partie par des différences d'agencement des arbres les uns par rapport aux autres. Cet agencement a un effet sur le pourcentage de couvert de la strate arborée, facteur important de l'éclairément au sol, en plus d'éventuelles différences de transmittance de lumière entre les houppiers individuels de ces deux essences. Comme la morphologie du houppier de hêtre est relativement semblable à celle du chêne sessile (houppier massif d'essence arborescente feuillue), il n'est finalement pas très surprenant qu'il n'existe pas de différence d'éclairément entre ces deux essences à l'échelle de leur houppier, mais qu'il puisse exister des différences au niveau du peuplement, si les hêtres présentent un couvert continu et les chênes une strate arborée ajourée par exemple. Néanmoins, il y a peu d'études à l'échelle du peuplement qui ont étudié les différences d'éclairément entre hêtre et chêne ; les peuplements de hêtre sont souvent supposés laisser passer moins de lumière, mais parfois il n'y aurait pas de différence significative (P. Balandier, *comm. pers.*).

Nos résultats d'effet essence sur l'éclairément sont basés sur seulement 15 paires d'arbres dans chaque forêt ; ils auraient été plus robustes et peut-être différents si les mesures de lumière avaient été conduites sur l'ensemble des 30 paires d'arbres de chaque forêt. Aussi, nous n'avons mesuré la lumière qu'en un point de chaque placette au sud du tronc, ce qui n'est pas forcément représentatif de l'éclairément sur l'ensemble de la surface des placettes. Néanmoins, nous supposons dans la suite de la discussion que l'éclairément relatif entre essences mesuré au sud

du tronc est représentatif de l'éclairement relatif entre essences pour toute la surface de la placette S1 et toute la surface de la placette S2.

4.1.2. *Humidité du sol*

Nous prédisions une absence de différence de teneur en eau du sol entre pin et chêne – du fait que ces genres ont des quantités d'eau d'égouttement et d'écoulement qui ne diffèrent pas significativement (chapitre 1, 2nd article) : cette hypothèse d'absence de différence est vérifiée (sans que l'on puisse dire s'il s'agit de quantités semblables d'eau arrivant au sol, d'eau transpirée ou une balance entre les deux).

Nous prédisions une teneur en eau plus élevée sous hêtre que sous chêne en S1 – du fait des forts écoulements d'eau le long du tronc d'essences à tronc lisse telles que le hêtre (chapitre 1, 2nd article) – et pas de différence en S2 : ces hypothèses ne sont pas complètement vérifiées. Nous observons une teneur en eau plus forte sous hêtre que sous chêne seulement en fin de saison (4^{ème} période), et à la fois en S1 et S2. Cette contradiction partielle entre nos hypothèses et nos résultats est certainement due à la nature des résultats sur lesquels sont basées nos hypothèses : nous avons mesuré une *teneur en eau du sol* sous le *houppier d'arbres voisins*, alors que nous nous sommes basés sur des données bibliographiques de *quantités d'eau arrivant au sol*, à l'échelle du *peuplement* pour bâtir nos hypothèses (chapitre 1, 2nd article) :

(1) nous avons basé nos hypothèses sur des différences de *quantité d'eau arrivant au sol*, alors que la teneur en eau du sol résulte de la différence entre deux grandeurs : eau arrivant au sol – eau évapotranspirée ; s'il existe des différences de quantités d'eau arrivant au sol entre deux essences, l'effet sur la teneur en eau du sol peut être nul ou inverse suite à des capacités d'évapotranspiration différentes des essences (Bladon *et al.* 2006, Ewers *et al.* 2002). Mais dans le cas du hêtre et du chêne, aucune étude ne montre des différences d'évaporation entre ces essences à densité de feuillage et alimentation en eau contrôlées ;

(2) les quantités d'eau d'égouttement analysées dans cet article bibliographique sont des mesures effectuées au niveau du peuplement, et donc à la fois sous les houppiers et au niveau de zones sans couvert ; les valeurs mesurées dépendent donc de la densité du peuplement. A l'échelle de deux arbres voisins, les quantités d'eau arrivant au sol dépendent de la morphologie du houppier (et aussi de la densité du peuplement autour de chaque arbre, mais nous l'avons fixée).

En fin de saison, où les sols étaient les plus secs, nous avons observé une plus forte teneur en eau du sol sous hêtre que sous chêne. Si cette différence n'était pas due à des différences de quantités d'eau arrivant au sol, elle pourrait être attribuée à une plus forte absorption de l'eau par le chêne. Pourtant, le hêtre a une biomasse de racines fines beaucoup plus forte que le chêne lorsqu'ils sont en peuplements mélangés (Leuschner *et al.* 2001), ce qui pourrait nous laisser supposer qu'il a une plus grande capacité à absorber l'eau du sol sous son houppier. Mais ces différences de biomasse des racines fines n'existent peut-être pas sur nos placettes et la biomasse des racines fines n'est pas forcément corrélée à la capacité d'absorption.

La base des troncs était presque toujours plus sèche (moins d'eau dans le sol en S1 qu'en S2) pour toutes les essences étudiées. Nous nous attendions à trouver des quantités d'eau plus importantes en S1 qu'en S2 sous hêtre à cause de ses forts écoulements le long du tronc, mais nous observons l'inverse. Cependant, ces eaux d'écoulement s'infiltrèrent le long des racines et sont rapidement absorbées (Johnson et Lehmann 2006) ; de plus, leur éventuel effet sur la teneur en eau du sol pourrait exister à proximité immédiate du tronc (à quelques dizaines de centimètres) mais pas forcément sur toute la placette S1 (qui s'étend jusqu'à plus d'un mètre du tronc). Il est donc probable que les eaux d'écoulement le long du tronc de hêtre n'induisent pas de différence d'humidité du sol entre S1 et S2 ; les différences observées entre ces deux placettes pour toutes les essences pourraient s'expliquer par une répartition des eaux d'égouttement et/ou une absorption racinaire différente(s) selon la distance au tronc : les quantités d'eau d'égouttement seraient plus faibles et/ou l'absorption de l'eau par les arbres serait plus forte à proximité du tronc. Nous n'avons pas trouvé d'études publiées pour étayer ces hypothèses.

4.2. Variations de composition et de richesse floristique entre essences

Les différences abiotiques observées ne suivaient pas tout à fait nos hypothèses nos hypothèses initiales ; nous allons donc redéfinir les hypothèses concernant les différences floristiques, sur la base des différences abiotiques non plus supposées mais observées.

Nous avons mesuré une différence d'éclairement uniquement entre pin et chêne en S1 (pin > chêne). Nous avons mesuré une différence de teneur en eau du sol uniquement entre hêtre et chêne (hêtre > chêne), tard dans la saison ; la teneur en eau est fortement influencée par la période de l'année, un peu par les quantités de précipitations des jours passés, mais les différences entre essences sont quasiment nulles : nous avons seulement observé une teneur en eau plus élevée sous hêtre que sous chêne en fin de saison (entre le 16 et le 21 août). Comme la majorité des espèces de la flore ont terminé leur cycle annuel en fin de saison, nous supposons que cette différence de teneur en eau en période 4 n'a pas d'effets sur la composition et la richesse de la flore (bien que les ligneux puissent croître très tard dans la saison). Nos hypothèses concernant les effets de l'essence sur la flore sont donc redéfinies ainsi :

(3) Il existe quelques différences de valeur indicatrice de la flore selon l'essence d'arbre (hypothèses basées sur les différences abiotiques observées) :

3.1 mL et m'L : pin > chêne en S1 ; pin = chêne en S2 ; hêtre = chêne

3.2 mF et m'F : pin = chêne ; hêtre = chêne

(4) Il existe quelques différences de richesse de la flore selon l'essence d'arbre (hypothèses basées sur les différences abiotiques observées) :

4.1 en fonction du caractère héliophile des espèces :

4.1.1 espèces sciaphiles : pin < chêne en S1 ; pin = chêne en S2 ; hêtre = chêne

4.1.2 espèces héliophiles : pin > chêne en S1 ; pin = chêne en S2 ; hêtre = chêne

4.2 en fonction du caractère hygrophile de la flore :

4.2.1 espèces hygroclynes : pin = chêne ; hêtre = chêne

4.2.2 espèces xérophiles : pin = chêne ; hêtre = chêne

4.2.1. Valeurs indicatrices de la flore

Les fortes différences de lumière entre pin et chêne en S1 sont concordantes avec les différences de valeurs indicatrices "éclairage", et donc avec nos hypothèses (**Tableau 2.17**) de plus grande héliophilie de la flore sous pin. La valeur indicatrice "éclairage" pondérée est également plus forte sous pin que sous chêne en S2 ; ceci n'était pas prévu par nos hypothèses, mais ce n'est pas très surprenant car l'éclairage moyen sous S1+S2 est de toute façon plus élevé sous pin que sous chêne.

La différence de valeur indicatrice "humidité du sol" entre chêne et hêtre sur S1+S2 n'était pas prévue par nos hypothèses – et elle va dans le sens opposé aux différences de teneur en eau du sol observées en fin de saison – (**Tableau 2.17**). Si la flore reflète bien les caractéristiques écologiques du sol (Bergès *et al.* 2006), alors la teneur en eau du sol serait plus élevée sous chêne que sous hêtre. Cependant cette différence est de très faible amplitude (0,06 *), comme la différence de teneur en eau du sol en période 4.

Il n'y a pas de différence ni d'éclairage ni de valeur indicatrice "éclairage" entre chêne et hêtre ; il n'y a pas non plus de différence ni de teneur en eau du sol ni de valeur indicatrice "humidité du sol" entre chêne et pin (**Tableau 2.17**).

Tableau 2.17 : bilan des effets significatifs ($p < 0,05$) de l'essence sur l'éclairage et les valeurs indicatrices "éclairage", et sur la teneur en eau du sol et les valeurs indicatrices "humidité du sol".

	<i>Forêt d'Orléans</i>			<i>Forêt de Montargis</i>		
	chêne–pin			chêne–hêtre		
	S1	S2	S1+S2	S1	S2	S1+S2
Lumière	–		–			
mL	–					
m'L	–	–	–			
Eau du sol (périodes 1 à 3)						
mF						+
m'F						

4.2.2. Richesse spécifique des groupes écologiques

La richesse des trois formes biologiques (bryophytes, herbacées et ligneuses) ne varie pas entre essences. Pourtant, à l'échelle du peuplement, les chênes (*Quercus robur* L. ou *Q. petraea*

(Matt.) Liebl.) présentent une flore vasculaire plus riche que les hêtres (*Fagus sylvatica* L.) selon plusieurs auteurs (Brunet *et al.* 1996, Skov 1997) ; nos résultats à l'échelle de l'arbre ne suivent pas les résultats observés dans d'autres régions à l'échelle du peuplement. Par contre, si l'on distingue les espèces de ces trois formes biologiques selon leurs caractéristiques écologiques (héliophilie, hygrophilie et caractère forestier), nous avons relevé quelques différences assez marquées entre essences :

- les variations des groupes de bryophytes entre essences sont nombreuses ;
- la seule variation des groupes d'herbacées concerne les herbacées semi-héliophiles, qui sont deux fois plus nombreuses sous pin que sous chêne ;
- il y a toujours un groupe de ligneuses qui est (presque) significativement plus riche sous chêne que sous pin en S1 (semi-héliophiles, mésophiles ou forestières).
- les différences sont surtout marquées en forêt d'Orléans (chêne-pin) et presque inexistantes en forêt de Montargis (chêne-hêtre) ;
- les différences significatives sont plus nombreuses et plus fortes en S1 qu'en S2.

L'absence de différences en forêt de Montargis peut être attribuée à l'éclairement très bas dans la majorité des parcelles (2,9 % en moyenne ; moins de 2 % dans 20 des 30 paires d'arbres) ; avec si peu de lumière, la plupart des espèces ne peut pas se développer et la richesse reste donc très basse ; il ne peut donc pas y avoir de variations marquées entre essences. Par conséquent il n'est pas surprenant que nos hypothèses d'absence de différence de richesse de la flore entre chêne et hêtre – pour tous les groupes écologiques –, soient toujours vérifiées. Nous ne les commenterons pas plus par la suite.

selon le caractère héliophile

Entre chêne et pin, la différence la plus marquée concerne les bryophytes héliophiles. Outre le fait que ce groupe n'est représenté que par deux espèces, la différence observée est conforme à notre hypothèse. Les bryophytes héliophiles sont également plus représentées en S2, ce que nous n'avions pas prédit. Les bryophytes sciaphiles ne sont pas plus représentées sous chêne que sous pin en S1, contrairement à notre prédiction. Les groupes semi-héliophiles quant à eux ont un comportement qui est celui que nous avons prédit pour les groupes sciaphiles, tendant à être plus riches sous chêne que sous pin en S1. Nous n'avons observé aucune différence de richesse des espèces vasculaires héliophiles entre chêne et pin, ce qui est surprenant. Peut-être que ces espèces ne sont pas sensibles aux mêmes gradients de lumière que les bryophytes : l'éclairement est très élevé à la fois sous chêne et sous pin (20 % de lumière incidente en moyenne) : cela convient probablement aux vasculaires héliophiles, qui peuvent donc se développer équitablement sous les deux essences. A l'inverse, les vasculaires sciaphiles ne s'y développent presque pas car les conditions de lumière sont trop élevées. Ce sont finalement les espèces semi-héliophiles qui se différencient le plus entre les deux essences, probablement parce qu'elles sont défavorisées par l'éclairement relativement élevé sous pin et/ou favorisées par l'éclairement relativement faible sous chêne.

selon le caractère hygrophile

Il existe des différences de richesse de la flore selon le caractère hygrophile des espèces entre chêne et pin, alors que nous n'en prédisions pas sur la base de l'absence de différences de la teneur en eau du sol entre les deux essences. Ce sont encore les bryophytes qui ont une réponse très marquée, à la fois en S1 et S2 : les hygroclines sont plus abondantes sous chêne et les mésophiles plus abondante sous pin. Ce résultat laisse supposer que les conditions sont plutôt hygroclines sous chêne et mésophiles sous pin ; cependant, nous n'avons détecté aucune différence significative de teneur en eau du sol entre ces deux essences (ni de différence de valeur indicatrice "humidité du sol", calculée seulement avec les espèces vasculaires). Comme les bryophytes sont des plantes qui se développent à la surface du sol, sans développer de racine dans les horizons O, elles nous donnent une information sur les conditions hydriques en surface du sol plutôt que dans l'horizon A où se développent les racines de nombreuses espèces vasculaires. Il pourrait donc y avoir des différences d'humidité dans l'horizon L, à la surface de l'horizon O et/ou dans l'air à proximité du sol qui expliquent ces variations de richesse écologique des bryophytes, sans qu'il y ait de différence de la teneur en eau dans les vingt premiers centimètres du sol ; ces caractéristiques physiques pourraient être en partie résumées par le type d'humus du sol.

selon le caractère forestier

Nous n'avons pas d'hypothèses *a priori* pour cette classification, dont les groupes varient très peu en fonction de l'essence (plus de ligneuses péri-forestière sous pin que sous chêne en S2 et plus de ligneuses forestières sous chêne que sous pin en S1). D'après ces résultats, ce n'est pas une classification pertinente pour détecter des variations de richesse écologique entre essences à l'échelle de l'arbre.

Nos données sont très bruitées par l'effet "paire d'arbres". La richesse spécifique totale (bryophytes, herbacées et ligneux) en S1+S2 est très variable d'une paire à l'autre : elle varie de 4 à 37 espèces en forêt de Montargis et de 4 à 23 espèces en forêt d'Orléans. Si l'identité de l'arbre n'est pas un facteur très marqué de la richesse spécifique, la richesse spécifique est par contre très influencée par l'identité de la paire d'arbres, bien qu'on ait contrôlé leurs caractéristiques. Les paires d'arbres étaient différentes du point de vue de la densité du peuplement arboré ; on peut supposer que les caractéristiques du peuplement sont des facteurs de richesse spécifique plus importants que l'identité de l'essence à l'échelle de l'arbre.

4.3. Effets de l'abondance des arbrisseaux (surface terrière à 5 m)

Wallrup *et al.* (2006) ont comparé la richesse de la flore à l'échelle de l'arbre entre des bouleaux (*Betula pendula* Roth ou *B. pubescens* Ehrh.) et des résineux (*Pinus sylvestris* L. et *Picea abies* (L.) Karst.) de diamètres similaires, par paires d'arbres distants d'au maximum 60 m. Contrairement à nous, ils observaient une disparition de l'effet essence sur la richesse floristique lorsque la surface terrière autour de chaque arbre (sur un rayon de 6 m) était prise en compte dans

le modèle. Dans notre étude, la prise en compte de la surface terrière ne modifie pas les effets de l'essence sur l'éclairement, la teneur en eau du sol ou les valeurs indicatrices, et ne modifie pratiquement pas les effets de l'essence sur la richesse des groupes d'espèces, bien que la surface terrière (dans un rayon de 5 m) dépende de l'essence (significativement en forêt de Montargis, presque significativement en forêt d'Orléans). La distance entre les arbres des paires (maximum 18 m dans notre étude), la nature des essences comparées et le contrôle visuel de la surface terrière que nous nous sommes efforcés de faire lors de l'échantillonnage sont probablement les causes indirectes de cette différence d'effet "surface terrière" entre notre étude et celle de Wallrup *et al.* (2006) ; les variations de surface terrière entre essences de nos paires d'arbres sont trop faibles pour être de meilleurs déterminants de la végétation que l'identité des arbres (la gamme de variation de surface terrière dans l'étude de Wallrup *et al.* (2006) n'est pas précisée).

En contrôlant visuellement la présence des arbrisseaux sous chaque arbre des paires (de manière à ce qu'elle soit faible et équitable entre les deux arbres), il est possible que nous ayons faussé notre analyse par rapport à l'organisation moyenne des arbrisseaux sous les arbres en forêt. Par exemple, on peut imaginer que l'abondance des arbrisseaux et du taillis soit systématiquement et très significativement plus forte sous chêne que sous hêtre et sous pin que sous chêne. Les variations de richesse floristiques entre les arbres d'une paire pourraient être plus marquées si l'abondance des arbrisseaux n'avait pas été contrôlée.

4.4. Bilan

4.4.1. *Quelques différences abiotiques et floristiques parfois concordantes*

La différence abiotique la plus marquée est l'éclairement plus fort sous pin que sous chêne en S1 ; elle va de pair avec une valeur indicatrice "éclairement" de la flore vasculaire plus élevée, une plus grande richesse des bryophytes héliophiles et une moins grande richesse des bryophytes semi-héliophiles en S1.

Par contre, le hêtre et le chêne présentaient très peu de différences abiotiques (teneur en eau plus élevée sous hêtre que sous chêne seulement en fin de saison) et avait une flore très semblable entre chaque essence (richesse et valeur indicatrice). La seule différence est une valeur indicatrice "humidité du sol" de la flore vasculaire très légèrement plus élevée sous chêne que sous hêtre : ceci est concordant avec notre hypothèse initiale, selon laquelle la teneur en eau du sol serait plus élevée sous le hêtre que sous le chêne (en S1), mais pas avec les valeurs de teneur en eau mesurées. Comme les différences de teneur en eau du sol n'ont été observées qu'en fin de saison, et comme la différence de valeur indicatrice "humidité du sol" est très faible (0,06), nous pouvons considérer qu'il n'y a pratiquement aucune différence biologiquement significative de teneur en eau ou de composition floristique entre chêne et hêtre d'après notre analyse.

L'effet des niveaux de ressources sur la biodiversité floristique est l'objet de nombreux travaux. Une augmentation du niveau des ressources est considérée comme favorable pour la

biodiversité dans beaucoup de situations (e.g. Stevens et Carson 2002) ; dans notre étude à l'échelle de l'arbre, il apparaît que la quantité de lumière associée à chaque essence est favorable à la diversité de certains groupes, défavorable à d'autres, et sans effet sur la richesse de la majorité des groupes. L'effet positif des quantités de ressources sur la biodiversité n'est donc pas généralisable à la lumière dans notre étude ; il semble seulement valable pour un groupe d'espèces – les bryophytes héliophiles, mais elles sont peu représentées – connues pour avoir un optimum de développement à une forte abondance de la ressource en lumière.

4.4.2. *Une réponse marquée des bryophytes entre chêne et pin*

L'échelle de l'arbre n'est pas pertinente pour la différenciation de la flore entre chêne et hêtre. Aucun groupe floristique n'a de richesse significativement différente entre ces deux essences. En revanche, elle l'est entre chêne et pin, mais surtout en S1 et surtout pour les bryophytes. Outre les éventuels effets des différences abiotiques entre essences discutées ci-dessus, il est possible que les bryophytes se développant en S1 représentent en grande partie des espèces épiphytes qui se sont détachées du tronc et ont continué de se développer au sol (en parallèle de cette étude de la flore au sol, nous nous sommes intéressés aux bryophytes des troncs et il semblait y avoir des similitudes avec les espèces au sol). Dans ce cas, les différences de composition en bryophytes entre essences en S1 seraient en partie le reflet de différences de composition des communautés de bryophytes épiphytes des troncs (Weibull 2001). Aussi, les bryophytes ont des réponses très contrastées à l'essence lorsqu'on les distingue selon leur caractère hygrophile (les hygroclines sont plus riches sous chêne et les mésophiles plus riches sous pin). Comme nous l'avons discuté plus tôt, les bryophytes sont dépendantes des conditions chimiques et hydriques de la surface du sol ; ces différences nous laissent supposer que la surface du sol est plus sèche sous pin que sous hêtre. Nos mesures de l'eau du sol portaient sur les 20 premiers centimètres du sol, litière exclue ; les bryophytes pourraient quant à elles être sensibles à l'humidité de la litière.

4.4.3. *Importance des caractéristiques du peuplement dans l'effet essence*

Les différences de richesse de la flore vasculaire et des niveaux de ressources entre essences de peuplements différents sont souvent beaucoup plus marquées (chapitre 1, 1^{er} article) que les quelques différences que nous avons détectées à l'échelle de l'arbre. Cela doit venir du fait que l'effet essence à l'échelle du peuplement passe par des caractéristiques spécifiques des *peuplements* – caractéristiques qui ne s'observent pas à l'échelle de l'arbre –, et notamment des différences de densité du couvert. Aussi, il est probable que les caractéristiques du peuplement autour de chaque paire d'arbres aient beaucoup d'effet sur la végétation ; par exemple, dans certaines paires d'arbres où le couvert de la strate arborée était de 100 % (M-118-2) ou proche de 100 % (M-064-1), la flore était très pauvre, alors qu'à l'inverse elle était la plus riche dans les peuplements très ouverts (M-187-1). Ceci ajoute du bruit à nos données et doit en partie expliquer que l'on observe peu d'effets essence significatifs sur la richesse des groupes d'espèces.

C'est d'autant plus vrai en forêt de Montargis où nous n'avons relevé aucune bryophyte ou aucune herbacée sur certaines paires d'arbres.

Cependant, l'effet essence en peuplement ne passe pas seulement par des caractéristiques morphologiques des arbres et du peuplement ; les différences floristiques entre peuplements de composition en essences différentes pourraient être attribuées à l'identité et l'abondance des essences si nous étions sûr que les peuplements comparés se développent sur des sols aux caractéristiques identiques (texture, caractéristiques physico-chimiques), ou que ces différences de sol sont uniquement dues à un effet de l'essence (en l'occurrence, des différences d'humus dues à la composition chimique des litières et non à des différences de caractéristiques minérales du sol avant l'établissement du peuplement). Notre dispositif à l'échelle de l'arbre avait *a priori* l'avantage de ne pas être soumis à ces biais stationnels, en comparant des essences se développant sur le même sol ; ce biais est beaucoup plus difficile à éviter si l'on compare des peuplements de composition en essences différentes, qui présentent en plus des sylvicultures souvent différentes.

4.4.4. Perspectives

Beaucoup de différences de richesse floristique sont de forte amplitude mais non significatives : il y a beaucoup de bruit dans notre petit jeu de données (30 données par forêt), ce qui affecte la significativité des résultats. Un échantillonnage plus conséquent aurait peut-être permis de révéler plus de différences significatives. Cependant, trouver d'autres paires d'arbres avec les mêmes caractéristiques (distance, diamètre) dans les forêts étudiées sera difficile, en particulier les paires de chêne-hêtre en forêt de Montargis. Aussi, une prise en compte de ce bruit par une variable fixe numérique telle que la densité du couvert ou la surface terrière totale dans un large rayon autour de la paire d'arbres serait intéressant ; les effets marqués de la densité du peuplement seraient précisément pris en compte et les effets de l'essence ne seraient peut-être pas les mêmes. Enfin, des relevés floristiques plus tôt dans la saison permettraient de cibler les cortèges d'espèces vernalles (nos relevés ont débuté le 31 mai en forêt de Montargis et le 22 juin en forêt d'Orléans). Par exemple, on peut supposer que sous le chêne se développent plus d'espèces vernalles que sous le pin.

Les analyses abiotiques n'ont porté que sur 15 paires d'arbres par forêt, ce qui est très peu. Il serait intéressant de les répéter sur l'ensemble des 30 paires de chaque forêt pour voir s'il existe plus de différences significatives. Aussi, bien que nos mesures de lumière présentent de fortes différences entre essences (en forêt d'Orléans) et une bonne adéquation avec la flore, elles n'ont été réalisées qu'en un seul point des placettes et ne représentent donc pas forcément les conditions de lumière sur l'ensemble de la surface des placettes. Pour cela, il faudrait répéter les mesures dans différentes directions à partir du tronc. Il existe peut-être une hétérogénéité de la lumière selon cette direction ; il serait intéressant de l'étudier. Comme pour la flore, la prise en compte de variables continues décrivant la structure du peuplement environnant de chaque paire d'arbres (couvert total par exemple pour la lumière) serait intéressante pour quantifier précisément les effets relatifs des caractéristiques du peuplement et de l'identité de l'essence des paires d'arbres.

Cela pourrait être très déterminant pour la quantité de lumière qui dépend à la fois de l'éclairement direct à travers le houppier au dessus du capteur et de la quantité de lumière diffuse, dépendante de la densité du peuplement environnant

Enfin, d'autres caractéristiques abiotiques seraient à étudier. En particulier, il est possible que la composition de la litière et l'acidité du sol diffèrent entre essences à l'échelle de l'arbre, et affectent la composition de la flore. Par exemple, Wittig et Neite (1985) ont détecté une plus forte abondance d'espèces acidiphiles sous le houppier des hêtres qu'au-delà. Des analyses pédologiques couplées à une caractérisation de la flore selon l'acidité pourraient être envisagées. Aussi, les différences de composition de la litière pourraient notamment être à l'origine de différences d'humidité à la surface du sol, qui expliqueraient les différences de richesse des bryophytes selon leur caractère hygrophile. Une manière simple de le vérifier serait de mesurer la teneur en eau de la litière sous chaque arbre.

Chapitre 3

Effets de la composition, de la diversité et
de l'abondance des essences sur la diversité floristique
sur un même type de station dans quelques forêts de Brie

1. INTRODUCTION

Les indicateurs de biodiversité basés sur la composition en essences – richesse en essences et pureté de l'essence principale – ont rarement été testés. D'après les travaux publiés, l'effet de la richesse en essences sur la diversité floristique est soit positif (Auclair et Goff 1971, Hicks 1980, Pharo *et al.* 2000, Lenière et Houle 2006) soit non significatif (Helliwell 1978, Humphrey *et al.* 2002). Les études sur l'effet du degré de mélange des essences (deux le plus souvent) montrent soit une absence de réponse significative de la flore (*e.g.* Peterken et Game 1984, Williams *et al.* 1999, Ewald 2000) soit un effet positif de l'abondance relative d'une des deux essences (*e.g.* Lücke et Schmidt 1997) ; seulement une étude a montré une diversité floristique plus élevée en situation de mélange que dans les deux peuplements purs correspondants (Jobidon *et al.* 2004). Ces travaux concernent des mélanges feuillus-résineux en général et très rarement des mélanges entre essences feuillues (Berger et Puettmann 2000), à l'exception des mélanges d'essences feuillues arborées avec des essences de sous-étage, peuplements dans lesquels la diversité floristique est connue pour décroître avec l'abondance du sous-étage (Hicks 1980, Kwiatkowska 1994, Baker et van Lear 1998, Godefroid *et al.* 2005). Quelques-uns de ces travaux ont été conduits en Europe, mais aucun en France. Nous ne savons donc pas en France ce qu'il en est des relations entre richesse ou degré de mélange des peuplements et diversité floristique ; les indicateurs de biodiversité 4.1 (richesse) et 4.1.1 (pureté) ont donc besoin d'y être testés.

Les études portant sur l'effet du degré de mélange entre essences sont souvent biaisées par les caractéristiques stationnelles (*e.g.* Ewald 2000 et cf. chapitre 1, 1^{er} article). Afin de tester rigoureusement l'effet de la composition en essences elle-même, nous avons choisi de mener cette étude en cherchant des peuplements de composition en essences variable mais en minimisant le niveau des variations stationnelles. Pour cela, nous nous sommes intéressés à quatre massifs forestiers de Brie Francilienne. L'échantillonnage a été effectué de manière à cibler des peuplements de composition en essences et de type de gestion variés, avec un contrôle précis du type de station : les placettes étudiées sont spatialement proches, toutes sur des sols limoneux à hydromorphie temporaire, et ont des essences dominantes variables (chêne, charme, tremble, ...) et des modes de gestion variés (futaies, taillis vieillis et taillis sous futaie).

L'objectif principal de notre étude est de vérifier la validité des indicateurs de biodiversité 4.1 et 4.1.1 dans les forêts adultes de Brie ; selon ces indicateurs, la richesse en essences a un effet positif et la pureté de l'essence principale a un effet négatif sur la diversité floristique. Cependant, nous pensons que des variables comme l'identité et/ou l'abondance des essences peuvent aussi avoir un effet marqué sur la flore ; nous allons donc tester plusieurs autres modèles basés sur la composition et l'abondance des peuplements et le comparer entre eux de manière à identifier les meilleurs indicateurs de diversité floristique (4.1, 4.1.1 ou autre). Nous étudierons la qualité relative des modèles ainsi que le sens et l'amplitude des effets essence sur la richesse spécifique pour quelques-uns de ces indicateurs. Comme nous supposons que les effets de la composition en essence ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces de la flore, nous allons distinguer plusieurs groupes d'espèces selon certaines caractéristiques écologiques (héliophilie ou caractère forestier).

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Site d'étude

Cette étude a porté sur 4 forêts de Seine-et-Marne (77) :

- forêt de Ferrières (2 890 ha) ;
- forêt d'Armainvilliers (1 450 ha) ;
- forêt de Crécy (3 000 ha) ;
- forêt de Villefermoy (2 650 ha).

Elles se trouvent dans un rectangle situé entre 48°27' et 48°51' latitude nord, et entre 2°39' et 2°57' longitude ouest (**Figure 3.1**). Elles font partie d'une même région forestière départementale de l'IFN (Inventaire Forestier National) : la Brie Francilienne, qui fait partie de la région forestière nationale de la Brie. Cette région est soumise à un climat sub-océanique à continental avec des précipitations annuelles moyennes de 660 mm, et une température annuelle moyenne de 10.6 °C (Météo France 1996). Les forêts sont situées entre 60 et 200 m d'altitude. Le substratum est composé de calcaires oligocènes (forêts de Ferrières, Armainvilliers et Crécy) ou crétacés (forêt de Villefermoy), couverts d'éléments fins, majoritairement des limons.

Les forêts étudiées sont presque exclusivement composées d'arbres feuillus, principalement des chênes (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. et *Q. robur* L.) et du charme (*Carpinus betulus* L.). Les autres essences peuvent être localement dominantes ou co-dominantes : tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata* Mill.), bouleaux (principalement *Betula pendula* Roth, et aussi *Betula pubescens* Ehrh.), tremble (*Populus tremula* L.), peuplier grisard (*Populus canescens* (Ait.) Sm.) et châtaigner (*Castanea sativa* Mill.).

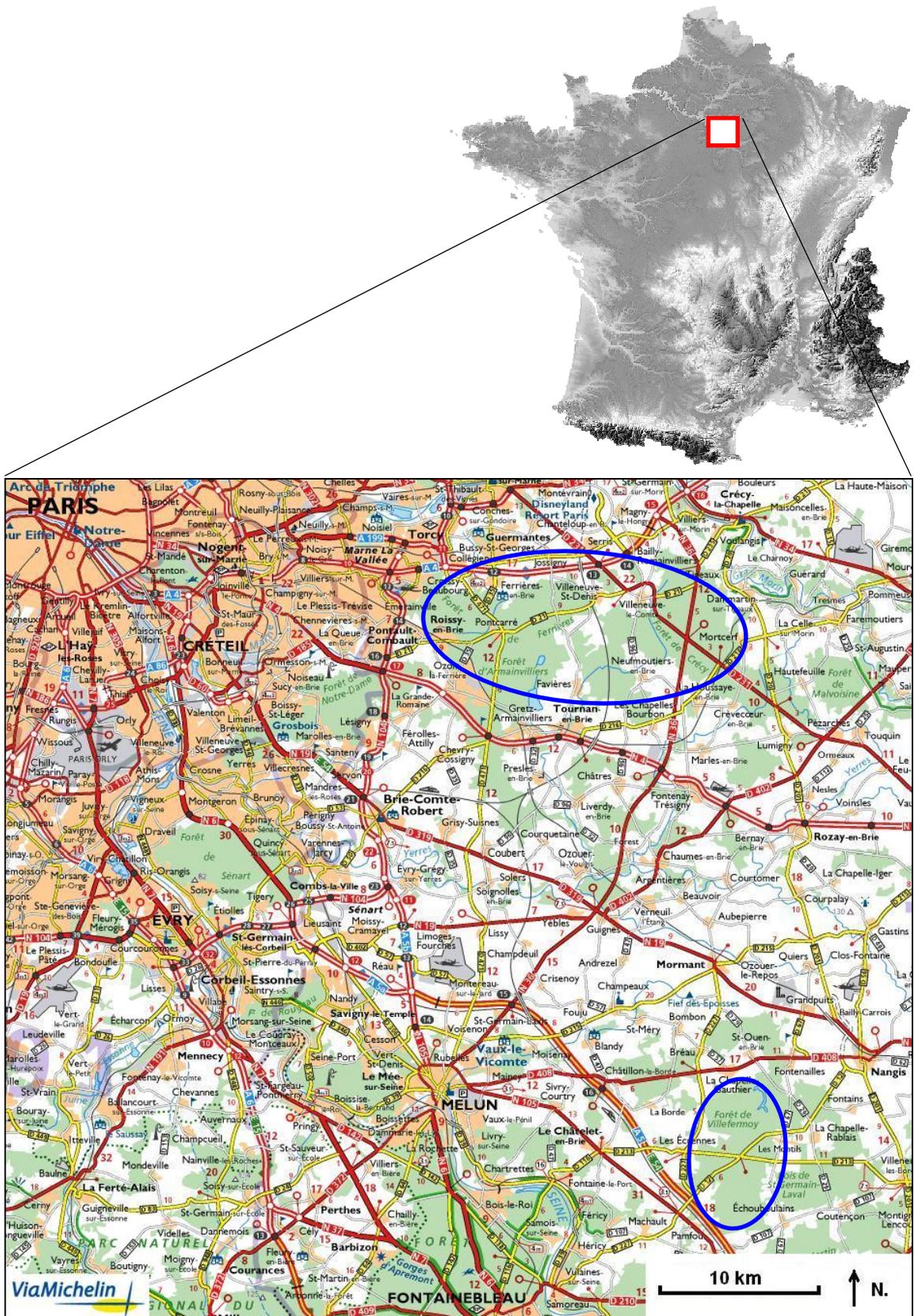


Figure 3.1 : carte des massifs forestiers étudiés : forêts de Ferrières, Armainvilliers et Crécy (en haut) et forêt de Villefermy (en bas).

2.2. Description des placettes

Notre étude porte sur 49 placettes. Le sol y est limoneux, légèrement acide, et subit un engorgement saisonnier. Il s'agit de luvisols dégradés. Les traces d'hydromorphie sont abondantes à partir de 20 cm de profondeur en moyenne ; la couche d'argile apparaît à une profondeur moyenne de 45 cm (minimum 30 et maximum 70 cm).

L'échantillonnage a été effectué de manière à minimiser la variabilité des caractéristiques pédologiques et à maximiser la variabilité de la composition en essences et des types de gestion. Ainsi, notre échantillonnage comprend des futaies, des taillis sous futaie et taillis vieillis dont la composition et le degré de mélange des essences sont variés. Nos placettes correspondent à des peuplements dits "adultes" : les parcelles au stade semis ou fourré ne sont pas prises en compte, ni les parcelles au stade gaulis, ni les anciens taillis sous futaies avec trouées.

Les placettes floristiques sont carrées et couvrent une surface de 400 m^2 ; chacune d'elles est divisée en 4 sous-placettes de 100 m^2 (**Figure 3.2**). L'inventaire floristique a été réalisé sur chacune des quatre sous-placettes à deux échelles : (1) sur les 100 m^2 de la sous-placette, et (2) sur les 4 m^2 du cercle au centre de la sous-placette. L'objectif de cette structure d'échantillonnage était de pouvoir étudier des variations de la réponse selon l'échelle du relevé ; nous n'analyserons pas une éventuelle interaction entre échelle et variables écologiques mais cette échelle sera prise en compte dans notre modèle en tant qu'effet simple.

Les relevés dendrométriques (surface terrière par essence, richesse en essences) ont été effectués dans la zone circulaire de 22 m de rayon (cf. section 2.3.1). Les analyses pédologiques ont été effectuées à partir de 4 prélèvements par placette (au centre de chaque sous-placette).

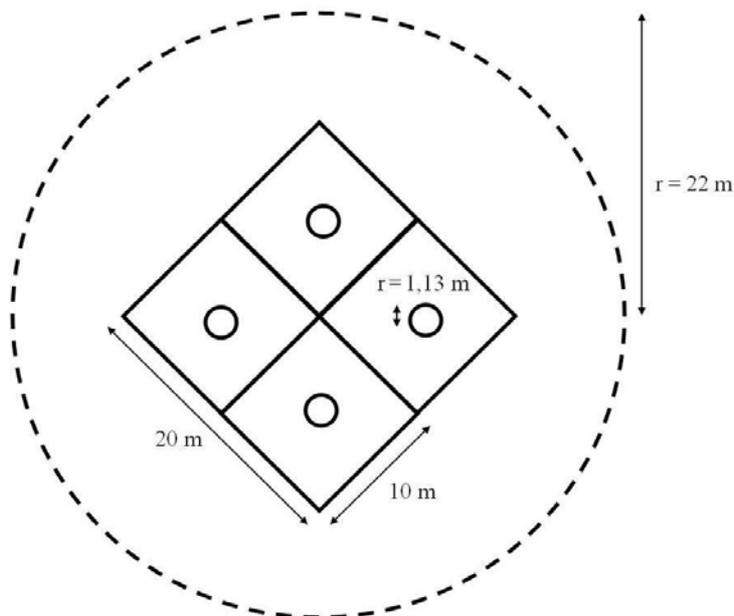


Figure 3.2 : schéma des placettes. Chaque placette de 400 m^2 (carré de 20 m de côté) est composée de 4 sous-placettes de 100 m^2 (carrés de 10 m de côté) ; la flore de chaque sous-placette est inventoriée à deux échelles : sur 100 m^2 et sur 4 m^2 en son centre (cercle de $1,13 \text{ m}$ de rayon). Une zone de 1500 m^2 (cercle de 22 m de rayon) sert aux mesures dendrométriques.

2.3. Collecte des données

Les données sont de trois types : dendrométriques, pédologiques et floristiques. Les relevés dendrométriques ont été effectués de mars à mai 1999, les relevés pédologiques à l'automne de la même année, et les relevés floristiques de mai à début juillet.

2.3.1. Données dendrométriques

Les arbres de diamètre supérieur à 2,5 cm ont été identifiés et mesurés (circonférence à 1,30 m) sur des surfaces de rayon croissant en fonction de leur diamètre (**Tableau 3.1**). Il aurait été trop long de mesurer tous les arbres de diamètre inférieur à 7,5 cm sur les 400 m² des relevés floristiques ; aussi, l'effet des arbres sur la flore (via les modifications des ressources notamment) implique les arbres situés sur le relevé floristique et aussi les grands arbres plus distants, d'où notre échantillonnage au-delà du relevé floristique pour les brins de diamètre supérieur à 17,5 cm.

Tableau 3.1 : zones de mesure des arbres selon leur diamètre.

diamètre (D)	zone de mesure	surface (m ²)
2,5 < D < 7,5 cm	zones circulaires de 4 m de rayon centrées sur les sous-placettes	200
7,5 < D < 17,5 cm	placette	400
D > 17,5 cm	zone circulaire de 22 m de rayon	1500

A partir de ces relevés, différentes variables sont calculées par placette :

- **G** : surface terrière totale du peuplement vivant (m².ha⁻¹) calculée en sommant la surface terrière par hectare de chacun des trois types d'arbres (**Tableau 3.1**) ;
- **G(ge)** : surface terrière du groupe d'essences "ge" (m².ha⁻¹) ;
- **R** : richesse en essences ;
- **Pur(ep)** : pureté de l'essence principale, qui est égale à la proportion de surface terrière occupée par l'essence qui a la surface terrière la plus élevée ;
- **Pur(gep)** : pureté du groupe d'essences principal "gep", qui est égale à la proportion de surface terrière occupée par le groupe d'essences qui a la surface terrière la plus élevée ;
- **E** : équitabilité en surface terrière des essences. La formule utilisée est basée sur Hill (1973) :

$$E = \frac{1 / \sum_{i=1}^n p_i^2}{1 / \sum_{i=1}^n (1/n)^2} \quad \text{avec } p_i = \text{proportion (de la surface terrière totale) de l'essence } i.$$

Les valeurs prises par ces variables dendrométriques sont présentées dans le **tableau 3.2**.

Nous avons regroupé certaines essences parce qu'elles sont difficiles à différencier et parce que leur effet sur la flore est supposé similaire et/ou parce qu'une essence du groupe est très peu représentée (bouleau pubescent, peuplier grisard) :

- chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* et *Q. robur*) ;
- bouleaux pubescent et verruqueux (*Betula pubescens* et *B. pendula*) ;
- peupliers grisard et tremble (*Populus canescens* et *P. tremula*).

Ainsi, la richesse et l'équitabilité calculées sont une richesse en genres et une équitabilité des genres.

Comme beaucoup d'essences sont trop peu représentées pour être considérées individuellement dans nos modèles et afin de réduire le nombre de variables, nous en avons regroupé certaines sur la base de leurs caractéristiques successioneuses et/ou de leur position dans le peuplement :

- chênes ("Qu") : chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Q. robur*) ;
- essences de demi-ombre ("Om") : charme (*Carpinus sp.*) et tilleul (*Tilia sp.*) ;
- essences pionnières ("Pi") : principalement des bouleaux (*Betula sp.*) et peupliers (*Populus sp.*), et aussi châtaignier (*Castanea sativa*) et noisetier (*Corylus avellana*).

Tableau 3.2 : résumé des variables dendrométriques et de diversité des essences ("G" = surface terrière totale ; "G(Qu)", "G(Om)" et "G(Pi)" = surfaces terrières des chênes, des essences de demi-ombre et des essences pionnières respectivement ; "R" = richesse en essences ; "Pur(ep)" = pureté de l'essence principale ; "Pur(gep)" = pureté du groupe d'essences principal (parmi les chênes, les essences de demi-ombre et les essences pionnières) ; "E" = équitabilité).

facteur	unité	moyenne	écart-type	minimum ; maximum
G	m ² .ha ⁻¹	29,6	6,86	13,9 ; 44,0
G(Qu)	m ² .ha ⁻¹	13,7	7,54	0,6 ; 30,2
G(Om)	m ² .ha ⁻¹	10,1	8,33	0,0 ; 32,2
G(Pi)	m ² .ha ⁻¹	5,7*	5,86	0,0 ; 21,9
R	-	4,26	1,76	1 ; 8
Pur(ep)	-	0,62	0,19	0,34 ; 1,00
Pur(gep)	-	0,66	0,17	0,37 ; 1,00
E	-	0,51	0,17	0,00 ; 0,99

* 2,89 pour *Betula sp.* et 1,96 pour *Populus sp.*

2.3.2. Données pédologiques

Des analyses chimiques du sol et une caractérisation de l'humus ont été effectuées pour chaque placette. Le prélèvement de sol provient de quatre points (le centre des sous-placettes). Les variables qui nous intéresseront sont les suivantes :

- *prof*: profondeur moyenne d'apparition d'une texture argileuse ou argilo-limoneuse ;

- *N* : concentration en azote total dans l'horizon A (en g.kg⁻¹), mesuré selon la norme ISO 13878 ;
- *C* : concentration en carbone organique dans l'horizon A (en g.kg⁻¹), mesuré selon la norme ISO 10694, et qui nous a servi à calculer le rapport C/N ;
- *P* : concentration en phosphore dans l'horizon A (en g.kg⁻¹), mesuré selon la méthode "P2O5 Duchaufour" ;
- *K* : concentration en potassium dans l'horizon A (en cmol+.kg⁻¹), mesuré selon la méthode K.Cohex ;
- *pH* : pH KCl de l'horizon A ;
- *hum* : note d'humus moyenne des 4 points. Chaque type d'humus a été converti en valeur numérique d'après Ponge *et al.* (2002) : eumull = 1 ; mésomull = 2 ; oligomull = 3 ; dysmull = 4 ; amphimull et hémimoder = 5 ; eumoder = 6 ; dysmoder = 7.

Les variables *prof*, *N*, *C/N*, *P*, *K* et *pH* sont résumées dans le **tableau 3.3** ; la fréquence des différentes notes d'humus moyennes est représentée en **figure 3.3**.

Tableau 3.3 : résumé des variables stationnelles ("*prof*" = profondeur d'apparition d'une texture argileuse ou argilo-limoneuse ; "*N*", "*C*", "*P*" et "*K*" = concentrations en azote total, carbone organique, phosphore et potassium respectivement, dans l'horizon A).

facteur	unité	moyenne	écart-type	minimum ; maximum
<i>prof</i>	cm	45,6	7,1	30,0 ; 80,0
<i>N</i>	g.kg ⁻¹	3,35	0,65	2,19 ; 4,85
<i>C/N</i>	-	16,55	0,99	14,02 ; 19,03
<i>P</i>	g.kg ⁻¹	0,13	0,04	0,05 ; 0,27
<i>K</i>	cmol+.kg ⁻¹	0,38	0,10	0,20 ; 0,65
<i>pH</i>	-	3,80	0,35	3,24 ; 4,67

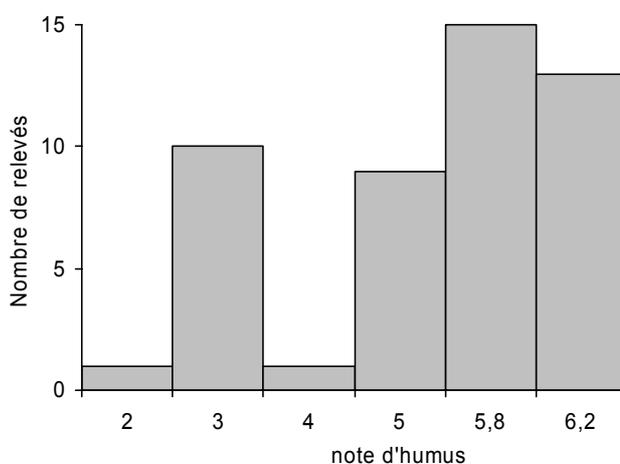


Figure 3.3 : répartition des relevés en fonction de la note d'humus (variable *hum*).

2.3.3. Données floristiques

Les relevés floristiques ont porté sur les bryophytes et les espèces vasculaires (de hauteur inférieure à 2 m). Seules les espèces se développant sur le sol sont prises en compte ; les bryophytes se développant sur du bois ou des rochers sont exclues. Leur identification a été faite au niveau spécifique dans la mesure du possible. Des espèces particulièrement difficiles à distinguer ont été regroupées :

- *Agrostis canina* L. + *A. stolonifera* L. ;
- *Eurhynchium stokesii* (Trun.) B., S. & G. + *E. praelongum* (Hedw.) B., S. & G. ;
- *Juncus effusus* L. + *J. conglomeratus* L. ;
- *Luzula multiflora* (Retz.) Lej. + *L. forsteri* (Sm.) DC. ;
- *Lythrum salicaria* L. + *Epilobium tetragonum* L. + *Hypericum tetrapterum* Fr. ;
- *Populus tremula* L. + *P. canescens* (Ait.) Sm. ;
- *Salix cinerea* L. + *S. aurita* L. ;
- *Viola reichenbachiana* Jord. + *V. riviniana* Reichb.

