



THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou Spécialité :

Ecologie

Présentée et soutenue par :

Audrey ALIGNIER

le : vendredi 05 novembre 2010, 14h

à : Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse (ENSAT)

Titre :

Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières
dans des bois fragmentés

JURY

Guillaume DECOCQ	Professeur, Université de Picardie	Président du jury
Jean-Luc DUPOUEY	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
Kris VERHEYEN	Professeur, Université de Ghent	Rapporteur
Frédéric ARCHAUX	Ingénieur de Recherche, CEMAGREF	Examineur
Didier LE COEUR	Maître de conférence, Agrocampus Ouest	Examineur
Marc DECONCHAT	Chargé de recherche, INRA Toulouse	Directeur de thèse

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de Recherche :

INRA Toulouse UMR 1201 INPT/ENSAT DYNAFOR

Directeur de Thèse :

Marc Deconchat



THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou Spécialité :

Ecologie

Présentée et soutenue par :

Audrey ALIGNIER

le : vendredi 05 novembre 2010, 14h

à : Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse (ENSAT)

Titre :

Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières
dans des bois fragmentés

JURY

Guillaume DECOCQ	Professeur, Université de Picardie	Président du jury
Jean-Luc DUPOUEY	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
Kris VERHEYEN	Professeur, Université de Ghent	Rapporteur
Frédéric ARCHAUX	Ingénieur de Recherche, CEMAGREF	Examineur
Didier LE COEUR	Maître de conférence, Agrocampus Ouest	Examineur
Marc DECONCHAT	Chargé de recherche, INRA Toulouse	Directeur de thèse

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de Recherche :

INRA Toulouse UMR 1201 INPT/ENSAT DYNAFOR

Directeur de Thèse :

Marc Deconchat

A mon grand père,
qui n'était « pas seulement beau mais mira-beau »

" L'homme regarde la fleur, la fleur sourit "
Koan

REMERCIEMENTS

Maintenant que le manuscrit est rendu, que la soutenance orale approche, il est temps pour moi de remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à ce travail, et elles sont nombreuses !

Je tiens à remercier chaleureusement mon directeur de thèse et encadrant, Marc Deconchat, pour m'avoir fait confiance, il y a trois ans, alors même que je ne connaissais rien à la botanique. En particulier, merci pour ta disponibilité, ton optimisme et ton enthousiasme inébranlables face à mes résultats de recherche parfois déroutants ainsi que pour toutes les conversations que nous avons eues et qui m'ont beaucoup apporté. Je souhaite longue vie aux lisières et j'espère que nous aurons encore l'occasion d'échanger à ce sujet.

Toute ma gratitude à Jean-Luc Dupouey et Kris Verheyen pour s'être acquittés de la lourde tâche de rapporteur ainsi qu'à Frédéric Archaux, Guillaume Decocq et Didier Lecoer qui ont accepté d'évaluer ce manuscrit en étant membre du jury.

Merci aux membres de mon comité de pilotage, Gérard Balent, Alain Cabanettes, Didier Alard, Tanguy Daufresne et Thierry Tatoni pour m'avoir guidée lors des choix décisifs de ce travail.

Je remercie l'ensemble des propriétaires forestiers du Bois Fantôme et du Bois de La Broquère pour m'avoir autorisée à mettre en place mes dispositifs de suivi ainsi que tous ceux qui m'ont apporté leur aide sur le terrain. Merci donc à Marc Fakorellis, (« le grand ») Pierre Perrin et Jérôme Willm. Un merci tout particulier au « Bubu » (Laurent Burnel) pour son humour et sa bonne humeur qui ont considérablement amélioré les campagnes de terrain parfois rébarbatives. Nous n'aurons peut être pas le prix Nobel mais nous savons que le pénétromètre est un outil de qualité et d'avenir !

Cette thèse repose en grande partie sur l'analyse de données multivariées. Je remercie Jean Thioulouse pour son aide précieuse face à l'épineux « effet arche » et son intérêt à l'égard de mon travail. Merci également à Alain Cabanettes, Jean-Philippe Choisis et Michel Goulard pour s'être penchés sur mes données et pour avoir répondu avec patience à mes nombreuses interrogations aussi bien sur les méthodes employées que sur le logiciel R.

Une pensée à celles et ceux qui ont pris le temps de relire mon manuscrit. Vos remarques et commentaires m'ont aidée à y voir plus clair lors de cette période très « nez dans le guidon ». Merci donc à Marc Deconchat (bien sûr) mais aussi à Emilie Andrieu, Sophie Blard, Alain Cabanettes, Sylvie Ladet, Céline Pélosi, Christelle Raynaud et surtout Sébastien Bonthoux.