Aussi, 6 taxons (essentiellement des bryophytes difficiles à déterminer) n'ont été identifiés qu'au niveau générique : *Abies* sp. (souvent au stade de semis), *Calypogeia* sp., *Fissidens* sp., *Isoetecium* sp., *Lophocolea* sp., *Plagiothecium* sp., *Trifolium* sp.

2.4. Méthodes d'analyses

2.4.1. Structure des modèles

Pour chercher l'effet de la composition et de la diversité en essences sur la richesse des groupes écologiques, nous utilisons le modèle non linéaire (exponentiel) à effets mixtes suivant :

$$y_{jklm} = \exp \left(\sum_{n=1}^N x_{1,jn} a_{kn} + x_{2,i} prof_k + x_{3,i} date_k + \sum_{m=1}^2 x_{4,jm} + \sum_{q=1}^2 x_{5,q(klm)} \right) + \varepsilon_{jk} + \varepsilon_{jkl} + \varepsilon_{jklm}$$

avec $\varepsilon_{jk} \sim N(0, \sigma_{1,j}^2)$, $\varepsilon_{jkl} \sim N(0, \sigma_{2,j}^2)$ et $\varepsilon_{jklm} \sim N(0, \sigma_{3,j}^2)$

i : forme biologique [3 modalités : bryophytes, herbacées, ligneuses]

j : groupe écologique [forme biologique * caractéristique écologique. La caractéristique écologique est définie selon la classification "For" ou "Hélio" (cf. section 2.4.2). *a priori* 3*3 modalités, mais les groupes qui ne sont pas assez représentés sont exclus de l'analyse]

k : placette [49 modalités]

l : sous-placette [4 modalités dans chaque placette *k*]

m : échelle du relevé [2 modalités dans chaque sous-placette *l* ; la modalité 1 correspond à un relevé de 100 m² et la modalité 2 à un relevé de 4 m²]

q : observateur [3 modalités en fonction de la placette *k*, de la sous-placette *l* et de l'échelle *m* ; la modalité 1 correspond à un des trois observateurs, la modalité 2 au second, et la modalité 3 est contrainte à être zéro (intercept)]

$prof_k$ = profondeur d'apparition d'une texture argileuse ou argilo-limoneuse dans la placette k (variable centrée réduite) ;

$date_k$ = date du relevé floristique dans la placette k (variable centrée) ;

a_{kn} = descripteur(s) de composition en essences de la placette k , aussi appelé(s) variable(s) explicative(s) du modèle (composé de n variables centrées). Ce sont les seules variables qui varient d'un modèle à l'autre (**Tableau 3.4**) ; elles donnent généralement leur nom au modèle.

μ_{jklm} = richesse spécifique moyenne du groupe écologique j dans la sous-placette l de la placette k , à l'échelle m ;

exp signifie exponentiel (fonction de lien).

ε_k = effet aléatoire "paire d'arbre" k ;

ε_{jkl} = résidu.

Les effets aléatoires (ε_{jk} et ε_{jkl}) sont supposés indépendants les uns des autres ainsi que des résidus ε_{jklm} . Nous avons testé d'autres distributions pour les résidus ε_{jklm} (distributions Poissonnienne et négative-binomiale) : d'après les diagnostics basés sur le logarithme de la vraisemblance entre données du modèle et données simulées avec la *posterior predictive distribution* de Gelman (2004), ces distributions s'ajustaient moins bien aux données.

Tableau 3.4 : variable(s) explicative(s) spécifiques (a) de chaque modèle.

Modèle	variable(s) explicative(s)
G	surface terrière totale à 1,30 m ($m^2 \cdot ha^{-1}$)
R	richesse en essences
E	équitabilité des essences
gep	identité du groupe d'essences principal (celui qui a la surface terrière à 1,30 m la plus élevée) parmi "Qu" (chênes), "Pi" (essences pionnières) et "Om" (essences de demi-ombre)
G+R	G + R
G+E	G + E
gep+G	gep + G
gep+R	gep + R
gep+Pur(ep)	gep + pureté (proportion de la surface terrière totale) de l'essence principale (<i>Quercus sp.</i> , <i>Populus sp.</i> , <i>Betula sp.</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Tilia cordata</i> ou <i>Castanea sativa</i>)
$\Sigma G(ge)$	G(Pi)+G(Qu)+G(Om) ; surface terrière à 1,30 m de chaque groupe d'essences (cette écriture du modèle nous permet d'étudier l'effet de la surface terrière de chaque groupe d'essences indépendamment)
Pur(gep):gep	pureté (proportion de la surface terrière totale) du groupe d'essences principal pour chaque groupe d'essences principal)
hum	note d'humus qui représente la vitesse de minéralisation (de 1 pour l'eumull à 7 pour le dysmoder, cf. section 2.3.2)
station	$K (cmol+ \cdot kg^{-1}) + N (g \cdot kg^{-1}) + P (g \cdot kg^{-1}) + pH + C/N$
nul	0

2.4.2. *Classifications écologiques de la flore*

La richesse de la flore est étudiée en distinguant les espèces par groupe selon deux classifications : le caractère forestier et le caractère héliophile des espèces (**Tableau 3.5**). Nous avons choisi l'héliophilie car c'est une caractéristique de la flore en fonction du facteur – la lumière – qui est le plus souvent cité en tant que facteur explicatif de l'effet de la composition en essences sur la flore (chapitre 1, 1^{er} article). Nous avons aussi choisi le caractère forestier pour tester une classification synthétique sur la base de critères *a priori* indépendants des gradients directs de l'effet essence sur la flore ; nous supposons que le caractère forestier de la flore peut varier en fonction des essences du peuplement.

Certaines espèces ne suivent pas la règle que nous nous sommes fixée pour leur attribuer une information d'héliophilie (cf. **Tableau 3.5**) soit parce qu'elles n'étaient renseignées ni par Rameau *et al.* (1989) ni par Ellenberg (1992), soit parce qu'elles nous semblaient avoir un comportement vis-à-vis de la lumière différent de celui indiqué dans ces bases de données. Nous avons ainsi considéré comme héliophiles *Senecio sp. 1*, *Senecio sp. 2*, *Trifolium sp.*, astéracée *sp. 1* et astéracée *sp. 2* ; nous avons considéré comme semi-héliophile *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Angstr. ; nous avons considéré comme sciophile *Scapania nemorea* (L.) Grolle. Aussi, pour certaines espèces, nous avons préféré les informations d'Ellenberg (1992) à celles de Rameau *et al.* (1989) car les premières nous semblaient plus proches de la réalité ; ces espèces sont *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Digitalis purpurea* L., *Epilobium hirsutum* L., *Galium aparine* L., *Geranium robertianum* L., *Holcus lanatus* L., *Hypericum hirsutum* L., *Hypericum perforatum* L., *Juncus bufonius* L. et *Stachys officinalis* (L.) Trev.

Ces classifications des espèces par groupe écologique (héliophilie et caractère forestier) sont faites indépendamment pour chaque forme biologique (bryophytes, herbacées et ligneuses). Les caractéristiques de chaque groupe sont regroupées en **Annexe 7**.

Les groupes écologiques présents dans moins de 20 placettes (sur 49) ou moins de 60 sous-placettes (sur 196) sont exclus de l'analyse.

Tableau 3.5 : critères de distinction des espèces selon leur caractère héliophile ou forestier (ces classes sous distinguées indépendamment au sein des bryophytes, des herbacées et des ligneuses).

<i>Classification</i>	<i>Critères de distinction des espèces</i>
caractère forestier ("For")	habitat préférentiel selon Julve (2002), Hodgson <i>et al.</i> (1995) et Rameau <i>et al.</i> (1989)
forestières	bois ; sous-bois herbacés
péri-forestières	fourrés ; ourlets ; clairières et lisières ; landes
non forestières	pelouses ; prairies ; prés tourbeux ; mégaphorbiaie ; tourbières
caractère héliophile ("Hélio")	valeur indicatrice "éclairage" calculée à partir de Rameau <i>et al.</i> (1989) quand l'espèce y est décrite*, ou sinon valeur indicatrice "L" de Ellenberg (1992) (certaines espèces ne suivent pas cette règle, cf. annexe 7)
héliophiles	$L \geq 7$
semi-héliophile	$4,5 < L < 7$
sciaphiles	$L \leq 4,5$

* Nous avons attribué des coefficients en fonction du caractère héliophile ; par exemple, 1 = "sciaphile" ; "0,5" = "de demi-ombre" ou "photophile" (pour les bryophytes) ; "0" = héliophiles (et des coefficients intermédiaires pour les autres classes). Ces coefficients sont corrélés aux valeurs indicatrice d'Ellenberg ($r^2 = -0,8$) ; nous les avons transformés avec la fonction $7,26 - 4,18 * \text{coefficient}$, ce qui nous donne les valeurs indicatrices suivantes : 3,08 pour les "sciaphiles" ; 4,12 pour les "héliophiles à sciaphiles" et les espèces "d'ombre ou demi-ombre" ; 4,65 pour les "photophiles à sciaphiles" ; 5,17 pour les espèces "de demi-ombre" ; 6,21 pour les "héliophiles ou de demi-ombre" ; 6,74 pour les "héliophiles ou de demi-ombre" [cette classe est différenciée de la précédente par la police grasse du terme "héliophile", ce qui indique que l'espèce est plutôt héliophile que de demi-ombre] ; 7,26 pour les "héliophiles".

2.4.3. Inférences bayésiennes

Nous utilisons la fonction "gnls" de S-Plus 6.2 pour créer, pour chaque modèle, la matrice des variables écologiques et des estimateurs moyens des effets fixes qui nous serviront de valeurs initiales. Ensuite, nos estimateurs et tous les paramètres des modèles sont calculés par itérations bayésiennes avec le logiciel Winbugs 14.0 grâce à un programme mis au point par F. Gosselin (*comm. pers.*). Nous réalisons 6 000 itérations par modèle ; les 2 000 premières ne sont pas enregistrées et ensuite une valeur sur 5 est enregistrée. Pour chaque paramètre, 4 chaînes de Markov sont simulées, avec 4 valeurs initiales différentes. Nous calculons donc 3 200 valeurs pour chaque paramètre. Nos priors sont non informatifs (distributions uniformes ; entre -20 et 20 pour les effets fixes et entre 0,001 et 30 pour les écarts-types des effets aléatoires). Nous nous assurons visuellement que les 4 chaînes de chaque paramètre convergent bien (**Figure 3.4**).

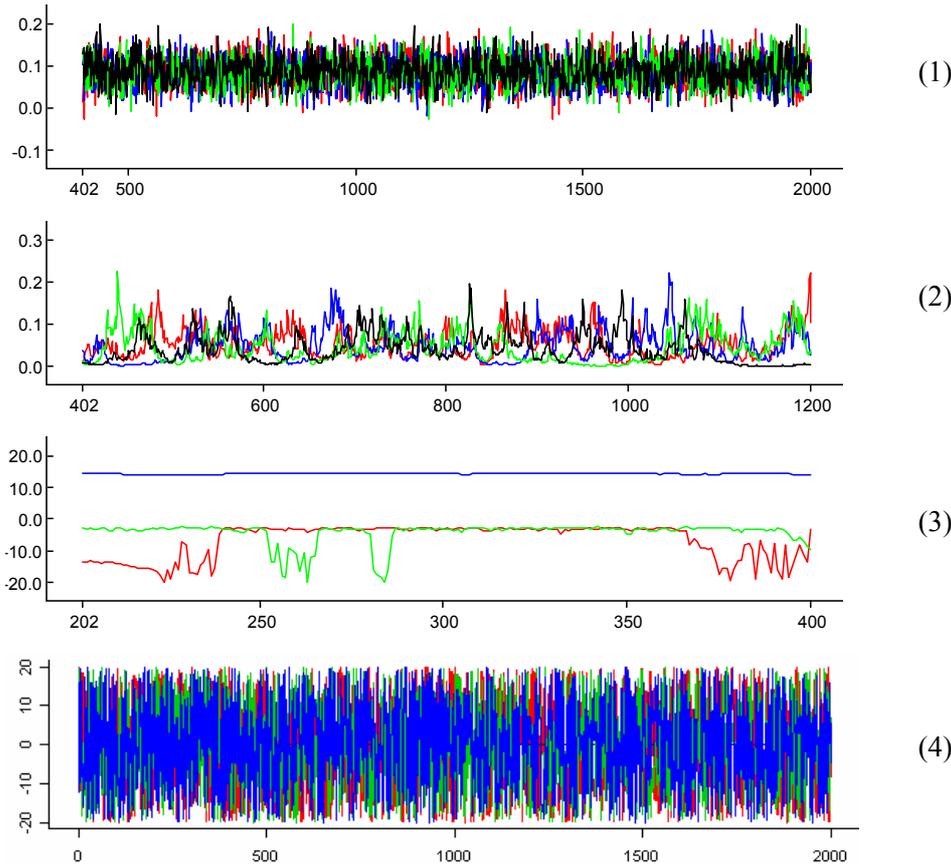


Figure 3.4 : exemples de chaînes de Markov (valeur simulée en fonction du nombre d'itérations ; une couleur par chaîne) : (1) les trois chaînes ont convergé vers une valeur unique moyenne et les valeurs simulées sont indépendantes les unes des autres ; (2) les valeurs simulées dépendent plus des valeurs qui les précèdent ; (3) les valeurs simulées dépendent de la valeur initiale, les chaînes fluctuent très peu et ne convergent pas vers une valeur moyenne ; (4) il y a convergence parfaite mais pas de confrontation aux données : les valeurs simulées fluctuent sur tout le *prior*.

2.4.4. Critères de comparaison des modèles

A partir du modèle bayésien, nous estimons avec le logiciel Winbugs la valeur de chaque paramètre (moyenne et significativité) ainsi que le DIC – *Deviance Information Criterion* (Spiegelhalter *et al.* 2002, Hagan et Whitman 2006) – associé à chaque groupe écologique. Nous avons choisi d'utiliser le DIC comme critère pour estimer la qualité relative des modèles (par rapport au modèle nul et les uns par rapport aux autres) : c'est un des critères d'information les plus utilisés pour comparer des modèles dans une approche bayésienne (Berg *et al.* 2004, Markon et Krueger 2004) et il est fourni par Winbugs. Le DIC est calculé sur la base du logarithme de la densité de probabilité des données par rapport aux paramètres et par rapport au modèle, et sur la base de la densité de probabilité des paramètres par rapport au modèle ; ce calcul inclue une constante de normalisation et se base sur des hypothèses simplificatrices concernant la distribution des données.

En plus du DIC, nous calculons le coefficient de détermination r^2 (taux de variance expliquée) au niveau des effets fixes. Celui-ci a l'inconvénient de croître avec le nombre de variables du modèle ; il ne rend donc pas bien compte du concept de parcimonie (qualité de l'information relativement au nombre de facteurs explicatifs), contrairement au DIC. Nous nous basons donc surtout sur le DIC pour estimer la qualité relative des modèles ; plus le DIC est faible et plus le modèle est adapté aux données.

2.4.5. Estimation des effets

Le signe et la magnitude des effets des variables explicatives ont été analysés pour 5 modèles :

- (1) R (richesse en essences), qui est un indicateur de biodiversité en forêt (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b) ;
- (2) $gep+Pur(ep)$ (groupe d'essences principal + pureté de l'essence principale), qui est un bon modèle pour plusieurs groupes et qui est proche de l'indicateur de biodiversité 4.1.1 (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b) ;
- (3) $Pur(gep):gep$ (pureté du groupe d'essences principal), qui est un bon modèle pour plusieurs groupes floristiques et qui est proche de l'indicateur de biodiversité 4.1.1 (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b) ;
- (4) $G+R$ (surface terrière totale + richesse en essences), qui est un bon modèle pour de nombreux groupes ;
- (5) $\Sigma G(ge)$ (abondance absolue des 3 groupes d'essences), qui était le meilleur des modèles comparés.

La significativité des effets est calculée à partir des 3 200 valeurs simulées : pour un paramètre positif (respectivement négatif), la significativité correspond à la proportion de valeurs négatives (respectivement positives).

Pour comparer la magnitude de l'effet d'un paramètre entre deux groupes écologiques, nous faisons la différence (groupe qui a le paramètre de moyenne la plus élevée – second groupe) des 3 200 paires de paramètres simulés ; la proportion de différences négatives correspond à la probabilité que la différence entre les moyennes soit significative.

3. RÉSULTATS

3.1. Comparaison des modèles

Si l'on s'intéresse à la DIC totale (somme des DIC de chaque groupe écologique), le modèle $\Sigma G(ge)$ est largement le meilleur, suivi de $gep+G$ (identité du groupe d'essences dominant + surface terrière totale) et $Pur(gep):gep$ (pureté du groupe d'essences principal). Ces trois modèles sont parmi les meilleurs pour la plupart des groupes écologiques, que les espèces soient distinguées selon leur caractère forestier (**Tableau 3.6**) ou héliophile (**Tableau 3.7**).

Le modèle $\Sigma G(ge)$ est le meilleur pour tous les groupes d'herbacées (sauf les herbacées forestières). Plusieurs modèles comportant la variable "groupe d'essences dominant" ($gep+G$, $Pur(gep):gep$ et $gep+Pur(ep)$) sont de bons indicateurs de la diversité d'au moins un groupe d'herbacées, mais pas le modèle simple gep . Aussi, les modèles G (surface terrière totale), E (équitabilité), R (richesse en essence) et hum ne sont pas de bons modèles pour les herbacées ; ils sont à peine meilleurs que le modèle nul. Par contre, les modèles avec deux variables dont la surface terrière totale ($G+R$ et $G+E$) sont de bons modèles pour plusieurs groupes floristiques (**Tableaux 3.6 et 3.7**).

$\Sigma G(ge)$ et $Pur(gep):gep$ sont de bons modèles pour quelques groupes d'espèces ligneuses. Aussi, le modèle *station* est le meilleur pour plus de la moitié des groupes de ligneux, avec dans ce cas des incohérences entre le r^2 et le DIC.

La richesse en essences (R) fait partie des plus mauvais modèles pour les groupes d'herbacées. En revanche, les modèles comportant la variable "richesse en essences" (R , $G+R$ et $gep+R$) semblent être de bons indicateurs de la richesse de certaines bryophytes. Cependant, leur r^2 est à peine plus élevé que celui du modèle nul ; ceci est aussi vrai pour les autres modèles sur les bryophytes : d'après le DIC et le r^2 , la richesse des bryophytes n'est que très peu influencée par les variables spécifiques de nos modèles, à l'inverse des herbacées et des ligneuses.

Les modèles $Pur(gep):gep$ et $gep+Pur(ep)$ apparaissent être parmi les meilleurs (ou même les meilleurs) pour les groupes d'espèces forestières (classification "For") ou les groupes d'espèces sciaphiles (classification "Hélio").

Nous avons deux modèles basés sur des variables autres que les essences du peuplement :

- le modèle *hum*, qui est plus mauvais que le modèle nul. Il est cependant – avec le modèle nul – parmi les meilleurs modèles pour certains groupes de ligneux ;
- le modèle *station*, qui est relativement bon ; il est globalement meilleur que certains modèles basés sur la composition en essences. Si on s'intéresse à chaque groupe floristique, ce modèle est très bon (et même souvent meilleur) pour les ligneux mais ce n'est presque jamais un bon modèle pour les autres groupes d'espèces.

Tableau 3.6 : comparaison des modèles pour la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les valeurs sont des DIC (en italique, coefficient de détermination r^2) ; les 11 modèles "essence" sont ordonnés par DIC totale croissante ; pour chaque groupe et pour le total, la plus faible valeur de DIC (correspondant au meilleur modèle d'après ce critère) est surlignée en gris foncé et les trois suivantes en gris clair. Les lignes soulignées correspondent aux modèles les plus proches des indicateurs 4.1 et 4.1.1.

Modèle	Bryophytes	Herbacées			Ligneuses		Total
	F	NF	PF	F	PF	F	
ΣG(ge)	1490	850	1060	1043	1027	1060	6530
	<i>0,486</i>	<i>0,557</i>	<i>0,451</i>	<i>0,444</i>	<i>0,514</i>	<i>0,401</i>	
gep+G	1478	931	1077	1045	1026	1065	6621
	<i>0,490</i>	<i>0,416</i>	<i>0,366</i>	<i>0,378</i>	<i>0,472</i>	<i>0,381</i>	
<u>Pur(gep):gep</u>	<u>1479</u>	<u>941</u>	<u>1107</u>	<u>1037</u>	<u>1044</u>	<u>1051</u>	<u>6660</u>
	<i>0,485</i>	<i>0,391</i>	<i>0,361</i>	<i>0,405</i>	<i>0,414</i>	<i>0,392</i>	-
G+R	1485	949	1087	1081	1023	1063	6687
	<i>0,490</i>	<i>0,389</i>	<i>0,303</i>	<i>0,254</i>	<i>0,462</i>	<i>0,404</i>	
G+E	1490	941	1096	1081	1019	1061	6688
	<i>0,487</i>	<i>0,406</i>	<i>0,299</i>	<i>0,256</i>	<i>0,468</i>	<i>0,379</i>	
<u>gep+Pur(ep)</u>	<u>1479</u>	<u>955</u>	<u>1117</u>	<u>1034</u>	<u>1049</u>	<u>1061</u>	<u>6695</u>
	<i>0,494</i>	<i>0,352</i>	<i>0,332</i>	<i>0,384</i>	<i>0,372</i>	<i>0,365</i>	-
G	1486	950	1096	1079	1027	1061	6699
	<i>0,478</i>	<i>0,377</i>	<i>0,299</i>	<i>0,259</i>	<i>0,461</i>	<i>0,380</i>	
gep	1478	984	1112	1046	1047	1063	6730
	<i>0,491</i>	<i>0,251</i>	<i>0,278</i>	<i>0,335</i>	<i>0,355</i>	<i>0,364</i>	
gep+R	1477	987	1114	1048	1045	1063	6733
	<i>0,508</i>	<i>0,256</i>	<i>0,276</i>	<i>0,331</i>	<i>0,351</i>	<i>0,383</i>	
E	1485	1011	1126	1085	1026	1061	6794
	<i>0,480</i>	<i>0,177</i>	<i>0,222</i>	<i>0,172</i>	<i>0,377</i>	<i>0,347</i>	
<u>R</u>	<u>1478</u>	<u>1021</u>	<u>1130</u>	<u>1090</u>	<u>1043</u>	<u>1060</u>	<u>6822</u>
	<i>0,472</i>	<i>0,150</i>	<i>0,190</i>	<i>0,143</i>	<i>0,321</i>	<i>0,359</i>	-
hum	1484	1022	1132	1093	1046	1061	6838
	<i>0,482</i>	<i>0,139</i>	<i>0,193</i>	<i>0,140</i>	<i>0,325</i>	<i>0,340</i>	
station	1486	991	1089	1081	996	1061	6704
	<i>0,510</i>	<i>0,230</i>	<i>0,304</i>	<i>0,231</i>	<i>0,414</i>	<i>0,359</i>	
nul	1478	1020	1131	1092	1045	1059	6825
	<i>0,464</i>	<i>0,140</i>	<i>0,194</i>	<i>0,146</i>	<i>0,324</i>	<i>0,341</i>	

Tableau 3.7 : comparaison des modèles pour la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les valeurs sont des DIC (en italique, coefficient de détermination r^2) ; les 11 modèles "essence" sont ordonnées par DIC totale croissante ; pour chaque groupe et pour le total, la plus faible valeur de DIC (correspondant au meilleur modèle d'après ce critère) est surlignée en gris foncé et les trois suivantes en gris clair. Les lignes soulignées correspondent aux modèles les plus proches des indicateurs 4.1 et 4.1.1.

Modèle	Bryophytes		Herbacées		Ligneuses			Total
	sem.	sci.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.	
$\Sigma G(\text{ge})$	776 <i>0,309</i>	1335 <i>0,476</i>	1241 <i>0,632</i>	1045 <i>0,336</i>	723 <i>0,370</i>	1135 <i>0,418</i>	697 <i>0,303</i>	6951
gep+G	774 <i>0,308</i>	1323 <i>0,477</i>	1282 <i>0,504</i>	1061 <i>0,293</i>	731 <i>0,351</i>	1141 <i>0,359</i>	712 <i>0,282</i>	7023
<u>Pur(gep):gep</u>	<u>779</u> <u><i>0,287</i></u>	<u>1319</u> <u><i>0,458</i></u>	<u>1319</u> <u><i>0,495</i></u>	<u>1048</u> <u><i>0,317</i></u>	<u>736</u> <u><i>0,298</i></u>	<u>1139</u> <u><i>0,397</i></u>	<u>695</u> <u><i>0,254</i></u>	<u>7035</u>
<u>gep+Pur(ep)</u>	<u>777</u> <u><i>0,286</i></u>	<u>1320</u> <u><i>0,471</i></u>	<u>1321</u> <u><i>0,479</i></u>	<u>1053</u> <u><i>0,274</i></u>	<u>738</u> <u><i>0,278</i></u>	<u>1138</u> <u><i>0,351</i></u>	<u>712</u> <u><i>0,234</i></u>	<u>7059</u>
G+R	757 <i>0,323</i>	1332 <i>0,469</i>	1305 <i>0,426</i>	1098 <i>0,200</i>	734 <i>0,299</i>	1139 <i>0,353</i>	713 <i>0,342</i>	7078
gep+R	760 <i>0,305</i>	1323 <i>0,474</i>	1341 <i>0,366</i>	1063 <i>0,259</i>	737 <i>0,266</i>	1139 <i>0,331</i>	718 <i>0,300</i>	7082
gep	779 <i>0,280</i>	1322 <i>0,468</i>	1340 <i>0,366</i>	1062 <i>0,264</i>	741 <i>0,269</i>	1139 <i>0,333</i>	715 <i>0,242</i>	7098
G	774 <i>0,303</i>	1331 <i>0,464</i>	1308 <i>0,425</i>	1097 <i>0,197</i>	740 <i>0,302</i>	1138 <i>0,353</i>	713 <i>0,272</i>	7100
G+E	772 <i>0,310</i>	1334 <i>0,467</i>	1307 <i>0,427</i>	1097 <i>0,200</i>	741 <i>0,301</i>	1138 <i>0,355</i>	711 <i>0,276</i>	7101
<u>R</u>	<u>760</u> <u><i>0,307</i></u>	<u>1325</u> <u><i>0,414</i></u>	<u>1382</u> <u><i>0,186</i></u>	<u>1101</u> <u><i>0,164</i></u>	<u>738</u> <u><i>0,257</i></u>	<u>1136</u> <u><i>0,288</i></u>	<u>723</u> <u><i>0,259</i></u>	<u>7165</u>
E	781 <i>0,284</i>	1328 <i>0,431</i>	1369 <i>0,235</i>	1101 <i>0,165</i>	744 <i>0,258</i>	1137 <i>0,314</i>	713 <i>0,234</i>	7172
hum	776 <i>0,296</i>	1326 <i>0,420</i>	1382 <i>0,182</i>	1101 <i>0,166</i>	744 <i>0,259</i>	1137 <i>0,288</i>	723 <i>0,190</i>	7188
station	780 <i>0,302</i>	1334 <i>0,466</i>	1332 <i>0,320</i>	1094 <i>0,260</i>	723 <i>0,375</i>	1135 <i>0,284</i>	722 <i>0,271</i>	7121
nul	779 <i>0,283</i>	1323 <i>0,413</i>	1380 <i>0,184</i>	1099 <i>0,166</i>	743 <i>0,260</i>	1135 <i>0,287</i>	722 <i>0,192</i>	7180

3.2. Réponses de la flore aux variables explicatives des modèles

Après avoir étudié la qualité relative des différents modèles, nous allons nous intéresser au sens et à la magnitude de la réponse des groupes floristiques aux variables spécifiques de 4 modèles :

- R , qui correspond à l'indicateur de diversité 4.1 ;
- $gep+Pur(ep)$, qui est inspiré de l'indicateur de diversité 4.1.1 ;
- $Pur(gep):gep$ qui est aussi inspiré de l'indicateur de diversité 4.1.1 ;
- $G+R$, qui est le meilleur modèle comportant la variable "R" pour de nombreux groupes ;
- $\Sigma G(ge)$, qui est le meilleur modèle pour de nombreux groupes vasculaires.

Pour quantifier de manière parlante les variations de richesse des groupes écologiques en fonction des variables explicatives de ces modèles, nous simulons une augmentation de :

- +2 essences (modèles R et $G+R$), soit +1,1 écarts-types ;
- +10 % de la pureté de l'essence principale (modèle $gep+Pur(ep)$) ou du groupe d'essences principal (modèle $Pur(gep):gep$), soit +0,5 ou +0,6 écart-type ;
- +5 m².ha⁻¹ des surfaces terrières (modèles $G+R$ et $\Sigma G(ge)$), soit +1,5 écarts-types.

L'amplitude des réponses des groupes écologiques dépend de ces valeurs, mais pas leur significativité.

3.2.1. Richesse en essences (modèle R)

La richesse en essence a peu d'effets significatifs sur la richesse des groupes écologiques. Avec la classification selon le caractère forestier, son effet est presque significatif (négatif) sur les bryophytes, et presque significatif (positif) sur les ligneuses forestières (**Figure 3.5**). Avec la classification selon le caractère héliophile, les bryophytes semi-héliophiles répondent très significativement et négativement à la richesse en essences (-22 % d'espèces pour une augmentation de 2 genres d'essences), et les ligneuses sciaphiles y répondent positivement (+25 % d'espèces pour une augmentation de 2 genres d'essences) (**Figure 3.6**). Avec les deux classifications, la réponse des groupes d'herbacées est toujours négative, mais jamais significative.

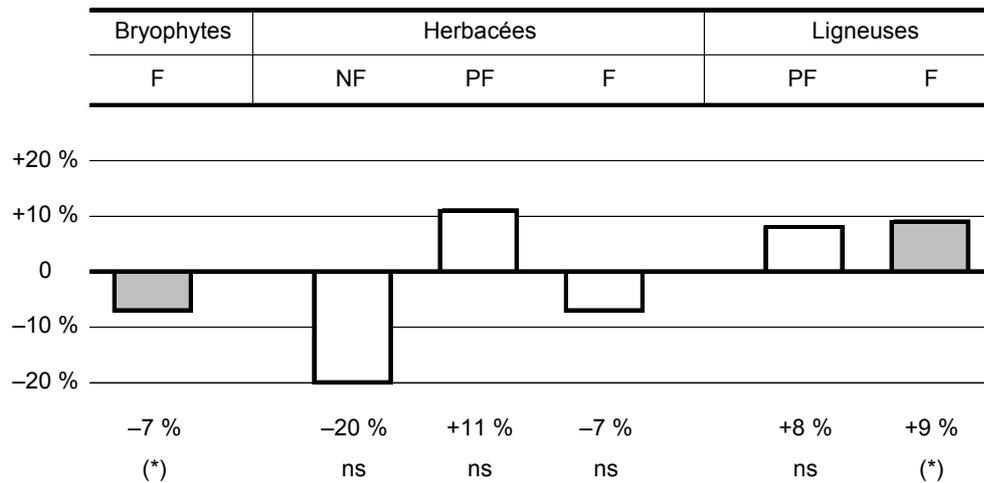


Figure 3.5 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "For") à une augmentation de +2 essences (modèle *R*). "NF." = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières.

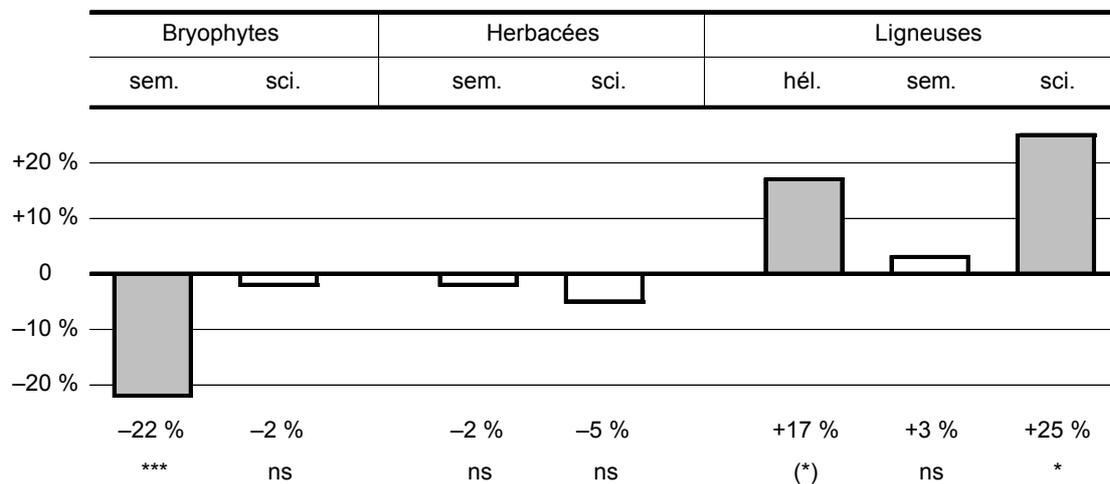


Figure 3.6 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "Hélio") à une augmentation de +2 essences (modèle *R*). "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles.

3.2.2. Groupe d'essences principal + pureté (modèle $gep+Pur(ep)$)

La pureté de l'essence dominante (quelle qu'elle soit) n'a pas d'effet significatif sur la richesse des groupes de bryophytes (**Figures 3.7 et 3.8**). En revanche, presque tous les groupes d'espèces vasculaires sont affectés. Les ligneuses répondent faiblement à la pureté de l'essence dominante ; ce sont les ligneuses héliophiles qui sont le plus fortement modifiées : leur richesse diminue de 9 % quand la pureté augmente de 10 % (**Figure 3.8**). La réponse des herbacées est beaucoup plus forte. A l'exception des herbacées forestières dont la richesse diminue quand la pureté augmente, les autres groupes (que ce soit avec la classification selon le caractère forestier ou héliophile) augmentent fortement (+19 à +42 % de richesse quand la pureté augmente de 10 %).

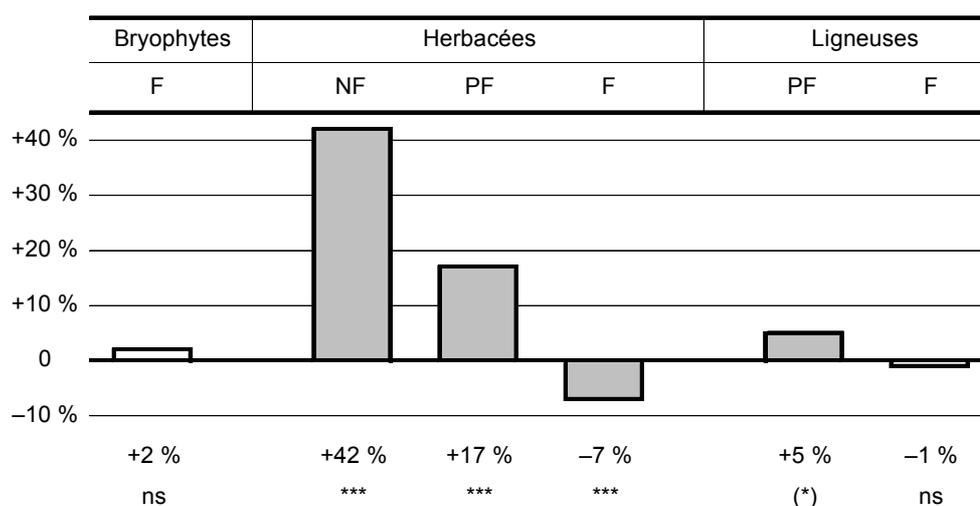


Figure 3.7 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "For") à une augmentation de +10 % de la pureté de l'essence principale (modèle $gep+Pur(ep)$). "NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières.

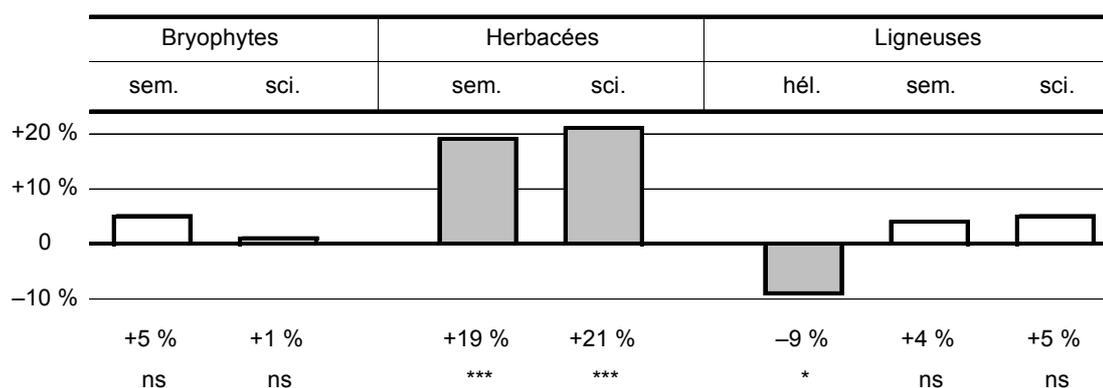


Figure 3.8 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "Hélio") à une augmentation de +10 % de la pureté de l'essence principale (modèle $gep+Pur(ep)$). "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles.

3.2.3. *Pureté par groupe d'essences principal (modèle Pur(gep):gep)*

Aucun groupe de bryophytes n'est significativement influencé par la pureté d'un groupe d'essences (les bryophytes semi-héliophiles répondent presque significativement à la pureté des chênes : +7 % de la richesse de ce groupe pour une augmentation de 10 % de la pureté) ; à l'inverse, la plupart des groupes vasculaires répond significativement à la pureté des différents groupes d'essences (**Figures 3.9** et **3.10**).

Quelle que soit la classification (caractère forestier ou héliophile), la richesse des herbacées augmente avec la pureté du groupe d'essences dominant lorsque ce sont les chênes ou les essences pionnières qui sont dominants (l'effet de la pureté des pionnières sur les herbacées non forestières est très marqué : +162 % de leur richesse lorsque la pureté augmente de 10 %). Lorsque les essences de demi-ombre sont dominantes, leur pureté n'affecte pas significativement les groupes d'herbacées classés selon l'héliophilie (**Figure 3.10**), mais par contre les effets sont très marqués pour les péri-forestières : une augmentation de 10 % de la pureté des essences de demi-ombre entraîne une diminution de 64 % de la richesse de ces espèces.

L'effet de la pureté du groupe d'essences dominant sur les espèces ligneuses est souvent positif (sinon non significatif) lorsque les chênes ou les essences pionnières sont dominants (**Figures 3.9** et **3.10**). Lorsque ce sont les essences de demi-ombre qui sont dominantes, leur pureté a un effet négatif sur la richesse des ligneuses péri-forestières (-18 % pour une augmentation de 10 % de la pureté) et sur les ligneuses héliophiles (-22 % pour une augmentation de 10 % de la pureté).

Les réponses à la pureté les plus prononcées en termes d'amplitudes sont observées lorsque les essences pionnières sont dominantes ; une augmentation de 10 % de leur pureté entraîne par exemple une augmentation de 162 % de la richesse des herbacées non forestières, une augmentation de 45 % de la richesse des ligneuses forestières (classification selon le caractère forestier), ou une augmentation de 77 % de la richesse des ligneuses sciaphiles (classification héliophile).

Lorsque que les chênes sont dominants, aucun groupe floristique n'a de réponse négative à leur pureté. En outre, les réponses ne dépassent généralement pas +20 % (à l'exception des herbacées non forestières dont la richesse augmente de 38 % lorsque la pureté des chênes augmente de 10 %).

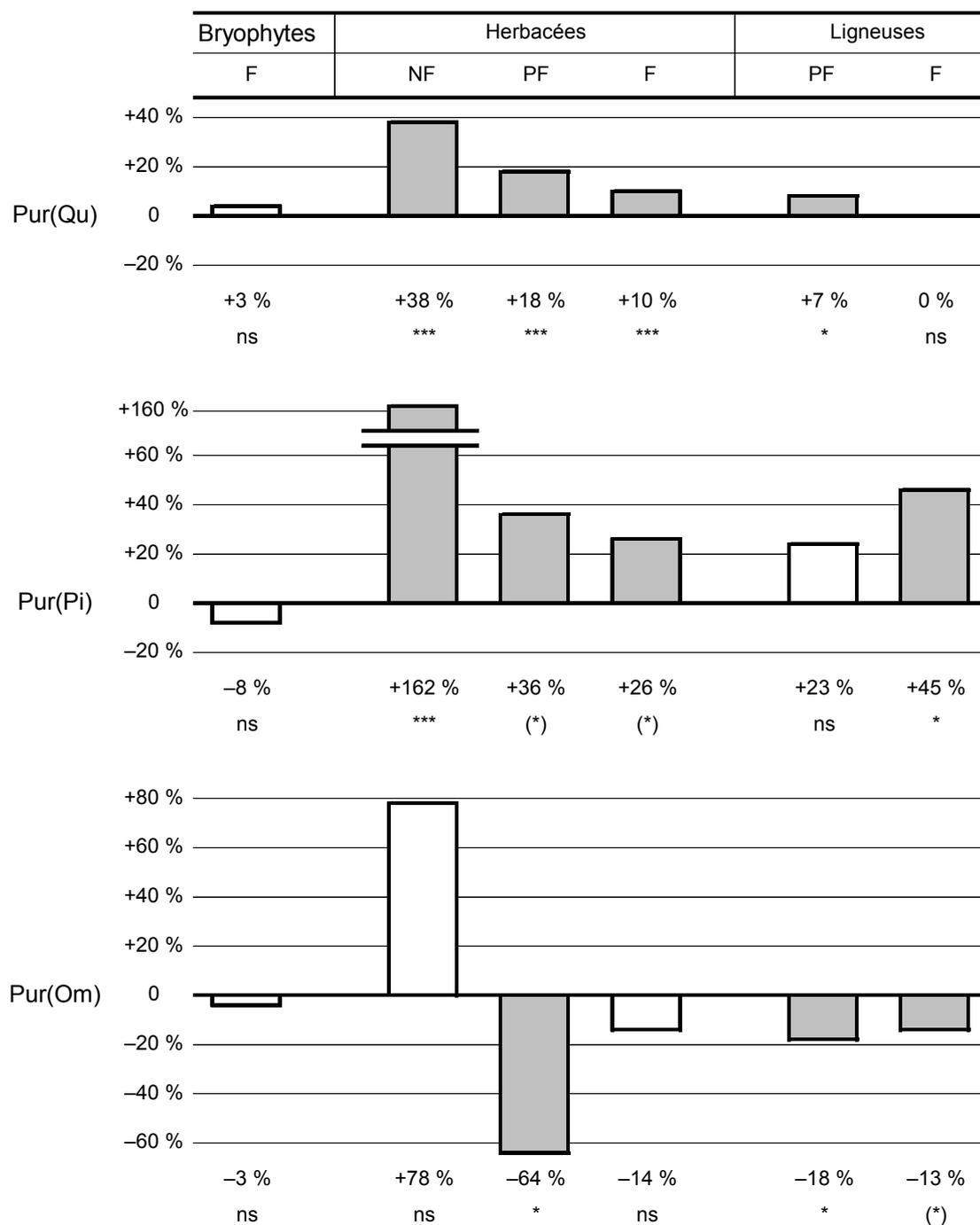


Figure 3.9 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "For") à une augmentation de +10 % de la pureté du groupe d'essences principal (modèle $Pur(gep):gep$). "NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières.

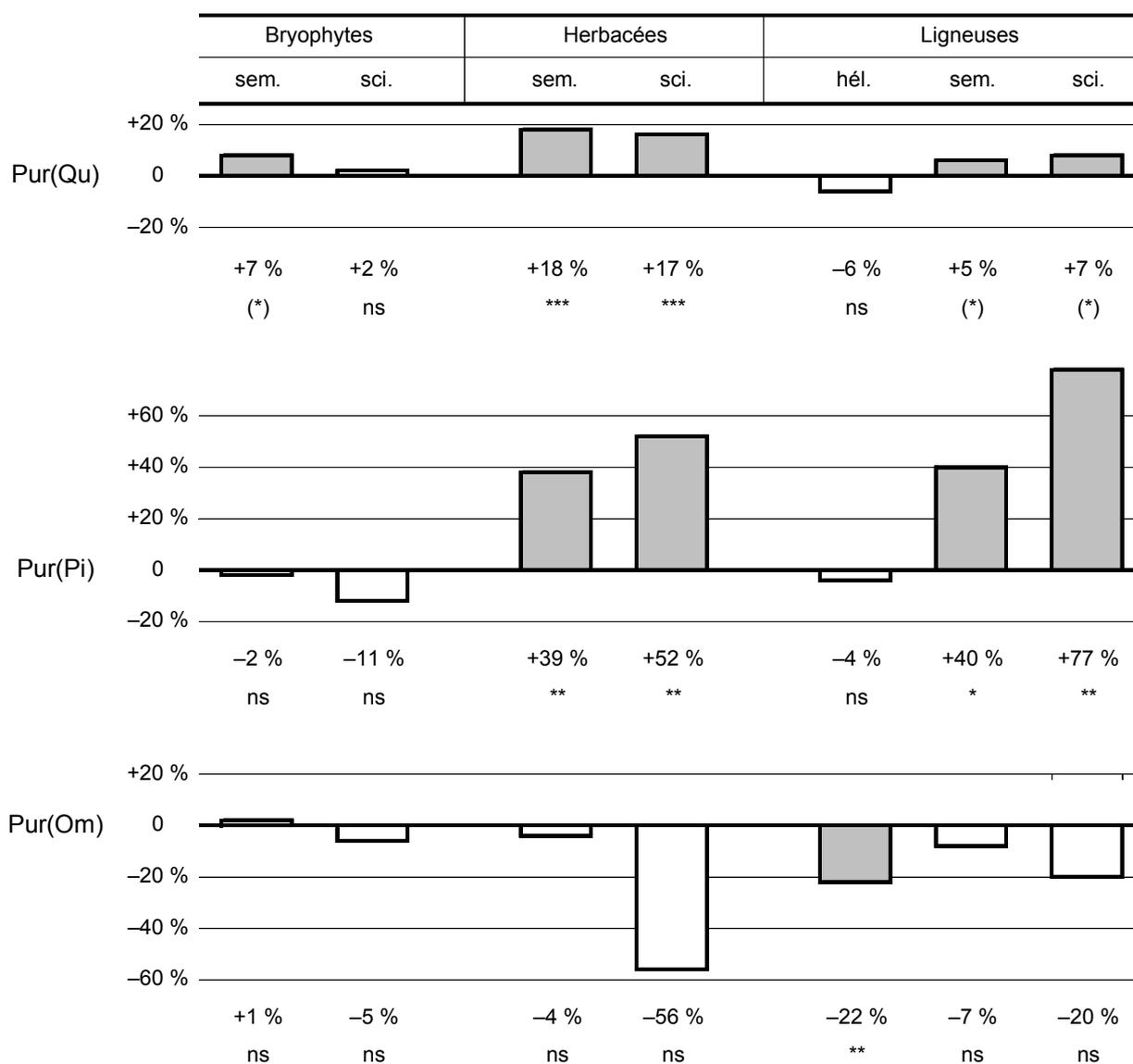


Figure 3.10 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "Hélio") à une augmentation de +10 % de la pureté du groupe d'essences principal (modèle $Pur(gep):gep$). "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles.

3.2.4. Abondance totale + richesse (modèle G+R)

L'abondance totale du peuplement a un effet négatif sur les groupes d'espèces vasculaires (**Figures 3.11 et 3.12**). Cet effet est très marqué pour certaines herbacées (par exemple -37 % d'herbacées non forestières et -27 % d'herbacées péri-forestières lorsque la surface terrière totale augmente de $5m^2 \cdot ha^{-1}$). Notons que l'effet est d'autant plus négatif avec le caractère non forestier des espèces herbacées : -37 % (non forestières) < -27 % (péri-forestières) ** ; -27 % (péri-forestières) < -12 % (forestières) **. Aussi, les herbacées semi-héliophiles sont plus affectées (-26 %) que les herbacées sciaphiles (-14 %) **.