Je remercie aussi toutes les personnes avec qui j'ai eu l'occasion d'échanger sur les lisières que ce soit lors de congrès, formations et autres manifestations qui ont ponctué ces trois années. En particulier, merci à Jeanne Vallet dont les travaux furent une réelle source d'inspiration et à Hervé Quenol pour ses conseils sur les Hobos.

Merci, merci et encore merci à tous ceux qui ont marqué mon quotidien à Dynafor. Thésards, permanents, CDD, stagiaires, ... merci d'avoir participé à ce que mon travail se déroule dans une ambiance sereine et conviviale. En particulier merci à (ma copinette) Sylvie Ladet pour m'avoir appris

les rudiments de la géomatique et pour ton amitié. Ton soutien fut précieux tant au plan professionnel que personnel. Merci également aux jeun's de la Dynaforce : Camille, Emilie (« l'œil du tigre ! »), Julie (ma co-burette des derniers mois), la Mano, Pistouzi, Séb, Syl et Wil pour avoir rendu mes années de thèse si riches de souvenirs.

Une pensée toute particulière pour mon fidèle co-bureau Anthony Roume dit l'Abbé, qui m'aura supportée avec mes incessantes questions pendant ces trois ans de « face à face ». Bon courage à toi pour cette dernière ligne droite.

Si la thèse nécessite un important investissement personnel, il est salutaire de l'oublier un peu... Alors, un grand merci à Kiki et à la famille des Lulus pour m'avoir fait me sentir moins seule si loin de chez moi, à la GV de Ramonville (et à Guytou), à l'atelier dessin de l'INRA, à notre éphémère groupe de musique made in Dynafor, à Camille pour nos galopades partagées avec Perle, à André pour les soirées inoubliables à Vaychis, à Wil pour avoir accepté de partager avec moi sa chère montagne.

Mille mercis aussi à Aurel, Gal, Riet, Tus', Laeti, Mymy, Nabo, miss Blard,... et tous les autres qui m'ont toujours soutenue malgré la distance.

Enfin, je conclurai en remerciant mes parents et ma sœur. Je vous remercie pour tout ce que vous m'apportez au quotidien, pour m'avoir soutenue dans mes choix et pour m'avoir donné les moyens d'arriver jusqu'ici. Merci pour tout.

SOMMAIRE

Partie 1. L'écologie végétale appliquée aux lisières de forêts : les concepts à l'épreuve des observations.....	1
Partie 2. Matériel et méthodes	24
Partie 3. Un patron théorique de distribution de la végétation remis en cause dans les lisières des coteaux de Gascogne	36
Partie 4. La variabilité de réponse des communautés végétales à l'effet de lisière et ses déterminants.....	74
Partie 5. La variabilité temporelle des effets de lisière : approche par le microclimat.....	112
Partie 6. La variabilité spatiale des lisières : quantification et caractérisation dans un paysage de large étendue	143
Discussion générale	170
Bibliographie	188
Annexes.....	205
Index des figures.....	214
Index des tableaux.....	221
Table des matières.....	223

Les lisières forestières, à l'interface entre les milieux agricoles et forestiers, marquent la limite des bois. Elles forment la membrane par laquelle les bois s'accroissent ou se réduisent et par laquelle les flux de matière, d'énergie et d'organismes transitent. En formant une discontinuité dans le paysage, les lisières modifient les conditions environnementales locales et influencent la biodiversité des forêts. Jugés bénéfiques par certains, délétères par d'autres, il existe diverses théories pour expliquer et prédire les effets des lisières sur la biodiversité. Bien qu'éléments ubiquistes des paysages ruraux, les lisières sont rarement prises en compte dans les plans de gestion et de conservation de la biodiversité. Il y a peu d'estimation précise de leur diversité et de leur distribution dans le paysage.

L'étude des effets de lisière sur les communautés végétales forestières dans des petits bois fragmentés constituent le cœur de cette thèse. Elle avait pour objectif initial de montrer que les lisières structurent les patrons de distribution des communautés végétales forestières en fonction de la distance à la bordure et que ces patrons dépendent des caractéristiques écologiques des lisières. Du fait de leur faible surface et leur isolement, les petits bois fragmentés présentent des effets de lisière sans doute plus complexes que ceux rapportés pour des grands massifs forestiers. Ces particularités devraient éclairer des aspects nouveaux dans les règles d'assemblage des espèces au sein des communautés végétales. L'étude des effets de lisière a soulevé plusieurs difficultés notamment dans l'analyse des données, qui fait appel aux concepts de l'écologie des communautés et dans la manipulation de variables spatialement orientées.