La réponse des groupes vasculaires à la richesse en essences est alors généralement positive (sinon non significative). La classification selon le caractère héliophile discrimine bien les espèces (**Figure 3.12**) : pour une augmentation de 2 essences, la richesse des herbacées semi-héliophiles augmente de 27 % alors que la réponse de la richesse des herbacées sciaphiles est non significative ; la richesse des ligneuses héliophiles et celle des ligneuses sciaphiles augmentent considérablement (+44 % et +65 % respectivement), mais pas celle des ligneuses semi-héliophiles.

La réponse des bryophytes à la richesse en essences est plutôt négative ; avec la classification selon l'héliophilie, les bryophytes sciaphiles ne répondent pas significativement, alors que les bryophytes semi-héliophiles perdent 41% de leur richesse pour une augmentation de 2 essences (**Figure 3.12**).

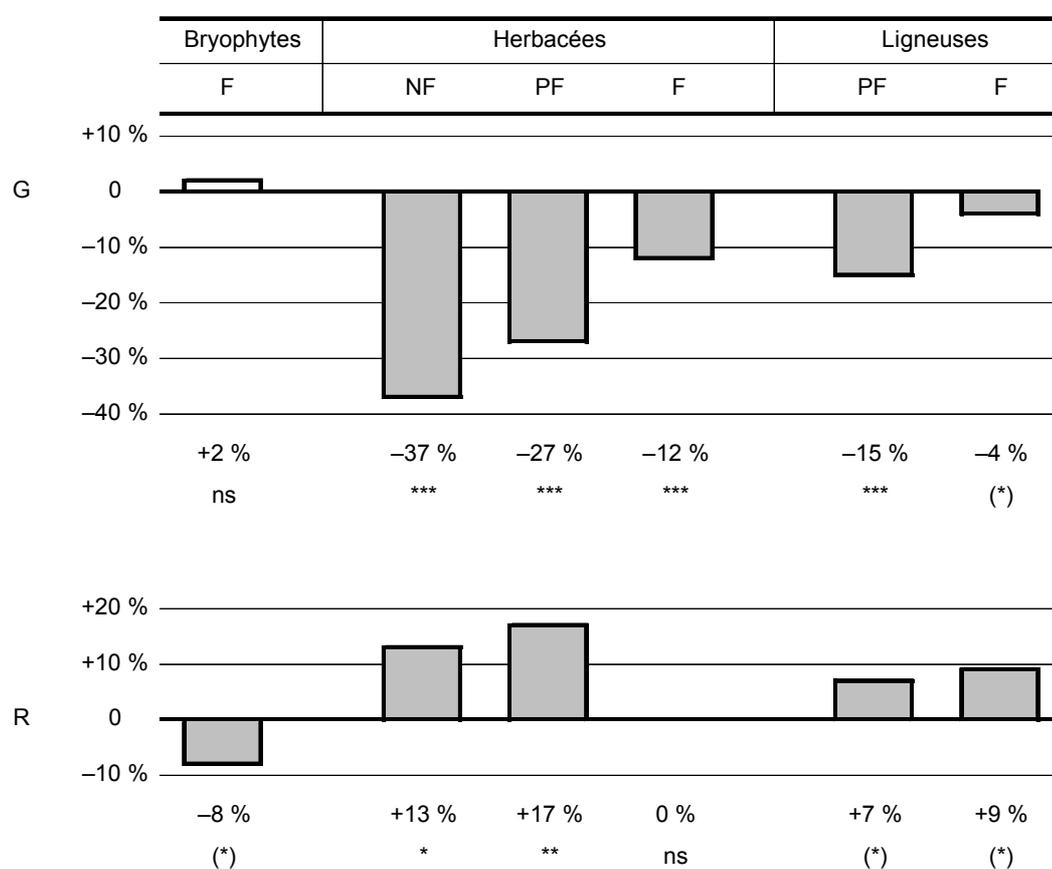


Figure 3.11 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "For") à une augmentation de +5 m².ha⁻¹ de la surface terrière totale et de +2 essences (modèle G+R). "NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières.

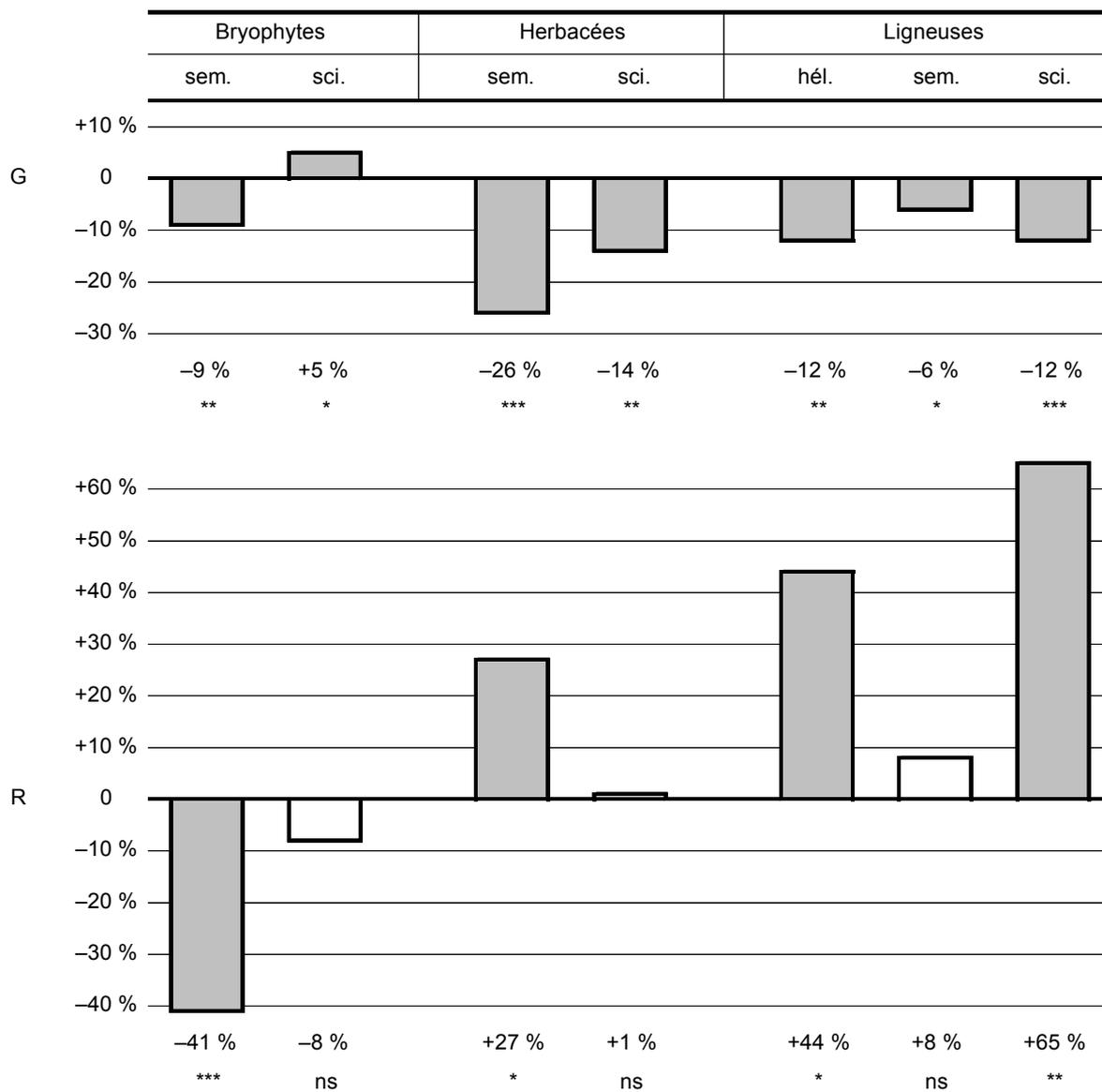


Figure 3.12 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "Hélio") à une augmentation de $+5 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ de la surface terrière totale et de $+2$ essences (modèle $G+R$). "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles.

3.2.5. *Abondance des groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$)*

L'effet de la surface terrière varie en sens et amplitude selon le groupe d'essences considéré. La réponse de la richesse des groupes d'espèces vasculaires est souvent significative (**Figures 3.13 et 3.14**). Pour ces cas significatifs, la richesse des herbacées diminue avec l'abondance des chênes et diminue (parfois très fortement) avec l'abondance des essences de demi-ombre, tandis que la richesse des herbacées augmente avec l'abondance des essences pionnières ; les groupes ligneux quant à eux répondent toujours négativement à l'abondance en essences, quel que soit le groupe.

La réponse de la richesse des herbacées groupées selon leur caractère forestier (**Figure 3.13**) à l'abondance des essences de demi-ombre est d'autant plus forte que les espèces ne sont pas forestières : -65 % pour les non forestières < -44 % pour les péri-forestières ***, et -44 % pour les péri-forestières < -25 % pour les forestières ***. Aussi, les herbacées semi-héliophiles répondent plus fortement (-44 %) à l'abondance des essences de demi-ombre que les herbacées sciaphiles (-31 %) ** (**Figure 3.14**).

Avec la classification selon le caractère forestier, la réponse de l'unique groupe de bryophytes (forestières) à l'abondance des différents groupes d'essences n'est pas significative (**Figure 3.13**). Avec la classification selon l'héliophilie, la richesse des bryophytes semi-héliophiles diminue (de manière relativement faible) avec l'abondance de chacun des trois groupes d'essences ; les bryophytes sciaphiles ne répondent significativement (et positivement) qu'à l'abondance des essences de demi-ombre (**Figure 3.14**).

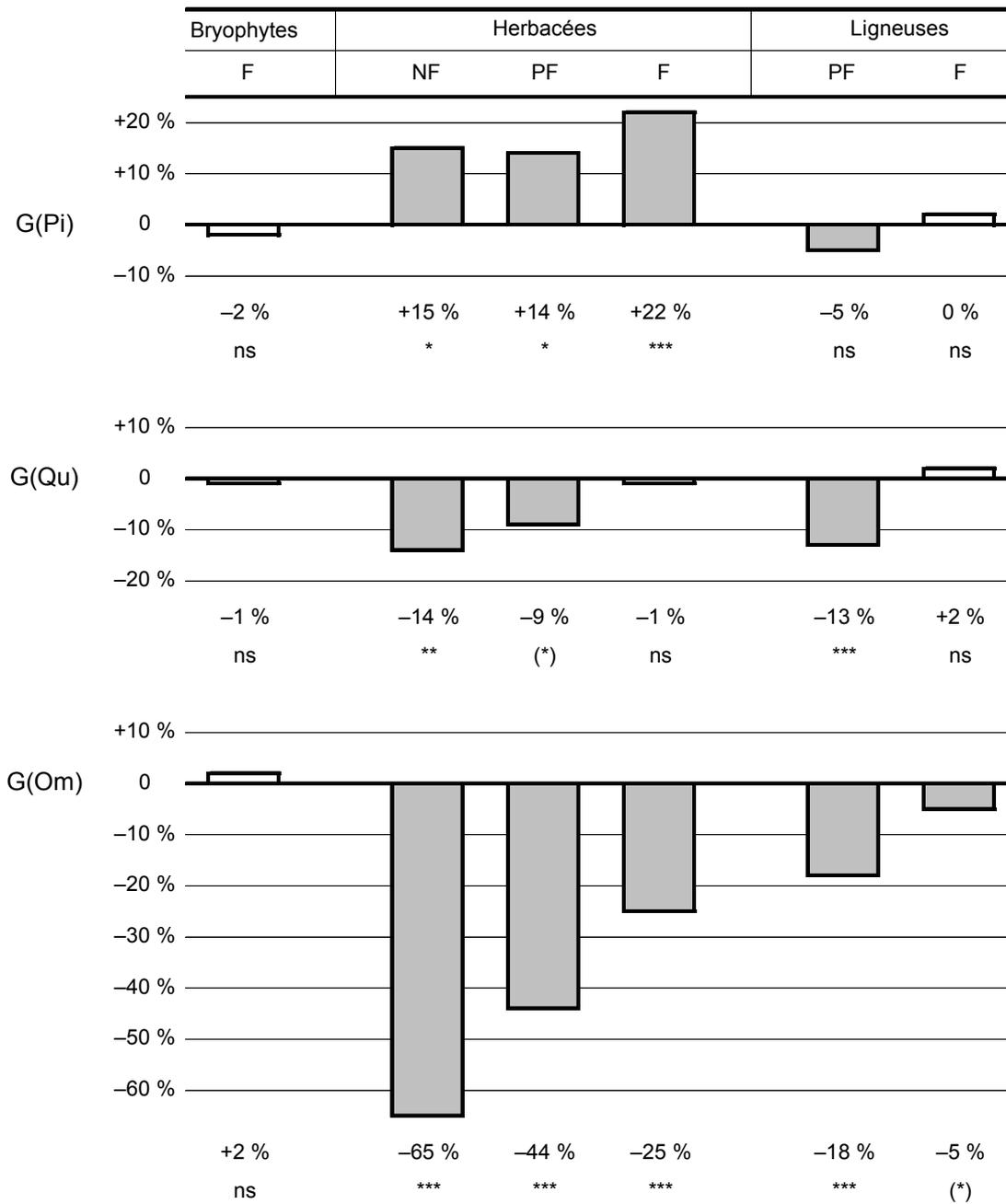


Figure 3.13 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification "For") à une augmentation de $+5 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ de l'un des trois groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$). "NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières.

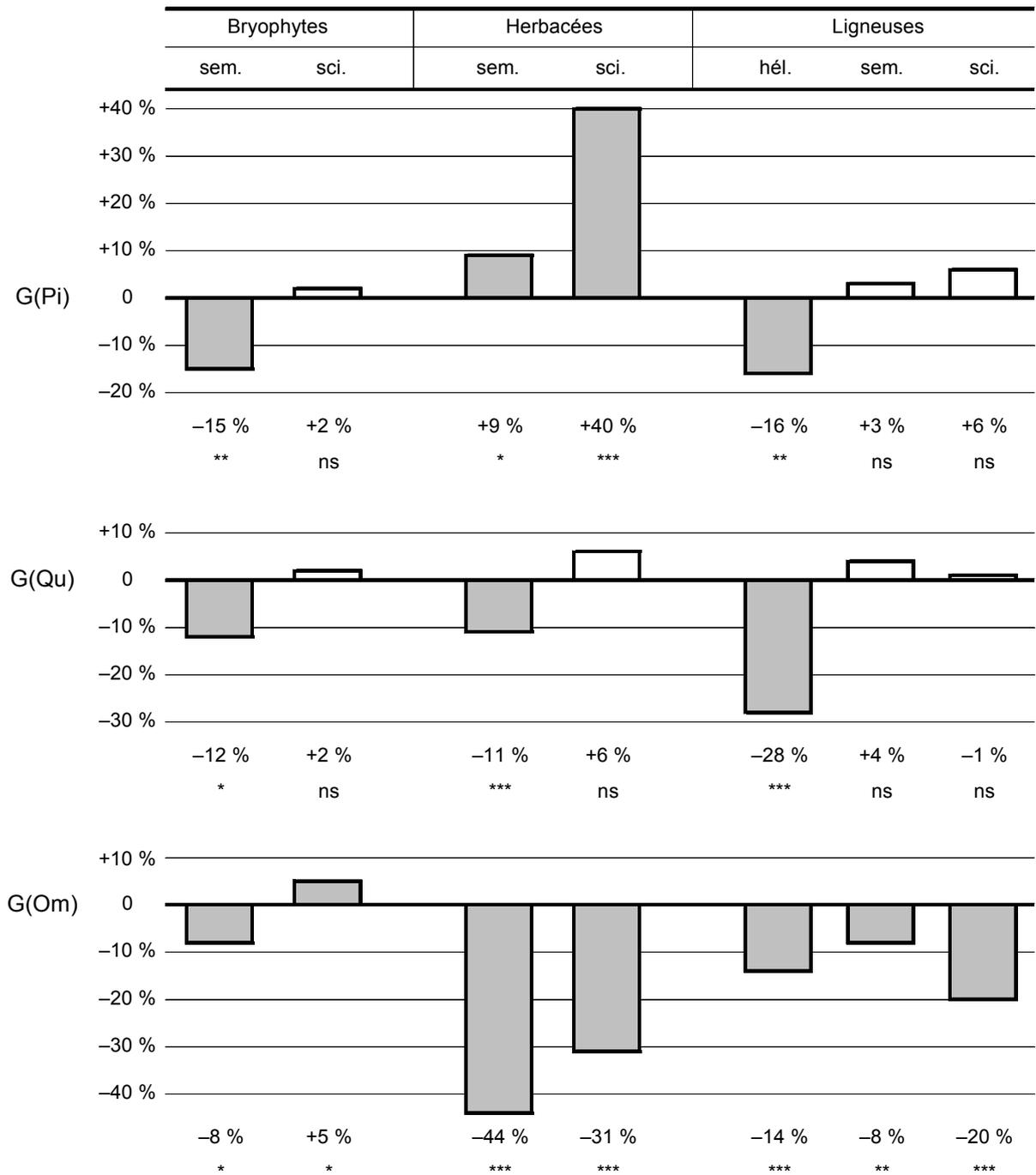


Figure 3.14 : réponse de la richesse écologique de la flore (classification selon le caractère héliophile) à une augmentation de +5 m².ha⁻¹ de l'un des trois groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$). "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles.

4. DISCUSSION

4.1. La richesse en essences, un mauvais indicateur pour les herbacées en forêts de Brie

La richesse en essences utilisée seule n'apparaît pas être un bon indicateur. En particulier, ce n'est pas un bon indicateur de la richesse spécifique des herbacées : selon la classification, aucun des deux ("Hélio") ou trois ("For") groupes écologiques n'y répond significativement. Par contre la richesse des groupes d'espèces ligneuses augmente souvent avec la richesse en essences ; ceci est trivial dans la mesure où les espèces ligneuses du relevé floristique regroupent pour partie les semis et jeunes plants des essences du peuplement : plus le peuplement est riche en essences, plus la richesse spécifique des groupes ligneux dans le relevé floristique aura tendance à être élevée. Par contre, la richesse en essences est un indicateur qui semble fonctionner pour la richesse des bryophytes, mais l'effet est inverse à celui prévu par l'indicateur : les groupes de bryophytes qui répondent significativement à la richesse en essences ont une réponse négative. Cependant, les r^2 des modèles pour les groupes de bryophytes restaient toujours très bas, proches de ceux du modèle nul, et les DIC étaient peu différents entre nos modèles et le modèle nul. Bien que la richesse en essences ait des effets négatifs sur la richesse de ces groupes.

La surface terrière totale du peuplement est un indicateur négatif de la richesse spécifique des espèces vasculaires en forêts de Brie. Lorsque cet effet de la surface terrière totale est pris en compte (modèle $G+R$), les effets de la richesse en essences sont plus marqués : certains groupes d'herbacées ont alors une réponse positive à la richesse en essences, mais avec en général des effets plus marqués de la surface terrière.

Ainsi, alors que la richesse en essences est considérée être un indicateur positif de biodiversité (MCPFE 2003, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b), en forêts adultes de Brie il ne fonctionne pas. Si l'on prend en compte la surface terrière du peuplement, alors l'effet de la richesse est significatif pour plusieurs groupes ; cependant, l'effet de la surface terrière est plus marqué et cet indicateur bivarié ne serait pas facile à communiquer.

4.2. La pureté par essence principale, un indicateur difficile à tester en forêt de Brie

Nous avons testé deux modèles : le premier – $gep+Pur(ep)$ – comporte un effet "groupe d'essence principal" et un effet "pureté de l'essence principale" (quelle que soit cette essence), et le second – $Pur(gep):gep$ – comporte un effet "pureté du groupe d'essence principal", par groupe d'essences principal (il est possible de connaître l'effet de la pureté du groupe d'essences principal pour chacun de ces groupes d'essences). Les résultats de ce second modèle nous montraient un

fort effet négatif (respectivement positif) sur de nombreux groupes vasculaires de la pureté des essences de demi-ombre (respectivement des essences pionnières). Cependant, nous ne discuterons pas plus ces résultats car ils sont très peu robustes par manque de données : seulement 14 et 7 placettes étaient dominées par les essences de demi-ombre et pionnières respectivement. Les effets de la pureté de ces groupes d'essences seraient à étudier avec plus de relevés. Par contre l'effet de la pureté lorsque les chênes sont dominants (28 placettes concernées) est un résultat plus fiable.

D'après le DIC, les modèles comportant une variable pureté sont de bons indicateurs de la richesse de nombreux groupes floristiques. D'après les paramètres du modèle $Pur(gep):gep$ lorsque les chênes sont dominants et du modèle $gep+Pur(ep)$, la pureté de l'essence principale ou la pureté des chênes lorsqu'ils sont dominants n'a des effets marqués que sur la richesse des groupes herbacés. En revanche, ces effets sont presque exclusivement positifs, contrairement aux prédictions de l'indicateur 4.1.1 (seules les herbacées forestières perdent des espèces lorsque la pureté de l'essence dominante – toutes essences confondues – augmente). Aussi, la magnitude de ces effets est souvent beaucoup plus forte que la magnitude des effets de la richesse en essences dans le modèle $G+R$ (sauf pour les herbacées semi-héliophiles). Cependant, ce n'est pas exactement l'indicateur 4.1.1 que nous avons testé : il est défini comme "la pureté en surface terrière par essence principale" ; nous n'avons pas assez de relevés par essence principale (ni assez de relevés par groupe d'essence principale) pour bien vérifier cet indicateur. Cet indicateur serait à tester sur de plus gros jeux de données

La majorité des forêts françaises de plaine est dominée par le chêne. Notre analyse comportait 31 sur 49 placettes composées majoritairement de chênes. La pureté des chênes et la pureté de l'essence principale quelle qu'elle soit – mais sachant que c'est le chêne dans 31 sur 49 placettes –, a des effets généralement positifs sur la richesse des herbacées (et des effets généralement non significatifs ou de très faible amplitude sur les bryophytes et sur les ligneuses). Une explication possible serait la forte présence de charme en sous-étage dans nos placettes ; quand la pureté du chêne diminue, cela est très souvent à mettre en lien avec une augmentation de l'abondance du charme. La présence de cette essence en sous-étage est connue pour défavoriser la richesse floristique (e.g. Kwiatkowska *et al.* 1997).

4.3. Importance de l'effet de l'abondance (surface terrière) des essences

La surface terrière totale du peuplement (modèle G – non détaillé – et modèle $G+R$) a un effet négatif sur la richesse de presque tous les groupes écologiques (à l'exception de certaines bryophytes), quelle que soit la classification de la flore. Cet effet est particulièrement marqué pour les herbacées ; il est d'autant plus fort avec le caractère non forestier des espèces. En revanche, si l'on considère l'effet de la surface terrière de chaque groupe d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$), cet effet n'est pas systématiquement négatif ; notamment, la surface terrière des essences pionnières a un effet positif sur la richesse des groupes d'espèces herbacées.

Le modèle $\Sigma G(ge)$, qui prend en compte l'abondance des groupes d'essences (chênes, essences pionnières et essences de demi-ombre) apparaît être le meilleur modèle pour de

nombreux groupes dont presque tous les groupes d'espèces herbacées. D'après son DIC beaucoup plus faible que les autres modèles, ce modèle serait un meilleur indicateur de la richesse écologique : l'abondance absolue de chacun de ces trois groupes d'essences serait plus déterminante que la richesse en essences. Par contre, si ce modèle est très pertinent du point de vue de son adéquation avec la richesse de la flore, son interprétation est complexe puisqu'elle dépend de trois variables qui évoluent conjointement ; c'est donc un modèle difficile à utiliser comme indicateur, du moins comme on a l'habitude de le faire (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2001).

Betts *et al.* (2005) soulignent l'importance de considérer l'abondance des différentes essences plutôt que la richesse globale en essences pour décrire la richesse floristique. D'après nos modèles, considérer des *groupes* d'essences écologiquement proches – plutôt que les espèces elles-mêmes – est déjà très pertinent pour modéliser l'effet de l'abondance des essences sur la flore. De nombreux groupes écologiques ont des réponses significatives et fortes à la plupart des trois groupes d'essences (peu de groupes répondaient à la richesse en essences), et l'amplitude des réponses dépend du groupe écologique. Notamment, l'effet négatif des essences de demi-ombre (charme et tilleul) est plus fort pour les herbacées héliophiles et moins fort pour les herbacées sciaphiles par rapport aux herbacées semi-héliophiles ; ces réponses variables des herbacées selon leur caractère héliophile nous indiquent que les essences de demi-ombre ont un effet négatif sur la flore en diminuant les quantités de lumière arrivant au sol. Comme l'abondance des essences de demi-ombre est corrélée négativement avec celle des chênes ($-0,55$ ***), l'augmentation d'abondance des essences de sous-étage correspond en même temps à une diminution de l'abondance des chênes. Les effets positifs de l'abondance des essences pionnières sur la flore correspondent aussi à un effet de la diminution de l'abondance des chênes car l'abondance des essences pionnières est corrélée négativement avec l'abondance des chênes ($-0,73$ ***). Ainsi, le remplacement des chênes par des essences pionnières est favorable à la flore. Les essences pionnières sont ici principalement représentées par des bouleaux et des peupliers. Ce sont des essences au couvert lâche ; elles laissent donc une grande partie de la lumière et de l'eau de pluie arriver au sol contrairement aux peuplements de charmes ou de chênes. Cette abondance des ressources disponibles au sol pourrait expliquer que les espèces herbacées sont plus nombreuses quand l'abondance de ces essences pionnières augmente.

4.4. Autres indicateurs

La note d'humus (modèle *hum*) n'est pas un bon indicateur de la richesse floristique dans notre cas, excepté pour quelques groupes de ligneux. Les caractéristiques chimiques du sol quant à elles (modèle *station*) constituent un mauvais indicateur pour les bryophytes et les herbacées mais un excellent indicateur pour beaucoup de ligneux. Certaines espèces ligneuses de ces groupes écologiques doivent correspondre aux semis des essences de la placette (car le relevé floristique inclut les espèces ligneuses arborées). Bien que notre étude soit menée sur un type stationnel relativement constant, il est possible que la composition en essences des placettes reste

dépendante des variations résiduelles des caractéristiques stationnelles ; en particulier, les parcelles les plus hydromorphes dans lesquelles la régénération du chêne a échoué ont été laissées en évolution naturelle et forment maintenant des peuplements âgés non dominés par le chêne. Par conséquent, si ces parcelles les plus hydromorphes de composition en essences particulière présentent aussi des caractéristiques chimiques spécifiques (modèle *station*), la richesse spécifique des groupes écologiques de ligneux pourrait être plus dépendante de ce modèle *station* que des autres descripteurs de peuplement, si les semis des arbres comptent beaucoup dans la réponse de ces groupes. Cependant on pourrait s'attendre à ce que les autres espèces de la flore soient aussi plus dépendantes de ces facteurs stationnels mais ce n'est pas le cas ; la richesse des groupes d'espèces herbacées varie plutôt en fonction des variables de peuplement d'après le DIC et le r^2 .

4.5. Bilan

Les grands traits qui ressortent de notre comparaison de modèles sur les forêts de Brie sont les suivants :

- les indicateurs basés sur la diversité, la composition ou l'abondance des essences sont généralement meilleurs que les indicateurs axés sur des caractéristiques stationnelles ;
- la richesse en essences n'est pas un bon indicateur de la diversité de la flore vasculaire, sauf quand il est considéré après l'abondance du peuplement ;
- la pureté de l'essence dominante est un bon indicateur (positif) de la richesse des herbacées (mais négatif pour les herbacées forestières) ;
- la richesse des vasculaires est plus liée à l'abondance des groupes d'essences qu'à la richesse en essence ou la pureté de l'essence dominante ;
- nous n'avons pas trouvé de bon indicateur de la richesse des bryophytes (même si la richesse en essences semble être un indicateur – négatif – de la richesse de certaines bryophytes).

Il apparaît primordial de distinguer les espèces selon leur écologie : un indicateur peut favoriser certaines espèces et en défavoriser d'autres. L'approche par richesse spécifique de groupes écologiques est donc appropriée. Que l'on considère la classification "For" (caractère forestier des espèces) ou "Hélio" (caractère héliophile des espèces), la qualité relative des modèles et le sens des effets sont globalement les mêmes.

4.6. Perspectives

Ces résultats en forêt de Brie, obtenus sur quelques parcelles dans un type de forêt déterminé, ne sont pas forcément généralisables à d'autres régions. Il serait donc intéressant de tester ces

modèles sur d'autres chênaies du Bassin Parisien, voire sur d'autres types de forêts dans d'autres régions de France. Aussi, nous venons de comparer des indicateurs sur des gradients stationnels très restreints ; il serait intéressant de les tester en faisant varier le type de station.

Nous n'avons pu tester rigoureusement l'indicateur 4.1.1 "pureté par essence principale" que pour des peuplements où le chêne est l'essence principale (nous avons testé l'effet de la pureté du *groupe* d'essences principal) : un jeu de données plus grand et/ou dans d'autres régions est nécessaire pour tester cet indicateur avec d'autres essences principales que le chêne.

La méthodologie utilisée pourrait être améliorée sur au moins deux points : la structure probabiliste des modèles et les techniques de comparaison de modèles.

Nous avons travaillé avec une distribution normale dans nos modèles ; bien que ce soit la distribution de données la plus fréquemment utilisée en écologie, elle n'est pas très adaptée aux données floristiques (qui sont des données discrètes et présentent souvent beaucoup de zéros). Aussi, nous avons travaillé avec une fonction de lien exponentielle (entre la richesse spécifique et les variables de nos modèles), fonction qui pourrait être complexifiée pour mieux correspondre aux données.

Il existe de nombreux critères de comparaison de modèles autre que le DIC, et notamment le *Bayes Factor* calculé par intégration thermodynamique. Ces méthodes sont récentes et encore peu développées ; nous n'avons malheureusement pas eu le temps de les programmer suffisamment tôt pour les utiliser sur nos données de forêts de Brie. Il serait intéressant de les tester pour s'assurer qu'elles nous indiquent bien la même qualité relative des modèles sur la base du DIC.

Chapitre 4

Effets de la composition, de la diversité et
de l'abondance des essences sur la diversité floristique
dans les forêts de six régions forestières
(est et sud-est du Bassin Parisien)

1. INTRODUCTION

La plupart des études qui se sont intéressées à l'effet de la composition en essences sur la flore forestière concernait un ou quelques massifs forestiers. Notre étude en forêts de Brie en est un exemple (chapitre 3). Des études à cette échelle permettent de comparer des peuplements soumis au même climat, et avec des caractéristiques stationnelles plus ou moins similaires ; en revanche, leurs résultats ne sont pas généralisables *a priori*. L'effet essence n'a presque jamais été appréhendé à une échelle spatiale supérieure, c'est-à-dire au niveau régional voire plurirégional (Augusto *et al.* 2003) ; les indicateurs de biodiversité 4.1 (richesse en essences) et 4.1.1 (pureté de l'essence principale) notamment n'ont jamais été testés à une échelle supérieure au massif forestier alors qu'ils sont définis au niveau national, et même européen. Il est donc nécessaire de développer au niveau national des modèles de diversité floristique permettant de tester ces indicateurs.

L'IFN (Inventaire Forestier National) réalise des relevés dendrométriques et phytocéologiques dans toute la France. En se basant sur ces données, il est théoriquement possible d'étudier l'effet essence sur la diversité floristique dans une vaste zone géographique. Les données dendrométriques de l'IFN sont utilisées pour définir et calculer les indicateurs basés sur la composition en essences, en particulier les indicateurs 4.1 et 4.1.1. Cependant, la validité de ces indicateurs n'a jamais été vérifiée. Bien que les relevés floristiques de l'IFN soient réalisés dans un objectif de description stationnelle et non d'inventaire le plus exhaustif possible, nous allons essayer de voir s'il existe un effet essence sur la richesse des groupes écologiques de la flore en se basant sur ces relevés.

Pour cette étude, nous allons nous intéresser à une zone à l'est et au sud-est du Bassin Parisien couvrant un peu plus de 22400 km² au total. L'ensemble des forêts des régions forestières couvertes repose sur un substratum calcaire peu variable. Nous allons pouvoir tester plus de modèles/indicateurs que sur les données des forêts de Brie (chapitre 3) car le nombre de données et la variabilité des essences sont plus grands. Nous allons comparer la qualité des modèles et étudier le sens et la significativité des effets ; nos objectifs sont les suivants :

- vérifier l'indicateur 4.1 sur la richesse floristique (selon cet indicateur, la diversité augmente avec la richesse en essences) ;
- vérifier l'indicateur 4.1.1 sur la richesse floristique (selon cet indicateur, la diversité diminue avec la pureté des peuplements) ;
- chercher s'il existe de meilleurs indicateurs de diversité que le 4.1 ou le 4.1.1. en se basant sur d'autres variables de composition et/ou d'abondance des essences, seules, combinées entre elles ou combinées avec les indicateurs 4.1 ou 4.1.1.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Présentation des données de l'IFN

2.1.1. Méthodes d'inventaire

L'IFN réalise depuis 1960 un suivi des peuplements forestiers de France métropolitaine sur la base de relevés dendrométriques et écologiques, complétés plus tard par un relevé floristique. Toutes les formations boisées ou arborées – quel que soit leur type de propriété – dont la fonction principale est la production de bois sont prises en compte (les forêts peu ou pas exploitées sont exclues). Jusqu'en 2004, les relevés étaient réalisés département par département (il fallait 10 à 12 ans pour couvrir la France entière) ; depuis, l'inventaire est réalisé sur l'ensemble des départements chaque année mais sur un nombre plus réduit de points (il faut toujours une dizaine d'années pour couvrir l'ensemble des points de la France métropolitaine).

L'échantillonnage des points est effectué de manière systématique pour les forêts de production et pour les landes ; nous ne nous intéresserons qu'aux relevés effectués en forêt. Un point est sélectionné tous les 10 km² ; ces points sont photo-interprétés, puis un point sur deux est sélectionné (de manière systématique) parmi les forêts de production pour le relevé de terrain.

L'inventaire d'une placette IFN comprend :

- (1) une description écologique (pédologie, topographie, caractéristiques générales du peuplement) ;
- (2) un relevé floristique (liste et abondance de toutes les espèces vasculaires et des bryophytes, toutes strates confondues) ;
- (3) une description dendrométrique (diamètre à 1,30 m de chaque arbre, puis âge et hauteur de l'arbre moyen).

Les surfaces d'inventaire sont circulaires (**Figure 4.1**) ; les mesures de diamètre des arbres du peuplement sont effectuées dans un rayon variable suivant leur diamètre :

- rayon = 6 m pour les petits bois ($7,5 \leq \text{diamètre} < 22,5$ cm) ;
- rayon = 9 m pour les bois moyens ($22,5 \leq \text{diamètre} < 37,5$ cm) ;
- rayon = 15 m pour les gros bois (diamètre $\geq 37,5$ cm).

Toutes les espèces d'arbres et arbustes présentes dans un rayon de 25 m (au-delà du rayon de 15 m) sont inventoriées (mais leur diamètre n'est pas mesuré).

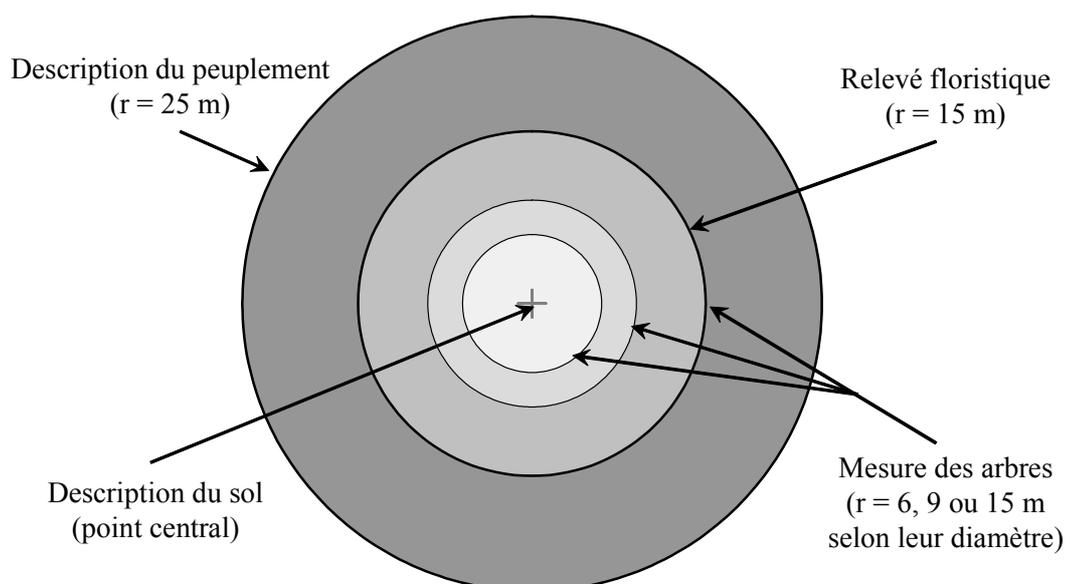


Figure 4.1 : schéma d'une placette de mesure de l'IFN.

Certaines essences sont regroupées par l'IFN ; ces regroupements sont faits dans un objectif de simplification des données (érables par exemple) ou de rassemblement d'essences difficiles à différencier (bouleaux par exemple). Dans notre secteur d'étude, les groupes d'essences sont :

- *Betula sp.* (*Betula pendula* Roth et *B. pubescens* Ehrh.) ;
- "grands érables" (*Acer pseudoplatanus* L. et *A. platanoides* L.) ;
- *Ulmus sp.* (*Ulmus glabra* Huds., *U. minor* Roth et *U. laevis* Pall.) ;
- "peupliers cultivés" (*Populus nigra* L., *P. deltoides* (Bartr.) Marsh., *P. trichocarpa* Torr. & Gray ex Hook., *P. ×canadensis* Mœnch et *P. "interaméricain"*) ;
- "peupliers non cultivés" (*Populus alba* L., *P. nigra* L. et *P. canescens* (Ait.) Sm.) ;
- "cerisier ou merisier" (*Prunus sp.*, *Prunus avium* L., *P. cerasum*, *P. padus* L. et *P. serotina* Ehrh.) ;
- "autres fruitiers" (*Malus sylvestris* Mill., *Pyrus cordata* Desv., *Prunus domestica* L., *Sorbus aria* (L.) Crantz, *S. aucuparia* L., *S. domestica* L. et *S. latifolia* (Lam.) Pers.) ;
- *Tilia sp.* (*Tilia cordata* Mill. et *T. platyphyllos* Scop.) ;
- *Juglans sp.* (*Juglans nigra* L. ou *J. regia* L. et hybride).

2.1.2. Variables utilisées

Parmi les variables écologiques disponibles dans la base de données de l'IFN, nous avons utilisé les suivantes (**Tableau 4.1**) pour nos analyses :

Tableau 4.1 : variables écologiques de la base de données IFN utilisées pour nos analyses.

Variable	Définition
DATEECO	date du relevé (mois et année)
HUMUS	type d'humus
PENT2	plus grande pente (%)
TOPO	position topographique
REGN	région forestière nationale
AUTEUR	code de l'équipe ayant effectué le relevé
RESERUTILE	réserve utile en eau du sol (mm)
XL2	coordonnées Lambert 2 étendu ; longitude (m)
YL2	coordonnées Lambert 2 étendu ; latitude (m)

La réserve utile en eau du sol (RU) est calculée par l'IFN avec la formule suivante : $RU = (10 - Cailloux) * [Prof1 * Text1 + (Prof2 - Prof1) * Text2]$ où *Cailloux* = proportion moyenne de blocs, graviers et cailloux dans le profil du sol (en 1/10^{èmes} du volume total) ; *Prof1* = profondeur de l'horizon supérieur (dm) ; *Prof2* = profondeur de sondage (dm) ; *Text1* = code de texture de l'horizon supérieur, quand le sol présente deux horizons différenciés ; *Text2* = code de texture de l'horizon inférieur selon le triangle de Jamagne (1967) (1 = sableux ; 2 = sablo-limoneux ; 3 = sablo-argileux ; 4 = limono-sableux ; 5 = limono-argileux ; 6 = limoneux ; 7 = argilo-limoneux ; 8 = argilo-sablo-limoneux ; 9 = argileux).

A partir des variables écologiques, des mesures dendrométriques (circonférence de tous les arbres de la placette) et de l'inventaire des arbres dans un rayon de 25 m, nous avons calculé des variables supplémentaires qui nous serviront aussi pour les analyses (**Tableau 4.2**). A partir des relevés floristiques (liste des espèces associées à un code d'abondance dominance par relevé), nous avons calculé une richesse spécifique par groupe écologique (cf. section 2.4.2)

Tableau 4.2 : variables dendrométriques, variables de composition en essences et variables spatiales calculées à partir des variables initiales de la base de données IFN.

Variable	Définition (et modalités des variables qualitatives)
G	surface terrière totale (m ² .ha ⁻¹)
ED	Essence Dominante = celle dont la surface terrière est > 75 % de G (s'il n'y a pas d'essence dominante : "mix")
EP	Essence Principale = celle qui a la surface terrière la plus élevée (qu'elle soit "dominante" ou non)
gep	Groupe d'essences principal, parmi : <ul style="list-style-type: none"> * les chênes (<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl., <i>Q. robur</i> L., <i>Q. pubescens</i> Willd. et <i>Q. rubra</i> L.), codés "Qu" * les essences feuillues pionnières (<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>Betula</i> sp., <i>Laburnum anagyroides</i> Med., "peupliers non cultivés", "peupliers cultivés", <i>Populus tremula</i> Michx., <i>Robinia pseudacacia</i> L., <i>Salix</i> sp.), codées "Pi" * les essences feuillues sciaphiles ou de demi-ombre se développant souvent en taillis dans le sous-étage (<i>Carpinus betulus</i> L., <i>Fagus sylvatica</i> L., <i>Tilia</i> sp., <i>Corylus avellana</i> L.), codées "Ta" * les autres essences feuillues (héliophiles ou de demi-ombre se développant rarement en taillis dans le sous-étage) (<i>Acer campestre</i> L., "grands érables", <i>Castanea sativa</i> Mill., <i>Cornus mas</i> L., <i>Fraxinus excelsior</i> L., <i>Juglans</i> sp., "cerisier ou merisier", "autres fruitiers", <i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz, <i>Ulmus</i> sp.), codées "au" * les essences résineuses dryades (<i>Abies alba</i> Mill., <i>Abies grandis</i> (D. Don) Lindl., <i>Cupressus sempervirens</i> L., <i>Picea abies</i> (L.) Karst., <i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr., <i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco), codées "RD" * les essences résineuses post-pionnières (<i>Larix decidua</i> Mill., <i>Pinus nigra</i> Arn., <i>Pinus sylvestris</i> L.), codées "RP"
G(Qu)	surface terrière des chênes
G(Pi)	surface terrière des essences feuillues pionnières
G(Ta)	surface terrière des essences feuillues sciaphiles ou de demi-ombre se développant souvent en taillis dans le sous-étage
G(au)	surface terrière des autres essences feuillues
G(RD)	surface terrière des essences résineuses dryades
G(RP)	surface terrière des essences résineuses post-pionnières
Mel	variable indiquant si le peuplement est mélangé ("mix") ou dominé par une essence ("dom"), c'est-à-dire une essence dont la surface terrière est > 75% de G.
Pur(EP)	pureté (= pourcentage de la surface terrière totale) de l'essence principale
Pur(gep)	pureté (= pourcentage de la surface terrière totale) du groupe d'essences dominant
R	richesse en essences (essences arborées et arbustives dans un rayon de 25 m)
m10	identité de la maille de 10*10 km (quadrillage sur la base des coordonnées des points en Lambert II étendu)
axe1	distance (en m) sur un axe SW-NE
axe2	distance (en m) sur un axe NW-SE

2.2. Présentation des données analysées

2.2.1. Zone d'étude

Nous avons utilisé les relevés de l'IFN effectués sur 6 régions forestières nationales, qui couvrent au total 22 424 km² :

- Gâtinais (partie orientale) ;
- Brie ;
- Champagne Crayeuse ;
- Plateau Nivernais ;
- Pays d'Othe ;
- Puisaye.

Une partie de ces régions – Pays d'Othe, Champagne sénonaise (sud de la Champagne crayeuse), Gâtinais oriental et Puisaye des plateaux – constitue une unité homogène du point de vue des types de stations (Forêt et al. 2005) ; nous y avons ajouté des régions forestières géographiquement proches et similaires du point de vue de la roche mère (partie nord de la Champagne Crayeuse, Plateau Nivernais et Brie). Les six régions forestières nationales reposent sur des calcaires du Bassin Parisien ; plus précisément, les relevés sont situés à l'est et au sud-est du Bassin Parisien (**Figure 4.2**), sur des roches des périodes Jurassique, Crétacé et Paléogène.

Les forêts de ces régions sont toutes, ou presque toutes, exploitées pour la production de bois ; elles sont donc toutes susceptibles d'être échantillonnées par l'IFN.



Figure 4.2 : carte des régions forestières étudiées.

2.2.2. *Restriction du jeu de données*

Les données fournies par l'IFN pour les 6 régions représentent 2 354 relevés. Afin d'éviter d'avoir trop de biais dans ces premières analyses des données IFN, nous avons homogénéisé le jeu de données analysées en retirant certains relevés aux caractéristiques écologiques particulières ; cette sélection de relevés a été faite selon :

- le **type d'humus** d'un sol : il dépend des caractéristiques de la matière organique fraîche (effet essence) et de facteurs écologiques externes tels que le climat, la roche mère et les caractéristiques hydriques du sol (Duchaufour 1997). Les humus les plus hydromorphes – en particulier anmoor et tourbe – sont formés suite à un engorgement permanent ; ils indiquent donc des conditions écologiques particulières, très différentes des autres types d'humus. Ils sont donc exclus du jeu de données (–0,5 % des données).

- la **topographie** : les sols en pente sont plus fortement soumis à l'érosion de leurs couches superficielles, ce qui peut potentiellement avoir un effet sur la végétation. Nous ne conservons donc que les relevés effectués sur plateaux, et dont la pente est inférieure à 5 % (–35,7 % des relevés).

- la **date du relevé floristique** : les relevés de l'IFN sont effectués tout au long de l'année. En période hivernale la majorité des espèces de la flore ne peut être détectée. Nous excluons donc les relevés qui ont été réalisés entre novembre et février compris (–31,1 % des relevés).

- la **maturité des peuplements** : nous restreignons nos analyses à des peuplements dit "adultes" (cf. introduction générale) sur la base des critères suivantes : (1) le nombre de brins précomptables (diamètre à 1,30 m > 22,5 cm) est supérieur à 50 brins.ha⁻¹ et (2) la hauteur maximale relevée par l'IFN est supérieure à 18 m (–38,9 % des relevés).

Nous avons ainsi sélectionné 634 relevés (parmi les 2 354 initiaux). Ce sont ces données qui seront analysées par la suite.

2.3. **Description des données analysées**

Les objectifs de cette description des 634 relevés analysés (régions forestières, dates des relevés, caractéristiques stationnelles et composition en essences) sont doubles :

- (1) présenter en détail les données analysées ;
- (2) définir les modalités des variables qualitatives qui sont suffisamment représentées pour être testées et décrire les variables quantitatives qui seront testées ou incluses en tant que covariables.

2.3.1. Régions forestières

Les données sélectionnées se répartissent toujours sur l'ensemble des 6 régions forestières nationales du jeu de données initial (**Tableau 4.3**). Les relevés sont très abondants en Brie et sur le Plateau Nivernais. A l'inverse, ils sont moins nombreux dans la Champagne crayeuse et dans le Gâtinais. Pour le Gâtinais, cette faible densité de relevés vient du fait que nous étudions uniquement la partie Est de la région : lorsque nous avons acquis les données de l'IFN, les relevés sur le reste de la région n'étaient pas encore réalisés et/ou saisis dans la base de données.

Tableau 4.3 : répartition des 634 relevés par région forestières nationale.

Région forestière nationale	départements administratifs couverts	Surface de la région forestière (km ²)	Nombre de relevés	Nombre de relevés par km ²
Brie	02, 10, 51, 75, 77	5 474	331	0,0605
Champagne Crayeuse	02, 08, 10, 51, 89	8 956	80	0,0089
Plateau Nivernais	58	1 566	107	0,0683
Pays d'Othe	10, 89	1 081	42	0,0389
Puisaye	58, 89	1 653	39	0,0236
Gâtinais	77, 89	3 694	35	0,0095

2.3.2. Date et auteurs des relevés

Les 634 relevés de notre zone d'étude ont été réalisés entre 1993 et 2004 par 16 équipes différentes. Comme toutes les équipes n'ont probablement pas le même niveau de connaissances en botanique, nous incluons un facteur "observateur" dans les modèles ; cette variable aura 7 modalités différentes (les 10 auteurs qui ont fait moins de 30 relevés sont regroupés).