Le travail présenté vise à évaluer comment répondent les communautés végétales à l'influence des lisières de petits bois fragmentés et de leurs caractéristiques. Pour cela, j'ai rassemblé des éléments bibliographiques (Partie 1) qui montrent d'une part l'émergence de cadres conceptuels autour des lisières et d'autre part, des résultats empiriques disparates quant aux effets de lisière sur la végétation. A partir d'un échantillon stratifié sur la base de facteurs clés identifiés dans la littérature (Partie 2), j'ai cherché à déterminer la profondeur des effets de lisière sur la végétation (Partie 3). Compte tenu de la variabilité observée, j'ai mobilisé diverses approches complémentaires pour caractériser les patrons observés. L'étude des effets de lisière a ensuite été approfondie par l'analyse de la réponse fonctionnelle des espèces végétales à divers facteurs environnementaux tenant compte de plusieurs échelles spatio-temporelles (Partie 4). Pour compléter ces résultats, je me suis attachée à évaluer la variabilité temporelle des effets de lisière par un suivi intra-annuel des variations microclimatiques en fonction de la distance à la bordure (Partie 5). Enfin, je propose un outil (Cartolis) pour identifier et quantifier la diversité des lisières dans un paysage de large étendue (Partie 6). Ces éléments alimentent ma réflexion et mes propositions conceptuelles pour mieux comprendre et décrire la diversité des lisières et de leurs effets sur les communautés végétales forestières.

Une thèse sur les lisières, c'est se placer par définition au niveau des interfaces et donc aux limites des concepts de l'écologie et de ses méthodes. Cette expérience contribue à mieux évaluer l'importance des lisières pour la biodiversité dans les paysages ruraux et à approfondir la réflexion autour des processus qui sous-tendent les règles d'assemblages des communautés végétales.

Partie 1. L'écologie végétale appliquée aux lisières de forêts : les concepts à l'épreuve des observations

I. De la transformation des paysages ruraux à de nouveaux enjeux environnementaux

A. Des préoccupations nouvelles autour de la biodiversité dans des paysages qui changent

La croissance démographique aussi bien que les progrès technologiques ont transformé profondément et transforment encore l'occupation des sols (Richards, 1990). Ces transformations affectent la structure des paysages et s'accompagnent de nombreuses conséquences écologiques (Burel & Baudry, 1999). En particulier, les transformations paysagères (perte et dégradation d'habitat) sont considérées comme une des causes principales de la perte de la biodiversité au même titre que les changements climatiques (United Nations Population Fund, 2009), que ce soit à l'échelle locale, nationale ou globale (Sala et al., 2000; Hanski, 2005).

Une attention particulière a été portée aux forêts, qui offrent une large gamme de services. En 2010, les forêts couvrent 4 milliards d'hectares soit 31% de la surface terrestre. Si le recul des formations boisées est général (-13 millions d'hectares entre 2000 et 2010), il tend à se ralentir au fil des décennies. A l'inverse, l'expansion de la mise en labour des terres va en s'accroissant : les terres cultivées ont augmenté de 331 millions d'hectares depuis la Seconde Guerre mondiale contre 272 millions d'hectares entre le début du XIXe siècle et 1945 (Burel & Baudry, 1999). La proportion de forêt primaire décroît (4 millions d'hectares par an) au profit des forêts gérées (57 % de la surface forestière mondiale) et des plantations (7 % de la surface forestière mondiale) (FAO, 2010). Avec l'intensification de l'exploitation forestière, les forêts naturelles se transforment peu à peu en surfaces de production gérées où les peuplements sont le plus souvent d'âge homogène, monospécifiques et où la diversité des espèces forestières spécialistes décline (Hanski, 2000).

En France, la forêt couvre 15,71 millions d'hectares, soit 28,6 % du territoire métropolitain. Les petites forêts privées fragmentées en constituent la part majoritaire (71% des forêts françaises) (IFN, 2008). Sous l'effet du phénomène de vieillissement et de modernisation des populations rurales, l'occupation des sols évolue vers le maintien des bois vieillissants dans les zones inaccessibles et peu productives pour l'agriculture et à leur défrichage dans les zones les plus productives. Cette dynamique d'occupation des sols n'est pas sans conséquence sur la répartition des espèces (Saunders et al., 1991). Dès lors, si les petites forêts françaises ne sont pas les milieux naturels les plus rares (leur surface s'accroît depuis le milieu du XIXe siècle), ni les plus menacés, ni ceux qui supportent le plus d'espèces à valeur patrimoniale (Deconchat, 1999), la question de leur gestion, leur conservation, la préservation de leur biodiversité est au cœur des enjeux actuels (Barthod, 1996; Hanski, 2005).

Parallèlement à la prise de conscience des menaces que les activités humaines font peser sur notre environnement, la prise de conscience de notre dépendance vis-à-vis de la biosphère se développe (Hanski, 2005). La biodiversité est aujourd'hui reconnue comme un support essentiel des activités humaines (Millenium Ecosystem Assessment, 2005) et fait désormais partie d'enjeux politiques internationaux (CNUED, 1992; Barbault et al., 2002). Le concept de biodiversité ou « diversité biologique » ou « diversité du vivant » est complexe et a donné lieu à de nombreuses définitions dont la plus retenue d'après Gaston (1996) est sans doute celle de l'US Congress Office of Technology

Assessment : « Biological diversity refers to the variety and variability among living organisms and the ecological complexes in which they occur [...] »¹. La biodiversité se définit par trois dimensions : sa composition, sa structure et sa fonction (Noss, 1990). Elle est un concept échelle dépendant (Magurran, 1988) qui s'articule en différents niveaux d'organisations (gènes, espèces, populations, communautés) et à différentes échelles spatio-temporelles.

Depuis 2002, la Convention sur la Diversité Biologique s'est donnée pour objectif de réduire significativement la perte de biodiversité d'ici 2010 (CBD, 2000). Pour répondre à cet objectif, les démarches de conservation évoluent vers la prise en compte non seulement des espèces patrimoniales et emblématiques mais aussi de la biodiversité ordinaire. Cette biodiversité est, en effet, essentielle au maintien des services écosystémiques² dans nos paysages et constitue une opportunité d'appropriation des problématiques liées à la biodiversité par le grand public (Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Gaston & Fuller, 2008). Le rôle que jouent les forêts dans ces services a renouvelé l'intérêt général porté à la biodiversité forestière.

B. Les lisières, premiers éléments du paysage concernés par les changements d'occupation des sols

La première conséquence du changement d'occupation des sols est la fragmentation progressive des paysages (Fahrig, 2003; Harper et al., 2005; Peters et al., 2006). Associée non seulement à la dégradation mais également à la perte d'habitat (Haila, 2002; Fahrig, 2003), la fragmentation se traduit par : a) la réduction de la quantité d'habitat, b) l'augmentation du nombre de taches d'habitat, c) l'augmentation de l'isolement des taches et d) l'augmentation de la proportion de lisières (Figure 1).

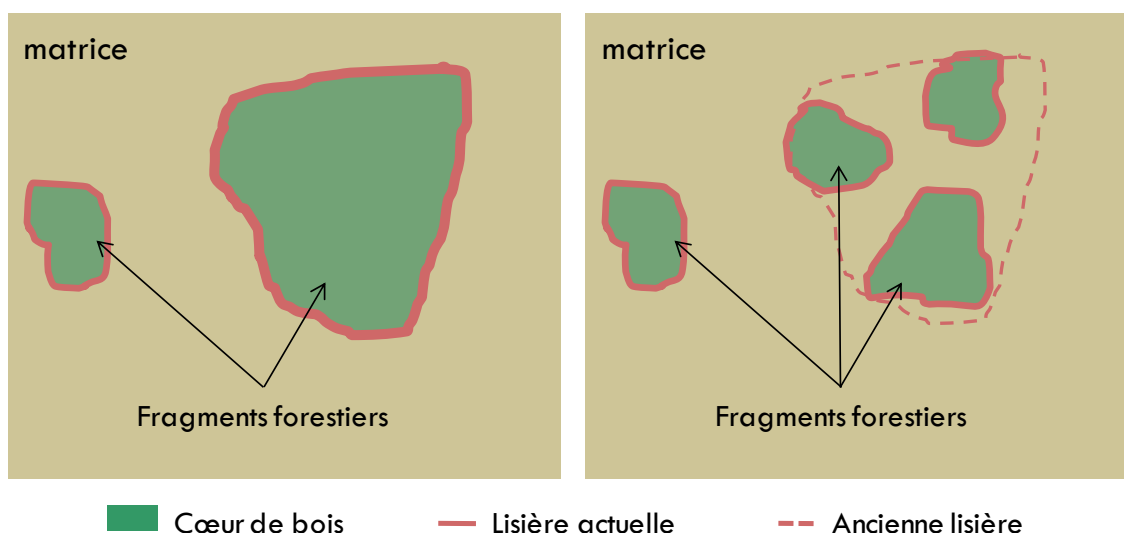


Figure 1 : Illustration des conséquences de la fragmentation avec le morcellement d'un massif forestier en plusieurs petits fragments de surface réduite et plus isolés.