Les relevés de l'IFN sont effectués tout au long de l'année, entre mars et octobre dans les données sélectionnées (**Figure 4.3**). La majorité des espèces de la flore des forêts tempérées de l'hémisphère nord se développe au printemps et été ; c'est donc à cette période que les relevés floristiques devraient être les plus riches. Nous observons bien cette tendance sur les relevés IFN, mais seulement pour les herbacées (**Figure 4.4**). Nous incluons tout de même un facteur "saison" dans nos modèles pour en tenir compte.

La richesse spécifique des relevés est très faible (**Figure 4.4**) ; il y a en moyenne 5,4 espèces herbacées et 4,3 espèces ligneuses par relevé. Les relevés de l'IFN ne sont pas réalisés dans un objectif d'inventaire floristique précis ; il est possible que ces faibles valeurs de richesse spécifique soient dues à la partialité des inventaires.

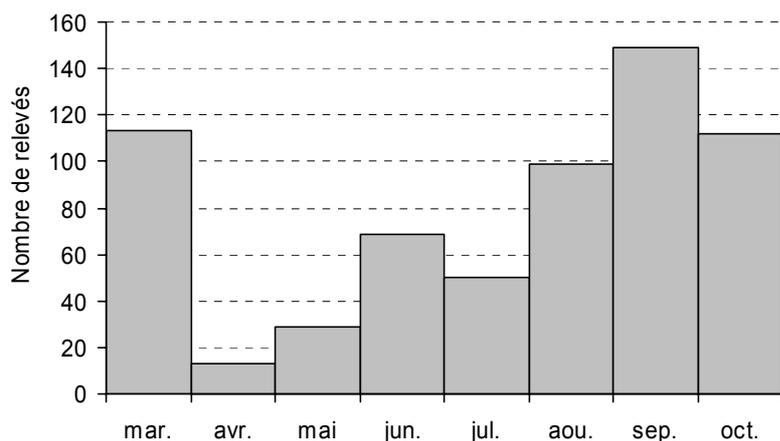


Figure 4.3 : répartition des relevés de l'IFN selon le mois de l'année.

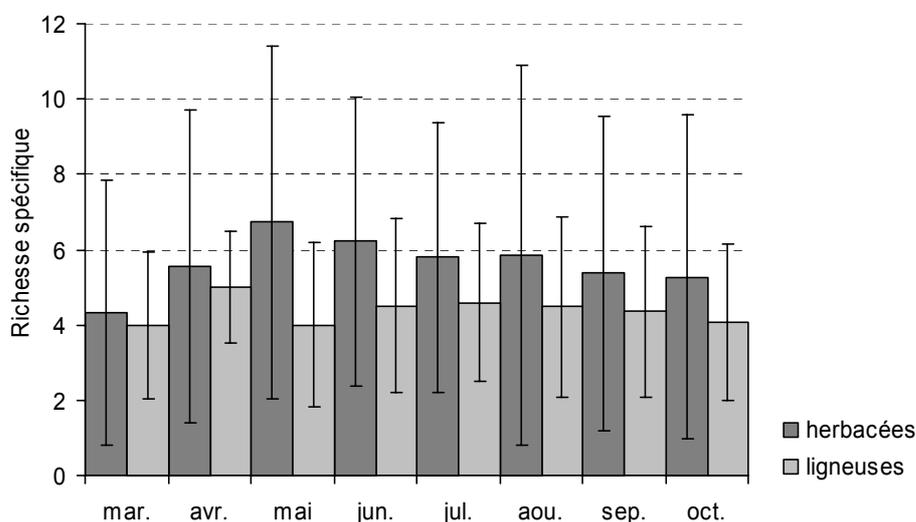


Figure 4.4 : variation de la richesse spécifique des relevés floristiques selon le mois de l'année (moyenne \pm écart-type).

2.3.3. Caractéristiques stationnelles

Les figures suivantes représentent le nombre de relevés en fonction de quelques caractéristiques écologiques des relevés :

- la valeur indicatrice "R" (acidité) de la flore selon Ellenberg *et al.* (1992) (1, très acide – 9, alcalin ; **Figure 4.5**) ;
- la valeur indicatrice "F" (humidité du sol) de la flore selon Ellenberg *et al.* (1992) (1, très sec – 9, très humide ; **Figure 4.6**) ;
- le type d'humus (**Figure 4.7**).
- la réserve utile en eau du sol, RU (**Figure 4.8**) ;

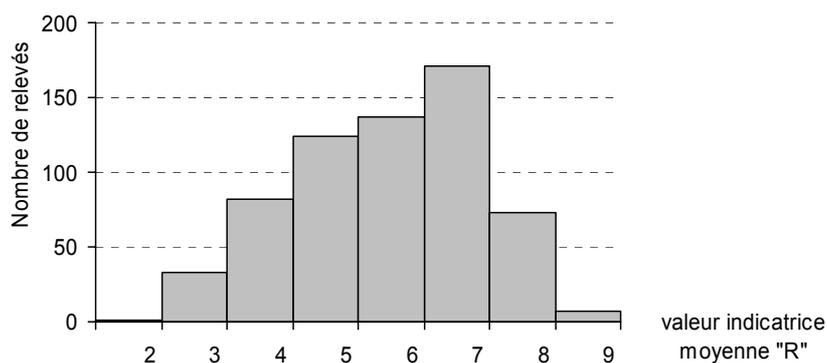


Figure 4.5 : nombre de relevés en fonction de la valeur indicatrice moyenne "R" (acidité) de la flore ou mR (6 relevés ne comportent pas d'espèces à valeur indicatrice connue ; ils ne sont pas représentés).

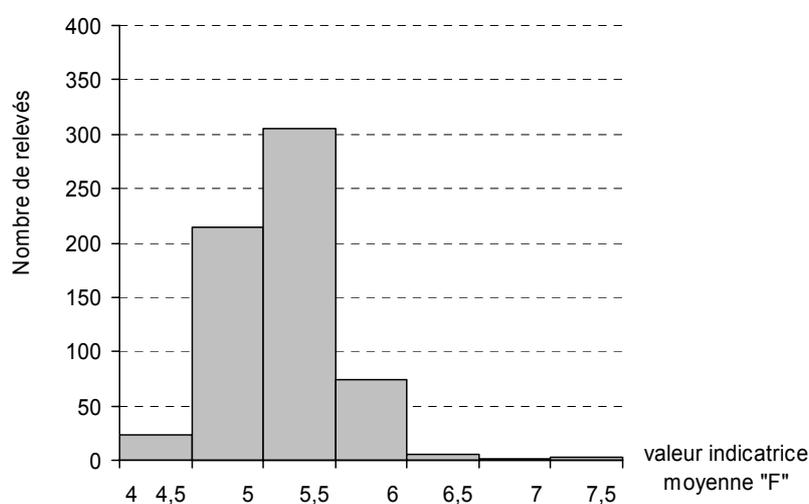


Figure 4.6 : nombre de relevés en fonction de la valeur indicatrice moyenne "F" (humidité du sol) de la flore ou mF (6 relevés ne comportent pas d'espèce à valeur indicatrice connue ; ils ne sont pas représentés).

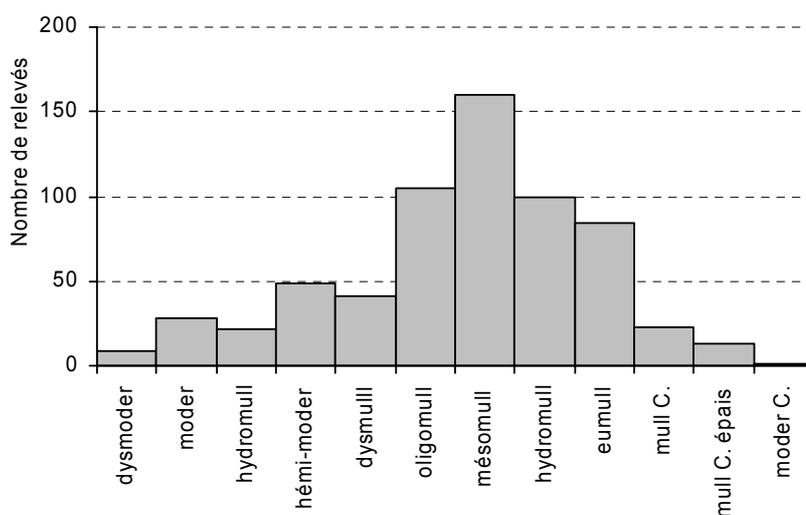


Figure 4.7 : nombre de relevés en fonction du type d'humus ("C." = carbonaté).

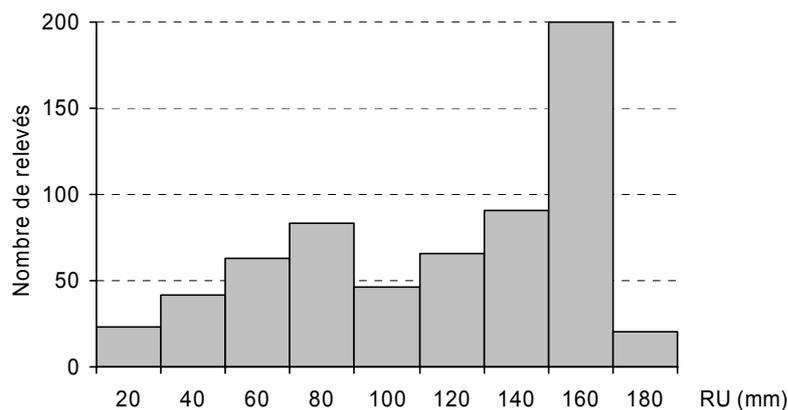


Figure 4.8 : nombre de relevés en fonction de la réserve utile en eau du sol (RU).

Les relevés analysés sont donc peu acides d'après la flore (**Figure 4.5**), malgré que l'on se situe sur des sols calcaires ; le type d'humus dominant est le mull (**Figure 4.7**). Les sols sont frais en moyenne, mais l'humidité varie peu entre relevés d'après la flore (**Figure 4.6**) ; la réserve utile est assez variable, mais curieusement un tiers des relevés a une RU de 160 mm (**Figure 4.8**).

Nous utiliserons un facteur représentant l'acidité et un facteur représentant l'humidité en tant que covariables stationnelles dans nos modèles :

- soit mR et mF ; on parlera alors de modèle de type (1) ;
- soit *humus* (note d'humus, croissante avec la vitesse de minéralisation : 2, dysmoder – 10, mull carbonaté) et RU ; on parlera alors de modèle de type (2).

Les variables représentant l'acidité – mF et RU – sont corrélées positivement (+0,20 ***); les variables représentant l'humidité – mF et *humus* – sont aussi corrélées positivement (+0,57 ***). Il n'y a pas de corrélation significative entre les deux valeurs indicatrices (mR et mF) utilisées dans les modèles de type (1) ; en revanche, il y a une corrélation, mais de faible amplitude, entre les variables stationnelles des modèles de type (2), RU et *humus* (+0,12 **).

2.3.4. *Surface terrière totale*

La surface terrière totale des 634 relevés varie sur une très large gamme, allant de 4,0 à 76,6 $m^2 \cdot ha^{-1}$ (**Figure 4.9**) ; les deux peuplements avec une très forte surface terrière (supérieure à 60 $m^2 \cdot ha^{-1}$) sont une aulnaie avec des "peupliers non cultivés" et frênes et une tillaie avec charmes et cerisiers. La surface terrière totale constituera la variable explicative de certains modèles.

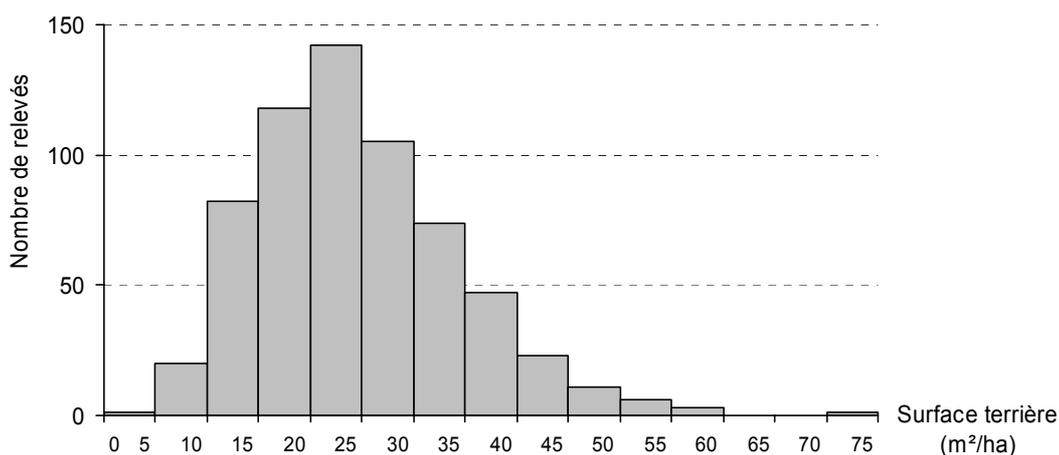


Figure 4.9 : répartition des relevés en fonction de la surface terrière totale des peuplements.

2.3.5. *Essence dominante*

Par "essence dominante", nous entendons l'essence dont l'abondance (en surface terrière) est supérieure à 75 % de la surface terrière totale. Dans les peuplements dits "mêlés", aucune essence n'a une abondance supérieure à 75 % de la surface terrière totale (64 % des peuplements sélectionnés n'ont pas d'essence "dominante", cf. **Tableau 4.4**).

Tableau 4.4 : répartition des relevés selon leur essence dominante.

Essence dominante	Symbole	Nombre de relevés
peuplement mêlé (aucune essence > 75 % G totale)	mix	408
<i>Quercus petraea</i>	Quepet	117
<i>Quercus robur</i>	Querob	48
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Psemen	13
<i>Fraxinus excelsior</i>	Fraexc	13
<i>Pinus sylvestris</i>	Pinsyl	6
<i>Picea abies</i>	Picabi	4
<i>Castanea sativa</i>	Cassat	4
<i>Carpinus betulus</i>	Carbet	4
<i>Betula sp.</i>	Betspp	4
<i>Tilia sp.</i>	TilCor	3
<i>Pinus nigra</i>	Pinnig	3
autres essences (<i>Abies alba</i> , <i>Abies grandis</i> , <i>Salix sp.</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Larix decidua</i> , <i>Fagus sylvatica</i>)		7

L'effet "essence dominante" sera modélisé avec pour modalités les essences dominantes représentées dans au moins 20 relevés. Les autres essences (dominantes dans moins de 20 relevés) seront regroupées en distinguant les feuillus et les résineux. Les modalités de la variable "Essence dominante" seront donc les suivantes dans notre modèle :

- mix
- Quepet
- Querob
- F (autres essences feuillues, 31 relevés)
- R (essences résineuses, 30 relevés)

Aucune essence autre que les chênes (sessile ou pédonculé) n'est suffisamment représentée en tant qu'essence dominante dans la région d'étude pour être comparée aux autres.

2.3.6. *Essence principale*

L'essence dite "principale" est l'essence la plus abondante en surface terrière, qu'elle soit dominante ou non (**Tableau 4.5**).

Tableau 4.5 : répartition des relevés selon leur essence principale.

Essence principale	Symbole	Nombre de relevés
<i>Quercus petraea</i>	Quepet	235
<i>Quercus robur</i>	Querob	129
<i>Carpinus betulus</i>	Carbet	51
<i>Fraxinus excelsior</i>	Fraexc	48
<i>Populus tremula</i>	Poptre	27
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Psemen	20
<i>Tilia sp.</i>	TilCor	19
<i>Betula sp.</i>	Betspp	18
<i>Castanea sativa</i>	Cassat	12
<i>Pinus sylvestris</i>	Pinsyl	11
<i>Picea abies</i>	Picabi	11
autres essences principales (<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Robinia pseudacacia</i> , "cerisier ou merisier", "grand érable", <i>Alnus glutinosa</i> , "peuplier cultivé", "peuplier non cultivé", <i>Salix sp.</i> , <i>Quercus rubra</i> , <i>Abies grandis</i> , <i>Pinus nigra</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Picea sitchensis</i> , <i>Larix decidua</i>)		53

De la même manière que pour l'essence dominante, nous retiendrons les essences principales dans au moins 20 relevés comme modalités de cette variable et regrouperons les essences restantes en distinguant les feuillus et les résineux :

- Quepet
- Querob
- Carbet
- Fraexc
- Poptre
- Psemen
- F (autres essences feuillues, 87 relevés)
- R (autres essences résineuses, 36 relevés)

2.3.7. *Groupe d'essences principal*

Nous avons classé les essences en 6 groupes (**Tableau 4.2**). Le groupe d'essences principal est celui qui est le plus abondant en surface terrière. Nos données se répartissent comme suit (**Tableau 4.6**) :

Tableau 4.6 : répartition des relevés selon leur groupe d'essence principal.

Groupe d'essences principal	Symbole	Nombre de relevés
chênes	Qu	465
essences feuillues pionnières	Pi	124
essences feuillues sciaphiles ou de demi-ombre se développant souvent en taillis dans le sous-étage	Ta	18
essences résineuses post-pionnières	RP	11
autres essences feuillues	au	10
essences résineuses dryades	RD	6

Dans le modèle "groupe d'essences principal", les modalités seront :

- Qu
- Pi
- autres (autres essences, 45 relevés)

2.3.8. *Pureté de l'essence principale*

Nous ne testerons l'effet de la pureté de l'essence principale que pour les essences dont la pureté a une distribution relativement continue. Pour juger de la continuité de cette distribution, nous choisissons le critère suivant (**Figure 4.10**) :

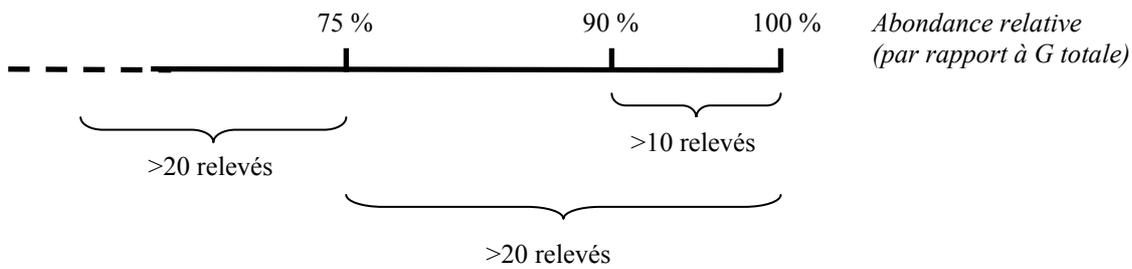


Figure 4.10 : critère de sélection des essences principales (et groupes d'essences principaux) dont la pureté est suffisamment bien distribuée pour être testée.

Avec notre jeu de données, seules deux essences ont une distribution d'abondance qui répond à ce critère lorsqu'elles sont principales : le chêne sessile (*Quercus petraea*) et le chêne pédonculé (*Quercus robur*). La distribution de leur pureté est représentée en **Figure 4.11**.

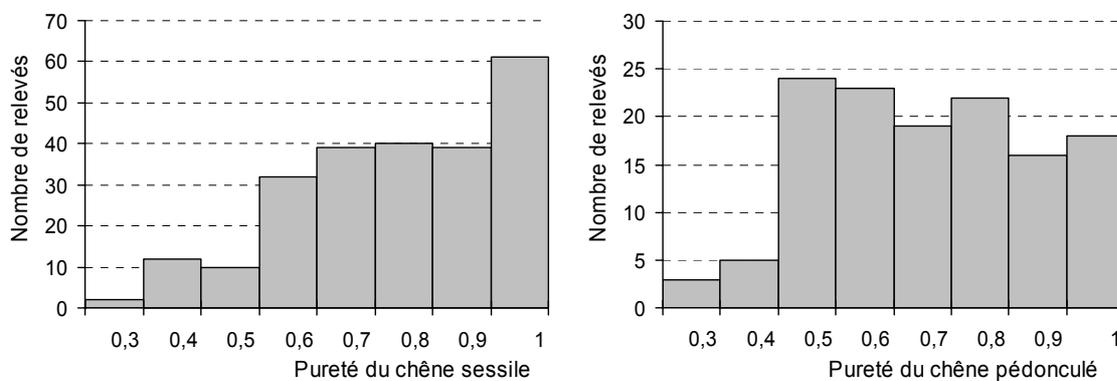


Figure 4.11 : distribution de la pureté des chênes sessile (à gauche) et pédonculé (à droite) lorsqu'ils sont l'essence principale.

Parmi les peuplements dominés par une essence autre que le chêne, ceux dominés par une essence résineuse (quelle que soit l'essence) ont une distribution de la pureté qui répond à notre critère (représentée en **Figure 4.12**).

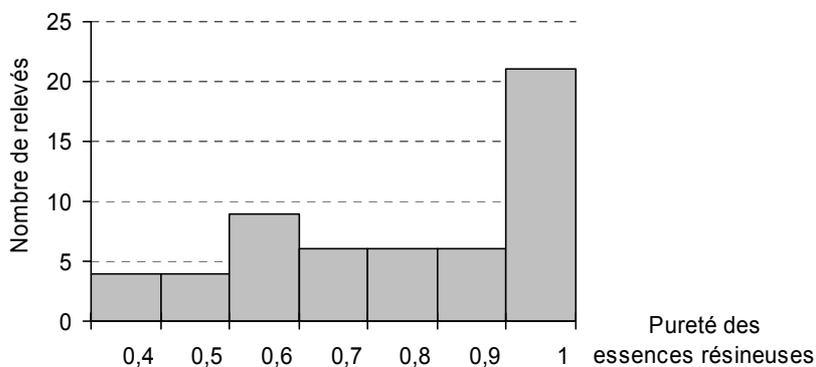


Figure 4.12 : distribution de la pureté des essences résineuses lorsqu'une d'elles est l'essence principale.

L'effet de la pureté par essence principale sur la flore sera donc testé pour les essences et groupes d'essences suivants :

- Quepet
- Querob
- R (essences résineuses)
- F (autres essences feuillues)

Le groupe des "autres essences feuillues" (feuillus autres que le chêne) ne répond pas à notre critère de distribution de la pureté ; il sera quand même intégré dans nos modèles pour ne pas en exclure de données.

2.3.9. Abondance par groupe d'essences

Les 6 groupes d'essences sont représentés de manière très inégale dans les relevés (**Tableau 4.7**). Comme tous sont présents dans au moins 30 relevés, nous testerons l'effet de leur abondance (mesurée par leur surface terrière) sur la flore (**Figure 4.13**).

Tableau 4.7 : nombre de relevés où le groupe d'essences est représenté.

Groupe d'essences principal	Symbole	Nombre de relevés
chênes	Qu	535
essences feuillues sciaphiles ou de demi-ombre se développant souvent en taillis dans le sous-étage	Ta	415
autres essences feuillues	au	269
essences feuillues pionnières	Pi	255
essences résineuses dryades	RD	54
essences résineuses post-pionnières	RP	32

Il existe des corrélations entre l'abondance de chacun des groupes (**Tableau 4.8**). Elles sont parfois très significatives – notamment entre l'abondance des chênes et celle d'autres groupes – mais toujours assez faibles en valeur absolue (maximum : -0,30 entre G(Pi) et G(Qu)). Il s'agit presque exclusivement de corrélations négatives.

Tableau 4.8 : coefficients de corrélation de Spearman entre les surfaces terrières des groupes d'essences utilisées dans le modèle $\Sigma G(ge)$. Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	G(RP)	G(RD)	G(au)	G(Ta)	G(Pi)
G(Qu)	-0,17	-0,27	-0,29	-0,05	-0,30
G(Pi)	-0,04	-0,04	+0,09	-0,08	
G(Ta)	-0,12	-0,10	-0,15		
G(au)	-0,05	-0,10			
G(RD)	-0,01				

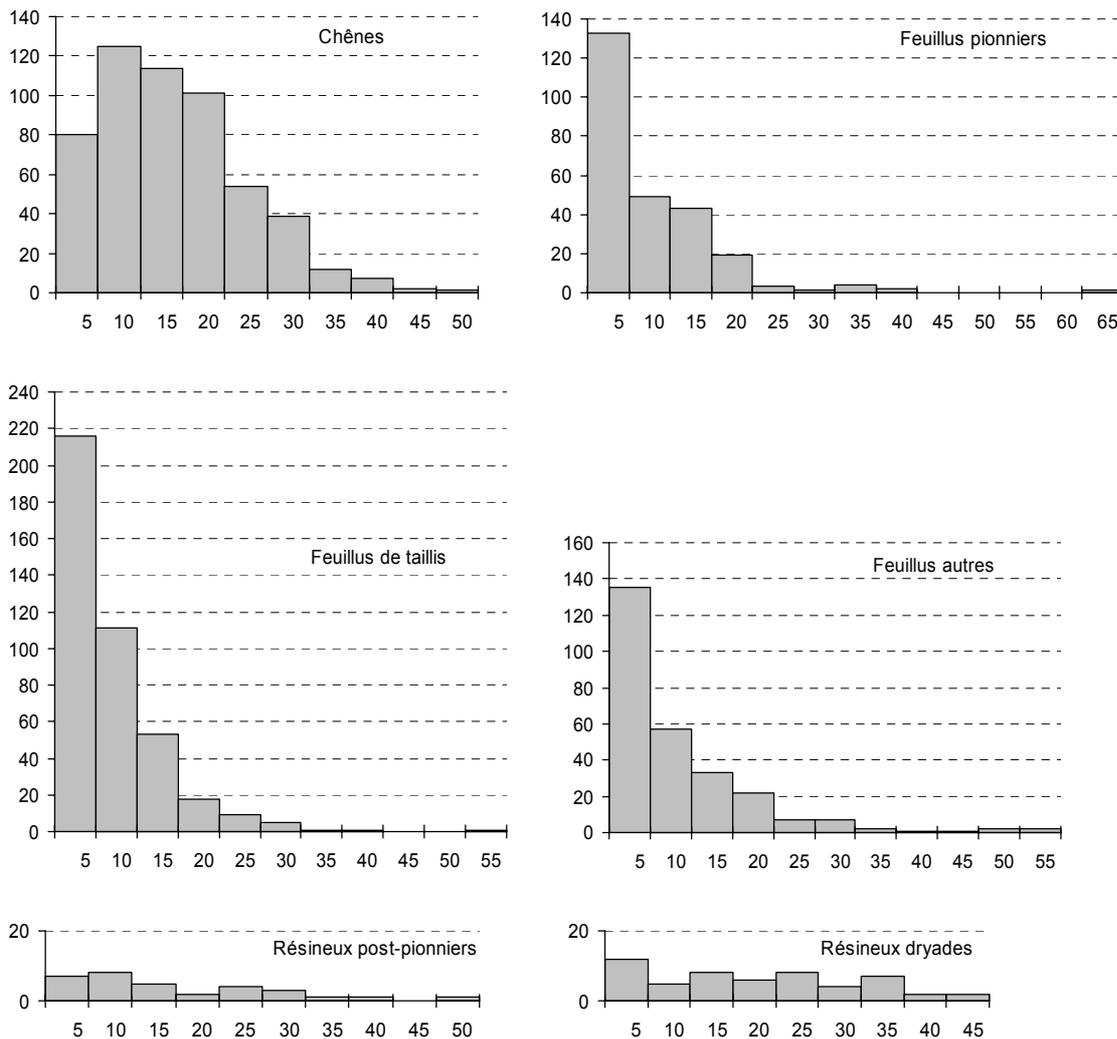


Figure 4.13 : nombre de relevés en fonction de la surface terrière de chaque groupe d'essences (les relevés où le groupe d'essences est absent ne sont pas représentés).

2.3.10. *Richesse en essences*

La richesse en essences correspond au nombre d'essences ligneuses arborées et arbustives présentes dans un rayon de 25 m. Elle varie de 1 à 7 par placette (**Figure 4.14**), avec une moyenne de 3,0 essences par relevé.

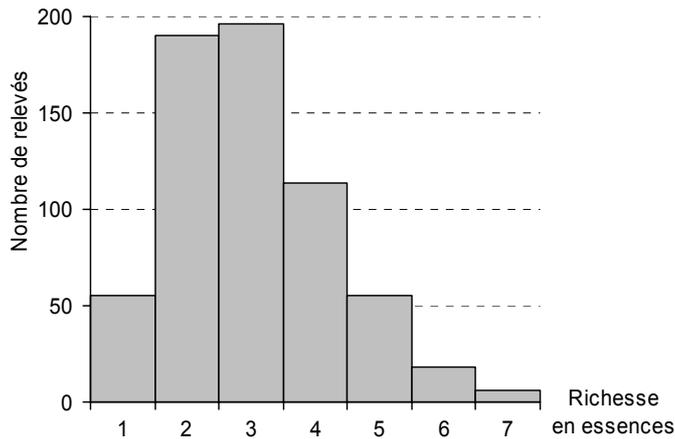


Figure 4.14 : nombre de relevés en fonction de la richesse en essences.

2.4. Méthodes d'analyses

2.4.1. Structure des modèles

Pour analyser l'effet de l'abondance, de la composition et/ou de la diversité en essences sur la flore, nous utilisons des modèles non linéaires généralisés à effets mixtes ; nous distinguerons les modèles de type (1) et de type (2) qui diffèrent par leurs covariables stationnelles. Pour des raisons de confidentialité du formalisme mathématique d'analyse des données qui est en cours de publication, la structure précise des modèles – lois de distribution des résidus et fonction de lien entre variable à expliquer et variables explicatives – ne sera pas détaillée ici. Elle a pour but d'être davantage en adéquation avec les caractéristiques des données observées que la structure utilisée dans le chapitre 3. Pour plus de précisions, contacter F. Gosselin (frederic.gosselin@cemagref.fr). Ces modèles sont :

$$y_{jklm} \sim \text{loi}(\mu_{jklm})$$

$$(1) \mu_{jklm} = f(x_{0,j} + \sum_{n=1}^N x_{1,jn} a_{mn} + x_{2,j} mR_m + x_{3,j} mF_m + x_{4,j} saison_m + x_{5,j} axe1_m + x_{6,j} axe2_m + \varepsilon_q + \varepsilon_{jk} + \varepsilon_{jl})$$

$$(2) \mu_{jklm} = f(x_{0,j} + \sum_{n=1}^N x_{1,jn} a_{mn} + x_{2,j} humus_m + x_{3,j} RU_m + x_{4,j} saison_m + x_{5,j} axe1_m + x_{6,j} axe2_m + \varepsilon_q + \varepsilon_{jk} + \varepsilon_{jl})$$

j = groupe écologique selon leur caractère forestier ("for") ou héliophile ("hélio") [5 ou 6 modalités respectivement, cf. **Tableau 4.11**];

k = région forestière du relevé m [6 modalités];

l = maille carrée de 10*10 km du relevé m [146 modalités. k et l ne sont pas parfaitement emboîtés : une maille l peut couvrir plusieurs régions forestières k];

m = relevé [634 modalités];

q = identité de l'équipe qui a fait le relevé m [7 modalités];

n = variable(s) explicative(s) spécifique(s) du modèle [N modalités ; N varie de 1 à 6, cf. **Tableau 4.9**];

μ_{jklm} = richesse spécifique moyenne prédite par le modèle pour le groupe écologique j du relevé m qui se trouve dans la maille l de la région forestière k ;

$saison_m$ = "saison" du relevé m ; cette variable numérique est d'autant plus forte qu'on est proche de la saison de végétation : le maximum correspond au mois de juin (+2), et la variable perd 1 unité par mois avant et après le mois de juin;

a_{mn} = descripteur(s) (n variables) de composition ou richesse en essence du relevé m , aussi appelé(s) variable(s) explicative(s) spécifique(s) du modèle : c'est le seul paramètre qui varie d'un modèle à l'autre (**Tableau 4.9**) et il donne généralement son nom au modèle;

$axe1_m$ et $axe2_m$ = variables quantitatives qui représentent la position du relevés sur deux axes, respectivement sud-ouest \rightarrow nord-est et nord-ouest \rightarrow sud-est;

mR et mF = valeurs indicatrices moyennes de la flore "acidité" et "humidité du sol" respectivement, selon Ellenberg (1992);

$humus$ = rapidité de la minéralisation de l'humus; c'est une variable numérique correspondant au type d'humus : elle est d'autant plus forte que le type d'humus correspond à une minéralisation rapide de la matière organique (dysmoder = 2; moder et hydromoder = 3; hémi-moder = 4; dysmull = 5; oligomull = 6; mésomull = 7; hydromull et eumull = 8; mull carbonaté = 9; mull carbonaté épais = 10; mull carbonaté = 11);

RU = réserve utile en eau du sol (en mm).

Les variables spécifiques des modèles (**Tableau 4.9**) sont centrées; les covariables (mR , mF , $humus$, RU , $axe1$ et $axe2$) sont centrées et réduites.

Tableau 4.9 : variable(s) explicative(s) de chaque modèle ("a").

Modèle	paramètre(s) "a" [modalités des variables qualitatives]
R	richesse en essences
G	surface terrière totale à 1,30 m ($m^2 \cdot ha^{-1}$)
Pur(EP)	pureté (proportion de la surface terrière totale) de l'essence principale
EP	essence principale (= la plus abondante en surface terrière à 1,30 m) [<i>Quepet, Querob, Carbet, Fraexc, Poptre, Psemen, F, R</i>]
ED	peuplement mélangé (pas d'essence >75% de G) ou identité de l'essence dominante [<i>mix, Quepet, Querob, F, R</i>]
Mel	peuplement mélangé (pas d'essence >75% G) ou dominé par une essence [<i>mix, dom</i>]
gep	groupe d'essences principal (= le plus abondant en surface terrière à 1,30 m) [<i>Qu, Pi, autres</i>]
R+G	R + G
EP+R	EP + R
EP+Pur(EP)	EP + Pur
gep+R	gep + R
gep+G	gep + G
gep+Pur(EP)	gep + Pur
R:EP	richesse par essence principale [<i>Quepet, Querob, Carbet, Fraexc, Poptre, Psemen, F, R</i>]
R:Mel	richesse par type de peuplement [<i>mix, dom</i>]
Pur(EP):EP	pureté de l'essence principale par essence principale [<i>Quepet, Querob, R, F</i>]
Pur(EP):Mel	Pureté de l'essence principale en distinguant les peuplements mélangés des autres [<i>mix, dom</i>]
$\Sigma G(\text{ge})$	$G(\text{Qu}) + G(\text{Ta}) + G(\text{Pi}) + G(\text{au}) + G(\text{RP}) + G(\text{RD})$ (surface terrière à 1,30 m de chaque groupe d'essences)
nul	0

Les modèles (1) et (2) diffèrent selon leurs covariables stationnelles. Chacun présente un avantage, mais le type (1) a en plus l'inconvénient de biaiser le jeu de données en retirant des relevés pauvres en espèces (**Tableau 4.10**). Ces relevés non pris en compte sont soit des relevés avec zéro espèce, soit des relevés avec seulement quelques espèces dont aucune n'a de valeur indicatrice de renseignée. Bien que la richesse spécifique moyenne des relevés soit faible

Tableau 4.10 : avantages et inconvénients des deux types de modèles (1) et (2)

Type de modèle	avantages	inconvénients
(1) covariables stationnelles : mR + mF	* les valeurs indicatrices de la flore donnent des informations très précises sur les caractéristiques stationnelles (Bergès <i>et al.</i> 2006)	* plus les relevés sont pauvres en espèces et plus ils ont de chances d'être exclus de l'analyse * la valeur indicatrice est d'autant moins précise que le relevé a peu d'espèces
(2) covariables stat. : humus + RU	* ces variables pédologiques sont mesurées indépendamment du relevé floristique	

Sur la vaste zone étudiée, il est possible que la flore présente des variations de richesse et de composition dans l'espace simplement, par exemple, pour des questions de variation du climat avec la latitude. Il est donc nécessaire d'intégrer des variables spatiales dans nos modèles pour prendre en compte ces patrons ; nous avons inclus deux variables quantitatives fixes et deux variables qualitatives aléatoires à nos modèles :

1. Les **variables spatiales fixes** sont la position en mètres sur 2 axes (SW-NE et NW-SE). Ces deux axes sont inclinés de 45° par rapport aux plans de coordonnées usuels (longitude-latitude) : cela nous paraît plus pertinent d'un point de vue phytogéographique car (1) les couches calcaires de la zone d'étude sont empilées grossièrement selon un axe SW-NE et (2) la côte la plus proche (mer de la Manche) est située grossièrement au NW de la zone. L'axe NW-SE est donc une variable qui pourrait modéliser une éventuelle modification de la richesse écologique de la flore selon l'âge de la roche calcaire et/ou la distance à la mer ; le second axe lui est perpendiculaire afin de bien prendre en compte les éventuelles tendances spatiales dans toutes les directions.

2. Les **variables spatiales aléatoires** sont l'identité de la région forestière nationale (6 modalités) et l'identité de la maille 10*10 km sur la zone d'étude (146 modalités). Les régions forestières sont des unités naturelles aux caractéristiques de sol et de climat suffisamment homogènes pour abriter des types de forêts comparables (IFN 2007) ; c'est donc un niveau géographique intéressant pour modéliser des variations de végétation. Le maillage 10*10 km nous permet de modéliser d'éventuelles variations plus locales de la végétation.

2.4.2. Classifications écologiques de la flore

Le relevé floristique de l'IFN comprend les espèces vasculaires et les bryophytes. Nous avons exclu certaines espèces et certains groupes d'espèces pour nos analyses :

- les bryophytes : c'est un groupe d'espèces plus difficile à identifier que les espèces vasculaires, et de fait moins connu de nombreux botanistes. L'identification des espèces repose souvent sur des critères nécessitant l'utilisation d'une loupe binoculaire ou d'un microscope ; comme les déterminations par les équipes de l'IFN sont le plus souvent effectuées à l'œil nu ou à la loupe $\times 10$ sur le terrain, l'inventaire des bryophytes est probablement moins complet et sujet à plus d'erreurs d'identification que les herbacées et les ligneuses ;
- les espèces d'arbres : le relevé floristique de l'IFN incorpore toutes les strates sans discernement : muscinale, herbacées, arbustive et arborée. Ainsi pour une essence donnée, les semis ne sont pas distingués du stade adulte par exemple. Comme les variables spécifiques de nos modèles sont basées sur la composition en essences arborées et arbustives des peuplements, nous avons exclu tous les *arbres* (selon Rameau *et al.* 1989) ; les *arbustes* et *arbrisseaux* sont conservés car très souvent ils ne sont pas assez développés ($> 7,5$ cm) pour être représentés dans les variables dendrométriques (*Crataegus monogyna* Jacq., *Frangula alnus* Mill., *Ilex aquifolium* L., *Mespilus germanica* L., *Sambucus nigra* L., *Viburnum lantana* L.) ;
- le gui (*Viscum album* L.) : c'est une espèce parasite fixée sur les arbres ; comme nous ne nous intéressons qu'à la végétation du sol nous l'avons exclue des relevés analysés.

Nos analyses vont donc porter sur les espèces herbacées (ligneuses ou non ligneuses) se développant dans la strate herbacée (listées en **annexe 8**). Nous allons travailler sur la richesse des groupes écologiques, définis indépendamment au sein des herbacées et au sein des ligneuses. Nous avons classé les espèces selon deux classifications écologiques similaires à celles des chapitres précédentes :

- (1) le caractère forestier (selon Julve 2007) ;
- (2) le caractère héliophile (selon Ellenberg 1992).

Le caractère héliophile pourrait être un bon critère de réponse différentielle des espèces à l'effet essence car les variations de lumière sont le mécanisme le plus fréquemment avancé pour expliquer l'effet essence sur la flore (chapitre 1, 1^{er} article). Le caractère forestier est une variable définie selon des critères *a priori* indépendants des variables explicatives de l'effet essence sur la flore (niveaux de ressources) ; nous supposons que le caractère forestier de la flore peut varier entre essences et selon l'abondance des essences.

Les critères de distinction des groupes sont présentés dans le **Tableau 4.11**. Ces critères ne sont pas exactement les mêmes que pour les données des forêts de Brie car les limites ont été choisies de manière à équilibrer le nombre d'espèces dans les groupes (en particulier pour l'héliophile).

Nous excluons de l'analyse les ligneuses non forestières car elles ne sont représentées que sur 3 des 634 relevés ; tous les autres groupes d'espèces – que ce soit avec la classification "For" ou "Hélio" – sont présents dans au moins 250 relevés et seront analysés.

Tableau 4.11 : critères de distinction des espèces selon leur caractère héliophile ou forestier (ces classes sont distinguées indépendamment au sein des herbacées ligneuses et non ligneuses).

Classification	Critères de distinction des espèces
caractère forestier	habitat préférentiel selon Julve (2007)
forestières	sous-bois herbacés ; fourrés.
péri-forestières	ourlets ; clairières et lisières ; landes ; parois ; matorrals ; friches.
non forestières	cultures ; pelouses ; prairies ; prés ; mégaphorbiaie ; roselières ; cariçaies ; sources ; tourbières ; tonsures.
caractère héliophile	valeur indicatrice moyenne "éclairage" (L) selon Ellenberg (1992)
héliophiles	$mL \geq 7$
semi-héliophiles	$5 \leq mL \leq 6$
sciaphiles	$mL \leq 4$

2.4.3. *Inférences bayésiennes*

Les variables écologiques et les valeurs moyennes des estimateurs de chaque modèle sont compilées par régression linéaire sous S-Plus 6.2 (fonction "gnls"). Ces données initiales sont intégrées dans notre modèle non linéaire généralisé mixte, qui a été programmé en bayésien sous R 2.2.1, en langages R et C (F. Gosselin, *comm. pers.*) en partie sur la base de Roberts et Rosenthal (2006).

Les priors de nos modèles sont non informatifs (distribution uniforme entre -20 et 20 pour les effets fixes, et distribution uniforme entre 0,001 et 30 pour les écart-types des effets aléatoires). Pour chaque paramètre, nous réalisons 3 chaînes indépendantes de 15 000 itérations (les 5 000 premières ne sont pas retenues) et nous enregistrons une valeur sur cinq (nous calculons donc 6 000 valeurs par paramètre).

Nous nous assurons que tous les paramètres des modèles ont bien convergé. Pour cela, nous contrôlons visuellement la bonne convergence des chaînes de Markov (de la même manière que pour les analyses du chapitre 3) ; en plus, nous nous basons sur deux indices, l'un représentant le nombre équivalent d'itérations indépendantes (il nous renseigne sur l'indépendance des valeurs d'une chaîne les unes par rapport aux autres) et l'autre représentant l'indépendance des trois chaînes les unes par rapport aux autres (il nous renseigne sur l'indépendance des valeurs simulées par rapport aux valeurs initiales, c'est-à-dire sur la bonne convergence des données).

2.4.4. Méthodes de comparaison des modèles

Nous avons ici choisi de comparer nos modèles sur la base de la "PMP" (Posterior Model Probability) de Congdon, calculée à l'aide de programmes (F. Gossselin, *comm. pers.*) écrits sur la base Congdon (2005).

La PMP est un indice qui a l'avantage d'être moins sensible que le DIC aux petits défauts de convergence. Nous avons constaté par exemple que, lorsque les chaînes de certains paramètres aléatoires ne convergeaient pas, le DIC prenait des valeurs aberrantes alors que le PMP restait quasiment inchangé par rapport à une situation de bonne convergence.

La PMP est calculée sur la base de densités de probabilité des données par rapport aux paramètres et au modèle et de densités de probabilité des paramètres par rapport au modèle. Comme le DIC, elle repose aussi sur certaines hypothèses simplificatrices et inclut une constante de normalisation. Les PMP d'un ensemble de modèles sont calculées de manière relative ; pour un modèle donné, elle représente la probabilité qu'il soit le meilleur parmi les autres. Pour faciliter la lecture des résultats de comparaison de modèles (présentés sous la forme de tableaux de valeurs de PMP), les valeurs seront :

- grisées en gris foncé pour les $PMP > 2 \cdot 1/19$, c'est-à-dire lorsque le modèle est 2 fois plus probable que la moyenne ;
- grisées en gris clair pour les $PMP > 1,25 \cdot 1/19$, c'est-à-dire lorsque le modèle est 1,25 fois plus probable que la moyenne ;
- en police "gras" pour la valeur maximale de PMP par groupe écologique.

2.4.5. Estimation des effets

Sur la base de nos modèles, nous étudierons le sens et la significativité des effets essence pour (1) des modèles proches des indicateurs de biodiversité 4.1 (modèle *R*) et 4.1.1 (modèle *Pur(EP):EP*), et (2) quelques modèles qui apparaissent être les meilleurs pour plusieurs groupes écologiques de la flore d'après la PMP. Les effets des paramètres stationnels, spatiaux et saisonnalité seront analysés pour les quatre modèles *nul*.

Contrairement aux modèles exponentiels du chapitre 3, nous ne pourrions pas calculer de magnitude des effets car la fonction de lien de nos modèles est trop complexe pour faire des prédictions de manière linéaire ; nous étudierons donc seulement le sens et la significativité des effets. Pour calculer la significativité des effets, nous mesurons la fréquence d'itérations supérieures (inférieures) à 0 si l'effet est négatif (positif). De la même manière, pour calculer si deux modalités de paramètres diffèrent significativement, nous mesurons la fréquence de différences négatives (positives) si la différence entre les moyennes des paramètres est positive (négative).

Afin de faciliter la lecture des résultats, les niveaux de significativité sont symbolisés en niveaux de gris (**Tableau 4.12**) dans les tableaux de résumé des effets ; une case vide signifie que l'effet n'est pas significatif, et une case remplie (+ ou -) mais non grisée signifie que l'effet est à peine significatif ($p < 0,1$).

Tableau 4.12 : symbolisation des seuils de significativité (pour les tableaux de PMP, les niveaux de gris ne représentent pas des seuils de significativité).

Seuil de significativité	symbole dans le texte	symbole dans les tableaux
$p < 0,001$	***	+ ou -
$p < 0,01$	**	+ ou -
$p < 0,05$	*	+ ou -
$p < 0,1$	(*)	+ ou -
$p \geq 0,1$	ns	

2.4.6. *Autres tests statistiques*

Des variables explicatives de nos modèles seront comparées les unes aux autres. Nous utiliserons le coefficient de corrélation de Pearson et son seuil de significativité associé (fonction "rcorr" sous S-Plus 6.2).

3. RÉSULTATS

3.1. Comparaison des modèles

3.1.1. Classification "For" (caractère forestier)

3.1.1.1. Modèle de type (1) (mR+mF)

$\Sigma G(ge)$ apparaît nettement être le meilleur modèle pour de nombreux groupes floristiques (herbacées péri-forestières, forestières et ligneuses forestières) ; pour les deux autres groupes d'espèces (herbacées non forestières et ligneuses péri-forestières), le meilleur modèle est *ED* (Tableau 4.13). *EP+Pur(EP)* semble aussi être un bon modèle pour quelques groupes (herbacées péri-forestières et ligneuses forestières). *EP* et *EP+R* sont de bons modèles pour les ligneuses péri-forestières.

A part les trois modèles $\Sigma G(ge)$, *ED* et *EP+Pur(EP)*, aucun autre modèle n'a une PMP supérieure à deux fois la PMP moyenne.

Tableau 4.13 : comparaison des modèles de type (1) pour la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les valeurs sont des PMP ; pour chaque groupe, la plus forte valeur de PMP (correspondant au meilleur modèle d'après ce critère) est en gras, les valeurs supérieures à $2 \cdot 1/19$ sont surlignées en gris foncé et les valeurs supérieures à $1,25 \cdot 1/19$ sont soulignées en gris clair. Les lignes soulignées correspondent aux modèles les plus proches des indicateurs 4.1 et 4.1.1.

Modèle	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
R	<u>0,051</u>	<u>0,032</u>	<u>0,042</u>	<u>0,027</u>	<u>0,027</u>
G	0,052	0,035	0,046	0,072	0,015
Pur(EP)	0,052	0,052	0,043	0,021	0,042
EP	0,019	0,069	0,060	0,103	0,054
ED	0,073	0,072	0,040	0,126	0,109
Mel	0,069	0,072	0,041	0,036	0,067
gep	0,025	0,039	0,055	0,037	0,020
R+G	0,072	0,032	0,038	0,021	0,018
EP+R	0,048	0,061	0,050	0,111	0,065
<u>EP+Pur(EP)</u>	<u>0,063</u>	<u>0,099</u>	<u>0,062</u>	<u>0,095</u>	<u>0,128</u>
gep+R	0,058	0,032	0,054	0,034	0,020
gep+G	0,051	0,036	0,052	0,051	0,020
gep+Pur(EP)	0,059	0,053	0,048	0,012	0,032
R:EP	0,038	0,027	0,046	0,013	0,023
R:Mel	0,058	0,044	0,048	0,057	0,022
<u>Pur(EP):EP</u>	<u>0,061</u>	<u>0,037</u>	<u>0,039</u>	<u>0,044</u>	<u>0,050</u>
Pur(EP):Mel	0,062	0,050	0,035	0,023	0,055
$\Sigma G(ge)$	0,059	0,126	0,166	0,087	0,208
nul	0,028	0,034	0,037	0,030	0,023

3.1.1.2. Modèle de type (2) (Humus+RU)

Avec le modèle de type (2) (**Tableau 4.14**), $\Sigma G(ge)$ est toujours un bon modèle, mais ce n'est le meilleur que pour les péri-herbacées non forestières. Le modèle $EP+Pur(EP)$ est maintenant le meilleur pour les herbacées péri-forestières et les ligneuses forestières ; le modèle $EP+R$ est le meilleur pour les herbacées forestières ; le modèle ED est le meilleur pour les ligneuses péri-forestières. Le modèle EP est aussi un bon modèle pour les groupes d'espèces forestières.

Tableau 4.14 : comparaison des modèles de type (2) pour la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les valeurs sont des PMP ; pour chaque groupe, la plus forte valeur de PMP (correspondant au meilleur modèle d'après ce critère) est en gras, les valeurs supérieures à $2*1/19$ sont surlignées en gris foncé et les valeurs supérieures à $1,25*1/19$ sont soulignées en gris clair. Les lignes soulignées correspondent aux modèles les plus proches des indicateurs 4.1 et 4.1.1.

Modèle	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
<u>R</u>	<u>0,039</u>	<u>0,020</u>	<u>0,031</u>	<u>0,002</u>	<u>0,014</u>
G	0,053	0,039	0,035	0,041	0,016
Pur(EP)	0,048	0,044	0,036	0,063	0,022
EP	0,013	0,075	0,094	0,042	0,138
ED	0,056	0,047	0,041	0,156	0,073
Mel	0,053	0,061	0,035	0,032	0,028
gep	0,023	0,034	0,048	0,046	0,018
R+G	0,071	0,028	0,042	0,036	0,017
EP+R	0,048	0,056	0,105	0,063	0,126
<u>EP+Pur(EP)</u>	<u>0,079</u>	0,134	<u>0,087</u>	<u>0,045</u>	0,209
gep+R	0,057	0,032	0,042	0,019	0,016
gep+G	0,058	0,049	0,047	0,044	0,014
gep+Pur(EP)	0,054	0,066	0,044	0,008	0,017
R:EP	0,042	0,029	0,048	0,040	0,020
R:Mel	0,067	0,038	0,046	0,045	0,018
<u>Pur(EP):EP</u>	<u>0,083</u>	<u>0,038</u>	<u>0,035</u>	<u>0,080</u>	<u>0,020</u>
Pur(EP):Mel	0,052	0,046	0,043	0,043	0,024
$\Sigma G(ge)$	0,085	0,127	0,102	0,122	0,186
nul	0,020	0,038	0,039	0,072	0,024

3.1.2. Classification "Hélio" (caractère héliophile)

3.1.2.1. Modèle de type (1) (mR+mF)

Avec cette classification des espèces selon le caractère héliophile, $\Sigma G(ge)$ est toujours et très largement ($PMP > 0,2$) le meilleur modèle pour plusieurs groupes, les trois groupes d'espèces ligneuses (**Tableau 4.15**). *ED* est le meilleur modèle pour les herbacées héliophiles et aussi un bon modèle pour les ligneuses sciaphiles. *gep* est le meilleur modèle pour les herbacées sciaphiles mais sans se démarquer nettement des autres modèles. Les modèles *EP*, *EP+R* et *EP+Pur(EP)* sont de très bons modèles pour les ligneuses semi-héliophiles et sciaphiles.

Tableau 4.15 : comparaison des modèles de type (1) pour la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les valeurs sont des PMP ; pour chaque groupe, la plus forte valeur de PMP (correspondant au meilleur modèle d'après ce critère) est en gras, les valeurs supérieures à $2*1/19$ sont surlignées en gris foncé et les valeurs supérieures à $1,25*1/19$ sont soulignées en gris clair. Les lignes soulignées correspondent aux modèles les plus proches des indicateurs 4.1 et 4.1.1.

Modèle	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
<u>R</u>	<u>0,046</u>	<u>0,055</u>	<u>0,046</u>	<u>0,010</u>	<u>0,014</u>	<u>0,018</u>
G	0,049	0,043	0,034	0,009	0,011	0,019
Pur(EP)	0,044	0,048	0,047	0,016	0,023	0,019
EP	0,031	0,085	0,082	0,053	0,124	0,128
ED	0,102	0,059	0,030	0,050	0,059	0,113
Mel	0,072	0,051	0,035	0,050	0,016	0,021
gep	0,024	0,041	0,091	0,038	0,031	0,019
R+G	0,066	0,048	0,036	0,009	0,018	0,022
EP+R	0,051	0,069	0,060	0,058	0,151	0,112
<u>EP+Pur(EP)</u>	<u>0,052</u>	0,097	<u>0,067</u>	<u>0,129</u>	<u>0,147</u>	<u>0,121</u>
gep+R	0,041	0,038	0,078	0,035	0,037	0,031
gep+G	0,040	0,039	0,077	0,048	0,036	0,019
gep+Pur(EP)	0,036	0,049	0,068	0,069	0,038	0,020
R:EP	0,067	0,035	0,049	0,011	0,026	0,054
R:Mel	0,053	0,042	0,040	0,042	0,017	0,021
<u>Pur(EP):EP</u>	<u>0,069</u>	<u>0,060</u>	<u>0,035</u>	<u>0,033</u>	<u>0,023</u>	<u>0,024</u>
Pur(EP):Mel	0,054	0,048	0,041	0,047	0,020	0,015
$\Sigma G(ge)$	0,073	0,052	0,046	0,283	0,203	0,203
nul	0,031	0,042	0,039	0,009	0,006	0,018

3.1.2.2. modèle de type (2) (Humus+RU)

Avec les modèles de type (2), le meilleur modèle est toujours $\Sigma G(ge)$ pour les trois groupes d'espèces ligneuses, mais par contre il y a des changements pour les groupes d'espèces herbacées (**Tableau 4.16**) : $\Sigma G(ge)$, $gep+Pur(EP)$ et EP sont les meilleurs modèles respectivement pour les herbacées héliophiles, semi-héliophiles et sciaphiles. Néanmoins, le modèle ED est toujours un très bon modèle pour les ligneuses sciaphiles. $EP+R$ et $EP+Pur(EP)$ sont de très bons modèles pour les herbacées sciaphiles et les ligneuses héliophiles respectivement.

Tableau 4.16 : comparaison des modèles de type (2) pour la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les valeurs sont des PMP ; pour chaque groupe, la plus forte valeur de PMP (correspondant au meilleur modèle d'après ce critère) est en gras, les valeurs supérieures à $2*1/19$ sont surlignées en gris foncé et les valeurs supérieures à $1,25*1/19$ sont soulignées en gris clair. Les lignes soulignées correspondent aux modèles les plus proches des indicateurs 4.1 et 4.1.1.

Modèle	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
<u>R</u>	<u>0,048</u>	<u>0,033</u>	<u>0,033</u>	<u>0,011</u>	<u>0,014</u>	<u>0,028</u>
G	0,054	0,035	0,030	0,012	0,015	0,017
Pur(EP)	0,040	0,091	0,023	0,016	0,019	0,037
EP	0,029	0,028	0,173	0,113	0,096	0,091
ED	0,065	0,055	0,014	0,043	0,098	0,133
Mel	0,050	0,065	0,021	0,022	0,021	0,025
gép	0,031	0,039	0,047	0,024	0,043	0,029
R+G	0,058	0,031	0,033	0,013	0,016	0,036
EP+R	0,049	0,024	0,172	0,121	0,086	0,057
<u>EP+Pur(EP)</u>	<u>0,065</u>	0,098	0,163	0,190	0,103	0,075
gép+R	0,061	0,029	0,051	0,027	0,048	0,033
gép+G	0,058	0,032	0,040	0,026	0,040	0,025
gép+Pur(EP)	0,050	0,103	0,041	0,026	0,046	0,039
R:EP	0,066	0,031	0,034	0,014	0,023	0,074
R:Mel	0,053	0,041	0,029	0,037	0,014	0,031
<u>Pur(EP):EP</u>	<u>0,050</u>	0,090	0,017	0,016	0,029	0,032
Pur(EP):Mel	0,048	0,083	0,016	0,023	0,020	0,026
$\Sigma G(ge)$	0,098	0,059	0,043	0,249	0,253	0,183
nul	0,026	0,034	0,024	0,014	0,016	0,031

3.1.3. Commentaires globaux

Les résultats de qualité relative des modèles peuvent se résumer de la manière suivante :

- il y a quelques différences entre les modèles de types (1) ou (2) pour chaque classification, mais la plupart des modèles qui se démarquent en type (1) se démarquent aussi en type (2) ;
- le modèle $\Sigma G(ge)$ (abondance des 6 groupes d'essences) apparaît être parmi les meilleurs pour de nombreux groupes d'espèces, en particulier les ligneux pour la classification "Hélio" ;
- les modèles EP , ED , $EP+R$ et $EP+Pur(EP)$ sont de bons ou les meilleurs modèles pour de nombreux groupes d'espèces ;
- les herbacées non forestières (classification "For") ou les herbacées héliophiles (classification "Hélio") n'ont pas de modèle qui se différencie très nettement des autres ;
- le modèle nul est toujours parmi les plus mauvais modèles ;
- certains modèles n'ont jamais ou presque jamais une bonne qualité relative ; c'est le cas des deux indicateurs (R et $Pur(EP):EP$), et aussi de G , $Pur(EP)$, $gep+R$, $gep+G$, $R:Mel$ et $Pur(EP):Mel$.

3.2. Significativité des effets

Nous allons étudier le sens et la significativité des effets des variables explicatives de plusieurs modèles. Ces modèles sont choisis soit parce qu'ils correspondent aux indicateurs de biodiversité 4.1 et 4.1.1 (R et $Pur(EP):EP$), soit parce qu'ils sont de bonne qualité relative pour plusieurs groupes écologiques :

- R
- $Pur(EP):EP$
- EP
- ED
- $EP+R$
- $EP+Pur(EP)$
- $\Sigma G(ge)$

Les modèles EP et ED vont être détaillés pour le type (2) avec les classifications "Hélio" et "For". Le sens des effets des variables quantitatives de tous les autres modèles (R , $Pur(EP):EP$, $EP+R$, $EP+Pur(EP)$ et $\Sigma G(ge)$), plus simple à présenter, sera détaillé pour les quatre modèles (types (1) et (2) pour chacune des deux classifications "For" et "Hélio").

Avant de détailler ces variables spécifiques, nous allons étudier l'effet des covariables sur les modèles nuls : caractéristiques stationnelles, saison et variables spatiales fixes.

Les effets des covariables stationnelles – marqués dans les modèles nuls – seront aussi étudiés dans le modèle $\Sigma G(ge)$ pour lequel les variables spécifiques ont beaucoup d'effet sur la richesse floristique.

3.2.1. Covariables

Les variables stationnelles "valeurs indicatrices" (mR et mF) des modèles de type (1) (**Tableaux 4.17** et **4.18**) ont des effets nettement plus significatifs que les variables stationnelles de type abiotiques ($humus$ et RU) des modèles de type (2) (**Tableaux 4.19** et **4.20**). Les effets des valeurs indicatrices sur la richesse de la flore sont très nombreux et hautement significatifs. mR (qui diminue avec l'acidité) a des effets très significatifs sur tous les groupes avec la classification "For" (**Tableau 4.17**) et sur deux tiers des groupes avec la classification "Hélio" (**Tableau 4.18**). Pour les herbacées, l'effet est positif sur les forestières et négatif sur les deux autres groupes. Bien que mF (qui augmente avec l'humidité) soit peu variable entre les relevés (**Figure 4.6**), elle a des effets très significatifs sur la richesse de la majorité des groupes écologiques ; elle a par exemple des effets positifs sur tous les groupes d'espèces herbacées (**Tableaux 4.17** et **4.18**).

La variable hum , qui prend des valeurs d'autant plus élevées que l'humus est caractéristique d'une minéralisation rapide, a un effet positif sur la richesse des herbacés forestières ou sciaphiles, et des effets sur quelques autres groupes selon la classification. RU a aussi un effet positif sur la richesse des herbacées forestières ou sciaphiles mais il est moins significatif. La faible variabilité de RU (près d'un tiers des valeurs sont égales à 160 mm, cf. **Figure 4.8**) peut expliquer que cette variable ait si peu d'effet significatifs sur la richesse spécifique de groupes écologiques.

Tableau 4.17 : effet des variables stationnelles mR et mF dans le modèle *nul* de type (1) sur la richesse floristique des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
mR	-	-	+	+	-
mF	+	+	+	-	-

Tableau 4.18 : effet des variables stationnelles mR et mF dans le modèle *nul* de type (1) sur la richesse floristique des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
mR	+	-	+	+	+	+
mF	+	+	+	-	-	+

Tableau 4.19 : effet des variables stationnelles *humus* et *RU* dans le modèle *nul* de type (2) sur la richesse floristique des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
humus			+	+	+
RU			+		

Tableau 4.20 : effet des variables stationnelles *humus* et *RU* dans le modèle *nul* de type (2) sur la richesse floristique des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
humus	+	-	+	+	+	+
RU			+		-	+

La variable *saison* modélise un effet de saisonnalité de la végétation ; elle prend les valeurs suivantes : mars = -1 ; avril = 0 ; mai = 1 ; juin = 2 ; juillet = 1 ; août = 0 ; septembre = -1 ; octobre = -2. L'effet de cette variable *saison* est positif lorsqu'il est significatif, quelle que soit la classification de la flore et le type de modèle (**Tableaux 4.21** et **4.22**). Avec la classification "For", seul le groupe des herbacées forestières a une réponse nettement significative ; avec la classification "Hélio", les réponses sont moins marquées (seules les herbacées sciaphiles ont une réponse significative avec les deux types de modèles).

Tableau 4.21 : effet de la variable *saison* dans les modèles *nul* de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
type (1)		+	+		
type (2)		+	+		+

Tableau 4.22 : effet de la variable *saison* dans les modèles *nul* de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
type (1)		+	+		+	
type (2)			+	+	+	

Les variables spatiales fixes *axe1* et *axe2* représentent la position en mètres sur respectivement un axe SW→NE et un axe NW→SE (qui représente grossièrement la distance à la mer et l'âge des couches calcaires). *axe1* n'a d'effets fortement significatifs et pour les deux types de modèles que sur la richesse des herbacées héliophiles (effet négatif) ; *axe2* a des effets significatifs marqués sur plusieurs groupes d'espèces : il y a moins d'espèces herbacées péri-forestières et héliophiles et plus d'espèces ligneuses sciaphiles avec la distance à la mer et/ou l'âge des couches calcaires.

Tableau 4.23 : effet des variables spatiales fixes *axe1* et *axe2* dans les modèles *nul* de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

modèle	variable	Herbacées			Ligneuses	
		NF	PF	F	PF	F
type (1)	<i>axe1</i> (SW→NE)	-		+		-
	<i>axe2</i> (NW→SE)		-			+
type (2)	<i>axe1</i> (SW→NE)	-		+		
	<i>axe2</i> (NW→SE)	-	-			+

Tableau 4.24 : effet des variables spatiales fixes *axe1* et *axe2* dans les modèles *nul* de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

modèle	variable	Herbacées			Ligneuses		
		hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
type (1)	<i>axe1</i> (SW→NE)	-	+	+			
	<i>axe2</i> (NW→SE)	-					+
type (2)	<i>axe1</i> (SW→NE)	-		+			
	<i>axe2</i> (NW→SE)	-				+	+

Les effets "observateur" ne sont significatifs que pour une des sept modalités (effet positif * pour la modalité regroupant les dix équipes ayant fait moins de trente relevés). Néanmoins, plusieurs différences significatives apparaissent entre équipes (de 6 à 8 différences significatives – selon les modèles – parmi les 21 comparaisons possibles des observateurs deux à deux ; résultats non présentés).

3.2.2. *Richesse en essences (modèle R)*

Le modèle *R* n'est pas parmi les meilleurs des modèles testés d'après la PMP. Il n'est donc pas surprenant que les effets de la richesse en essences sur la richesse des groupes écologiques de la flore soient rarement significatifs (**Tableaux 4.25** et **4.26**).

Les quelques effets significatifs sont des effets négatifs (pour les herbacées non forestières selon la classification "For" et les herbacées héliophiles selon la classification "Hélio", et pour certaines ligneuses selon la classification "For"). Les autres herbacées (en particulier les forestières et les sciaphiles, qui sont les plus inféodées au milieu forestier) ne répondent pas significativement à la richesse en essences.

Tableau 4.25 : effet de la richesse en essences (modèle *R*) dans les modèles de type (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
type (1)	–				–
type (2)	–		+	–	

Tableau 4.26 : effet de la richesse en essences (modèle *R*) dans les modèles de type (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
type (1)	–					–
type (2)	–	–				

Dans le modèle *R+G*, les effets de la richesse en essences ont presque tous les mêmes niveaux de significativité que dans le modèle *R* ; l'effet de la surface terrière totale quant à lui est très souvent non significatif ($p > 0,05$) : elle a seulement un effet négatif sur les herbacées non forestières pour les modèles des deux types avec la classification "For".

3.2.3. Pureté par essence principale (modèle *Pur(EP):EP*)

La pureté a des effets sur la flore qui varient selon l'essence principale. Notamment, les effets significatifs sont quasiment absents lorsque le chêne pédonculé ou une essence feuillue autre que les chênes est l'essence principale. A l'inverse, lorsqu'une essence résineuse ou le chêne sessile est l'essence principale, les effets sont plus nombreux et parfois très significatifs, et généralement à l'inverse de ce qu'on attend (**Tableaux 4.27** et **4.28**).

Les quelques effets significatifs de la pureté lorsqu'une essence feuillue est dominante (chêne sessile, chêne pédonculé ou autre essence feuillue) sont presque systématiquement positifs, à l'exception de l'effet négatif de la pureté des chênes sessiles sur la richesse des herbacées forestières ($p < 0,05$). Les effets significatifs de la pureté lorsqu'une essence résineuse est dominante sont des effets positifs sur les herbacées (sauf les forestières ou sciaphiles qui ne répondent pas) ; ces effets sont très marqués pour les herbacées non forestières ou héliophiles.

A l'exception d'une réponse négative à la pureté du chêne sessile lorsque celui-ci est l'essence principale (réponse faiblement significative et pour un seul type de modèle), les herbacées forestières ou sciaphiles ne varient pas significativement avec la pureté par essence principale.

Tableau 4.27 : effet de la pureté par essence principale (modèle *Pur(EP):EP*) dans les modèles de type (1) en haut et (2) en bas sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
Quepet	+		-	+	+
Querob					
F		+			+
R	+	+			

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
Quepet	+	+	-	+	
Querob	+	+			
F					+
R	+	+			

Tableau 4.28 : effet de la pureté par essence principale (modèle *Pur(EP):EP*) dans les modèles de type (1) en haut et (2) en bas sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
Quepet				+	+	
Querob	+				+	
F	+	+		+	+	
R	+	+	+	+		-

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
Quepet		+				
Querob	+				+	
F		+			+	
R	+	+		+		

3.2.4. *Essence principale (modèle EP)*

Nous étudions les effets des variables explicatives spécifiques de ce modèle avec les classifications "For" et "Hélio" mais seulement pour les modèles de type (2). Avec les modèles de type (1), les résultats étaient assez différents ; comme il serait difficile de présenter et commenter les deux types de modèles, nous nous restreignons aux modèles de type (2) pour lesquels tous les relevés sont pris en compte.

Avec la classification "For" (**Tableau 4.29**), nous observons des effets des essences variables selon les groupes écologiques. Les effets sont peu nombreux et faiblement significatifs pour les herbacées non forestières. Pour les herbacées péri-forestières, les peuplements dont l'essence principale est le frêne sont plus riches que presque tous les autres peuplements. Les herbacées forestières sont moins nombreuses sous les peuplements d'essences résineuses (autres que le douglas) ; elles sont aussi moins nombreuses lorsque l'essence principale est le chêne sessile en comparaison avec le chêne pédonculé ou le charme. Les ligneuses péri-forestières sont moins nombreuses sous les peuplements dont l'essence principale est un résineux que sous les autres essences feuillues. Les espèces ligneuses forestières sont plus nombreuses dans les peuplements de frênes que d'autres essences ; elles sont par contre moins nombreuses dans les peuplements de douglas et autres essences résineuses et moins nombreuses sous le chêne sessile que sous le chêne pédonculé.

Les essences qui se différencient nettement des autres sont donc le frêne (plus riche en herbacées péri-forestières et en ligneuses forestières), le douglas (plus pauvre en ligneuses forestières), les autres essences résineuses (plus pauvres en herbacées forestières et en ligneuses péri-forestières et forestières) ; le chêne sessile est moins riche que le chêne pédonculé pour plusieurs groupes d'espèces.

Tableau 4.29 : effet de l'essence principale (différence essence en ligne – essence en colonne) avec le modèle *EP* de type (2) sur la richesse de la flore selon la classification "For" (*Quepet* : chêne sessile ; *Querob* : chêne pédonculé ; *Carbet* : charme ; *Fraexc* : frêne commun ; *Poptre* : tremble ; *F* : autre essence feuillue ; *Psemen* : douglas ; *R* : autre essence résineuse). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob
Quepet	-			-			-
Querob						+	
Carbet			-	-			
Fraexc							
Poptre							
F							
Psemen							

Herbacées non forestières

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob
Quepet		-	-		-		-
Querob					-		
Carbet		-	-		-		
Fraexc	+	+	+	+			
Poptre							
F							
Psemen							

Herbacées péri-forestières

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob
Quepet	+		+				
Querob	+		+				
Carbet	+						
Fraexc	+		+				
Poptre	+						
F	+						
Psemen							

Ligneuses péri-forestières

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob
Quepet	+			-	-	-	-
Querob	+	+	+		-		
Carbet	+		+		-		
Fraexc	+	+	+	+			
Poptre	+	+					
F	+	+					
Psemen	+						

Herbacées forestières

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob
Quepet		+	-	-	-		-
Querob	+	+			-		
Carbet	+	+			-	+	
Fraexc	+	+	+	+			
Poptre	+	+					
F	+	+					
Psemen							

Ligneuses forestières

Avec la classification "Hélio" (**Tableau 4.30**), le nombre et la significativité des effets sont encore variables selon les groupes écologiques. Les herbacées héliophiles sont moins nombreuses sous le chêne sessile que sous plusieurs autres essences (résultats souvent peu significatifs). Les herbacées semi-héliophiles ne présentent pas de différence de richesse marquées entre essences.

Les herbacées sciaphiles sont moins nombreuses sous les essences résineuses autres que le douglas et sous le chêne sessile en comparaison avec les (autres) essences feuillues. Les ligneuses héliophiles sont moins nombreuses sous chêne sessile et plus nombreuses sous frêne. Les ligneuses semi-héliophiles sont moins nombreuses sous charme que sous les autres essences feuillues et moins nombreuses sous les résineux que sous plusieurs autres essences. Les ligneuses sciaphiles sont moins nombreuses sous essences résineuses (douglas ou autres) que sous plusieurs autres essences ; elles sont aussi moins fréquentes lorsque l'essence principale est le tremble plutôt qu'un autre feuillu, et moins fréquentes sous chêne pédonculé que sous frêne, charme ou chêne sessile.

Les essences qui se différencient nettement des autres sont donc le douglas (moins riche en ligneuses sciaphiles), les autres résineux (moins riches en herbacées sciaphiles et en ligneuses semi-héliophiles et sciaphiles), le charme (moins riche en ligneuses semi-héliophiles), le chêne sessile (moins riche en herbacées sciaphiles et en ligneuses héliophiles que plusieurs autres essences feuillues) et le frêne (plus riche en ligneuses feuillues).

Tableau 4.30 : effet de l'essence principale (différence essence en ligne – essence en colonne) avec le modèle *EP* de type (2) sur la richesse de la flore selon la classification "Hélio" (*Quepet* : chêne sessile ; *Querob* : chêne pédonculé ; *Carbet* : charme ; *Fraexc* : frêne commun ; *Poptre* : tremble ; *F* : autre essence feuillue ; *Psemen* : douglas ; *R* : autre essence résineuse). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob	
Quepet		-	-	-				
Querob						+	-	
Carbet		-	-	-				
Fraexc								
Poptre								
F								
Psemen								
								Herbacées héliophiles

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob	
Quepet	-		-	-	-			
Querob						+		
Carbet								
Fraexc	+	+	+	+				
Poptre								
F								
Psemen								
								Ligneuses héliophiles

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob	
Quepet							-	
Querob						+		
Carbet			-		-			
Fraexc								
Poptre								
F								
Psemen								
								Herbacées semi-héliophiles

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob	
Quepet	+	+	+				+	
Querob	+	+	+				+	
Carbet			-	-	-			
Fraexc	+			-				
Poptre	+	+	+					
F	+							
Psemen								
								Ligneuses semi-héliophiles

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob	
Quepet			-	-	-	-	-	
Querob	+	+			-			
Carbet	+	+	+					
Fraexc	+	+	+					
Poptre	+	+						
F	+							
Psemen	-							
								Herbacées sciaphiles

	R	Psemen	F	Poptre	Fraexc	Carbet	Querob	
Quepet	+	+		+	-		+	
Querob	+	+			-	-		
Carbet	+	+	+	+				
Fraexc	+	+	+	+				
Poptre		+	-					
F	+	+						
Psemen								
								Ligneuses sciaphiles

3.2.5. *Essence dominante (modèle ED)*

Comme pour le modèle *EP*, nous étudions les effets des variables explicatives du modèle *ED* avec la structure de type (2) seulement pour les classifications "For" et "Hélio". Seules deux essences ont pu être comparées en tant que telles (chênes sessile et pédonculé) aux peuplements mélangés ; les autres, très peu représentées, ont été regroupées en "autres feuillus" et "autres résineux".

Avec la classification "For" (**Tableau 4.31**), les herbacées présentent peu de réponses significatives ($p < 0,05$), et ces réponses sont rarement très significative (la plupart avec $0,01 < p < 0,05$). Les herbacées non forestière et les herbacées péri-forestières sont moins nombreuses dans les peuplements mélangés. Les herbacées forestières sont moins nombreuses dans les peuplements dominés par le chêne sessile que dans ceux dominés par le chêne pédonculé ou un autre feuillu. Les ligneuses péri-forestières sont plus riches dans les peuplements dominés par le chêne sessile. Les ligneuses forestières sont plus nombreuses dans les peuplements dominés par un feuillu autre que le chêne ou par le chêne pédonculé.

Les peuplements qui se différencient les mieux des autres sont donc les peuplements mélangés (plus pauvres en herbacées non forestières et péri-forestières), les chênaies sessiliflores (plus riches en ligneuses péri-forestières), et les peuplements dominés par une essence feuillue autre que les chênes ou par le chêne pédonculé (plus riches en ligneuses forestières).

Tableau 4.31 : effet de l'essence dominante (différence essence en ligne – essence en colonne) avec le modèle *ED* de type (2) sur la richesse de la flore selon la classification "For" (*mix* : peuplement mélangé, aucune essence ne représente plus de 75 % de la surface terrière totale ; *Quepet* : chêne sessile ; *Querob* : chêne pédonculé ; *F* : autre essence feuillue ; *R* : essence résineuse). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	R	F	Querob	Quepet
mix	-		-	-
Quepet				
Querob		+		
F	-			

Herbacées non forestières

	R	F	Querob	Quepet
mix	-	-	-	-
Quepet	-	-		
Querob				
F				

Herbacées péri-forestières

	R	F	Querob	Quepet
mix				-
Quepet	+	+	+	
Querob	+			
F				

Ligneuses péri-forestières

	R	F	Querob	Quepet
mix		-		+
Quepet		-	-	
Querob	+			
F	+			

Herbacées forestières

	R	F	Querob	Quepet
mix	+	-	-	
Quepet	+	-	-	
Querob	+	-		
F	+			

Ligneuses forestières

Avec la classification "Hélio" (Tableau 4.32), les herbacées héliophiles sont plus nombreuses dans les peuplements dominés par le chêne pédonculé ou une essence résineuse que dans les peuplements mélangés ou dominés par le chêne sessile. Les herbacées semi-héliophiles semblent moins nombreuses dans les peuplements mélangés mais les différences sont rarement significatives. Les herbacées sciaphiles ne diffèrent qu'entre les peuplements dominés par le chêne sessile et les peuplements dominés par le chêne pédonculé ou une autre essence feuillues sous lesquels elles sont plus nombreuses (le seuil de significativité de ces différences n'est que de 0,05). Les ligneuses héliophiles sont plus nombreuses dans les peuplements dominés par le chêne pédonculé ou un essence feuille autre quand dans les peuplements mélangés ou dominés par le chêne sessile. Les ligneuses semi-héliophiles sont moins nombreuses dans les peuplements dominés par un résineux que dans les peuplements dominés par un des deux chênes. Les ligneuses sciaphiles sont aussi moins nombreuses dans les peuplements dominés par un essence résineuses que dans tous les autres peuplements.

Les peuplements qui se différencient les plus nettement des autres sont donc ceux qui sont dominés par un résineux (ils sont plus pauvres en espèces ligneuses sciaphiles et semi-héliophiles que les autres peuplements mais plus riches en herbacées héliophiles que les peuplements mélangés), ceux qui sont dominés par le chêne pédonculé (ils sont plus riches en herbacées héliophiles et en ligneuses héliophiles que les peuplements mélangés ou dominés par le chêne sessile), et aussi les peuplements dominés par un feuillu autre que le chêne (qui sont plus riches en ligneuses héliophiles que les peuplements mélangés ou dominés par le chêne sessile).

Tableau 4.32 : effet de l'essence dominante (différence essence en ligne – essence en colonne) avec le modèle *ED* de type (2) sur la richesse de la flore selon la classification "Hélio" (*mix* : peuplement mélangé, aucune essence ne représente plus de 75 % de la surface terrière totale ; *Quepet* : chêne sessile ; *Querob* : chêne pédonculé ; *F* : autre essence feuillue ; *R* : essence résineuse). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	R	F	Querob	Quepet	
mix	-	-	-	-	Herbacées héliophiles
Quepet	-		-		
Querob					
F	+				
mix	-	-	-		Ligneuses héliophiles
Quepet		-	-		
Querob		-	-		
F	+				
mix	-	-	-	-	Herbacées semi-héliophiles
Quepet					
Querob					
F					
mix	+		-	-	Ligneuses semi-héliophiles
Quepet	+	+			
Querob	+	+			
F					
mix		-	-		Herbacées sciaphiles
Quepet		-	-		
Querob	+				
F	+				
mix	+			-	Ligneuses sciaphiles
Quepet	+		+		
Querob	+	-			
F	+				

3.2.6. *Essence principale + richesse (modèle EP+R)*

Nous ne présentons que les effets de la variable spécifique *quantitative* de ce modèle, *R* (la richesse en essences) car l'effet de l'essence principale a déjà été détaillé avec le modèle *EP*.

Les effets très significatifs ($p < 0,01$) de la richesse en essences sur la richesse des groupes d'espèces herbacées selon la classification "For" (**Tableaux 4.33**) ou "Hélio" (**Tableau 4.34**) sont globalement les mêmes que dans le modèle simple *R* : une diminution de la richesse des herbacées non forestières (classification "For") ou héliophiles (classification "Hélio") avec la richesse en essences. Il y a en plus l'effet négatif de la richesse en essences sur les ligneuses forestières qui devient plus fortement significatif avec le modèle de type (1) (**Tableau 4.33**).

Tableau 4.33 : effet de la richesse en essences dans les modèles *EP+R* de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
type (1)	-				-
type (2)	-	-			

Tableau 4.34 : effet de la richesse en essences dans les modèles *EP+R* de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
type (1)	-			-		
type (2)	-	-				

3.2.7. *Essence principale + pureté (modèle EP+Pur(EP))*

Nous ne nous intéressons ici qu'à la variable quantitative de ce modèle : *Pur* (la pureté de l'essence principale).

Pour chacune des deux classifications "For" et "Hélio", les effets significatifs de la variable "Pureté" du modèle *EP+Pur(EP)* sont quasiment les mêmes selon qu'on utilise la structure de modèle de type (1) ou (2) (**Tableau 4.35** et **4.36**). Avec la classification "For", la pureté a un effet positif sur tous les groupes floristiques à l'exception des herbacées forestières qui n'y répondent pas (et des ligneuses péri-forestières en type (1) qui n'y répondent pas significativement). Avec la classification "Hélio", la pureté a un effet positif très significatif sur la moitié des groupes

(herbacées héliophiles, semi-héliophiles et ligneuses héliophiles) et les autres groupes n'y répondent pas.

Tableau 4.35 : effet de la pureté de l'essence principale dans les modèles $EP+Pur(EP)$ de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
type (1)	+	+		+	+
type (2)	+	+		+	+

Tableau 4.36 : effet de la pureté de l'essence principale dans les modèles $EP+Pur(EP)$ de types (1) et (2) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
type (1)	+	+		+		
type (2)	+	+		+		

3.2.8. Abondance des groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$)

Les effets de l'abondance des différents groupes d'essences sont plus marqués avec la classification "For" (**Tableaux 4.37**) qu'avec la classification "Hélio" (**Tableaux 4.38**).

Avec la classification "For" (**Tableau 4.37**), les grands traits des effets très significatifs ($p < 0,01$) de l'abondance des groupes d'essences sont les suivants :

- $G(Qu)$ et $G(Pi)$ n'ont pas d'effets très significatifs (à l'exception d'un effet négatif de $G(Pi)$ avec le modèle de type (1) seulement sur la richesse des espèces ligneuses péri-forestières) ;
- $G(Ta)$ a des effets significatifs (parfois très significatifs) sur tous la richesse de tous les groupes floristiques ; ce sont des effets négatifs, sauf pour les herbacées forestières ;
- $G(au)$ a des effets négatif sur la richesse des herbacées non forestières et positif sur celle des herbacées forestières ;
- $G(RP)$ a un effet négatif sur la richesse des herbacées forestières et aussi sur celle des ligneuses péri-forestières avec le modèle de type (1) ;
- $G(RD)$ n'a aucun effet sur les herbacées, mais a un effet négatif sur la richesse des herbacées péri-forestières.

Tableau 4.37 : effet de l'abondance des 6 groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$ de types (1) en haut et (2) en bas) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "For" ("NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

type (1)	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
G(Qu)		-		+	
G(Ta)	-	-	+	-	-
G(Pi)			-	-	
G(au)	-	+	-		+
G(RP)	+	+	-	-	
G(RD)				-	-

type (2)	Herbacées			Ligneuses	
	NF	PF	F	PF	F
G(Qu)		-		+	
G(Ta)	-	-	+	-	-
G(Pi)				-	+
G(au)	-	+			+
G(RP)			-	-	
G(RD)				-	-

Avec la classification "Hélio" (**Tableau 4.38**), les grands traits des effets très significatifs ($p < 0,01$) de l'abondance des groupes d'essences sont les suivants :

- $G(Qu)$ n'a pas d'effets très significatifs ;
- $G(Pi)$ n'a aucun effet significatif ;
- $G(Ta)$ a des effets négatifs sur les herbacées et ligneuses héliophiles (ces effets sont moins marqués avec le modèle de type (2)) ;
- $G(au)$ a un effet négatif sur la richesse des herbacées héliophiles (avec le modèle de type (1) uniquement) et des effets positifs sur la richesse des ligneuses sciaphiles ou héliophiles (plus ou moins marqués selon le type de modèle) ;
- $G(RP)$ a un effet négatif sur la richesse des herbacées sciaphiles ; il a aussi des effets significatifs à $p < 0,01$ avec le modèle de type (1) : effets négatifs sur la richesse des herbacées sciaphiles et des ligneuses semi-héliophiles, et positifs sur la richesse des herbacées semi-héliophiles et des ligneuses héliophiles ;
- $G(RD)$ n'a aucun effet sur les herbacées, mais a un effet négatif sur la richesse des herbacées sciaphiles (effet moins marqué dans le modèle de type (2)).

Tableau 4.38 : effet de l'abondance des 6 groupes d'essences (modèle $\Sigma G(ge)$ de types (1) en haut et (2) en bas) sur la richesse des groupes floristiques selon la classification "Hélio" ("hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles). Les niveaux de gris représentent le seuil de significativité (cf. Tableau 4.12).

type (1)	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
G(Qu)	-		-	-	+	
G(Ta)	-			-	-	+
G(Pi)			-			
G(au)	-			+	-	+
G(RP)	+	+	-	+	-	-
G(RD)					-	-

type (2)	Herbacées			Ligneuses		
	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
G(Qu)	-				+	
G(Ta)	-	-		-	-	+
G(Pi)				+		
G(au)	-	-		+		+
G(RP)			-	+	-	-
G(RD)				-	-	-

Dans ces modèles $\Sigma G(ge)$, les variables spécifiques expliquent une grande part de variabilité. Cependant, les effets des covariables stationnelles restent quasiment les mêmes que dans le modèle nul ; les rares changements ne concernent que les seuils de significativité des effets (qui généralement ne varient que d'un niveau), le sens des effets ne change pas.

4. DISCUSSION

4.1. Qualité relative des modèles

4.1.1. *Des indicateurs de biodiversité non validés*

Les indicateurs 4.1 (richesse en essences) et 4.1.1 (pureté par essence principale) seraient respectivement des indicateurs positifs et négatifs de biodiversité (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b). Sur la base des relevés floristiques de l'IFN dans la zone étudiée, ces indicateurs ne fonctionnent pas ainsi pour la richesse spécifique des groupes écologiques de la flore : l'effet de la richesse en essences est négatif ou nul, et l'effet de la pureté est généralement positif ou sinon nul (il n'y a que pour les herbacées forestières lorsque l'essence principale est le chêne sessile, et avec le modèle de type (1) uniquement, que l'effet de la pureté est négatif). Ces indicateurs ne fonctionnent donc pas pour la flore dans la zone étudiée (Brie, Gâtinais oriental, Pays d'Othe, Puisaye, Plateau Nivernais et Champagne Crayeuse).

Bien que la richesse et la pureté aient des effets significatifs sur quelques groupes de la flore, ces modèles étaient souvent parmi les plus mauvais, sur la base de la PMP (Posterior Model Probability) et leurs effets n'étaient pas souvent significativement différents de zéro.

4.1.2. *Importance de l'identité de l'essence principale ou dominante*

Comme nous l'ont montré les modèles *EP* et *ED*, l'identité de l'essence principale ou de l'essence dominante est déterminante pour la richesse de la flore : ces modèles avaient souvent une PMP nettement supérieure à la moyenne et les effets de certaines de leurs variables explicatives sont très significatifs. La richesse de la plupart des groupes floristiques diffère nettement entre certaines essences. En particulier :

- lorsque l'essence dominante est un résineux, la flore est moins riche en espèces herbacées sciaphiles, en ligneuses semi-héliophiles et en ligneuses sciaphiles, ou en herbacées forestières et ligneuses péri-forestières selon la classification ; les autres groupes ne sont pas si fortement influencés (les herbacées héliophiles sont parfois plus nombreuses) ;
- les peuplements de frêne – qui n'avaient pas fait l'objet de comparaison de richesse floristique avec d'autres essences à notre connaissance – ont une flore très significativement plus riche en herbacées péri-forestières et en ligneuses forestières que les autres peuplements ainsi qu'en ligneuses héliophiles, et ils ne sont défavorables à aucun groupe floristique sur la base de nos classifications écologiques ;
- les peuplements de chêne pédonculé sont plus riches en herbacées (tous groupes confondus) que les peuplements de chêne sessile.

Nous avons distingué les peuplements "mélangés" – n'ayant pas d'essence dont l'abondance dépasse 75 % de la surface terrière totale – des peuplements dominés par une essence. Ces peuplements mélangés – qui représentent 408 relevés sur 634 – sont moins riches en herbacées non forestières et péri-forestières que la plupart des autres peuplements. Ils ne sont jamais plus riches que les peuplements dominés par une essence feuillue, mais par contre ils sont plus riches en ligneuses semi-héliophiles et sciaphiles que les peuplements dominés par une essence résineuse. Nous nous attendions à une richesse plus élevée dans les peuplements mélangés que dans les peuplements dominés par une seule essence d'après l'indicateur 4.1.1 ; ce résultat est donc surprenant, comme celui de l'effet positif de la pureté, mais ils vont tous les deux dans le même sens (les peuplements mélangés ayant une pureté plus faible).

L'identité de l'essence principale ou de l'essence dominante est déterminante pour la richesse de certains groupes d'espèces (mais assez peu pour d'autres comme les herbacées semi-héliophiles). Cette caractéristique des peuplements est un indicateur de biodiversité simple et fonctionnel qui nous donne directement une information sur la richesse spécifique par groupe d'espèces.

4.1.3. L'abondance des groupes d'essences, un bon descripteur de la richesse floristique

Parmi nos modèles, l'abondance de six groupes d'essences (chênes, pionnières, essences de sous-étage et/ou se développant souvent en taillis, autres essences feuillues, résineuses post-pionnières et résineuses dryades) est un bon indicateur de la richesse de nombreux groupes écologiques de la flore : c'est souvent le meilleur modèle (en particulier pour les espèces ligneuses), et les effets de ses variables spécifiques sont souvent significatifs (surtout pour les groupes d'espèces ligneuses, ce qui est en accord avec la PMP). Comme le soulignent Betts *et al.* (2005), l'abondance par essence est plus déterminante que la richesse en essences pour la richesse de la flore. La richesse en essences n'est pas un bon modèle d'après la PMP et l'abondance totale du peuplement (modèle G) non plus ; notre modèle $\Sigma G(ge)$ permet de tenir compte de l'effet de la surface terrière groupe d'essence par groupe d'essence, ce qui semble nécessaire : l'abondance de certaines essences a un effet fortement négatif sur la richesse de certains groupes floristiques (comme les essences de taillis et sous-étage) alors que l'abondance d'autres essences (groupes des pionnières et chênes) a très peu d'effets. Dans quelques cas, l'abondance peut avoir des effets positifs (notamment l'abondance des essences de taillis sur les herbacées forestières).

Cette abondance des différents groupes d'essences est un descripteur intéressant de la richesse spécifique ; cependant, la complexité de ce modèle n'en fait pas un indicateur facile à communiquer (car il comporte plusieurs variables dont certaines sont corrélées entre elles), comme nous l'avons fait remarquer dans le chapitre précédent.

4.2. Interprétation des effets de certaines variables spécifiques sur la richesse des groupes écologiques

4.2.1. *Charme et essences de taillis*

Le charme était une modalité du modèle *EP* ; dans le modèle $\Sigma G(ge)$, la variable $G(Ta)$ était l'abondance des "essences feuillues sciaphiles ou de demi-ombre se développant souvent en taillis dans le sous-étage" : charme, tilleul, hêtre et noisetier. La richesse des herbacées forestières sous charme est plus élevée que sous chêne sessile (modèle *EP*), et l'abondance du groupe "Ta" a un effet positif sur la richesse de ce groupe floristique (modèle $\Sigma G(ge)$). Aussi, parmi les herbacées classées selon leur héliophilie, seules les espèces héliophiles sont défavorisées par l'abondance du groupe "Ta" (les herbacées semi-héliophiles et sciaphiles n'y répondent pas). Le charme et les essences du groupe "Ta" se développent souvent en sous-étage, créant des peuplements denses et ombragés. Plusieurs auteurs ont montré un effet négatif de l'abondance des essences de sous-étage sur la richesse spécifique de la flore (Hicks 1980, Kwiatkowska 1994, Baker et van Lear 1998, Godefroid *et al.* 2005). Nous nous attendions à ce résultat logique, au moins pour les herbacées héliophiles et semi-héliophiles ; il n'est pas étonnant qu'à l'inverse les espèces forestières soient favorisées car les peuplements avec des essences du groupe "Ta" sont généralement plus fermés et moins propices aux espèces non forestières. En parallèle, avec la classification "Hélio", les espèces sciaphiles ne sont pas défavorisées (herbacées) ou même favorisées (ligneuses) par les essences de taillis.

4.2.2. *Effets du mélange (versus dominance d'une essence)*

Si l'on distingue les espèces de la flore selon leur caractère héliophile, il apparaissait que les peuplements mélangés (modèle *ED*) avaient plus d'effets négatifs et/ou des effets plus significatifs pour les groupes héliophiles que pour les groupes sciaphiles, en passant par les semi-héliophiles. Cette caractéristique écologique de la flore des peuplements mélangés nous indiquerait aussi que les peuplements mélangés sont moins lumineux que les autres.

246 des 408 relevés en peuplements mélangés ont comme essence principale un chêne (pédonculé ou sessile) ou un charme ; 95,5 % de ces relevés ont une surface terrière cumulée des chênes et des essences du groupe "Ta" supérieure à 50 % de la surface terrière totale (et supérieure à 75 % pour 67,1 % de ces relevés). Les peuplements mélangés sont donc majoritairement des chênaies-charmaies. L'abondance du taillis en sous-étage est une cause importante de diminution de l'éclairement arrivant au sol (Kwiatkowska et Wyszomirski 1988). Ceci expliquerait que les peuplements mélangés – correspondant pour plus de la moitié à des chênaies avec taillis – soient moins riches en espèces héliophiles et un peu moins riches en espèces semi-héliophiles.

4.2.3. *Effets de la pureté de l'essence principale*

La pureté de l'essence principale avait des effets positifs sur la richesse spécifique de nombreux groupes d'espèces (modèle $EP+Pur(EP)$). Aussi, dans le cas des peuplements dont l'essence principale est le chêne pédonculé ou sessile (soit 364 / 634 relevés), l'effet de la pureté est souvent positif (sauf sur les herbacées forestières) ; il existe dans ces peuplements de fortes corrélations entre la pureté et l'abondance des deux groupes d'essences les plus représentés (chênes et essences de taillis ou sous-étage) : il y a une corrélation négative ($-0,41$ ***) entre la pureté et l'abondance des essences de taillis et sous-étage, et une corrélation positive ($+0,43$ ***) entre la pureté et l'abondance des chênes. L'effet de la pureté dans les chênaies correspond donc en partie à une diminution de l'abondance des charmes et une augmentation de l'abondance des chênes. Comme nous venons de le voir, l'abondance du charme dans les chênaies est connue pour ses effets négatifs sur la flore (Kwiatkowska 1994) ; l'augmentation de l'abondance du charme dans les chênaies, qui va de pair avec une diminution de leur pureté, expliquerait que la richesse spécifique de la flore soit favorisée par la pureté des peuplements. Néanmoins, la richesse des herbacées forestières est parfois – modèle de type (2) – défavorisée par la pureté des chênaies sessiliflores ; ceci est en accord avec l'effet positif des essences du groupe "Ta" sur la richesse de ce groupe floristique : ces essences créeraient des conditions favorables aux herbacées forestières.

Dans les peuplements dont l'essence principale est une essence résineuse autre que le douglas, nous avons également observé un effet positif de la pureté sur la richesse des herbacées non forestières et péri-forestières. Le pin sylvestre et l'épicéa sont l'essence principale dans chacun 11 des 36 relevés où une essence résineuse autre que le douglas est l'essence principale ; l'effet des autres résineux correspond donc majoritairement à l'effet de ces deux essences. Ces résultats sont probablement dus à un effet des peuplements dont l'essence principale est le pin sylvestre car les peuplements purs de cette essence peuvent être très clairs et donc favorables à des espèces non forestières. A l'inverse, les peuplements purs d'épicéa sont souvent très denses et sombres ; il serait surprenant que leur pureté puisse être favorable à des herbacées, qui plus est non forestières.