¹ TdA : La diversité biologique fait référence à la variété et la variabilité des organismes vivants et des systèmes écologiques complexes auxquels ils appartiennent [...].

² Il s'agit des bienfaits que les hommes obtiennent des écosystèmes tels que les services d'approvisionnement (nourriture, eau, bois,...), les services de régulation (régulation des inondations, des maladies,...), les services culturels (spirituels, récréatifs,...) et les services de soutien qui maintiennent des conditions favorables à la vie sur Terre (cycle des éléments nutritifs) (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

La structure d'un paysage résulte des processus conjoints de fragmentation et de défragmentation. Les effets sur la biodiversité, consécutifs à la fragmentation, sont le plus souvent défavorables. Dans sa revue réunissant plus d'une centaine de références bibliographiques, Fahrig (2003) rapporte que la fragmentation altère non seulement la richesse spécifique, l'abondance des espèces mais aussi la diversité génétique, le taux de croissance des populations, les interactions entre espèces ou encore la dispersion des individus et leur taux de prédation (Figure 2).

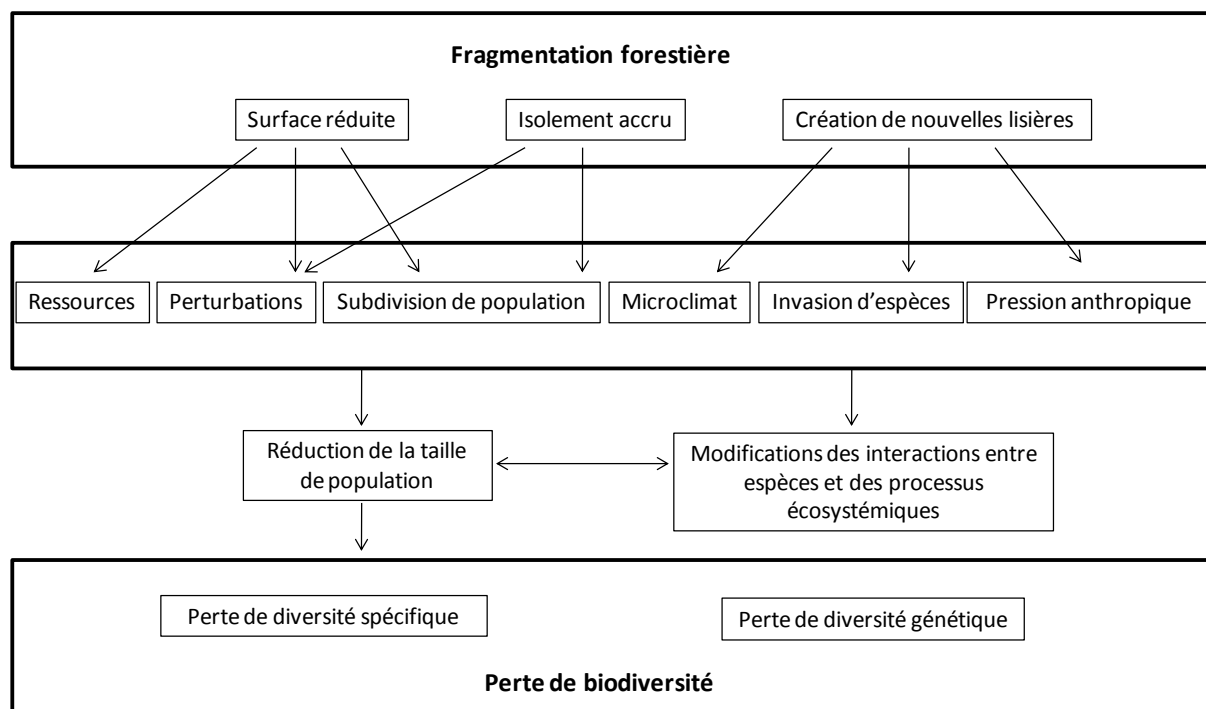


Figure 2 : Modèle conceptuel des conséquences de la fragmentation forestière. Les flèches indiquent des relations causales. Adapté de Zuidema et al. (1996) et Lindenmayer et Franklin (2002).

Les lisières marquent la limite entre les taches d'habitat. La fragmentation, en transformant les forêts en habitats de nature différente, créent de nouvelles limites. La défragmentation, qui résulte de l'expansion des habitats forestiers suite à l'abandon des terres arables ou des pratiques de gestion qui visent à les maintenir en place, déplace ces limites. Par conséquent, les lisières sont les premiers éléments du paysage concernés par les changements d'occupation des sols.

C. Les lisières, utiles à l'homme et favorables à la biodiversité ?

Les intérêts associés aux lisières sont multiples, à la fois économiques, environnementaux et paysagers. Les lisières sont des entités complexes et multidimensionnelles qui diffèrent de façon marquée de l'intérieur des taches (Farina, 1998). Elles constituent un habitat particulier avec des caractéristiques écologiques voire des espèces propres (Fraver, 1994; Cadenasso et al., 2003b; Imbeau et al., 2003) qui seront détaillées ultérieurement.

Au point de vue économique et de la sylviculture en particulier, on peut mettre en avant l'effet favorable des lisières sur la résistance au vent des peuplements (Otto, 1998). Une lisière étagée, composée de plusieurs strates de végétation, exposée au vent dominant, limite les courants d'air dévastateurs. Aussi, il est possible de mener en lisière une sylviculture d'essences feuillues précieuses demandeuses de lumière comme le merisier. Par désignation de tiges d'avenir et grâce à

des interventions adéquates pour leur assurer un minimum d'éclaircissement, il est possible de produire rapidement du bois de qualité tout en conservant le couvert diversifié des lisières (Snoeck & Baar, 2001). A l'inverse, maintenir une lisière étagée va à l'encontre des intérêts de l'agriculteur. L'ombrage, la concurrence des racines ou les feuilles mortes sont autant de désagréments pour les activités agricoles. Dans les lisières nouvellement créées, les arbres sont fragilisés comme en atteste la plus grande proportion de bois mort et de branches cassées. Soumis au dessèchement par le vent, plus exposés à la lumière et aux infestations par les insectes, le taux de mortalité des arbres augmente en lisière (Williams-Linera, 1990b; Chen et al., 1992).

Les lisières pluristratifiées, bien éclairées, accueillent de nombreuses espèces aussi bien animales que végétales. Ces espèces y transitent ou y sont particulièrement fréquentes sans toutefois y être strictement inféodées (Delvingt, 1998). Que ce soit pour les oiseaux (Imbeau et al., 2003) ou les papillons (Ries & Sisk, 2010), il n'existe pas ou peu de réelle espèce de lisière. Les lisières abritent également une faune utile dans le contrôle des ravageurs de cultures. Elles présentent par conséquent un intérêt environnemental non négligeable (Le Tacon et al., 2001). Certains insectes comme les carabes ou encore les larves de syrphes, prédateurs de pucerons, passent une partie de leur cycle de vie en lisière (Arrignon, 2006). On peut penser qu'en agissant sur la végétation des lisières par des pratiques de gestion adaptées, il est possible de créer des habitats favorables au développement et à la persistance locale d'auxiliaires de cultures. Les lisières contribuent également au maillage écologique en assurant le rôle de corridor, propice au déplacement des espèces. Cette vision largement bénéfique des lisières a été remise en cause à la fin des années 1970 avec la découverte pour les oiseaux, d'un taux de prédation et de parasitisme au nid plus importants en lisière. Etant donné le nombre important d'oiseaux qui nichent en bordure, ce patron contribue à leur déclin – on parle de piège écologique (Ries & Fagan, 2003). En créant des discontinuités dans le paysage, les lisières constituent des barrières plus ou moins perméables aux flux d'organismes et de propagules provenant de la matrice environnante vers le cœur de la forêt (Cadenasso & Pickett, 2001). Elles concentrent alors et constituent le point de départ à l'expansion de nombreuses espèces invasives et adventices (Saunders et al., 1991; Honnay et al., 2002; Pauchard & Alaback, 2006).