4.2.4. Effets de la richesse en essences

Les peuplements de la zone étudiée correspondent souvent à des chênaies-charmaies comme nous venons de le voir, et parfois à des plantations de résineux. Contrairement à des peuplements mixtes que l'on trouve plus fréquemment en montagne ou en Europe de l'est (mélangés hêtre-épicéa ou hêtre-sapin par exemple), les peuplements présentant une strate arborée avec plusieurs essences mélangées sont rares en forêts gérées sur notre zone d'étude. Notre modèle R – et l'indicateur "richesse en essence" de l'IFN – prennent en compte toutes les essences arborées et arbustives ; on peut supposer que dans les forêts étudiées, les peuplements les plus riches en essences sont des peuplements présentant diverses essences dans le sous-étage plutôt que des peuplements présentant une strate arborée mélangée. Par exemple, la présence d'essences pionnières comme le bouleau ou le charme dans le sous-étage pourraient augmenter la richesse en essences. Les relevés où il n'y a aucune essence du groupe "Ta" (219/634) sont en effet moins riches en essences que les autres relevés ($2,44 \pm 1,27$ contre $3,30 \pm 1,15$; test t : 634 d.d.l., ***), et il existe une corrélation positive entre l'abondance des essences du groupe "Ta" et la richesse en essences ($+0,17$ ***). Ainsi, les peuplements de la zone d'étude pourraient avoir tendance à être d'autant plus riches en essences qu'ils présentent une stratification des essences.

En revanche, les relevés où une essence résineuse est présente n'ont pas une richesse en essences significativement différente des autres peuplements ($2,84 \pm 1,53$ contre $3,02 \pm 1,23$; test t : 634 d.d.l., ns) ; la richesse en essences arborées et arbustives n'est donc pas associée à la présence d'essences résineuses dans le peuplement, bien que les peuplements résineux soient souvent considérés comme "monospécifiques" (dans la strate arborée).

Nous avons évoqué les effets négatifs d'un sous-étage sur la diversité floristique ; il est donc possible que l'augmentation de richesse en essences soit souvent due à la présence d'essences de sous-étage, ce qui pourrait en partie expliquer l'effet négatif de la richesse en essences sur la richesse des herbacées héliophiles ou non forestières ou de certaines ligneuses.

4.3. Importance de l'approche par groupes écologiques

Nous avons observé et discuté de nombreuses réponses de la flore qui variaient selon le groupe floristique. Nos classifications écologiques de la flore nous ont donc montré que les espèces ne sont pas toutes favorisées ou défavorisées par les variables de composition en essences. Ces distinctions de groupes sont donc importantes pour appréhender correctement l'effet essence sur la diversité floristique.

D'une manière générale, les herbacées héliophiles (classification "Hélio") et les herbacées non forestières (classification "For") – ou les herbacées sciaphiles et les herbacées forestières – avaient des réponses à l'essence assez proches les unes des autres. Les espèces forestières sont en effet des espèces qui sont plus souvent sciaphiles, et les herbacées non forestières sont plus souvent héliophiles ; nos deux classifications semblent donc assez corrélées. Néanmoins, une de ces deux classifications – "For" ou "Hélio" – peut avoir plus d'intérêt que l'autre dans certains modèles. Par exemple :

- avec la classification "For", un groupe d'espèces herbacées (les péri-forestières) est toujours favorisé lorsque l'essence principale est le frêne ; il n'y a pas de groupe d'herbacées selon la classification "Hélio" qui ait une réponse aussi nette à cette essence ;
- avec la classification "Hélio", il est possible d'observer une richesse des groupes de ligneux soit plus élevée (sciaphiles) soit plus faible (héliophiles) sous le chêne sessile que sous le chêne pédonculé en essence principale, alors qu'avec la classification "For" aucun groupe de ligneux n'avait une richesse plus élevée sous le chêne sessile ;

Il n'y a donc pas de meilleure classification écologique des espèces dans l'absolu ; chaque classification doit être testée afin d'identifier avec laquelle les effets de l'essence sur la flore sont les plus significatifs et contrastés. Cependant, la classification "For" semble plus déterminante que la classification "Hélio" pour observer des effets significatifs de l'abondance des groupes d'essences avec le modèle de type (2) sur la richesse des groupes d'espèces herbacées ; c'est en effet une classification plus intégrative que le caractère héliophile : le caractère forestier dépend du caractère héliophile des espèces mais probablement aussi d'autres caractéristiques écologiques.

La plupart des études publiées sur les relations entre la composition en essences et la diversité floristique souffrait d'une approche de la diversité toutes espèces confondues ; cela peut amener à des résultats dont l'interprétation peut être mauvaise pour des groupes d'espèces entiers. Par exemple, la présence de taillis de charme dans le sous-étage des chênaies est souvent considérée comme défavorable à la richesse floristique (Kwiatkowska 1994) ; nous avons montré que ceci est vrai pour la plupart des groupes d'espèces mais que l'effet est inverse pour les herbacées forestières. Aussi, les peuplements dominés par une essence résineuse sont plus pauvres en espèces ligneuses (à l'exception des héliophiles), mais plus riches en certains groupes d'herbacées (héliophiles et semi-héliophiles) que les peuplements dominés par le chêne sessile ou mélangés ; ceci n'est pas une surprise pour le forestier, mais les études portant sur l'effet essence sur la biodiversité floristique souffrent souvent d'une approche de la diversité avec un descripteur unique.

4.4. Qualité des données floristiques pour une étude de biodiversité

Les relevés floristiques de l'IFN sont le plus souvent réalisés dans un objectif de description stationnelle plutôt que d'exhaustivité de l'inventaire floristique. Un inventaire spécifique dans un objectif d'étude de la biodiversité – comme nous venons de le faire – devrait être le plus proche possible de l'exhaustivité pour les taxons pris en compte. La richesse floristique des données analysées (5,3 espèces herbacées en moyenne par relevé de 700 m²) paraît faible pour la région étudiée ; il est probable que le relevé floristique soit incomplet. Tester des indicateurs de biodiversité sur ces données est donc gênant. Mais en contrepartie, les relevés phytoécologiques et dendrométriques de l'IFN sont les seules données disponibles qui soient relevées selon un protocole constant sur un grand nombre de forêts de l'ensemble de la France (c'est d'ailleurs pour cela que ces données sont utilisées pour calculer certains indicateurs de biodiversité forestière).

Avoir un inventaire plus exhaustif de la végétation – et notamment des bryophytes – sur ces relevés serait intéressant afin de valider avec plus de certitude ces indicateurs de biodiversité forestière ; des relevés floristiques complets dans cette zone auraient peut-être une richesse spécifique deux fois plus élevée, ce qui pourrait avoir des effets considérables sur nos résultats. Un inventaire floristique exhaustif par des botanistes expérimentés sur quelques placettes de l'IFN pourrait donner une idée concrète de l'éventuelle partialité des relevés floristiques effectués par les équipes de forestiers de l'IFN.

Si l'exhaustivité globale des relevés peut être discutée, l'inventaire des espèces forestières est peut-être plus complet que celui des autres espèces car elles sont probablement mieux connues et reconnues que les espèces non forestières. Les résultats observés pour ces groupes d'espèces sont donc peut-être plus fiables.

4.5. Perspectives

4.5.1. *Amélioration des modèles*

Les modèles présentés dans ce chapitre sont bien ajustés à la structure des données (fonction de lien et distribution des résidus bien adaptés). Cependant, il y aurait quelques améliorations à leur apporter.

D'autres critères de comparaison de modèles pourraient être testés, comme l'intégration thermodynamique pour estimer le "Bayes Factor" (e.g. Gelman et Meng 1998, Lartillot et Philippe 2006) ; ils nous permettraient de confirmer ou d'infirmer les résultats de comparaison de modèles obtenus avec la PMP (le développement de programmes pour calculer d'autres critères de comparaison de modèles est long ; il n'a pas pu être finalisé avant la fin des trois années de thèse).

Les deux types de modèles – structure (1) ou (2) –, qui différaient selon leurs covariables stationnelles – valeurs indicatrices de la flore ou mesures pédologiques – donnaient des résultats assez semblables pour ce qui est de la qualité relative des modèles et le sens et la significativité des coefficients multiplicateurs des variables explicatives de chaque modèle. L'utilisation des valeurs indicatrices "humidité" et "acidité" de la flore en tant que covariables n'a donc généralement pas beaucoup biaisé nos analyses de l'effet essence sur la flore par rapport aux modèles utilisant les covariables "humus" et "RU". Cependant, les résultats étaient un peu plus différents entre les types (1) et (2) pour les modèles *EP* et *ED* (nous avons donc choisi d'utiliser le type (2) et n'avons pas présenté l'autre).

Il existe des corrélations entre la richesse spécifique de la flore et la valeur indicatrice du sol (richesse des herbacées et mR : +0,38*** ; richesse des herbacées et mF : +0,10* ; richesse des ligneuses et mF : +0,39***) ; ces corrélations entre variables dans les modèles sont d'autant plus

gênantes que ces variables sont calculées sur la base des mêmes relevés floristiques. Si l'on veut utiliser les valeurs indicatrices de la flore en tant que covariables, une alternative pourrait être de caler nos modèles indépendamment pour chaque groupe écologique et en calculant les valeurs indicatrices de la flore sur les espèces autres que celles du groupe écologique considéré. Il faudrait s'assurer au préalable que les valeurs indicatrices de la flore ne sont pas dépendantes des groupes écologiques étudiés, auquel cas les résultats seraient biaisés ; aussi, les résultats pourraient être faussés par l'exclusion des quelques relevés (9) qui ne comportent pas d'espèces à valeur indicatrice connue. Bien qu'elle permette une caractérisation stationnelle très précise (Bergès et al. 2006), l'utilisation de la flore posera toujours problème pour les relevés floristiques de l'IFN qui sont pauvres en espèces. En plus, si l'on voulait calculer plus rigoureusement les valeurs indicatrices moyennes en se basant sur les informations d'au moins trois espèces, le nombre de relevés exclus des analyses augmenterait (nous avons des valeurs indicatrices qui sont calculées sur la base d'une seule espèce pour 24 (mR) ou 27 (mF) relevés, et sur la base de seulement deux espèces pour 24 (mR) ou 43 (mF) relevés).

La RU a été calculée par l'IFN sur la base du relevé pédologique effectué sur une profondeur variable (de 40 cm à 1 m) ; comme nous l'utilisons en tant que covariable explicative de variables floristiques, il serait plus logique de la recalculer sur une profondeur de 50 cm (les racines de la majorité des espèces herbacées et de quelques ligneuses ne descendent pas au-delà).

Aussi, l'effet observateur pourrait être estimé indépendamment pour chaque groupe écologique ; on peut supposer que certaines équipes aient une meilleure connaissance que d'autres des espèces non forestières mais une connaissance similaire des espèces forestières.

La composition en essences est variable selon les régions et ses effets sur la flore le sont peut-être aussi. Une modélisation région par région ou avec une interaction entre les variables explicatives de chaque modèle et la région forestière serait à envisager.

Du point de vue de la structure spécifique de nos modèles, quelques modèles supplémentaires pourraient être envisagés :

- un modèle $gep + \Sigma G(ge)$: il manque à notre modèle $\Sigma G(ge)$ (abondance de chaque groupe d'essence) une variable "groupe d'essence principal". En l'état actuel, l'effet de l'abondance d'un groupe correspond à la fois à l'effet de son identité et à l'effet de son abondance ; si le groupe d'essence abrite une flore beaucoup plus riche que les autres groupes d'essences, l'effet observé pourra être positif simplement du fait de l'identité du groupe, et pas de son abondance ;

- des modèles $EP + pur(EP):EP$, $Mel + Pur(EP):Mel$, $EP + R:EP$ et $Mel + R:Mel$, qui seraient plus pertinents que les modèles $pur(EP):EP$, $Pur(EP):Mel$, $R:EP$ et $R:Mel$ respectivement ; il existe probablement un effet marqué des variables qualitatives EP ou Mel , qui serait à prendre en compte avant l'effet de la variable numérique (Pur ou R) pour chacune des modalités des variables qualitatives ;

- un modèle qui correspondrait à l'abondance des essences selon leur position dans les strates supérieures (strate arborée supérieure, strate arborée inférieure, strate arbustive). Nous avons souvent évoqué l'effet des essences de sous-étage. Ce serait un autre moyen de les prendre en compte.

4.5.2. Analyse d'autres données

Nous avons analysé 634 données en incluant des covariables stationnelles dans nos modèles. Nous pourrions envisager de restreindre ces données pour réduire la variabilité stationnelle, afin de vérifier si les effets essence restent les mêmes. Cependant, les modalités des variables qualitatives pourraient devenir rares si la composition en essences est très dépendante de la station. Par exemple, en se restreignant aux relevés dont la RU est comprise entre 100 et 160 et dont les types d'humus sont des mulls, ou en se restreignant aux relevés dont mR est comprise entre 5 et 7 et mF entre 4 et 6, seules 4 essences sont l'essence principale d'au moins 20 relevés (chêne sessile, chêne pédonculé, frêne et charme). Une alternative serait de travailler sur les 634 données en incluant des interactions entre les variables stationnelles et les variables explicatives de chaque modèle.

En nous restreignant à la position topographique "plateau", nous avons exclu environ les deux tiers des relevés. Même si les relations essence-flore risquent d'être plus bruitées dans les forêts pentues (profondeur de sol et exposition très variable) ou de fond de vallon (profondeur de sol et hydrographie variables), ces forêts – qui représentent plus de la moitié des forêts de la zone étudiée – devront aussi être analysées.

Aussi, cette étude a porté sur des forêts qui sont majoritairement des chênaies, souvent avec présence d'essences de demi-ombre qui se développent fréquemment en sous-étage. Il s'agit d'un cas particulier de forêts françaises ; d'autres types de forêts (hêtraies, sapinières) devraient aussi être analysés, dans d'autres régions. Les données de l'IFN sont disponibles pour toute la France ; il serait intéressant de s'en servir pour vérifier ces indicateurs pour les différents types de forêts françaises.

Chapitre 5

Discussion générale

1. DES INDICATEURS REMIS EN CAUSE POUR LA FLORE

1.1. Des résultats contraires aux prédictions

Que ce soit dans les quelques massifs forestiers de Brie étudiés (conditions stationnelles peu variables) ou sur les six régions forestières de l'IFN, nous avons vu que :

- la richesse en essences a des effets généralement non significatifs ou sinon négatifs sur la richesse spécifique de la flore (**Tableau 5.1**) ; seules certaines ligneuses y répondent positivement en forêt de Brie (mais les ligneuses présentes dans la strate arborée sont aussi prise en compte dans le relevé floristique, ce qui peut partiellement expliquer ce résultat) ;
- la pureté de l'essence principale a des effets non significatifs ou positifs sur la richesse de la flore (**Tableau 5.2**) ; les seuls effets négatifs ont été observés en forêts de Brie pour les herbacées forestières et pour les ligneuses héliophiles.

Tableau 5.1 : sens des effets significatifs ($p < 0,05$) de la richesse en essences sur la richesse spécifique de la flore – modèles R (les signes entre parenthèses correspondent aux effets significatifs avec un seul des deux types de modèles pour les données IFN ; "NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières ; "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles).

<i>classification "For"</i>	bryo.	herbacées			ligneuses	
	F	NF	PF	F	PF	F
données Cemagref – Brie						
données IFN – 6 régions	X	-			(-)	(-)

<i>classification "Hélio"</i>	bryophytes		herbacées			ligneuses		
	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
données Cemagref – Brie	-		X					
données IFN – 6 régions	X	X	-					+

Tableau 5.2 : sens des effets significatifs ($p < 0,05$) de la pureté de l'essence principale (toutes essences confondues) sur la richesse spécifique de la flore – modèles $gep+Pur(ep)$ (Brie) et $EP+Pur(EP)$ (IFN) (les signes entre parenthèses correspondent aux effets significatifs avec un seul des deux types de modèles pour les données IFN ; "NF" = non forestières ; "PF" = péri-forestières ; "F" = forestières ; "hél." = héliophiles ; "sem." = semi-héliophiles ; "sci." = sciaphiles)

<i>classification "For"</i>	bryo.	herbacées			ligneuses	
	F	NF	PF	F	PF	F
données Cemagref – Brie		+	+	-		
données IFN – 6 régions		+	+		(+)	+

<i>classification "Hélio"</i>	bryophytes		herbacées			ligneuses		
	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.	hél.	sem.	sci.
données Cemagref – Brie				+	+	-		
données IFN – 6 régions			+	+		+		

1.2. De nouveaux indicateurs plus pertinents

Nos modèles "essence principale" (essence la plus abondante en surface terrière) et "essence dominante" (peuplement mélangé si aucune essence n'a d'abondance supérieure à 75 % de la surface terrière totale, ou essence principale sinon) sont de bons indicateurs de diversité floristique dans les forêts de la région étudiée sur la base des données IFN ; ils sont même largement meilleurs que les indicateurs 4.1 et 4.1.1. Du point de vue du sens des effets, il existe des différences de richesse floristique entre les peuplements en fonction de leur essence principale. Nous pouvons notamment retenir que :

- les peuplements de résineux (composés surtout de douglas, pin sylvestre ou épicéa) abritent en moyenne moins d'espèces forestières ou sciaphiles, mais parfois plus d'espèces héliophiles ;
- les peuplements de frênes sont plus favorables que les autres essences à la richesse de plusieurs groupes floristiques (herbacées péri-forestières et ligneuses forestières) ;
- les peuplements de chêne pédonculé abritent plus d'espèces herbacées que les peuplements de chêne sessile ;

L'identité de l'essence principale d'un peuplement est un indicateur simple et très informatif pour certaines essences (résineuses ou frêne).

D'après la bibliographie (chapitre 1, 1^{er} article), les essences résineuses abritent une richesse floristique inférieure à celle des peuplements de feuillus. Nos résultats confirment en partie cela : les peuplements de résineux sont moins riches que les autres peuplements dans la zone d'étude en espèces sciaphiles ou forestières et en ligneuses péri-forestières ou semi-héliophiles, mais il y a très peu de différences pour les autres groupes floristiques. Nous n'avons pas pu distinguer les essences résineuses à couvert clair (telles que les pins) des essences résineuses qui forment des peuplements denses (tels que l'épicéa) car ces deux groupes d'essences sont trop peu représentés

dans la région étudiée ; sur des régions où ils seront suffisamment représentés, il sera important de les distinguer, et même si possible de distinguer les essences résineuses indépendamment les unes des autres.

L'abondance par groupe d'essences est le modèle le plus pertinent pour de nombreux groupes floristiques parmi ceux testés, à la fois dans les forêts adultes de Brie et dans l'ensemble des forêts adultes des six régions forestières étudiées. Betts *et al.* (2005) soulignent l'importance de la composition en essences et de leur abondance respective comme étant un déterminant de la diversité végétale plus important que la simple richesse en essences. C'est ce que nous observons aussi ; ce modèle, qui prend en compte l'identité de groupes d'essences et leur abondance absolue, est le meilleur de tous pour de nombreux groupes. Cependant, ce modèle comporte plusieurs variables quantitatives qui évoluent conjointement (la surface terrière des groupes d'essences) ; il est donc trop complexe pour en faire un indicateur facile à utiliser, comme nous l'avons déjà souligné. S'il nous informe avec précision sur les facteurs de la diversité végétale en forêt, il ne peut pas être retenu pour communiquer facilement autour de l'effet essence sur la diversité floristique.

1.3. Des réponses variables selon l'écologie des espèces

Notre approche par groupe écologique met en évidence des réponses de la richesse floristique variables en fonction des groupes écologiques. Parfois même, la réponse peut être inverse entre deux groupes. Les modèles que nous avons mis au point nous indiquent quel groupe d'espèces va être favorisé ou non par tel ou tel peuplement ; c'est un progrès dans l'analyse de l'effet essence sur la diversité floristique, qui se limitait généralement à une comparaison de richesse ou de diversité floristique en ne distinguant que les trois groupes suivants : bryophytes, herbacées et ligneux.

Les réponses de certains groupes d'espèces nous renseignent sur les mécanismes potentiels d'effet de la composition en essences. Par exemple, les effets négatifs des essences de demi-ombre ou d'ombre sur les herbacées héliophiles et semi-héliophiles, et les effets négatifs de plus faible amplitude (forêts de Brie) ou même positif (données IFN) sur les herbacées sciaphiles, nous montrent que ces essences offrent des conditions de faible luminosité à la flore par rapport aux autres essences. Ceci est bien connu (Hicks 1980, Kwiatkowska 1994, Baker et van Lear 1998, Godefroid *et al.* 2005) : les essences de demi-ombre ou d'ombre, qui se développent en sous-étage, ont souvent un effet négatif sur la végétation via une réduction des quantités de lumière arrivant au sol. Aussi, les peuplements mélangés avaient une flore qui paraissait moins héliophile que les peuplements dominés par une essence (ils avaient moins d'espèces héliophiles que la plupart des peuplements, moins de semi-héliophiles que certains autres peuplements et moins de sciaphiles que de rares autres peuplements : leur effet négatif sur la flore augmente avec le caractère héliophile des groupes) ; cela nous indique que les peuplements mélangés seraient moins lumineux que les peuplements purs. Comme nous l'avons déjà discuté dans les chapitres 3 et 4, cet assombrissement avec le mélange des essences pourrait s'expliquer une stratification des différentes essences dans les peuplements mélangés, et notamment la présence d'un sous-étage

sous la strate arborée, ce qui peut fortement atténuer les quantités de lumière arrivant au sol. Néanmoins, la présence de sous-étage est très liée à une composition en essences particulière (charme par exemple).

Les deux classifications utilisées dans les chapitres 3 et 4 – caractère héliophile ou forestier des espèces – sont proches l'une de l'autre : les espèces forestières sont le plus souvent des espèces sciaphiles (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich., *Oxalis acetosella* L., *Paris quadrifolia* L., *Ribes rubrum* L., etc.), et les espèces héliophiles sont généralement non forestières (*Carex ovalis* Good., *Centaurium erythraea* Rafn., *Lolium multiflorum* Lam., *Phleum pratense* L., *Ranunculus flammula* L., *Taraxacum officinale* Web., etc.). Certains des effets observés sont par conséquent similaires pour les herbacées forestières et les herbacées sciaphiles par exemple. Chacune des deux classifications a quand même son propre intérêt : l'héliophilie renseigne directement sur la réponse de la flore à l'essence via le mécanisme le plus fréquemment cité (les variations de l'éclairement) ; le caractère forestier renseigne sur la spécificité des espèces au milieu forestier. Ce dernier facteur est plus synthétique ; il intègre à la fois un caractère héliophile mais aussi d'autres caractéristiques écologiques propres au milieu forestier telles que des sols plus évolués.

Dans un objectif de conservation de la biodiversité, on peut se demander quels peuplements forestiers considérer comme les plus favorables à la richesse floristique. Comme tous les peuplements ne sont pas favorables pour les mêmes groupes écologiques, la richesse floristique ne pourra pas être maximisée dans un peuplement ; en revanche, une hétérogénéité de la composition des peuplements forestiers dans une région déterminée permettrait d'avoir des compositions floristiques variables et serait donc favorable à la richesse floristique en forêt à une échelle paysagère. Par exemple, la présence des peuplements de frêne et de chêne pédonculé serait favorable à de nombreux groupes d'espèces alors que les résineux seraient plutôt défavorables à la richesse floristique (néanmoins les espèces héliophiles sont parfois plus nombreuses sous les peuplements résineux que sous d'autres essences). Cependant, on peut se poser la question de savoir si l'on ne devrait pas chercher à favoriser certaines espèces plus que d'autres. On pourrait notamment s'intéresser surtout aux espèces forestières, qui sont inféodées au milieu forestier, contrairement aux espèces non forestières. Il serait justifié de chercher à favoriser la diversité des espèces forestières dans les milieux forestiers plutôt que celle des autres espèces car les dernières peuvent trouver refuge dans beaucoup d'autres biotopes, contrairement aux espèces forestières.

Les herbacées forestières étaient insensibles à la richesse en essences et à la pureté de l'essence principale sur les six régions forestières. Elles sont par contre beaucoup moins nombreuses dans les peuplements dominés par une essence résineuse (autre que le douglas) que dans les autres peuplements. Aussi, la présence d'essences de demi-ombre et d'ombre – qui se développent souvent en sous-étage dans le peuplement – leur était peu défavorable (Brie) ou même favorable (IFN), contrairement aux autres espèces qui s'y raréfiaient avec l'abondance de ces essences. Les espèces ligneuses forestières sont elles aussi moins nombreuses dans les peuplements de résineux (douglas compris) ; par contre, l'abondance des essences d'ombre et de demi-ombre leur est défavorable.

2. LA COMPOSITION EN ESSENCES : UNE VARIABLE SYNTHÉTIQUE DE CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES FORÊTS

A l'échelle de l'arbre, nous avons observé quelques différences significatives pour les bryophytes, mais très peu de différences de richesse des groupes vasculaires (chapitre 2) ; à l'échelle du peuplement, la composition en essences a parfois des effets marqués sur la richesse des groupes d'espèces de la flore (chapitres 3 et 4). Il aurait été très intéressant de savoir si les essences comparées à l'échelle de l'arbre (chêne sessile–pin sylvestre et chêne sessile–hêtre) avaient les mêmes effets sur la flore lorsqu'elles étaient comparées en tant qu'essences dominantes dans des peuplements différents (mais parmi ces trois essences seul le chêne était bien représenté dans les données de Brie ou de l'IFN). L'effet essence dans le cas de la comparaison de peuplements existants implique des caractéristiques plus ou moins spécifiques du peuplement comme des spécificités de structure du peuplement et des caractéristiques du sol.

2.1. Effet essence et structure du peuplement

La structure des peuplements correspond à l'agencement spatial des arbres les uns par rapport aux autres. Nous allons ici discuter plus exactement de densité du couvert, d'abondance du peuplement en surface terrière et de stratification.

La composition en essences est connue pour avoir une influence sur le couvert total des forêts (Canham *et al.* 1994). Parmi les essences de la région d'étude, le pin (Sonohat *et al.* 2004) et le frêne forment généralement des peuplements clairs (en forêts gérées adultes), alors que des essences comme l'épicéa (chapitre 1, 1^{er} article) ont souvent un couvert continu et dense. La densité du couvert affecte fortement les niveaux de ressources arrivant au sol (en particulier la lumière), et donc la flore. Des peuplements d'essences différentes peuvent donc avoir des effets marqués sur la flore via la densité de leur couvert. Dans notre étude à l'échelle de l'arbre, cette variable ne pouvait pas avoir d'effet prononcé, les deux arbres d'une paire étant inclus dans une structure de peuplement déterminée. Les pinèdes présentent souvent une canopée plus claire que les peuplements de chênes ; la lumière arrivant au sol y est donc plus importante, elles pourraient donc présenter une flore plus héliophile. Dans notre étude à l'échelle de l'arbre, l'éclairement sous pin ne différait de celui sous chêne qu'à proximité du tronc ; la base des troncs constitue un microhabitat aux conditions écologiques particulières – notamment, l'éclairement y est plus faible – qui ne représente qu'une faible proportion de la surface du sol en forêt. Si l'on compare des peuplements dominés par l'une ou l'autre des essences, l'éclairement moyen au sol dans ces peuplements est plus faible sous pin que sous chêne à surface terrière contrôlée (Sonohat *et al.* 2003), ce qui est probablement bénéfique pour la flore héliophile dans le cas du pin. L'effet essence sur la flore se fait en grande partie via l'agencement spatial des arbres les uns par rapport aux autres. Aussi, comme la sylviculture – régissant cet agencement spatial – est généralement spécifique à l'essence, il n'est pas possible de découpler leurs effets relatifs en étudiant les forêts

existantes ; l'agencement spatial des arbres les uns par rapport aux autres dans les forêts gérées peut être considérée comme une caractéristique plus ou moins spécifique de l'essence.

Un autre facteur d'assombrissement des peuplements est la multiplicité des strates. Cette stratification des étages supérieurs a un effet négatif sur la végétation, en interceptant d'autant plus de lumière que les strates sont étagées (Mitchell et Kirby 1989). Par exemple, la présence d'un sous-étage de charme dans les chênaies – c'est-à-dire de charmes dans la strate arborée inférieure, sous la strate arborée supérieure composée par les chênes – a des effets négatifs sur la richesse floristique de certains groupes d'espèces (héliophiles et semi-héliophiles), probablement à cause de la diminution de l'éclairement au sol qu'il provoque. Dans notre zone d'étude, la diminution de la pureté des peuplements semble en partie due à la présence d'essences dans le sous-étage. Aussi, l'augmentation de la richesse en essences pourrait correspondre à une multiplication des strates car les essences les plus fréquentes de la région étudiée se développent souvent dans des strates différentes (il y a souvent une essence principale dans l'étage arboré supérieur – le chêne – et d'autres essences dans les étages inférieurs). Les indicateurs de biodiversité 4.1 (richesse) et 4.1.1 (pureté) sont définis en prenant en compte les essences arborées et arbustives de toutes les strates (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche 2006b) ; cela explique probablement que les effets observés ne soient pas dans le sens prévu dans la région d'étude.

2.2. Effet essence et caractéristiques stationnelles

Presque toutes les forêts françaises sont des forêts gérées dans un but de production de bois (à l'exception de quelques forêts d'altitude et de forêts en réserve naturelle). Dans les forêts gérées, une des principales actions du forestier est de choisir l'essence qu'il va favoriser. Ce choix d'essences par parcelle n'est pas aléatoire : il dépend en partie des potentialités sylvicoles de la station.

En forêt d'Orléans par exemple, les parcelles où les chênes se développaient le moins ont été plantées de pin sylvestre à la fin du XIX^{ème} siècle ; la répartition actuelle des essences est donc liée aux potentialités des stations. Depuis les années 80, les typologies de stations se sont développées par région forestière ; elles proposent une description des stations (sur la base de la texture du sol, ainsi que de l'acidité et de l'humidité définies via la flore) et une liste d'essences recommandées par station, à l'attention des gestionnaires forestiers (*e.g.* Girault 1990).

La composition en essences des forêts gérées dépend donc en partie des caractéristiques de la station, c'est-à-dire du climat et des caractéristiques physico-chimiques du sol. L'effet essence que nous avons étudié sur la base des données de l'IFN est donc en partie indissociable d'un effet des caractéristiques stationnelles.

Les caractéristiques stationnelles ont une influence sur la composition en essences mais leur effet sur la pureté et le degré de mélange est moins évident. On peut supposer que, dans notre zone d'étude où la principale essence produite est le chêne, les stations aux meilleures potentialités sylvicoles ont tendance à être des chênaies plus pures alors que dans sur les autres stations le forestier laissera se développer d'autres essences moins intéressantes que le chêne.

2.3. Effet essence et âge des forêts

L'âge des forêts – c'est-à-dire le temps depuis lequel se développent et se succèdent des communautés forestières sur leur sol – est une caractéristique des peuplements qui dépend étroitement de leur composition en essences.

Les peuplements de résineux de la région étudiée sont des plantations plus ou moins récentes (probablement au cours du XX^{ème} siècle pour la plupart). La diversité plus faible observée sous les résineux pour plusieurs groupes d'espèces – en particulier les espèces forestières ou sciaphiles – est certainement en partie due au fait que ces peuplements sont issus de plantations (Carnus *et al.* 2006) : les banques de graine des forêts récentes ne contiennent pas d'espèces forestières en abondance contrairement aux chênaies qui sont souvent très anciennes, et les processus de recolonisation par les espèces sont relativement lents (Matlack 1994, Brunet 2007). A l'inverse, on aurait pu s'attendre à trouver plus d'espèces non forestières – reliques de l'utilisation passée du sol – dans les peuplements dont l'essence principale est une essence résineuse mais ce n'est pas le cas.

L'âge des forêts et d'autres facteurs historiques comme les amendements sur les terres agricoles ont des effets très marqués sur la composition de la flore actuelle (*e.g.* Peterken et Game 1984, Hermy 1994, Dupouey *et al.* 2002). La prise en compte de l'historique des peuplements est donc indispensable pour bien comprendre l'effet de la composition en essences sur la flore, en particulier dans le cas des peuplements d'essences résineuses qui sont souvent des plantations. En outre, composition en essences et histoire des peuplements sont en partie liés. En France comme ailleurs en Europe, les essences résineuses (pins, douglas) sont fréquemment plantées sur des parcelles agricoles ou forestières peu productives, les peupliers cultivés sont souvent plantés dans des prairies humides rarement amendées qui ont peu d'intérêt pour l'agriculture intensive, et des essences comme le chêne sessile sont très souvent caractéristiques de forêts plus anciennes. L'identité de l'essence dominante des forêts est donc une variable qui à elle seule nous informe souvent sur des caractéristiques historiques de la parcelle.

2.4. Test d'indicateurs *versus* test de l'effet essence

L'approche mesurative, qui consiste à se baser sur les données existantes pour expliquer des phénomènes, se distingue de l'approche expérimentale pour laquelle des expérimentations en situations contrôlées permettent d'étudier seulement quelques variables (Krebs 1999).

Nous avons comparé des peuplements échantillonnés parmi les parcelles forestières plus ou moins gérées (chapitres 3 et 4). La composition en essences arborées et arbustives de ces peuplements est la plupart du temps la résultante de choix de gestion durant les dernières décennies et/ou les derniers siècles, le plus souvent en fonction des caractéristiques stationnelles. Si notre étude est pertinente pour la définition d'indicateurs, elles ne l'est pas en revanche pour étudier un effet des essences en elles-mêmes sur la flore : l'effet essence observé est en partie dépendant des caractéristiques stationnelles et sylviculturales dans nos données. Nos covariables

stationnelles permettent de prendre en compte des effets de la station sur la flore en plus de l'effet de la composition en essences, mais comme toutes les essences ne se développent pas forcément sur tous les types de stations, il n'est pas possible de savoir quels seraient les effets de l'essence si elles se développaient dans d'autres stations que celles où elles se trouvent.

Pour tester l'effet de la richesse ou de la pureté sur la diversité indépendamment des caractéristiques stationnelles, il faudrait créer artificiellement des peuplements sur des sols strictement identiques (texture, composition physico-chimique et histoire) ; seule une étude de l'effet essence repose sur un tel dispositif à notre connaissance (Brown 1982). Sinon, pour modéliser rigoureusement les effets essence en tenant compte des interactions possibles avec la station, il faudrait un échantillonnage où toutes les compositions en essences testées se trouvent sur l'ensemble du gradient stationnel étudié ; un tel échantillonnage est probablement difficile à constituer sur la base des peuplements existants, voire impossible pour certaines essences (les aulnaies ne se trouveront pas en stations sèches). Ces expérimentations qui seraient très intéressantes dans une approche d'écologie fonctionnelle le seraient beaucoup moins dans un objectif de définition d'indicateurs. Néanmoins, l'étude des indicateurs doit quand même s'intéresser aux relations entre composition en essences et types de stations qui, si elles changent dans le futur, pourraient expliquer des modifications du fonctionnement de ces indicateurs.

3. INTÉRÊTS ET LIMITES DES INDICATEURS DE BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE BASÉS SUR LA DIVERSITÉ, LA COMPOSITION ET L'ABONDANCE DES ESSENCES FORESTIÈRES

3.1. Des variables simples et objectives

Bien qu'il existe des interactions entre la composition en essences et les caractéristiques stationnelles qui ne permettent pas de savoir si les effets essence observés correspondent à des effets directs, l'important dans un objectif de définition d'indicateurs est de savoir ce que nous indiquent les essences en termes de biodiversité. Les indicateurs basés sur l'abondance, la composition et la richesse en essences sont des indicateurs simples à mesurer et sans ambiguïté : ils sont définis sur la base de mesures de diamètre et d'identification des essences sur une surface déterminée. De telles données sont produites en permanence par l'IFN pour la France. Ces indicateurs sont donc faciles à calculer et le seront pour les années à venir.

3.2. Une validité limitée dans l'espace et dans le temps

La validité de nos indicateurs est limitée : nous les avons testés uniquement dans les chênaies de plaine présentant souvent un sous-étage de charme (et ponctuellement sur d'autres types de peuplements, plantations de résineux notamment). La présence de sous-étage peut à elle seule expliquer en grande partie les résultats observés : peut-être que la pureté n'aurait pas les effets positifs que nous avons observés dans des chênaies sans sous-étage. Aussi, les peuplements avec une autre essence principale que le chêne (hêtraies, pessières, etc.) ont une flore différente qui ne répond probablement pas de la même manière aux effets essence. On peut imaginer par exemple que la pureté soit un indicateur négatif de biodiversité floristique – comme prévu – dans les pessières, qui sont des peuplements souvent denses, sombres et à litière acide. Ces indicateurs doivent donc être testés ailleurs que dans les forêts du Bassin Parisien ; il serait intéressant de les tester indépendamment selon des régions définies en fonction de l'essence principale la plus fréquemment rencontrée et en fonction de la présence de sous-étage ou non. Il est possible que le fonctionnement de ces indicateurs de biodiversité varie d'une région à l'autre pour la diversité floristique.

Aussi, si la composition en essences forestières des forêts françaises venait à changer, nos indicateurs ne seraient peut-être plus valables. De tels changements sont possibles pour les décennies et siècles à venir à cause des changements climatiques (Chen et Li 2004) et de la crise énergétique ; ils pourraient amener les forestiers à modifier leurs orientations de production. Les indicateurs basés sur la composition en essences devront alors être de nouveau testés au fur et à mesure des changements.

4. PERSPECTIVES

4.1. Amélioration des modèles

Nos modèles en forêts de Brie nous ont permis d'étudier l'amplitude des effets essence sur la flore. Le modèle utilisé avec les données de l'IFN a l'avantage d'être très bien adapté au jeu de données (via les fonctions de lien les distributions probabilistes utilisées) mais en contrepartie il ne nous permet pas d'avoir accès à une information simple sur l'amplitude des effets ; certains effets statistiquement significatifs sont peut-être de très faible amplitude, et donc très peu significatifs dans la communauté végétale. Il serait possible d'étudier leur amplitude relative (groupe écologique par groupe écologique, ou variable par variable) mais probablement difficile de quantifier précisément les effets car la forme de notre fonction de lien dépend des effets aléatoires.

Certains effets significatifs de nos modèles en forêts de Brie étaient de très faible amplitude ; par exemple, une augmentation de 10 % de la pureté de l'essence principale entraîne une

diminution très significative de -7% de la richesse des herbacées forestières. Mais la significativité mathématique de ces résultats ne correspond pas forcément à une significativité biologique de l'effet. Il est possible par exemple qu'une diminution de 7% de la richesse de ce groupe représente une quantité trop faible pour que cela ait un effet significatif et durable sur la dynamique et la composition de la communauté végétale. Un effet ne peut être biologiquement significatif que si son amplitude est suffisamment grande (Dixon et Pechmann 2005). Les seuils de significativité biologique sont inconnus dans le cas de notre étude et les définir demanderait un travail considérable ; nous pouvons juste supposer que les effets statistiquement significatifs mais de faible amplitude sont probablement peu ou pas significatifs pour la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème.

Nos comparaisons de la qualité relative des modèles se sont basées sur le DIC (*Deviance Information Criterion*) pour les analyses des données de Brie et sur la PMP (*Posterior Model Probability*) pour les analyses des données de l'IFN. Ces indices ont l'inconvénient d'être basés sur des hypothèses simplificatrices et d'intégrer une constante de normalisation qui varie selon les modèles. Il faudrait explorer des indices différents, comme le "Bayes Factor" par exemple ; ce dernier est calculé par intégration thermodynamique (Gelman et Meng 1998) et il semble plus rigoureux car il ne présente pas les défauts du DIC et de la PMP. La programmation des méthodes d'intégration thermodynamique étant longue, nous n'avons pas eu le temps de l'utiliser avant la fin de la thèse. Ce sera la prochaine étape de travail sur le test d'indicateurs de diversité floristique.

Les classifications écologiques des espèces de la flore des données de l'IFN (chapitre 4) seraient à revoir. Les classifications utilisées en forêt de Brie (chapitre 3) sont basées sur des informations publiées (Rameau *et al.* 1989, Ellenberg *et al.* 1992, Julve 2002) qui ont été ajustées selon des connaissances d'experts sur l'écologie des espèces dans le centre de la France. Pour les données IFN, nous nous sommes basés uniquement sur les informations de Julve (2007) pour le caractère forestier et sur les valeurs indicatrices de Ellenberg *et al.* (1992) pour l'héliophilie. Les critères de distinction des groupes écologiques ne sont pas les mêmes qu'en Brie ; ils seraient à homogénéiser entre les deux études. Aussi, l'héliophilie selon Ellenberg *et al.* (1992) est estimée pour le centre de l'Europe ; elle n'est pas forcément bien adaptée à notre étude en France et devrait être ajustée localement (Hill *et al.* 2000).

D'autres modèles pourraient être testés. Nous avons beaucoup discuté des relations entre composition en essences et structure du peuplement ou caractéristiques stationnelles ; des modèles avec des paramètres structuraux (présence ou non de sous-étage, indices de structuration verticale des essences, abondance par groupes d'essences selon leur diamètre, etc.) seraient à confronter aux modèles basés sur la composition en essences. Aussi, les effets de la richesse en essences et de la pureté de l'essence principale pourraient être testés en ne se basant que sur les essences de la strate arborée.

4.2. Analyse de données d'autres forêts

Notre étude s'est limitée aux forêts adultes du Bassin Parisien, qui sont essentiellement des chênaies et chênaies-charmaies. Il serait intéressant de tester nos indicateurs (1) sur des chênaies adultes de régions différentes (chênaies du Massif Armoricain par exemple), et (2) sur des peuplements adultes ayant une composition en essences différente (hêtraies alpines, pinèdes des landes ou sapinières des Vosges par exemple).

De plus, les forêts "adultes" ne représentent probablement pas la majorité des forêts des zones étudiées ; nos modèles seraient à tester sur les forêts non adultes, c'est-à-dire à des stades plus précoces dans le cycle sylvicole (fourrés, gaulis, jeunes futaies, etc.). Il est probable que les effets de la composition en essences sur la diversité soient moins marqués car les données seront probablement plus bruitées, la dynamique de la végétation étant plus rapide dans les premiers stades successionnels que dans les peuplements adultes où elle est relativement stabilisée. En revanche, selon Mitchell et Kirby (1989) ce sont dans les stades jeunes et denses (en particulier les fourrés) que les relations entre composition en essence et composition floristique seraient les plus marqués.

4.3. Autres descripteurs de diversité floristique

Nos modélisations (sur les données de forêts de Brie du Cemagref et les données de l'IFN) se sont restreintes à un seul type de variables pour décrire la flore : la richesse spécifique de groupes d'espèces. Il y a d'autres moyens de quantifier la diversité et la composition de la flore, mais nous n'avons pas eu le temps de les aborder. Le principal défaut de la richesse spécifique est qu'on donne le même poids à toutes les espèces, qu'elles soient très rares ou dominantes. Nous pourrions utiliser l'indice de diversité de Shannon (Margalef 1958) plutôt que la richesse spécifique ; cet indice tient compte de l'abondance relative des espèces présentes, mais par contre il est difficile à interpréter car il dépend à la fois de la richesse spécifique et de l'abondance relative des espèces.

Sinon, une alternative simple à nos analyses pour tenir compte de l'abondance des espèces serait d'étudier séparément les espèces peu abondantes des espèces les plus abondantes. Par exemple, nos modèles en richesse spécifique pourraient être calés d'une part pour les espèces dont l'abondance est inférieure à 15 % en moyenne dans les relevés, puis d'autre part pour les espèces dont l'abondance est supérieure.

La réponse des espèces à nos variables dépend notamment de leur niveau d'exigence en ressources. D'autres classifications écologiques que l'héliophilie pourraient être testées, comme les exigences du point de vue de l'acidité ou de l'humidité du sol ; cependant, la richesse spécifique des groupes floristiques selon ces caractéristiques serait sans doute beaucoup plus dépendante des caractéristiques stationnelles que la richesse des groupes d'espèces selon les caractères héliophile ou forestier. Aussi, la réponse des espèces dépend de leur degré d'exigence envers les gradients testés. En particulier, les espèces généralistes ont probablement des réponses moins marquées que les espèces spécialistes. Il serait intéressant de faire la distinction entre les

deux groupes d'espèces dans nos modèles. La classification des espèces selon leur type de stratégie en fonction des niveaux de stress et de perturbation (Grime 1977) apporterait sans doute des résultats intéressants : la sylviculture – plus ou moins spécifique de l'essence – a des effets à la fois sur les niveaux de ressources (via la densité des peuplements) et sur la fréquence et l'intensité des perturbations ; les espèces pourraient répondre différemment aux effets essence selon qu'elles sont compétitives, rudérales ou résistantes aux stress.

Notre approche par groupe écologique est limitée par l'hypothèse initiale selon laquelle toutes les espèces d'un groupe écologique ont des réponses similaires à nos variables ; or il est probable que certaines espèces aient des réponses contraires à la réponse moyenne de leur groupe. Une modélisation espèce par espèce (modèle "multi-espèces", *e.g.* Gelfand *et al.* 2005) permettrait de tenir compte de la réponse de chacune des espèces. Nous n'avons pas eu le temps de faire ce type d'analyses qui nécessitent de développer une nouvelle structure de modèles (fonction de lien et distribution des résidus spécifiques).

Nous avons vu que la richesse de certains groupes de bryophytes répondait significativement à la richesse en essences en forêts de Brie, et fortement à l'identité de l'essence dans notre expérimentation à l'échelle de l'arbre. Ce groupe floristique, qui nécessite des connaissances botaniques spécifiques, n'a pas pu être inclus dans notre analyse des données IFN. Il serait intéressant d'étudier l'effet de l'essence à l'échelle du peuplement sur les bryophytes dans d'autres massifs forestiers que ceux de Brie (où la richesse des bryophytes était peu dépendante des variables de peuplement). Les bryophytes se développent souvent à même la litière et sont fortement dépendantes de l'hygrométrie (Daring et Verschuren 1988) ; il est possible qu'elles soient ainsi très sensibles à la composition en essences, qui a un effet sur la litière et les quantités d'eau arrivant au sol, dans des peuplements différents de ceux étudiés en forêts de Brie.

De plus, nous ne nous sommes intéressés qu'à la flore du sol ; un grand nombre de bryophytes se développent sur les troncs des arbres et sur le bois mort ; l'effet essence sur ces bryophytes serait probablement beaucoup moins biaisé par les caractéristiques stationnelles. Certaines études locales ont déjà montré un effet essence marqué sur la diversité des bryophytes épiphytes (*e.g.* Kuusinen 1996) ou saprologoniques (*e.g.* Heilmann-Clausen *et al.* 2005). Ces effets seraient à étudier dans d'autres forêts et/ou à une échelle régionale ou suprarégionale.

4.4. Proposition d'expérimentations

Certains des mécanismes en cause dans l'effet essence pourraient être étudiés expérimentalement sur la base des peuplements forestiers existants. Deux axes sont à distinguer dans ces expérimentations :

- l'effet de l'essence sur un gradient de ressources ;
- l'effet de ce gradient de ressources – modifié par l'essence – sur la flore.

Les études de modifications des niveaux de ressources par les essences ont été assez nombreuses : variations des quantités de lumière (*e.g.* Canham *et al.* 1994), des minéraux du sol

(e.g. Hagen-Thorn *et al.* 2004), des quantités d'eau arrivant au sol (chapitre 1, 2nd article) ou des substances allélopathiques (e.g. Souto *et al.* 1994) entre peuplements d'essences différentes. Par contre, il est plus complexe de lier ces variations de ressources engendrées par l'essence aux variations floristiques. Des expérimentations ont été conduites sous serre pour l'effet de la litière : des litières de composition différentes ont été appliquées à quelques espèces (e.g. Sydes et Grime 1981) et leur croissance a été étudiée. Ces expérimentations ne reflètent pas forcément l'effet exact de la litière en conditions naturelles car ses effets peuvent interagir avec d'autres facteurs : les variations du niveau d'une ressource en forêt sont plus ou moins corrélés au niveau d'autres ressources (par exemple, les quantités de lumière plus élevées dans un peuplement de bouleaux s'accompagnent de quantités d'eau arrivant au sol plus élevées et d'une litière de composition spécifique).

Un moyen d'étudier ces gradients de ressources en tenant compte des variations des autres ressources est de travailler *in situ* en transplantant des espèces de la flore d'un peuplement à l'autre, et en contrôlant éventuellement certaines ressources pour voir les effets des autres. Par exemple, Pigott (1990) a planté dans des pots des lamiers jaunes (*Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. & Pol.) d'un peuplement feuillu et les a installés sous un peuplement d'épicéa, en ajustant ou non le pH du sol sans le pot au pH du sol sous épicéa. Les variations de croissance du lamier entre peuplements pouvaient être imputées à des différences d'éclaircissement, de quantités d'eau et de substances contenues dans les eaux arrivant au sol (substances allélopathiques notamment). Ce genre d'expérimentations sur une espèce ne nous renseigne pas sur l'effet des gradients étudiés sur la diversité floristique ; il faudrait qu'elles soient répétées pour un grand nombre d'espèces afin de pouvoir en déduire un effet des gradients abiotiques étudiés sur la diversité spécifique. Mais de telles expériences seraient très lourdes à mettre en place.

5. CONCLUSION

L'effet essence que nous avons observé est un effet qui se fait via des caractéristiques de l'agencement spatial des arbres les uns par rapport aux autres, et pas seulement par des caractéristiques écologiques de l'essence en tant qu'arbre individuel. La composition en essences des peuplements forestiers est une caractéristique intégratrice de nombreuses caractéristiques écologiques et sylvicoles : la fréquence et l'intensité des coupes, les caractéristiques physico-chimiques du sol, l'historique de la parcelle et les niveaux de ressources. C'est donc une variable synthétique intéressante pour décrire les variations de biodiversité floristique. La richesse des groupes écologiques de la flore est dépendante de l'identité des essences principales et de leur abondance ; à l'inverse, des variables supposées être des indicateurs de biodiversité – richesse en essences et pureté de l'essence principale – ont peu d'effet dans les chênaies et chênaies charmaies que nous avons étudiées ; la diminution de la pureté traduit probablement une structuration verticale du peuplement dans cette région, négative pour de nombreux groupes d'espèces. Les effets essence observés pourraient être très différents dans d'autres types de forêts ;

ces indicateurs sont donc à tester et comparer dans différentes régions. Aussi, ils seraient à tester pour d'autres groupes taxonomiques, animaux notamment.

Les modèles que nous avons développés sur les données de l'IFN sont des outils adaptés pour tester les indicateurs de biodiversité sur la flore, si les relevés floristiques de l'IFN sont bien acceptables pour étudier la biodiversité. Ces indicateurs devront être de nouveau testés en cas de changements de la composition en essences et/ou de la composition floristique des forêts suite à d'éventuels changements des pratiques sylviculturales et/ou modifications phytogéographiques.

Bibliographie

Les références bibliographiques des articles du chapitre 1 ne figurent dans cette liste que si elles ont été citées de nouveau dans un autre chapitre de la thèse.

- Archaux F., Gosselin F., Bergès L. et Chevalier R., 2006** – Effects of sampling time, quadrat richness and observer on exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science* **17** (3) : 299-306.
- Auclair A.N. et Goff F.G., 1971** – Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *The American Naturalist* **105** (946) : 499-528.
- Augusto L., Dupouey J. et Ranger J., 2003** – Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* **60** (8) : 823-831.
- Augusto L., Ranger J., Binkley D. et Rothe A., 2002** – Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* **59** (3) : 233-253.
- Aussenac G., 1970** – Effect of forest cover on the ground distribution of rainfall. *Annales des Sciences Forestières* **27** (4) : 383-399.
- Austin M.P. et Smith T.M., 1989** – A new model for the continuum concept. *Vegetatio* **83** (1-2) : 35-47.
- Baker T.T. et van Lear D.H., 1998** – Relations between density of rhododendron thickets and diversity of riparian forests. *Forest Ecology and Management* **109** (1-3) : 21-32.
- Balandier P., Collet C., Miller J., Reynolds P. et Zedaker S., 2006** – Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79** (1) : 3-27.
- Balmford A., Crane P., Dobson A., Green R.E. et Mace G.M., 2005** – The 2010 challenge: Data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-biological Sciences* **360** (1454) : 221-228.
- Becker M. et Le Goff N., 1988** – Diagnostic stationnel et potentiel de production. *Revue Forestière Française* **40** : 29-43.
- Berg A., Meyer R. et Yu J., 2004** – Deviance information criterion for comparing stochastic volatility models. *Journal of Business and Economic Statistics* **22** (1) : 107-120.
- Berger A.L. et Puettmann K.J., 2000** – Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota. *American Midland Naturalist* **143** (1) : 111-125.
- Bergès L., Gégout J.C. et Franc A., 2006** – Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science* **63** (1) : 31-42.
- Betts M.G., Diamond A.W., Forbes G.J., Frego K.A., Loo J.A., Matson B., Roberts M.R., Villard M.A., Wissink R. et Wuest L., 2005** – Plantations and biodiversity: A comment on the debate in New Brunswick. *The Forestry Chronicle* **81** (2) : 265-269.
- Binkley D. et Giardina C., 1998** – Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* **42** (1-2) : 89-106.
- Binkley D., 1995** – The influence of tree species on forest soils: processes and patterns. Trees and Soil Workshop, Lincoln University. *Agronomy Society of New Zealand Special Publication* **10** : 1-33.

- Bladon K.D., Silins U., Landhäuser S.M. et Lieffers V.J., 2006** – Differential transpiration by three boreal tree species in response to increased evaporative demand after variable retention harvesting. *Agricultural and Forest Meteorology* **138** (1-4) : 104-119.
- Blandin P., 1986** – Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie* **17** (4) : 215-307.
- Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.R., Hines J.E. et Pollock K.H., 1998** – Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* **79** (3) : 1018-1028.
- Braun-Blanquet J., 1932** – *Plant sociology. The study of plant communities*. Mc Graw-Hill, New-York. 439 p.
- Brown A.H.F., 1982** – The effects of tree species, planted pure and in mixtures, on vegetation and soils at Gisburn. In: anonymous (Eds.), Annual Report 1981. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. pp. 74-75.
- Brunet J., Falkengren-Grerup U. et Tyler G., 1996** – Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management* **88** (3) : 259-272.
- Brunet J., 2007** – Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology* **44** : 563-572.
- Canham D.C., Finzi A.C., Pacala S.W. et Burbank D.H., 1994** – Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* **24** (2) : 337-349.
- Carnus J.M., Parrotta J., Brockerhoff E., Arbez M., Jactel H., Kremer A., Lamb D., O'Hara K. et Walters B., 2006** – Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* **104** (2) : 65-77.
- Chantraine J., Autran A. et Cavalier C., 1996** – Carte géologique de la France (6ème édition). BRGM, Orléans.
- Chen X.W. et Li B.L., 2004** – Tree diversity change in remaining primary mixed-broadleaved Korean pine forest under climate change and human activities. *Biodiversity and Conservation* **13** (3) : 563-577.
- Congdon P., 2005** – *Bayesian Models for Categorical Data*. Wiley, Chichester. 425 p.
- Crozier C.R. et Boerner R.E.J., 1984** – Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* **62** (3) : 337-343.
- DeLong D.C., 1996** – Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* **24** (4) : 738-749.
- Denizot G., 1971** – Carte géologique au 1/50 000. Montargis XXIV - 19. BRGM, Orléans.
- Dixon P.M. et Pechmann J.H., 2005** – A statistical test to show negligible trend. *Ecology* **86** (7) : 1751-1756.
- Duchaufour P., 1997** – *Abrégé de pédologie*. Masson, Paris. 291 p.
- Dupouey J.L., Dambrine E., Laffite J.D. et Moares C., 2002** – Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83** (11) : 2978-2984.
- During H.J. et Verschuren G., 1988** – Influence of the tree canopy on terrestrial bryophyte communities: microclimate and chemistry of throughfall. In: Barkman J. et Sykora K. (Eds.), *Dependant plant communities*. SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 99-110.

- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulißen D., 1992** – *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Verlag Goltze, Göttingen. 248 p.
- Ewald J., 2000** – The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science* **3** (1) : 123-134.
- Ewers B.E., Mackay D.S., Gower S.T., Ahl D.E., Burrows S.N. et Samanta S.S., 2002** – Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research* **38** (7) : 1-11.
- Fahy O. et Gormally M., 1998** – A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecology and Management* **110** (1-3) : 263-273.
- Forêt M., Dumé G. et Chevalier R., 2005** – Extension d'un guide pour l'identification des stations forestières : utilisation des données de l'Inventaire forestier national. Un exemple d'application aux confins du Gâtinais oriental. *Ingénieries* **41** : 63-75.
- Gaston K.J., 1996** – What is biodiversity? In: Gaston K.J. (Ed.), *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, G.-B. pp. 1-9.
- Gelfand A.E., Schmidt A.M., Wu S., Silander J.A. et Latimer A., 2005** – Modelling species diversity through species level hierarchical modelling. *Journal of the Royal Statistical Society, Série C* **54** (1) : 1-20.
- Gelman A. et Meng X.L., 1998** – Simulating normalizing constants: From importance sampling to bridge sampling to path sampling. *Statistical Science* **13** (2) : 163-185.
- Gelman A., 2004** – Parameterization and Bayesian modeling. *Journal of the American Statistical Association* **99** (466) : 537-545.
- Gilliam F.S. et Turrill N.L., 1993** – Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **120** (4) : 445-450.
- Girault D., 1990** – *Les stations forestières du Pays d'Othe*. Cemagref-Dicova, Antony. 174 p.
- Godefroid S., Massant W. et Koedam N., 2005** – Variation in the herb species response and the humus quality across a 200-year chronosequence of beech and oak plantations in Belgium. *Ecography* **28** (2) : 223-235.
- Godefroid S., Phartyal S., Weyembergh G. et Koedam N., 2005** – Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management* **210** (1-3) : 91-105.
- Gosselin F., 2004** – Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité. In: Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds.), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony. pp. 127-148.
- Gosselin M. et Laroussinie O., 2004** – *Biodiversité et Gestion Forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony. 320 p.
- Grime J.P., 1977** – Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111** (982) : 1169-1194.
- Hagan J.M. et Whitman A.A., 2006** – Biodiversity indicators for sustainable forestry: Simplifying complexity. *Journal of Forestry* **104** (4) : 203-210.

- Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K. et Nihlgard B., 2004** – The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology and Management* **195** (3) : 373-384.
- Hannerz M. et Hanell B., 1997** – Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management* **90** (1) : 29-49.
- Härdtle W., von Oheimb G. et Westphal C., 2003** – The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* **182** (1-3) : 327-338.
- Hart S.A. et Chen H.Y.H., 2006** – Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* **25** (4) : 381-397.
- Heilmann-Clausen J., Aude E. et Christensen M., 2005** – Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* **14** (9) : 2061-2078.
- Helliwell D.R., 1978** – Floristic diversity in some central Swedish forests. *Forestry* **51** (2) : 151-161.
- Hermý M., 1994** – Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In: Boyle T.J. et Boyle C.E. (Eds.), Biodiversity, temperate ecosystems and global change. University of Gent, Springer Verlag, Berlin. pp. 123-144.
- Hervé J., Morneau F. et Duprez C., 2007** – Les forêts mélangées en France métropolitaine : caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. Communication orale, REGEFOR 2007, Atelier Recherche et Gestion Forestière "Forêts mélangées : quels scénarios pour l'avenir ?", Champenoux, France.
- Hicks D.J., 1980** – Intra-stand distribution patterns of southern Appalachian forest herbaceous species. *American Midland Naturalist* **104** (2) : 209-223.
- Hill M.O., Roy D.B., Mountford J.O. et Bunce R.G.H., 2000** – Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology* **37** (1) : 3-15.
- Hill M.O., 1973** – Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54** : 427-431.
- Hill M.O., 1979** – The development of a flora in even-aged plantations. In: Ford E.D., Malcolm D.C. et Atterson J. (Eds.), The ecology of even-aged forest plantations. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. pp. 175-192.
- Hodgson J.G., Grime J.P., Hunt R. et Thompson K., 1995** – *The electronic comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London. 19 p.
- Humphrey J.W., Davey S., Peace A.J., Ferris R. et Harding K., 2002** – Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* **107** (2) : 165-180.
- IFN, 2007** – L'inventaire Forestier National. <http://www.ifn.fr>
- Jackson R.B., Schenk H.J., Jobbagy E.G., Canadell J., Colello G.D., Dickinson R.E., Field C.B., Friedlingstein P., Heimann M., Hibbard K., Kicklighter D.W., Kleidon A., Neilson R.P., Parton W.J., Sala O.E. et Sykes M.T., 2000** – Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecological Applications* **10** (2) : 470-483.
- Jamagne M., 1967** – Bases et techniques d'une cartographie des sols. *Annales agronomiques* **HS 18**, 142 p.

- Jobidon R., Cyr G. et Thiffault N., 2004** – Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management* **198** (1-3) : 209-221.
- Johnson M.S. et Lehmann J., 2006** – Double-funneling of trees: Stemflow and root-induced preferential flow. *Ecoscience* **13** (3) : 324-333.
- Julve P., 2002** – Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 2002. <http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm#INDEXFLORE>
- Julve P., 2007** – Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 2007. <http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm#INDEXFLORE>
- Kerguélen M., 1999** – Index synonymique de la flore de France. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 196 p.
- Krebs C.J., 1999** – *Ecological methodology*. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 620 p.
- Kuusinen M., 1996** – Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. *Lichenologist* **28** : 443-463.
- Kwiatkowska A.J., Spalik K., Michalak E., Palinska A. et Panufnik D., 1997** – Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. *Plant Ecology* **129** (1) : 1-10.
- Kwiatkowska A.J. et Wyszomirski T., 1988** – Decline of *Potentillo albae-Quercetum* phytocoenoses associated with the invasion of *Carpinus betulus*. *Vegetatio* **75** : 49-55.
- Kwiatkowska A.J., 1994** – Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with the decline of oak forest. *Vegetatio* **112** (2) : 171-180.
- Landolt E., 1977** – Ecological indicator values for the Swiss flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. 208 p.
- Lartillot N. et Philippe H., 2006** – Computing Bayes factors using thermodynamic integration. *Systematic Biology* **55** (2) : 195-207.
- Lawton J.H. et May R.M., 1995** – *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford, 246 p.
- Lenière A. et Houle G., 2006** – Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *Forest Ecology and Management* **231** (1-3) : 94-104.
- Leuschner C., Hertel D., Coners H. et Buttner V., 2001** – Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia* **126** (2) : 276-284.
- Levrel H., Loïs G. et Couvet D., 2007** – Indicateurs de biodiversité pour les forêts françaises. État des lieux et perspectives. *Revue Forestière Française* **59** (1) : 45-56.
- Lindenmayer D.B., 1999** – Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management* **115** (2-3) : 277-287.
- Lücke K. et Schmidt W., 1997** – Vegetation und Standortverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv* **68** (4) : 135-143.
- Margalef D.R., 1958** – Information theory in ecology. *General Systems* **3** : 36-71.
- Markon K.E. et Krueger R.F., 2004** – An empirical comparison of information-theoretic selection criteria for multivariate behavior genetic models. *Behavior Genetics* **34** (6) : 593-610.

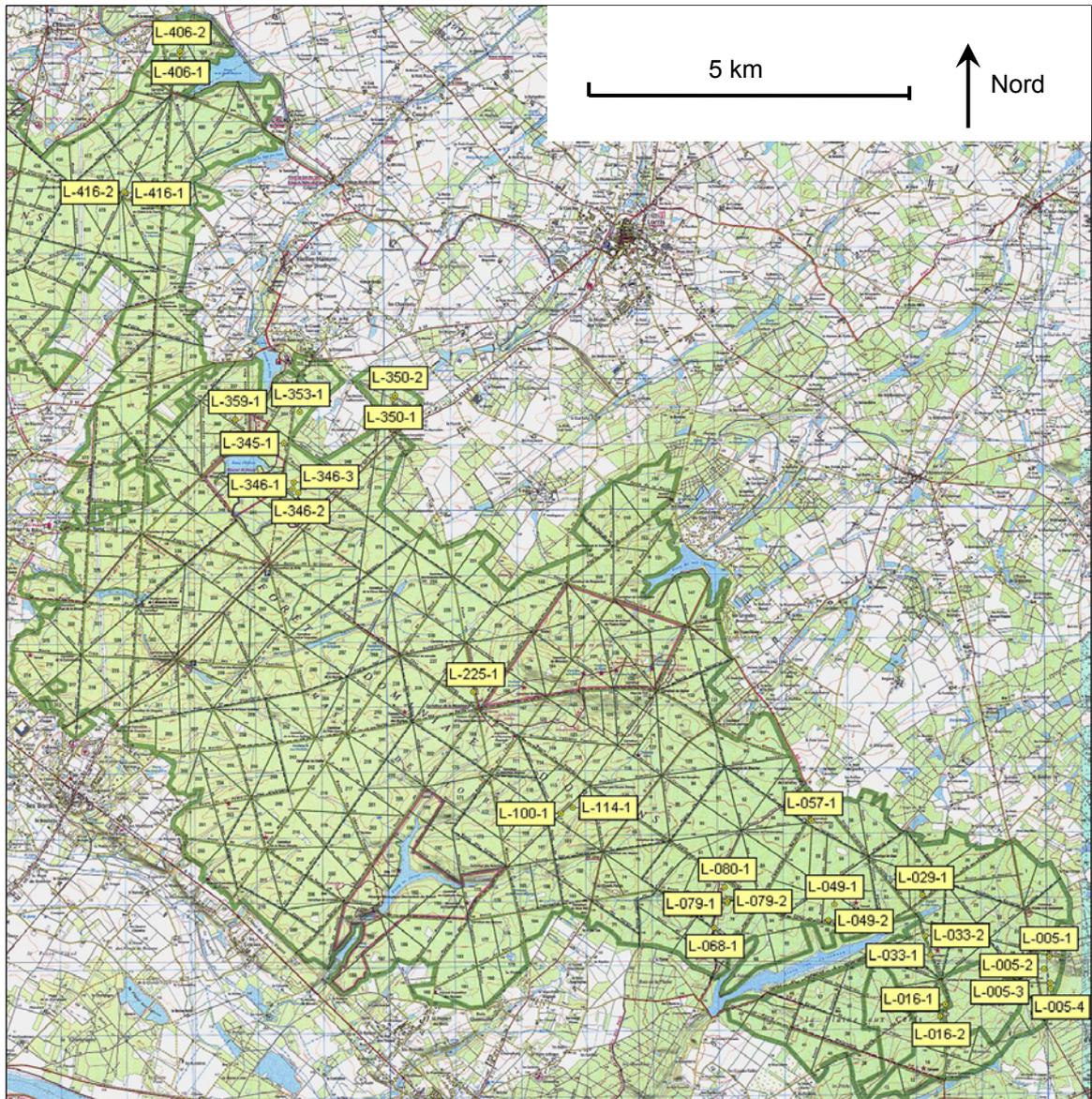
- Matlack G.R., 1994** – Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* **75** (5) : 1491-1502.
- Maynard D.G. et Maclsaac D.A., 1998** – Soil nutrient and vegetation response to patch clear-cutting of an aspen forest near Meadow Lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Soil Science* **78** (1) : 59-68.
- MCPFE, 2003** – Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienne. 6 p.
- Météo France, 1996** – Normales climatiques. Période 1961 - 1990. Tome 1. Stations de Métropole. Météo France, Paris, France. 467 p.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2001** – Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises - Edition 2000. M.A.P., Paris. 129 p.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2006a** – Programme forestier national (2006-2015). M.A.P., Paris. 14 p.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2006b** – Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises - Edition 2005. M.A.P., Paris. 148 p.
- Ministère de l'écologie et du développement durable, 2004** – Stratégie nationale pour la biodiversité : enjeux, finalités, orientations. Ministère de l'écologie et du développement durable, Paris. 49 p.
- Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989** – *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*. Oxford Forestry Institute, Oxford. 172 p.
- Montgomery R., 2004** – Effects of understory foliage on patterns of light attenuation near the forest floor. *Biotropica* **36** (1) : 33-39.
- Nagaike T., Kamitani T. et Nakashizuka T., 1999** – The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan. *Forest Ecology and Management* **118** (1-3) : 161-171.
- Nihlgard B., 1970** – Precipitation, its chemical composition and effect on soil water in a beech and a spruce forest in south Sweden. *Oikos* **21** (2) : 208-217.
- Økland R.H., Rydgren K. et Okland T., 1999** – Single-tree influence on understorey vegetation in a Norwegian boreal spruce forest. *Oikos* **87** (3) : 488-498.
- Olsson B.A. et Staaf H., 1995** – Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *Journal of Applied Ecology* **32** (3) : 640-654.
- ONU, 1993** – Convention sur la diversité biologique (avec annexes). Conclue à Rio de Janeiro le 5 juin 1992. Recueil des Traités. Vol. 1760, I-30619.
- Palik B. et Engstrom R.T., 1999** – Species composition. In: Hunter M.J. (Ed.), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 65-94.
- Pardé J. et Bouchon J., 1988** – *Dendrométrie*. ENGREF, Nancy. 328 p.
- Peterken G.F. et Game M., 1984** – Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* **72** (1) : 155-182.
- Pharo E.J., Beattie A.J. et Pressey R.L., 2000** – Effectiveness of using vascular plants to select reserves for bryophytes and lichens. *Biological Conservation* **96** (3) : 371-378.

- Pigott C.D., 1990** – The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities. *Journal of Applied Ecology* **27** (2) : 448-459.
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L. et Brooks T.M., 1995** – The future of biodiversity. *Science* **269** : 347-350.
- Ponge J.F., Chevalier R. et Loussot P., 2002** – Humus index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* **66** (6) : 1996-2001.
- Qian H., Klinka K., Okland R.H., Krestov P. et Kayahara G.J., 2003** – Understorey vegetation in boreal *Picea mariana* and *Populus tremuloides* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science* **14** (2) : 173-184.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoite A., Dupont P. et Keller R., 1989** – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1785 p.
- Ramovs B.V. et Roberts M.R., 2003** – Understorey vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. *Ecological Applications* **13** (6) : 1682-1700.
- Reich P.B., Bakken P., Carlson D., Frelich L.E., Friedman S.K. et Grigal D.F., 2001** – Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* **82** (10) : 2731-3748.
- Roberts B.A., Deering K.W. et Titus B.D., 1998** – Effects of intensive harvesting on forest floor properties in *Betula papyrifera* stands in Newfoundland. *Journal of Vegetation Science* **9** (4) : 521-528.
- Roberts G.O. et Rosenthal J.S., 2006** – Examples of adaptive MCMC. <http://probability.ca/jeff/ftpdir/adaptex.pdf>
- Skov F., 1997** – Stand and neighbourhood parameters as determinants of plant species richness in a managed forest. *Journal of Vegetation Science* **8** (4) : 573-578.
- Sonohat G., Balandier P. et Ruchaud F., 2004** – Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* **61** : 629-641.
- Sonohat G., Balandier P., Sinoquet H., Varlet Grancher C., Jouvie R., de Berranger C., Dumas D. et Gosselin F., 2003** – Mesure de l'éclairement au sol dans les peuplements forestiers réguliers et relations avec leurs caractéristiques dendrométriques. DERF, INRA, Cemagref. 87 p.
- Souto X.C., Gonzalez L. et Reigosa M.J., 1994** – Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology* **20** (11) : 3005-3015.
- Spiegelhalter D., Best N., Carlin J.B. et van der Linde A., 2002** – Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Série B* **64** (4) : 583-616.
- Stevens H. et Carson W., 2002** – Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters* **5** (3) : 420-426.
- Sydes C. et Grime J.P., 1981** – Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *Journal of Ecology* **69** : 249-262.

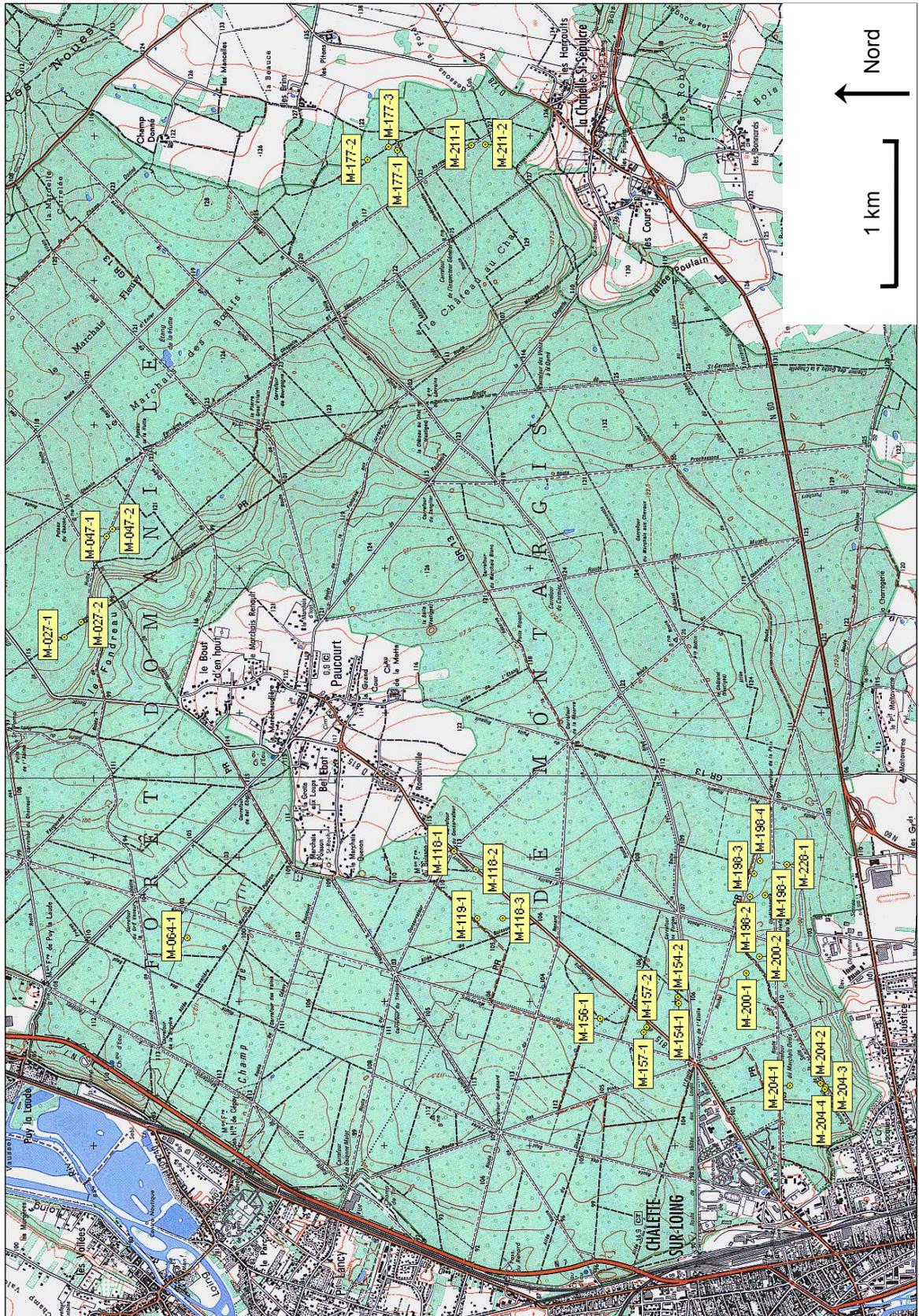
- Third Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 1998** – Special report on the follow-up on the implementation of resolutions H1 and H2 of the Helsinki Ministerial Conference (vol. 2 : Sustainable forest management in Europe). Ministry of Agriculture, Rural Development and Fisheries, Lisbon. 274 p.
- Tilman D., 1982** – *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 296 p.
- Vellend M., Verheyen K., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G. et Hermy M., 2006** – Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* **87** (3) : 542-548.
- Wallrup E., Saetre P. et Rydin H., 2006** – Deciduous trees affect small-scale floristic diversity and tree regeneration in conifer forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* **21** (5) : 399-404.
- Weibull H., 2001** – Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden. *Journal of Bryology* **23** : 55-66.
- Weisberg P.J., Hadorn C. et Bugmann H., 2003** – Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **122** (5) : 273-286.
- Williams C.E., Moriarity W.J., Walters G.L. et Hill L., 1999** – Influence of inundation potential and forest overstorey on the ground-layer vegetation of Allegheny Plateau riparian forests. *American Midland Naturalist* **141** (2) : 323-338.
- Wittig R. et Neite H., 1985** – Acid indicators around the trunk base of *Fagus sylvatica* in limestone and loess beechwoods: distribution pattern and phytosociological problems. *Vegetatio* **64** (2-3) : 113-119.

Annexes

ANNEXE 1 : LOCALISATION DES PAIRES D'ARBRES EN FORÊT DE LORRIS (CH. 2)



ANNEXE 2 : LOCALISATION DES PAIRES D'ARBRES EN FORÊT DE MONTARGIS (CH. 2)



ANNEXE 3 : CARACTÉRISTIQUES DES PAIRES D'ARBRES (CH. 2)

Forêt d'Orléans :

paire d'arbres	distances entre troncs	distance minimale entre houppiers	diamètre du pin	diamètre du chêne	orientation du chêne par rapport au pin
L-005-1	10,8	2	55	58	S
L-005-2	11,0	5	52	49	N
L-005-3	11,6	2	54	60	NE
L-005-4	13,4	0	49	46	SE
L-016-1	9,3	0	58	57	E
L-016-2	10,3	3	51	59	S
L-029-1	12,6	2	65	63	SE
L-033-1	14,3	0	75	70	SW
L-033-2	8,4	0	49	61	NW
L-049-1	14,4	4	56	53	NE
L-049-2	16,5	5	69	62	N
L-057-1	8,0	0	47	52	NW
L-068-1	12,5	0	47	67	SW
L-079-1	9,5	2	51	51	W
L-079-2	12,3	0	53	59	NE
L-080-1	8,7	0	55	67	NW
L-100-1	10,3	0	73	63	W
L-114-1	10,3	0	50	59	W
L-225-1	8,8	2	55	58	SE
L-345-1	9,3	0	54	60	E
L-346-1	11,6	3	56	57	W
L-346-2	10,5	1	68	45	W
L-346-3	9,3	0	69	73	W
L-350-1	8,4	0	79	59	SE
L-350-2	18,0	4	54	56	W
L-353-1	10,0	0	57	57	NE
L-359-1	12,8	1	55	77	NE
L-406-1	15,3	5	61	67	E
L-406-2	16,8	3	63	86	S
L-416-1	8,8	0	74	59	NE
L-416-2	12,8	2	48	66	SE

Forêt de Montargis :

Couple d'arbres	distances entre troncs	distance minimale entre houppiers	diamètre du hêtre	diamètre du chêne	orientation du chêne par rapport au hêtre
M-027-1	14,6	4	50	55	E
M-027-2	13,0	4	41	48	S
M-047-1	14,2	0	50	67	N
M-047-2	9,7	0	49	49	N
M-064-1	11,8	0	61	45	N
M-118-1	12,6	0	65	69	NW
M-118-2	14,0	0	60	60	NE
M-118-3	12,9	0	47	58	NW
M-119-1	11,7	0	66	59	S
M-154-1	9,3	0	55	64	W
M-154-2	14,6	5	44	67	NE
M-156-1	6,5	0	45	49	E
M-157-1	14,8	5	52	85	NE
M-157-2	11,8	0	60	61	N
M-177-1	11,8	0	54	55	NW
M-177-2	8,0	0	46	53	SE
M-177-3	10,5	0	47	56	SE
M-198-1	9,8	0	52	47	S
M-198-2	12,5	5	53	61	E
M-198-3	13,4	0	47	55	W
M-198-4	16,8	4	53	52	E
M-200-1	14,5	0	49	74	NW
M-200-2	10,2	0	53	57	SE
M-204-1	10,7	0	59	54	S
M-204-2	7,2	0	48	46	N
M-204-3	8,7	0	45	52	SW
M-204-4	10,8	0	49	46	S
M-211-1	12,0	0	51	68	NE
M-211-2	8,2	0	51	68	N
M-228-1	10,3	0	58	70	NE

ANNEXE 4 : PHOTOGRAPHIES DE QUELQUES PAIRES D'ARBRES (CH. 2)



L-406-1



L-416-1



M-047-1

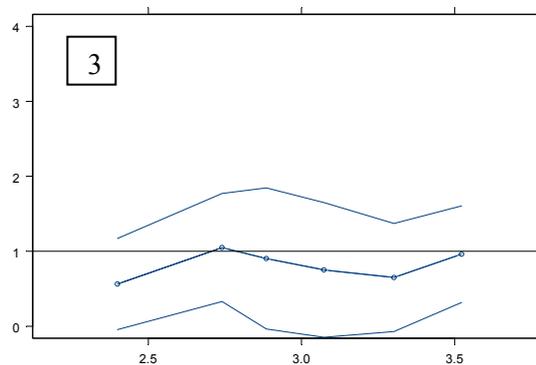
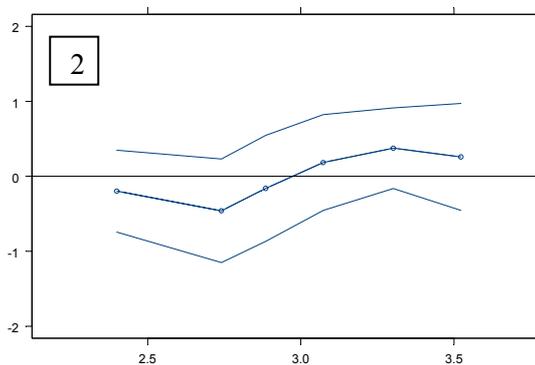
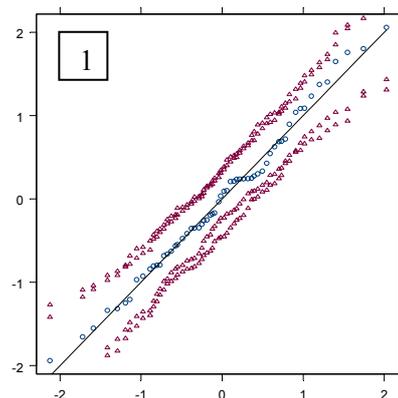


M-119-1

ANNEXE 5 : DIAGNOSTICS DES PRINCIPAUX MODÈLES (CH. 2)

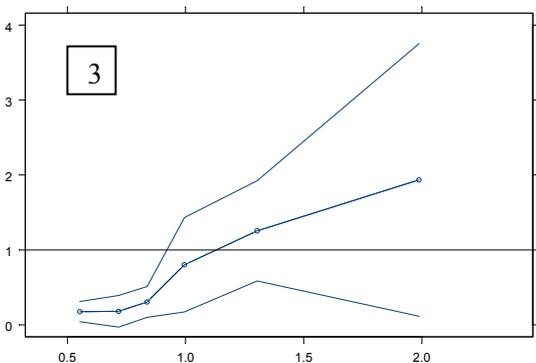
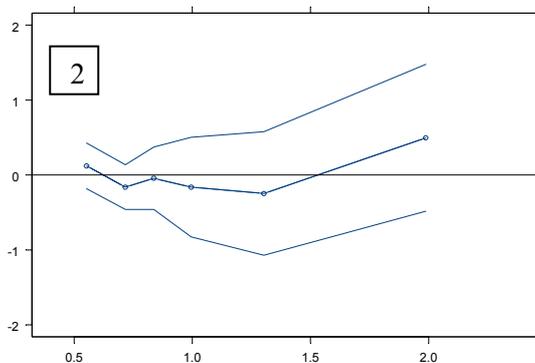
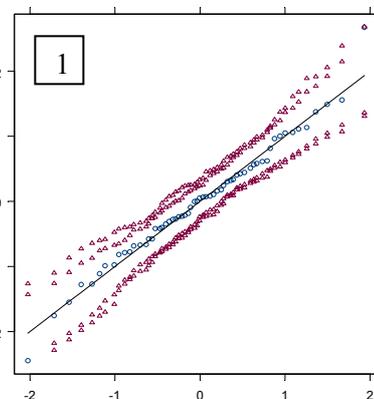
Modèle lumière (1.1)

Forêt d'Orléans (chêne-pin)



Forêt de Montargis (chêne-hêtre)

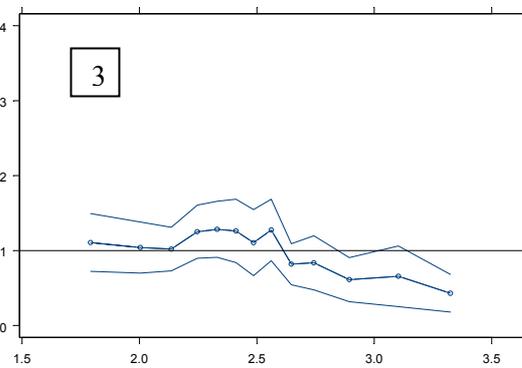
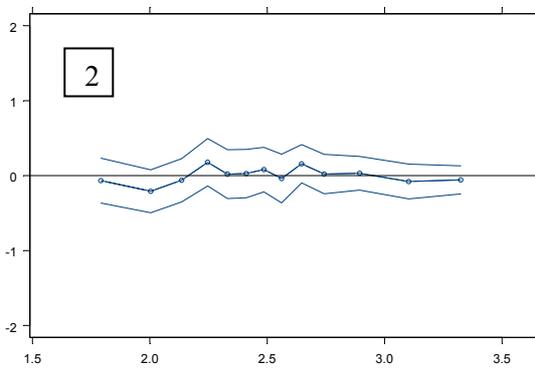
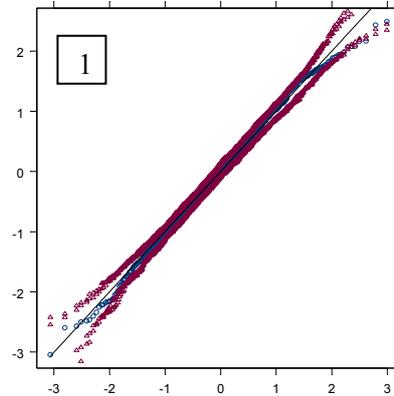
1. Droite de Henry (\rightarrow contrôle de la normalité de la distribution des résidus)
2. Valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (\rightarrow contrôle de l'absence de biais)
3. Carré des valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (\rightarrow contrôle de l'homoscédasticité)



Modèle Humidité (2.1)

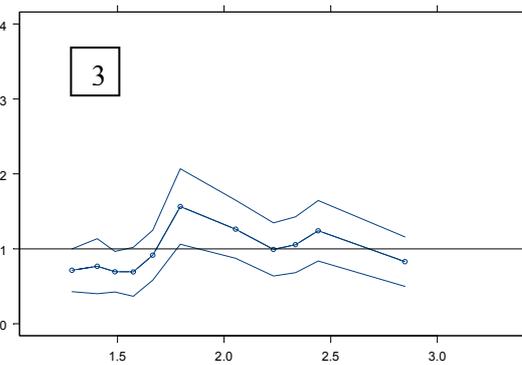
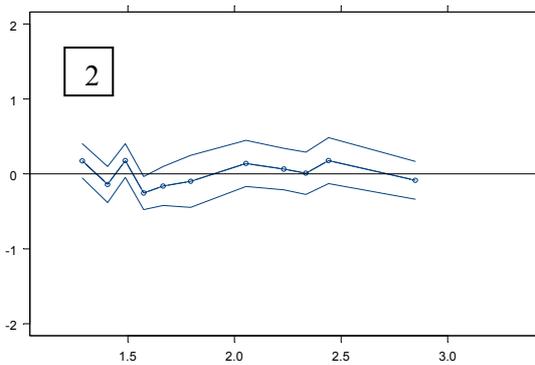
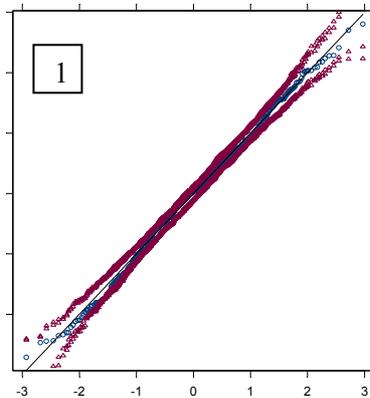
Forêt d'Orléans (chêne-pin)

1. Droite de Henry (\rightarrow contrôle de la normalité de la distribution des résidus)
2. Valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (\rightarrow contrôle de l'absence de biais)
3. Carré des valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (\rightarrow contrôle de l'homoscédasticité)



Forêt de Montargis (chêne-hêtre)

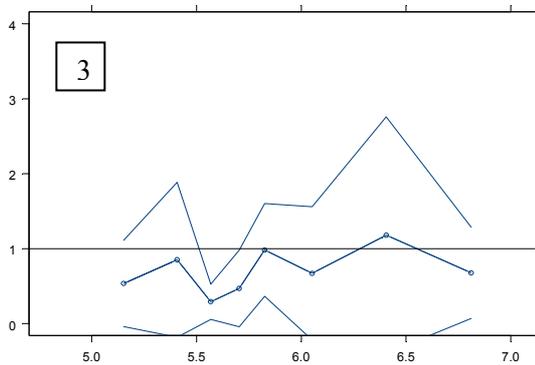
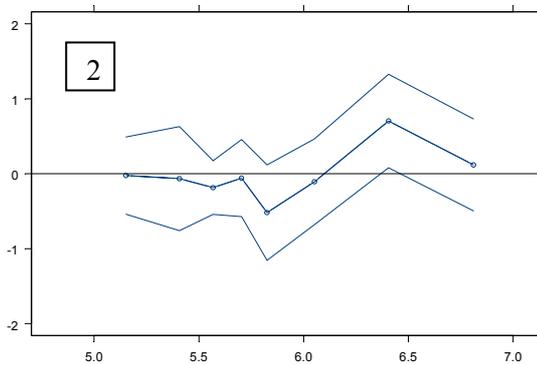
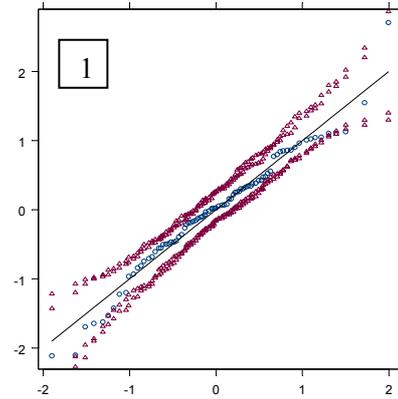
1. Droite de Henry (\rightarrow contrôle de la normalité de la distribution des résidus)
2. Valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (\rightarrow contrôle de l'absence de biais)
3. Carré des valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (\rightarrow contrôle de l'homoscédasticité)



Modèle valeur indicatrice (3.1) pour mL, valeur indicatrice "éclairage"

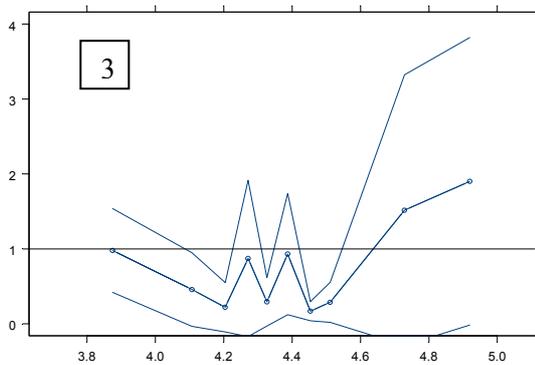
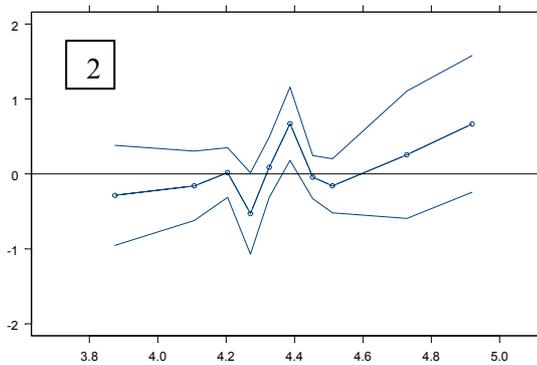
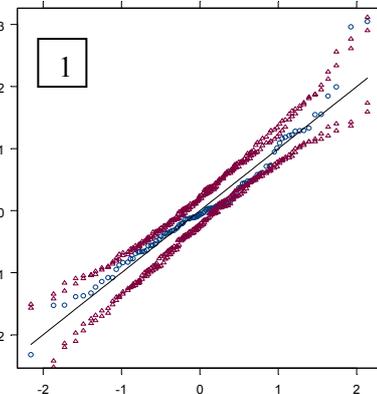
Forêt d'Orléans (chêne-pin)

1. Droite de Henry (→ contrôle de la normalité de la distribution des résidus)
2. Valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (→ contrôle de l'absence de biais)
3. Carré des valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (→ contrôle de l'homoscédasticité)



Forêt de Montargis (chêne-hêtre)

1. Droite de Henry (→ contrôle de la normalité de la distribution des résidus)
2. Valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (→ contrôle de l'absence de biais)
3. Carré des valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées (→ contrôle de l'homoscédasticité)



ANNEXE 6 : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES (CH. 2)

Espèce	Forme biologique	Caractéristiques écologiques			Valeurs indicatrices	
		hygrophilie	héliophilie	caractère forestier	L	F
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	bryophyte	hygrocline	sciaphile	forestière		
<i>Brachytecium rutabullum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	hygrocline	semi-hélio.	forestière		
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.	bryophyte			péri-for.		
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	bryophyte	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	bryophyte	mésophile	sciaphile	forestière		
<i>Eurhynchium praelongum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Eurhynchium stokesii</i> (Turn.) B., S. & G.	bryophyte	hygrocline	sciaphile	forestière		
<i>Eurhynchium striatum</i> (Hedw.) Schimp.	bryophyte	hygrocline	sciaphile	forestière		
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	bryophyte	hygrocline	sciaphile	forestière		
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	hygrocline	semi-hélio.	forestière		
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	bryophyte	hygrocline	semi-hélio.	forestière		
<i>Hypnum ericetorum</i> (B., S. & G.) Loeske	bryophyte	mésophile	héliophile	forestière		
<i>Isoetecium alopecuroides</i> (Dubois) Isov.	bryophyte	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Isoetecium myosuroides</i> Brid.	bryophyte			forestière		
<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.	bryophyte	mésophile		forestière		
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dum.	bryophyte	hygrocline	semi-hélio.	forestière		
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dum.	bryophyte			forestière		
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	bryophyte	mésophile	héliophile	forestière		
<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	bryophyte	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	bryophyte	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Scleropodium purum</i> (Hedw.) Limpr.	bryophyte	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	hygrocline	semi-hélio.	forestière		
<i>Agrostis canina</i> L.	herbacée	hygrocline	héliophile	non for.	9	9
<i>Agrostis capillaris</i> L.	herbacée	mésophile	héliophile	non for.	7	
<i>Ajuga reptans</i> L.	herbacée	hygrocline	semi-hélio.	non for.	6	6
<i>Anemone nemorosa</i> L.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	forestière		5
<i>Arum</i> sp.	herbacée			forestière		
<i>Calamagrostis</i> sp.	herbacée					
<i>Carex flacca</i> Schreb.	herbacée	mésophile	héliophile	non for.	7	6
<i>Carex ovalis</i> Good.	herbacée			non for.	7	7
<i>Carex pallescens</i> L.	herbacée	hygrocline	héliophile	non for.	7	6
<i>Carex pilulifera</i> L.	herbacée	xérophile	héliophile	non for.	5	5
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	2	5
<i>Convallaria maialis</i> L.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	forestière	5	4
<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.	herbacée	mésophile	héliophile	non for.	8	
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	herbacée	hygrocline	semi-hélio.	non for.	6	
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	péri-for.	6	
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	herbacée	hygrocline	sciaphile	forestière	4	5
<i>Euphorbia dulcis</i> L.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	4	5
<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	forestière	5	4
<i>Fragaria vesca</i> L.	herbacée	mésophile	héliophile	péri-for.	7	5
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	2	5
<i>Geranium robertianum</i> L.	herbacée	hygrocline	sciaphile	péri-for.	5	