Enfin, il ne faut pas oublier les fonctions sociale et paysagère des lisières. Un large public revendique la possibilité de s'adonner à des occupations récréatives en forêt. De plus, la société en général porte un regard critique sur la façon dont la forêt est traitée et souhaite une gestion allant dans le sens de la plus grande diversité (formes, essences, espèces,...)(Snoeck & Baar, 2001; article L1 du code forestier)³. Sur le plan de l'esthétique paysagère, les lisières étagées constituent un élément harmonieux du paysage. Bien que les critères d'appréciation soient propres à chacun, le grand public préfère découvrir un paysage progressivement, avec une alternance d'espaces ouverts et fermés, sans transition abrupte. Le forestier va influencer la perception de la forêt à travers la forme, la surface des unités d'intervention, les travaux sylvicoles et la gestion des lisières (Delvingt, 1998).

En France, l'ONF a évalué pour la seule forêt domaniale française le linéaire de lisières à 25600 km soit 38 m de lisière au km² (Drège, 2006). De nombreuses méthodes ont été développées pour la détection, la classification et la quantification des lisières, utilisant des approches de terrain et de télédétection (Fortin & Drapeau, 1995; Fortin et al., 2000; Fagan et al., 2003; Esseen et al., 2006; Philibert et al., 2008). En revanche, les méthodes qui visent à caractériser la diversité des lisières et

³http://www.legifrance.gouv.fr/affichCode.do;jsessionid=EB02BDC76700B4D51E4974557FF24142.tpdjo05v_1?idSectionTA=LEGISCTA000006121938&cidTexte=LEGITEXT000006071514&dateTexte=20080505

qui plus est, dans un paysage de large étendue, sont rares. Ces méthodes se basent le plus souvent sur un échantillonnage de la végétation par transect et se heurtent à un dispositif souvent lourd et consommateur de temps, qui ne peut être élargi à l'ensemble d'un paysage. Les lisières sont le plus souvent réduites à une zone uniforme suivant le contour du bois et les effets de lisière sont jugés invariants le long de ce contour (Fernández et al., 2002). Pourtant, les attributs des lisières tels que leur orientation, leur physionomie, leur origine, leur gestion, leur voisinage ou encore leur position topographique sont autant d'éléments qui accroissent leur hétérogénéité et qui modifient leur influence sur les conditions écologiques environnantes et la biodiversité (Saunders et al., 1991; Ries et al., 2004; Harper et al., 2005; Jansson, 2009).

Les lisières, par la biodiversité qu'elles abritent, les fonctions qu'elles régulent (flux d'organismes, de matière et d'énergie), les rôles qu'elles assurent (écologique, social, esthétique, récréatif) et les services environnementaux qu'elles rendent comme la régulation des populations d'auxiliaires de cultures ou de ravageurs (Bommarco & Fagan, 2002; Sarthou et al., 2005), constituent un enjeu pour la gestion et la conservation de la biodiversité (Snoeck & Baar, 2001; Gosselin, 2008). La quantification et la caractérisation de la diversité des lisières forestières est par conséquent une étape importante dans la compréhension de leurs effets sur les patrons de distribution des communautés végétales, à l'échelle du paysage (Esseen et al., 2006).

II. Les lisières forestières et leurs effets sur les patrons de distribution des communautés végétales : cadre conceptuel

A. Qu'est-ce qu'une lisière ?

Le terme de lisière est employé dans la littérature pour faire référence à une limite, une partie de limite ou encore à un type spécifique de limite, entre deux habitats adjacents qui diffèrent sur un ou plusieurs aspects (Forman, 1995; Fagan et al., 2003; Harper et al., 2005)(Tableau 1). Les « limites » forment un terme qui englobe diverses notions telles que l'écotone, l'écocline, l'interface, la lisière, le gradient, la zone de transition ou encore la bordure (Cadenasso et al., 2003a; Yarrow & Marin, 2007). Le terme de « limite » est donc employé par les écologues en référence à un large panel de structures concrètes et conceptuelles, qu'il est nécessaire de bien définir, sans cela, des comparaisons significatives entre études sont difficiles à réaliser (Strayer et al., 2003).

Chaque élément du paysage possède une lisière, suivant les contours de cet élément. La zone interne de cet élément correspond au « cœur » ou à l'« intérieur » et est dominée par des espèces vivant préférentiellement loin de la bordure. La limite est la ligne qui sépare deux éléments du paysage. Les deux lisières combinées forment la bordure (Tableau 1 ; Figure 3).