<i>Holcus lanatus</i> L.	herbacée	mésophile	héliophile	non for.	7	6
<i>Holcus mollis</i> L.	herbacée	mésophile	héliophile	péri-for.	5	5
<i>Hypericum pulchrum</i> L.	herbacée	mésophile	sciaphile	péri-for.	4	5
<i>Juncus effusus</i> L.	herbacée	hygrocline	héliophile	non for.	8	7
<i>Lamiastrum galeobdolon</i> (L.) Ehrend. & Pol.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	3	5
<i>Lathyrus montanus</i> (L.) Bernh.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	péri-for.		
<i>Leontodon hispidus</i> L.	herbacée			non for.	8	5
<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	4	8
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	herbacée	mésophile	héliophile	non for.		
<i>Luzula</i> sp.	herbacée					
<i>Melampyrum pratense</i> L.	herbacée		semi-hélio.	péri-for.	7	7
<i>Melica uniflora</i> Retz.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	3	5
<i>Melittis melissophyllum</i> L.	herbacée		semi-hélio.	péri-for.		
<i>Milium effusum</i> L.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	4	5
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	herbacée	hygrocline	sciaphile	péri-for.	4	5
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench.	herbacée		héliophile	non for.		
<i>Peucedanum gallicum</i> Latourette	herbacée	hygrocline	semi-hélio.	péri-for.		
<i>Poa chaixii</i> Vill.	herbacée	hygrocline	semi-hélio.	péri-for.	6	5
<i>Poa nemoralis</i> L.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	forestière	5	5
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	2	5
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch.	herbacée	hygrocline	héliophile	non for.	6	
<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	herbacée	mésophile	héliophile	péri-for.	5	5
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	herbacée		héliophile	péri-for.	6	5
<i>Solidago virgaurea</i> L.	herbacée	xérophile	semi-hélio.	péri-for.		
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trev.	herbacée		semi-hélio.	péri-for.	7	
<i>Stellaria holostea</i> L.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	péri-for.	5	5
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	herbacée	xérophile	semi-hélio.	péri-for.	6	4
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	herbacée	mésophile	héliophile	péri-for.	6	5
<i>Veronica officinalis</i> L.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	péri-for.	6	4
<i>Vinca minor</i> L.	herbacée	mésophile	sciaphile	forestière	4	5
<i>Viola riviniana</i> Reichb.	herbacée	mésophile	semi-hélio.	forestière	5	4
<i>Acer platanoides</i> L.	ligneuse	hygrocline	semi-hélio.	forestière	4	
<i>Betula pendula</i> Roth.	ligneuse		héliophile	forestière	7	
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	ligneuse		héliophile	péri-for.	8	
<i>Carpinus betulus</i> L.	ligneuse	hygrocline	semi-hélio.	forestière	4	
<i>Castanea sativa</i> Mill.	ligneuse	mésophile	héliophile	forestière	5	
<i>Corylus avellana</i> L.	ligneuse	mésophile	semi-hélio.	péri-for.	6	
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	ligneuse	hygrocline	héliophile	péri-for.	6	5
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	ligneuse	mésophile	héliophile	péri-for.	7	4
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	ligneuse	mésophile	héliophile	péri-for.	8	4
<i>Erica cinerea</i> L.	ligneuse	xérophile	héliophile	péri-for.	7	5
<i>Fagus sylvatica</i> L.	ligneuse	mésophile	sciaphile	forestière	3	5
<i>Frangula alnus</i> Mill.	ligneuse	hygrocline	héliophile	péri-for.	6	8
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	ligneuse	hygrocline	héliophile	forestière	4	
<i>Hedera helix</i> L.	ligneuse	mésophile	semi-hélio.	forestière	4	5
<i>Ilex aquifolium</i> L.	ligneuse	mésophile	semi-hélio.	péri-for.	4	5
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	ligneuse	mésophile	héliophile	forestière	6	
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	ligneuse	mésophile	héliophile	péri-for.	7	5
<i>Pinus sylvestris</i> L.	ligneuse		héliophile	forestière	7	
<i>Populus tremula</i> L.	ligneuse	hygrocline	héliophile	forestière	6	5
<i>Prunus avium</i> L.	ligneuse	mésophile	semi-hélio.	forestière	4	5

<i>Prunus spinosa</i> L.	ligneuse	mésophile	héliophile	péri-for.	7	4
<i>Quercus rubra</i> L.	ligneuse	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Quercus</i> sp.	ligneuse			forestière		
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	ligneuse	mésophile	héliophile	forestière	5	4
<i>Rosa canina</i> L.	ligneuse	xérophile	héliophile	péri-for.	8	4
<i>Rubus gr. fruticosus</i>	ligneuse		héliophile	péri-for.		
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	ligneuse	mésophile	semi-hélio.	forestière		
<i>Salix caprea</i> L.	ligneuse	hygrocline	héliophile	péri-for.	7	6
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Grantz	ligneuse	mésophile		forestière	4	4

ANNEXE 7 : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES (CH. 3)

Espèce	Forme biologique	Caractéristiques écologiques	
		caractère forestier	héliophilie
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Calypogeia</i> sp.	bryophyte		
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Eurynchium stokesii</i> (Trun.) B., S. & G. et <i>E. praelongum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Eurynchium striatum</i> (Hedw.) Schimp.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Hylocomium brevirostre</i> (Brid.) B., S. & G.	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Hypnum ericetorum</i> (B., S. & G.) Loeske	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Isoetecium alopecuroides</i> (Dubois) Isov.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dum.	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Mnium hornum</i> Hedw.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Plagiothecium undulatum</i> (Hedw.) B., S. & G.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Rhytidadelphus trichetrus</i> (Hedw.) Warnst.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Scleropodium purum</i> (Hedw.) Limpr.	bryophyte	forestière	semi-héliophile
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw. B., S. & G.	bryophyte	forestière	sciaphile
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Agrostis capillaris</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Agrostis canina</i> L. et <i>A. stolonifera</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Ajuga reptans</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Anemone nemorosa</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Angelica sylvestris</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Beauv.	herbacée	non forestière	héliophile
Asteracée sp. 1	herbacée		héliophile
Asteracée sp. 2	herbacée		héliophile
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Cardamine pratensis</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Carex flacca</i> Schreb.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Carex ovalis</i> Good.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex palescens</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Carex pendula</i> Huds.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Carex pilulifera</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Carex remota</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Cerastium</i> sp.	herbacée		héliophile
<i>Circaea lutetiana</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Convalaria majalis</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Digitalis purpurea</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Villar) H.P. Fuchs	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	herbacée	forestière	sciaphile

<i>Epilobium angustifolium</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Epilobium montanum</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Euphorbia dulcis</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Fragaria vesca</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Galium aparine</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Galium palustre</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Geranium pusillum</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Geranium robertianum</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Geum urbanum</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Glechoma hederacea</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Holcus lanatus</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Holcus mollis</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex. Rothm.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Hypericum perforatum</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Hypericum pulchrum</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Hypericum hirsutum</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Isolepis setacea</i> (L.) R. Br.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Juncus bufonis</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Juncus effusus</i> L. et <i>J. conglomeratus</i> (L.)	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Juncus</i> sp.	herbacée		
<i>Lamiastrum galeobdolon</i> (L.) Ehrend. & Polatschek	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Lapsana communis</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Lathyrus montanus</i> (L.) Bernh.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej. et L. forsteri (Sm.) DC.	herbacée		semi-héliophile
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Lycopus europaeus</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Lysimachia nemorum</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Lythrum salicaria</i> L., <i>Epilobium tetragonum</i> L. et <i>Hypericum tetrapterum</i> Fr.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Milium effusum</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Myosotis arvensis</i> Hill.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Phleum pratense</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Plantago media</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Poa annua</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Poa nemoralis</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Poa trivialis</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räusch.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Preridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Prunella vulgaris</i> Huds.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Ranunculus acris</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Ranunculus ficaria</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Ranunculus repens</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Rumex acetosa</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Rumex sanguineus</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Scutellaria minor</i> Huds.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Senecio</i> sp. 1	herbacée		héliophile
<i>Senecio</i> sp. 2	herbacée		héliophile

<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trev.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Stachys sylvatica</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Stellaria holostea</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Taraxacum officinale</i> Web.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Trifolium</i> sp.	herbacée		héliophile
<i>Urtica dioica</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Veronica montana</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Veronica officinalis</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schrebe.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Vinca minor</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. et <i>V. riviniana</i> Reichb.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Abies</i> sp.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Acer campestre</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Betula pendula</i> Roth	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Carpinus betulus</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Castanea sativa</i> Mill.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Cornus sanguinea</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Corylus avellana</i> L.	ligneuse	péri-forestière	sciaphile
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Fagus sylvatica</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Frangula alnus</i> Mill.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Hedera helix</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Juglans regia</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Pinus nigra</i> Arn.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Pinus sylvestris</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Populus tremula</i> L. et <i>P. canescens</i> (Ait.) Sm.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Prunus avium</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Prunus spinosa</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Quercus robur</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Ribes rubrum</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Rosa arvensis</i> Huds.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Rosa canina</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Rubus fruticosus</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Rubus idaeus</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Salix caprea</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Salix cinerea</i> L. et <i>S. aurita</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Solanum dulcamara</i> L.	ligneuse	non forestière	semi-héliophile
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Grantz	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Taxus baccata</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Tilia cordata</i> Mill.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Viburnum opulus</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile

ANNEXE 8 : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES (CH. 4)

Espèce	Forme biologique	Caractéristiques écologiques	
		caractère forestier	héliophilie
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Agrostis canina</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Agrostis capillaris</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Agrostis curtisii</i> Kerguelen	herbacée		
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Ajuga reptans</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Anemone nemorosa</i> L.	herbacée	forestière	
<i>Angelica sylvestris</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	herbacée	non forestière	
<i>Arum maculatum</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Atropa bella-donna</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Bromus erectus</i> Huds.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Bromus ramosus</i> Huds.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Campanula trachelium</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Cardamine flexuosa</i> With.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Cardamine pratensis</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex brizoides</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Carex digitata</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Carex elongata</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Carex flacca</i> Schreb.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex hirta</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex montana</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Carex pallescens</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex pendula</i> Huds.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Carex pilulifera</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Carex polyrrhiza</i> Wallr.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Carex remota</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Carex riparia</i> Curt.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex rostrata</i> Stokes	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Centaurea jacea</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Circaea lutetiana</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Colchicum autumnale</i> L.	herbacée		
<i>Convallaria maialis</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Dactylis glomerata</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile

<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Digitalis purpurea</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Villar) H.P. Fuchs	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Endymion non-scriptus</i> (L.) Garcke	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Epilobium montanum</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Epipactis purpurata</i> Sm.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Equisetum telmateia</i> Ehrh.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Euphorbia dulcis</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Festuca altissima</i> All.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Fragaria vesca</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Galium aparine</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Galium mollugo</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Galium saxatile</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Galium sylvaticum</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Galium uliginosum</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Geranium robertianum</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Geum rivale</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Geum sylvaticum</i> L.	herbacée	non forestière	
<i>Geum urbanum</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Glechoma hederacea</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Graminée indéterminée</i>	herbacée		
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Holcus lanatus</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Holcus mollis</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) C.O. Harz	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Humulus lupulus</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Hypericum hirsutum</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Hypericum humifusum</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Hypericum perforatum</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Hypericum pulchrum</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Iris pseudacorus</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Juncus bufonius</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Juncus conglomeratus</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Juncus effusus</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Juncus sp.</i>	herbacée		
<i>Lamiastrum galeobdolon</i> (L.) Ehrend. & Polatschek	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Lathyrus montanus</i> (L.) Bernh.	herbacée	péri-forestière	
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC	herbacée	non forestière	héliophile

<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DS.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Willm.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Luzula silvatica</i> (Huds.) Gaud.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Lycopus europaeus</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Lysimachia nemorum</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Melampyrum pratense</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Melica uniflora</i> Retz.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Melittis melissophyllum</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Mentha arvensis</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Mentha suaveolens</i> Ehrh.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Mercurialis perennis</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Milium effusum</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Mœnch	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dum.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Narcissus pseudo-narcissus</i> L.	herbacée	forestière	héliophile
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) L.C.M. Rich.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Orchis purpurea</i> Huds.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Origanum vulgare</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Oxalis acetosella</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Paris quadrifolia</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Peucedanum gallicum</i> Latourrette	herbacée	péri-forestière	
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. Ex Steud.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	herbacée	forestière	
<i>Poa chaixii</i> Vill.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Poa nemoralis</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Poa trivialis</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Polypodium vulgare</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Polystichum setiferum</i> (Forsk.) Woynar	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Potentilla recta</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Potentilla reptans</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Potentilla sp.</i>	herbacée		
<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Primula elatior</i> (L.) Hill	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Primula officinalis</i> (L.) Hill	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Ranunculus ficaria</i> L.	herbacée	péri-forestière	
<i>Ranunculus flammula</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Ranunculus nemorosus</i> DC.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Ranunculus repens</i> L.	herbacée	non forestière	semi-héliophile
<i>Rumex acetosa</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Rumex obtusifolius</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Rumex sanguineus</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Rumex sp.</i>	herbacée		

<i>Sanicula europaea</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Sedum telephium</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.	herbacée	péri-forestière	
<i>Solidago virgaurea</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trev.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Stachys sylvatica</i> L.	herbacée	péri-forestière	sciaphile
<i>Stellaria holostea</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Succisa pratensis</i> Mœnch	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Symphytum officinale</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Tamus communis</i> L.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Torilis anthriscus</i> (L.) Gmel.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Urtica dioica</i> L.	herbacée	péri-forestière	
<i>Valeriana officinalis</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Valerianella</i> sp.	herbacée		
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Veronica montana</i> L.	herbacée	non forestière	sciaphile
<i>Veronica officinalis</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Vicia cracca</i> L.	herbacée	péri-forestière	héliophile
<i>Vicia sepium</i> L.	herbacée	péri-forestière	
<i>Vinca minor</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Viola alba</i> Bess.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Viola canina</i> L.	herbacée	non forestière	héliophile
<i>Viola hirta</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Viola mirabilis</i> L.	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Viola odorata</i> L.	herbacée	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Viola reichenbachiana</i> Jord	herbacée	forestière	sciaphile
<i>Viola riviniana</i> Reichb.	herbacée	forestière	semi-héliophile
<i>Berberis vulgaris</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Buxus sempervirens</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Clematis vitalba</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Cornus sanguinea</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Erica cinerea</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Erica tetralix</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Euonymus europaeus</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Frangula alnus</i> Mill.	ligneuse		
<i>Genista pilosa</i> L.	ligneuse	péri-forestière	héliophile
<i>Hedera helix</i> L.	ligneuse	péri-forestière	sciaphile
<i>Ilex aquifolium</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Juniperus communis</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	ligneuse	péri-forestière	semi-héliophile
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Mespilus germanica</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Prunus laurocerasus</i> L.	ligneuse	forestière	
<i>Prunus mahaleb</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Prunus spinosa</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Rhamnus catharticus</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Ribes alpinum</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile

<i>Ribes nigrum</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Ribes rubrum</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Ribes uva-crispa</i> L.	ligneuse	forestière	sciaphile
<i>Rosa arvensis</i> Huds.	ligneuse	forestière	semi-héliophile
<i>Rosa canina</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Rosa sempervirens</i> L.	ligneuse	péri-forestière	
<i>Rubus fruticosus</i> L.	ligneuse		
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	ligneuse	forestière	
<i>Sambucus nigra</i> L.	ligneuse	forestière	
<i>Solanum dulcamara</i> L.	ligneuse	non forestière	héliophile
<i>Viburnum lantana</i> L.	ligneuse	forestière	héliophile
<i>Viburnum opulus</i> L.	ligneuse	forestière	semi-héliophile

ANNEXE 9 : LISTE DES COMMUNICATIONS ORALES ET PUBLICATIONS

Communications orales :

Barbier S. et Gosselin F., 2006 – Indicateurs de biodiversité floristique en forêt : effets de la richesse spécifique et de la composition en essences. Journées francophones des Sciences de la Conservation de la Biodiversité ("Le Réveil du Dodo 2") : "Arrêter l'érosion de la biodiversité en 2010", Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Barbier S., Gosselin F. et Balandier P., 2007 – Le mélange d'essences est-il favorable à la diversité végétale ? Ateliers Regefor (Recherche et Gestion Forestière) : "Forêts mélangées : quels scénarios pour l'avenir ?", INRA, Nancy.

Articles :

Barbier S., Gosselin F. et Balandier P., 2008 – Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* **254** : 1-15.

Barbier S., Balandier P. et Gosselin F., soumis – Rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review of tree species effect. *Annals of Forest Science*.

Barbier S., Gosselin F. et Balandier P., soumis – Le mélange d'essences est-il favorable à la diversité végétale en forêt ? *Revue Forestière Française*.

Gosselin F. et Barbier S., 2005 – Indicateurs, gradients écologiques et sélection de modèles. Cas de la composition et de la richesse en essences comme indicateurs de biodiversité floristique. In: Barbault R. et Le Duc J.P., Proceedings of the International Conference "Biodiversity, Science and Governance". Unesco, Paris.

Barbier S., Gosselin F., Chevalier R., Loussot P. et Bergès L., en préparation – Indicators of understory diversity based on tree species diversity, composition and abundance (Brie forests, France).

ANNEXE 10 : ACTE DE COLLOQUE (ATELIERS REGEFOR 2007)

Article soumis à la Revue Forestière Française le 18-07-2007, pour publication dans un numéro spécial regroupant les actes des ateliers ReGeFor (Recherche et Gestion Forestière) : "Forêts mélangées : quels scénarios pour l'avenir ?" (du 26 au 28 juin 2007, INRA, Nancy).

Le mélange d'essences est-il favorable à la diversité végétale en forêt ?

Barbier S., Gosselin F. et Balandier P.

Résumé

La richesse en essences arborées est supposée favorable – et la pureté de l'essence dominante défavorable – à la diversité de la flore en forêt. Cependant une analyse de la bibliographie montre que peu d'études l'ont vérifié. Le mélange feuillus-résineux est très rarement plus favorable à la diversité floristique que le peuplement pur résineux ou feuillu correspondant. Nous avons testé l'effet de la richesse et de la pureté sur la richesse floristique en forêts de Brie. La richesse en essences a peu d'effets significatifs. La pureté de l'essence dominante a un effet significatif sur plus de groupes floristiques (positif pour les herbacées). Des études doivent donc être menées sur d'autres forêts françaises. D'après les résultats actuels, l'effet positif de la richesse en essences sur la diversité floristique n'est pas systématique, et la pureté des peuplements n'a pas toujours un effet négatif.

1. Introduction

Les arbres peuvent avoir un effet sur la diversité et/ou la composition de la flore du sous-bois, en particulier via les modifications des ressources : lumière, nutriments et eau du sol (Barbier *et al.* 2008). *A priori* la diversification des essences entraîne donc une diversification des niveaux de ressources, et par conséquent une diversification de la flore. La diversité floristique serait donc positivement corrélée à la diversité en essences arborées.

Dans le cadre de l'évaluation de la durabilité de la gestion des forêts françaises, le ministère de l'agriculture et de la pêche (2006) propose deux indicateurs de biodiversité basés sur la diversité en essences arborées : la richesse en essences (nombre d'espèces arborées – indicateur 4.1), et la pureté de l'essence dominante (pourcentage en surface terrière de l'essence la plus abondante – indicateur 4.1.1). Cependant, ces indicateurs sont basés sur des suppositions ; peu d'études scientifiques ont montré jusqu'à présent leur relation avec la biodiversité floristique du sous-bois. Nous nous proposons donc dans cet article de faire un bilan de la bibliographie sur ce sujet pour les forêts tempérées et boréales, principalement de l'hémisphère nord, puis de tester ces indicateurs sur un exemple précis, les forêts de Brie (Seine et Marne).

2. Bilan des connaissances pour les forêts tempérées et boréales

Les deux descripteurs de diversité – des essences ou de la flore – couramment utilisés sont la richesse spécifique (RS, nombre total d'espèces) et l'indice de diversité de Shannon (H'). H' est défini comme suit : $H' = -\sum_{i=1}^{RS} p_i \log_2(p_i)$, avec p_i = abondance relative de l'espèce i . H' dépend donc de la RS mais aussi de l'équi-abondance des espèces : H' est faible si quelques espèces dominent l'ensemble des autres et H' est élevé si une grande majorité des espèces a la même abondance. D'après l'indicateur 4.1, la RS (et H') en essences serait positivement corrélée à la RS (et H') de la flore.

La pureté de l'essence dominante est une notion rarement évoquée dans les études scientifiques. Le mélange continu de 2 essences (de 0 à 100% de l'une, et en parallèle de 100 à 0% de l'autre) a souvent été étudié ; dans ce cas les auteurs s'intéressent non pas à la notion de pureté, mais plutôt au "degré de mélange", qui correspond au pourcentage d'abondance d'une des deux essences, qu'elle soit dominante ou non. Dans ces mélanges continus, l'indicateur 4.1.1 prédit – ou devrait prédire, car ce n'est pas précisé dans le document du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche – que la diversité floristique est maximale dans la situation mélangée, et diminue avec la pureté de l'une ou de l'autre des deux essences.

2.1 Effet de la richesse en essences

L'effet de la diversité (RS ou H') en essences sur la diversité floristique a été très peu étudié (**Tableau 1**). Il n'y a pas eu d'étude en France. Les études à l'étranger (dont 2 en Europe) montrent parfois un effet positif sur la diversité des espèces vasculaires (4 études) ou des bryophytes (2 études) mais dans les autres cas (2 études), la diversité floristique ne varie pas significativement avec la diversité en essences.

Tableau 1 : effet de la diversité en essences sur la diversité floristique.

Référence	Pays	Descripteur de diversité		Sens de la relation entre les descripteurs de diversité
		arbres	flore	
Helliwell (1978)	Suède	H'	vasculaires - RS	+ ou 0
Auclair et Goff (1971)	U.S.A.	RS	herbacées - RS	+
Hicks (1980)	U.S.A.	H'	herbacées - H'	+
Lenière et Houle (2006)	U.S.A.	H'	herbacées - nombre d'espèces nouvelles par m ² supplémentaire	+
Pharo <i>et al.</i> (2000)	Canada	RS	bryophytes - RS	+
Humphrey <i>et al.</i> (2002)	Grande-Bretagne	RS	bryophytes - RS	0

2.2 Effet du degré de mélange

L'effet du degré de mélange (pourcentage d'une essence) a été surtout étudié pour les mélanges continus feuillus-résineux (**Tableau 2**). De nombreux résultats sont non significatifs (6 études) : la richesse de la flore ne change pas significativement avec le pourcentage de l'essence résineuse ou feuillue (il peut par contre y avoir des différences de composition floristique, que nous ne détaillons pas). Parmi les quelques études qui trouvent un effet significatif, les bryophytes sont favorisées et les vasculaires plus souvent défavorisées par l'abondance des résineux.

Seul un auteur trouve une diversité maximale en situation mélangée (Jobidon 2004), alors que c'est la situation qu'on s'attendait à trouver le plus souvent d'après l'indicateur 4.1.1. Cependant, la plupart des autres études – souvent assez anciennes – n'ont cherché qu'une relation linéaire entre degré de mélange et diversité floristique, et n'ont donc pas testé l'hypothèse d'une diversité maximale en situation de mélange.

L'effet du degré de mélange est dépendant du groupe floristique considéré et des essences comparées : par exemple l'épicéa a un effet positif sur les bryophytes dans le cas du mélange hêtre-épicéa (*Fagus sylvatica*-*Picea abies*), et le tsuga a un effet négatif sur les herbacées dans le cas du mélange *Acer saccharum*-*Tsuga canadensis*.

Concernant les espèces françaises, le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) n'a été étudié qu'une seule fois, en mélange avec le hêtre (*Fagus sylvatica*) ; l'épicéa (*Picea abies*) a été étudié une fois en mélange avec le chêne (*Quercus sp.*), et deux fois en mélange avec le hêtre (*Fagus sylvatica*). Les études sont donc trop peu nombreuses pour généraliser sur l'effet du degré de mélange de nos essences européennes sur la diversité floristique.

Quelques études se sont intéressées au mélange entre différentes essences feuillues. Berger et Puettmann (2000) ont montré que la pureté du faux-tremble (*Populus tremuloides*) (de 50 à 90% en mélange avec d'autres feuillus) est favorable à la RS des herbacées. Plusieurs études se sont également intéressées au mélange entre une essence arborée et une essence de sous-étage ; toutes montrent un effet défavorable de l'abondance de l'essence de sous-étage sur la RS des herbacées (Kwiatkowska 1994, Hicks 1980, Baker et van Lear 1998, Godefroid *et al.* 2005).

Tableau 2 : effet du degré de mélange feuillus-résineux (% surface terrière) sur la diversité floristique (richesse ou indice de Shannon). Les essences du mélange sont indiquées après la référence.

Diversité des bryophytes		Diversité des espèces vasculaires
Effet négatif de l'abondance relative des résineux		Simmons et Buckley (1992) : <i>Quercus sp.</i> – <i>Picea abies</i> Lewin (1973) : <i>Acer saccharum</i> – <i>Tsuga canadensis</i> Hicks (1980) : <i>Acer saccharum</i> – <i>Tsuga canadensis</i> Glenn-Lewin (1977) : ? – <i>Tsuga canadensis</i>
Diversité maximale en situation de mélange équitable feuillus – résineux		Jobidon <i>et al.</i> (2004) : <i>Acer rubrum</i> – <i>Picea mariana</i>
Effet positif de l'abondance relative des résineux	Lücke et Schmidt (1997) : <i>Fagus sylvatica</i> – <i>Picea abies</i> Ewald (2000) : <i>Fagus sylvatica</i> – <i>Picea abies</i>	Lücke et Schmidt (1997) : <i>Fagus sylvatica</i> – <i>Picea abies</i>
Pas d'effet significatif de l'abondance relative des résineux	Simmons et Buckley (1992) : <i>Quercus sp.</i> – <i>Picea abies</i> Simmons et Buckley (1992) : <i>Fagus sylvatica</i> – <i>Pinus sylvestris</i>	Simmons et Buckley (1992) : <i>Fagus sylvatica</i> – <i>Pinus sylvestris</i> Ewald (2000) : <i>Fagus sylvatica</i> – <i>Picea abies</i> Williams <i>et al.</i> (1999) : <i>Fagus grandifolia</i> – <i>Tsuga canadensis</i> Peterken et Game (1984) : <i>Fraxinus sp.</i> – "conifères" Berger et Puettmann (2000) : <i>Populus tremuloides</i> – <i>Abies balsamea</i> Helliwell (1978) : <i>Crataegus laevigata</i> – <i>Picea sp.</i> et <i>Pinus sp.</i>

3. Test des indicateurs "richesse" et "pureté" en forêts de Brie

Nous avons testé les deux indicateurs (4.1 richesse en essences et 4.1.1 pureté de l'essence dominante) sur 4 forêts de Brie francilienne (Seine-et-Marne) : Crécy, Armainvilliers, Ferrières et Villefermoy. La zone se trouve à environ 50 km à l'Est et au Sud-Est de Paris, sur plateau à une altitude de 60 à 200 m.

Les forêts étudiées sont des futaies et anciens taillis-sous-futaies feuillu(e)s. Le sol est composé d'une couche de limon d'environ 40-50 cm surmontant une couche d'argile. Ce sont des sols légèrement acides et marqués par un engorgement saisonnier, rentrant dans la catégorie des luvisols dégradés. L'essence objectif y est le chêne mais les parcelles sont assez riches en essences (2 à 8 par relevé floristique) et dominées parfois par d'autres essences que le chêne (charme, bouleau, tremble...). La liste des principales essences rencontrées dans les relevés dendrométriques est la suivante : les chênes (*Quercus robur* et *Quercus petraea*), le charme (*Carpinus betulus*), le tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*), le bouleau verruqueux (*Betula pendula*), le peuplier (*Populus tremula* et *Populus × canescens*), le châtaigner (*Castanea sativa*). Nous avons étudié 49 placettes en peuplements adultes, choisies essentiellement pour faire varier la composition en essences (chênaies, chênaies charmaies, peuplements dominés par des essences pionnières et peuplements dominés par le charme ou le tilleul) et les structures d'âges des essences "nobles" (peuplements réguliers et trois types de peuplements irréguliers).

Les relevés dendrométriques ont été faits à des échelles spatiales variables suivant la classe de diamètre des arbres dominants et de façon semblable à celles de l'IFN, qui fournit les données dendrométriques au Ministère de l'Agriculture et de la Pêche pour le calcul de ces indicateurs (surface maximale prospectée : 0,15 ha). Les placettes retenues ont une surface terrière totale moyenne de 29,5 m²/ha, pour une hauteur moyenne d'environ 25 m et une densité précomptable (de diamètre de plus de 17,5 cm à hauteur de poitrine) de 243 tiges par hectare. Les relevés floristiques sont faits sur une surface de 400 m² (20*20 m). Cette surface est divisée en 4 zones de 10*10 m ; dans chaque zone, 2 relevés floristiques ont été faits : l'un sur les 100 m² de la zone, l'autre sur un cercle de 4 m² au centre de la zone, dans le but de détecter une éventuelle interaction entre l'échelle du relevé et la réponse de la biodiversité à la gestion forestière.

Pour tester la véracité de nos deux indicateurs, nous avons construit deux modèles non linéaires. Ils comportent trois covariables (date, observateur et profondeur de la couche limoneuse). Leur variable d'intérêt est soit la richesse en essences, soit la pureté de l'essence dominante. Dans l'indicateur 4.1.1, l'effet de la pureté s'évalue indépendamment pour chaque essence dominante ; dans notre cas nous n'avons pas suffisamment de données pour cela. Nous testons donc l'effet de la pureté du groupe d'essences dominant, quel qu'il soit, et nous ajoutons dans notre modèle une covariable "identité du groupe d'essence dominant". Nos groupes d'essences sont (1) les chênes (*Q. robur* + *Q. petraea*), (2) les autres essences de sous-étage (*Carpinus sp.* + *Tilia sp.*), et (3) les autres essences dites "pionnières" (*Populus tremula* + *P. × canescens* + *Betula pendula* + *Castanea sativa* + *Corylus avellana*). Nous testons l'effet de ces variables-indicateur sur la richesse de la flore, en y distinguant les espèces selon (1) leur forme de

croissance (bryophytes, herbacées ou ligneuses), et (2) leur tolérance à l'ombre (sciaphiles, semi-héliophiles ou héliophiles, selon Rameau *et al.* (1989)).

Les paramètres de ces modèles sont calculés sous Winbugs 1.4 par la méthode de Monte Carlo basée sur des chaînes de Markov (MCMC). Nous simulons ensuite une augmentation de la richesse en essence (+2) et une augmentation de la pureté de l'essence dominante (+10 %) pour visualiser concrètement l'effet de ces variables-indicateurs sur la richesse des groupes floristiques.

3.1 Richesse en essences

Contrairement aux prédictions de l'indicateur 4.1, seulement un groupe (les ligneuses sciaphiles) répond positivement et significativement à la richesse en essences. Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où les semis des essences arborées sont pris en compte pour le calcul de la RS floristique. Les espèces herbacées semblent insensibles à la richesse en essences. Certaines bryophytes (semi-héliophiles) répondent même négativement à une augmentation de la richesse en essences (**Figure 1**).

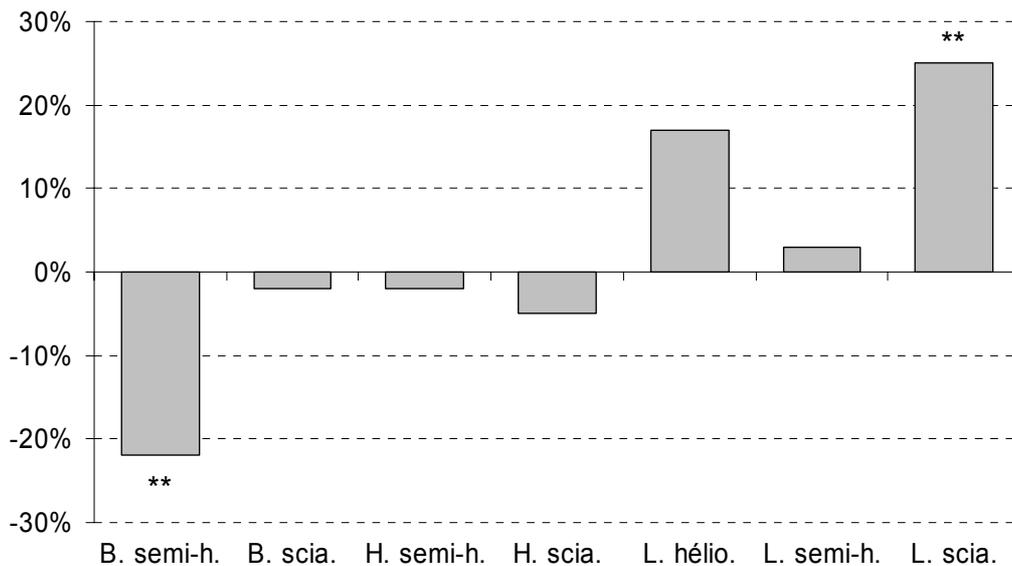


Figure 1 : effet d'une augmentation de 2 de la richesse en essences sur la richesse floristique. Seuls les effets avec le symbole "***" sont significatifs (à $p < 0,05$). "B" = bryophytes ; "H" = herbacées ; "L" = ligneux ; "scia." = sciaphiles ; "semi-h." = semi-héliophiles ; "hélio." = héliophiles.

3.2 Pureté de l'essence dominante

Seules les ligneuses héliophiles répondent négativement à la pureté conformément aux prédictions de l'indicateur. Sinon, la réponse de la flore est positive ou non significative, contrairement aux prédictions de l'indicateur 4.1.1. Les bryophytes semblent très peu sensibles à la pureté, alors que les herbacées sont favorisées par la pureté (**Figure 2**).

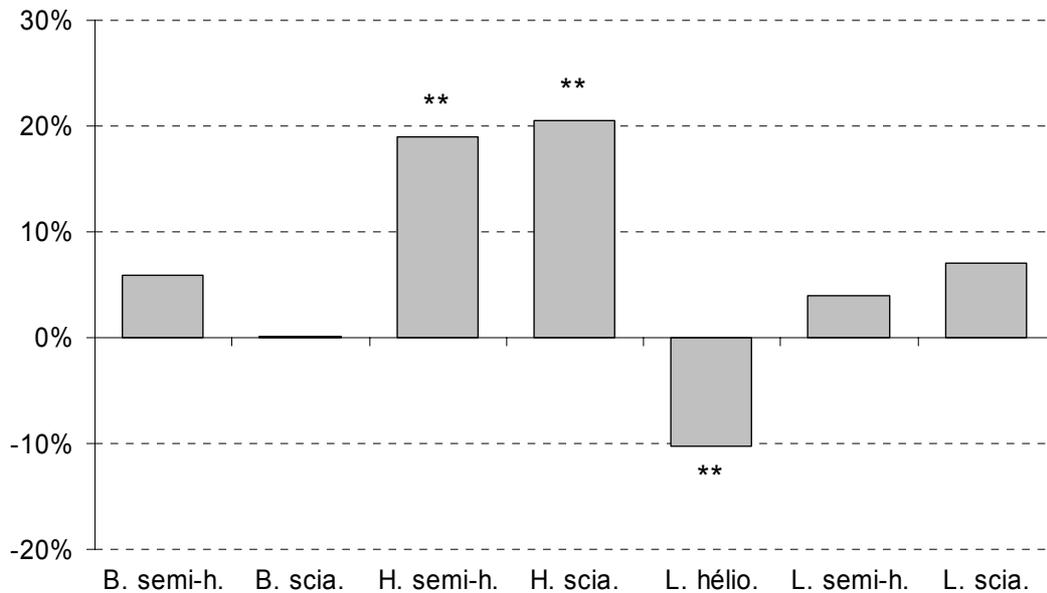


Figure 2 : effet d'une augmentation de 10 % de la pureté (en surface terrière) de l'essence dominante sur la richesse floristique. Seuls les effets avec le symbole "***" sont significatifs ($p < 0,05$). "B" = bryophytes ; "H" = herbacées ; "L" = ligneux ; "scia." = sciaphiles ; "semi-h." = semi-héliophiles ; "hélio." = héliophiles.

4. Discussion

Les effets de la pureté et de la richesse en essences sur la biodiversité floristique du sous-bois ne sont pas toujours dans le sens escompté ; de plus, la réponse varie d'un groupe écologique de la flore à un autre. Ainsi dans le cas de l'étude en Brie, nous avons détecté que les herbacées réagissaient positivement au niveau de pureté, contrairement aux attentes de l'indicateur. De même, on s'attendait à ce que la richesse en essences ait un effet positif sur la richesse de la flore, alors qu'il n'y a pas d'effet pour la majorité des groupes, en particulier pour les herbacées. Nous supposons qu'une diversification des essences offre une plus grande diversité des conditions écologiques pour la flore. Or les variations des conditions écologiques engendrées par l'augmentation de la richesse en essences sont probablement insignifiantes face aux variations des conditions entre, par exemple, des peuplements dominés par un groupe d'essences ou un autre : l'identité de l'essence dominante a peut-être plus d'effet que la richesse en essences.

Il existe également un effet de surface d'échantillonnage. Ainsi la diversité floristique pourrait être davantage corrélée à la richesse en essences si elle était calculée sur une plus grande surface que celle des relevés IFN. En effet, nous disposons de données permettant d'indiquer le niveau de richesse en essences sur 1,5 ha. Ces données se sont montrées davantage prédictives de la diversité floristique que celles sur une plus faible surface. Néanmoins, en tant qu'indicateur de biodiversité floristique, elles sont d'un faible intérêt car au moins aussi chères à relever que les données floristiques...

Concernant l'effet de la pureté, rappelons que l'indicateur 4.1.1 est la pureté *par essence dominante*. L'effet de la pureté que l'on observe serait peut-être variable s'il était calculé indépendamment pour les différents peuplements (dominés par les chênes, par le charme, ou par le bouleau...), ce que notre jeu de données ne nous permet malheureusement pas de tester (nous testons l'effet de la pureté du groupe d'essence dominant, quel qu'il soit). Ces résultats devront donc être confirmés dans le cadre d'analyses en cours sur le même jeu de données mais avec des techniques statistiques plus raffinées.

Il existe malgré tout un obstacle méthodologique important. Le lien entre le degré de mélange des essences et les caractéristiques de gestion du peuplement et/ou de station est indubitable. On ne gère pas de la même manière douglas, mélèze ou chêne. L'historique de la parcelle, taillis, futaie, a son rôle. Pour s'en départir il faudrait expérimentalement planter différentes essences en densité et design contrôlés sur la même station ; ce n'est pas le cas dans la plupart des études de la bibliographie que nous avons analysées. Dans le cas de nos forêts de Brie la composition en essences dépend des techniques utilisées pour la régénération et du maintien du taillis. Dans le cas des mélanges feuillus-résineux analysés dans la bibliographie, les auteurs mentionnent parfois un biais altitudinal ou hydrique ; toutes les espèces ne sont pas capables de coloniser avec la même efficacité tous les milieux. Or l'ensemble de ces facteurs a également une forte influence sur la composition de la flore, de telle sorte qu'il est souvent difficile de distinguer entre les différents effets : gestion forestière, histoire de la parcelle, conditions de milieu et mélange d'essence en lui-même. La composition en essences pourrait être vue comme une variable synthétique qui englobe une partie de ces informations mais qui ne suffit probablement pas à expliquer la flore en présence.

5. Conclusion

Différentes études montrent des changements dans les groupes floristiques présentant des réponses significatives au mélange d'essences, mais pas toujours dans le sens attendu : la pureté n'a pas toujours un impact négatif sur la biodiversité floristique et les effets de la richesse en essences sont assez faibles, en particulier aux faibles échelles comme pratiquées dans les relevés IFN. Les études entre diversité en essences et diversité de la flore sont cependant très peu nombreuses, en particulier en Europe : aucune en France, sauf notre étude en Brie. En complément de cette étude, d'autres contextes stationnels ou climatiques devraient donc être explorés. Si les résultats de Brie s'avéraient généraux, la pratique du mélange d'essences ne serait

pas forcément une stratégie optimale du point de vue de la biodiversité floristique locale. Quoi qu'il en soit, indubitablement, les indicateurs richesse en essences et degré de pureté de l'essence dominante ne peuvent pas, à eux seuls, rendre compte de la diversité floristique du sous-bois.

6. Bibliographie

- Auclair A.N. et Goff F.G., 1971** – Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *The American Naturalist* **105** (946) : 499-528.
- Baker T.T. et van Lear D.H., 1998** – Relations between density of rhododendron thickets and diversity of riparian forests. *Forest Ecology and Management* **109** (1-3) : 21-32.
- Barbier S., Gosselin F. et Balandier P., 2008** – Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* **254** (1) : 1-15.
- Berger A.L. et Puettmann K.J., 2000** – Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota. *American Midland Naturalist* **143** (1) : 111-125.
- Ewald J., 2000** – The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science* **3** (1) : 123-134.
- Glenn-Lewin D.C., 1977** – Species diversity in North American temperate forests. *Vegetatio* **33** (2) : 153-162.
- Godefroid S., Phartyal S., Weyembergh G. et Koedam N., 2005** – Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management* **210** (1-3) : 91-105.
- Helliwell D.R., 1978** – Floristic diversity in some central Swedish forests. *Forestry* **51** (2) : 151-161.
- Hicks D.J., 1980** – Intra-stand distribution patterns of southern Appalachian forest herbaceous species. *American Midland Naturalist* **104** (2) : 209-223.
- Humphrey J.W., Davey S., Peace A.J., Ferris R. et Harding K., 2002** – Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* **107** (2) : 165-180.
- Jobidon R., Cyr G. et Thiffault N., 2004** – Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management* **198** (1-3) : 209-221.
- Kwiatkowska A.J., 1994** – Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with the decline of oak forest. *Vegetatio* **112** (2) : 171-180.
- Lenière A. et Houle G., 2006** – Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *Forest Ecology and Management* **231** (1-3) : 94-104.

- Lewin D.C., 1973** – Diversity in temperate forests. *Dissertation Abstracts International*, série B 34 (2) : 633-634.
- Lücke K. et Schmidt W., 1997** – Vegetation und Standortverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv* 68 (4) : 135-143.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2006** – Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises - édition 2005. MAP, Paris. 148 p.
- Peterken G.F. et Game M., 1984** – Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72 (1) : 155-182.
- Pharo E.J., Beattie A.J. et Pressey R.L., 2000** – Effectiveness of using vascular plants to select reserves for bryophytes and lichens. *Biological Conservation* 96 (3) : 371-378.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoïnte A., Dupont P. et Keller R., 1989** – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1785 p.
- Simmons E.A. et Buckley G.P., 1992** – Ground vegetation under planted mixtures of trees. In: Cannell M.G.R. *et al.* (Eds.), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 211-231.
- Williams C.E., Moriarity W.J., Walters G.L. et Hill L., 1999** – Influence of inundation potential and forest overstory on the ground-layer vegetation of Allegheny Plateau riparian forests. *American Midland Naturalist* 141 (2) : 323-338.

Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées

La composition en essences est une des principales caractéristiques des forêts. Elle a notamment des effets sur les niveaux de ressources (lumière, nutriments, eau) et donc potentiellement sur la flore. Cependant, seules quelques études se sont intéressées aux relations entre composition en essences et diversité floristique dans les forêts tempérées. Elles montrent que les peuplements de résineux sont moins diversifiés que les peuplements de feuillus, et que les peuplements mélangés ne sont en général pas plus diversifiés que les peuplements purs. Pourtant, la richesse en essences et la pureté de l'essence principale sont utilisées en France et en Europe comme indicateurs (respectivement positif et négatif) de biodiversité, sans que leur validité ait été vérifiée.

Nous avons développé des modèles statistiques pour tester ces indicateurs sur la richesse de groupes écologiques de la flore. Nous les avons comparés avec des modèles basés sur la composition et l'abondance des essences, dans les forêts de plaine du centre de la France (Bassin Parisien). Les caractéristiques stationnelles ont été soit fixées, soit prises en compte dans les modèles. Il apparaît que la richesse en essences n'est pas un bon indicateur de diversité floristique, et que la pureté de l'essence principale a des effets positifs ou nuls sur la richesse floristique ; ces réponses positives s'expliquent probablement par la structure des peuplements étudiés qui sont principalement des chênaies et chênaies charmaies, dans lesquelles la diminution de la pureté de l'essence principale (souvent le chêne) correspond souvent à une augmentation des essences de taillis dans le sous-étage (comme le charme). Ces essences de taillis ont des effets négatifs ou nuls (voire positifs pour les herbacées forestières).

Il existe de meilleurs indicateurs de biodiversité que la pureté et la richesse, en particulier l'identité de l'essence principale et l'abondance des essences classées par groupes. Le premier est un indicateur pratique ; il nous montre par exemple que les peuplements de résineux sont moins riches en espèces sciaphiles ; les peuplements de frênes sont plus riches pour de nombreux groupes d'espèces vasculaires ; les peuplements de chênes pédonculés sont plus riches que ceux de chênes sessiles pour de nombreux groupes d'espèces. L'abondance des groupes d'essences (chênes, pionnières, essences de demi-ombre, autres essences feuillues, résineuses dryades et résineuses post-pionnières) est le meilleur descripteur de la richesse pour plusieurs groupes écologiques. Cependant, c'est un modèle multivarié qui n'est pas facile à utiliser en tant que tel comme indicateur.

Nous avons étudié l'effet essence à l'échelle de l'arbre pour s'affranchir des biais stationnels ; les variations de l'eau du sol entre couples d'essences (pin-chêne ; hêtre-chêne) sont faibles, l'éclaircissement est parfois différent entre essences (surtout à proximité du tronc), mais il y a peu de différences floristiques entre essences à cette échelle (sauf pour les bryophytes). L'effet de la structure des peuplements semble plus important à considérer que les caractéristiques propres à chaque arbre individuel. La composition en essences est une variable synthétique qui nous renseigne en partie sur de nombreux facteurs de diversité végétale auxquels elle est liée : des caractéristiques stationnelles, sylviculturales, de structure du peuplement et historiques. Ces facteurs sont inhérents à la composition en essences dans les forêts existantes. Si la sylviculture changeait (choix d'essences par station et fréquence et intensité des perturbations), les relations entre composition en essences et diversité floristique changeraient probablement aussi ; nos indicateurs devraient alors être testés de nouveau.

mots-clés : biodiversité ; forêt ; essences ; végétation ; indicateurs ; groupes écologiques ; modèles non linéaires à effets mixtes ; modèles statistiques bayésiens ; comparaison de modèles ; station forestière ; lumière ; eau.

Effects of tree species diversity, composition and abundance on understory vegetation diversity in temperate forests

Tree species is one of the main attributes of a forest. It is a factor that modifies resources levels (light, nutrients, water), and thus it potentially acts on understory vegetation composition and diversity. However, few studies deal on tree species effect on understory vegetation, at least in temperate forests. These studies show a lower vegetation diversity in coniferous stands compared to hardwoods, and generally a lower diversity in two-species mixed stands compared to pure ones. Even so, tree species richness and relative abundance of the main species (pureness) are used in France and Europe as biodiversity indicators (respectively positive and negative), without previous scientific validation.

We have developed statistical models to test these indicators for the richness of ecological groups of understory vegetation species. We have compared these models with other ones, based on tree species composition and abundance. We worked in lowland forests in the center of France (Bassin Parisien). Site type was either constant, either incorporated into models. According to our results, tree species richness is not a good indicator of understory vegetation species richness, and pureness of the main tree species has positive or null effects. Positive responses are probably due to tree species stratification in the forests studied: they are mainly oak forests managed as standards or coppice (hornbeam) with standards, in which the decrease of pureness often corresponds to an increase in coppice density. Coppice species have negative or null effects (or sometimes positive effects, for woodland species).

There are better indicators than tree species richness or pureness, such as main tree species identity and abundance of tree species groups. Main tree species identity is a useful indicator: it shows for example that coniferous stands are less rich in shade-tolerant species, ash stands have a higher richness for many understory groups, and sessile oak stands are less rich than common oak stands for most of understory groups. The abundance of tree species groups (oaks, pioneers, shade tolerant trees, other hardwoods, post-pioneer conifers and late-successional conifers) is the best descriptor for the richness of quite a few ecological groups. However, this multivariate model is not appropriated to be communicated as an indicator based on tree species.

To avoid site type bias, we have studied tree species effect at the individual tree scale. Soil water variations between tree pairs (pine-oak; beech-oak) were rare, available light for vegetation sometimes highly varied with tree species (mainly near the trunk), but there were few understory differences between tree species at this scale (except for bryophytes). Stand structure seems to be more determining than characteristics peculiar to each individual tree. Tree species composition is a synthetic variable that partially informs about factors of understory diversity to which it is bound: site type, management practices, trees structure and historical factors. These factors are inherent and closely linked to tree species composition in managed forests. If future changes occurred in management practices (tree species choice according to site type, cutting frequency and intensity), relations between tree species and understory diversity may change; thus our indicators should be tested again.

keywords: biodiversity; forest; tree species; understory vegetation; indicators ; non linear mixed-effects models; ecological groups; site type; light; water.