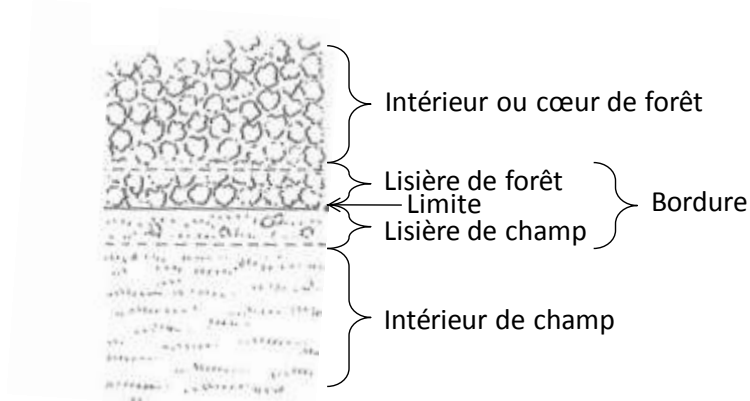


Figure 3 : Relations spatiales entre limite, lisières et bordure. Adapté de Forman (1995).

Tableau 1: Définitions d'écotone, bordure, lisière et lisière forestière utilisées dans la littérature. Adapté de Yarrow et Marin (2007). Les termes en anglais sont précisés entre parenthèses.

Termes	Définition	Références
Ecotone (Ecotone)	-Zone de transition entre systèmes écologiques adjacents -Aire des gradients entre deux associations végétales homogènes -Transition entre deux ou plusieurs communautés	Van der Maarel (1990) Risser (1995) Odum (1971) dans Jansson (2009)
Bordure (Boundary)	-Combinaison de deux zones de lisières d'habitats adjacents -Zone entre habitats contrastés dans un paysage hétérogène	Forman (1995) Cadenasso et al. (2003b)
Lisière (Edge)	-Interface entre 2 types d'écosystèmes différents -Surface d'un élément du paysage où s'opère l'effet de lisière -Bordure étroite	Harper et al. (2005) Forman (1995) Fagan et al. (2003)
Lisière forestière (Forest edge)	-Interface entre habitats forestiers et non forestiers	Harper et al. (2005)

En écologie forestière, la lisière marque la limite de la forêt, le terme de forêt désignant, par convention plus ou moins précise, une association d'arbres formés de troncs et de houppiers d'une hauteur d'au moins 5 m constituant une unité physiologique. Elle crée une discontinuité dans l'architecture arborée (Otto, 1998)(Figure 4).



Figure 4 : Photographies d'une lisière vue de l'extérieur (à gauche) et vue de l'intérieur (à droite). En rouge, la limite entre l'habitat forestier et l'habitat non forestier.

B. Bref aperçu historique du concept de lisière

Mentionné pour la première fois par Livingston (1903), le concept de lisière en tant que limite fut repris et développé par Clements (1905) qui considérait des zones de tension entre associations de plantes, déterminées par des facteurs climatiques. Les recherches sur les lisières de forêt en tant que telles ont débuté avec les travaux de Léopold (1933). Pour ce dernier, ces « zones de transition » constituaient un habitat à part entière, capable de fournir ressources et refuge à de nombreuses espèces. Jusqu'alors considérées comme favorable à la biodiversité (Lovejoy et al., 1986; Ries & Sisk, 2004), ce n'est que dans les années 1980 qu'est mis en évidence l'effet négatif des lisières encore appelé « piège écologique » (Ries & Fagan, 2003; Ewers & Didham, 2006b). Certains animaux sélectionnent les lisières comme aire de reproduction en dépit d'un taux de mortalité plus accru par comparaison au cœur de forêt (Ewers & Didham, 2006a). Par la suite, les lisières ont été associées à un déclin de la qualité de l'habitat (Brothers & Spingarn, 1992; Honnay et al., 1999b; Honnay et al., 2002; McDonald & Urban, 2006). Considérées comme premier point de contact des flux de graines provenant du paysage environnant (Cadenasso & Pickett, 2001), les lisières sont le point de départ à l'expansion d'espèces invasives vers le cœur de forêt (Saunders et al., 1991; Honnay et al., 2002). Malgré le nombre croissant d'études sur les lisières, il n'existe pas de théorie unifiée quant à leurs effets sur la biodiversité.

Tout au long de cette thèse, j'utiliserai le terme *lisière* ou *lisière forestière* pour désigner la zone à l'interface entre les forêts et les milieux agricoles, de profondeur variable sur laquelle s'exercent les effets dits « effets de lisière ».

C. Processus à l'origine des lisières : confrontation de deux régimes de perturbation

Les lisières forestières, considérées comme « naturelles » entre la forêt et l'espace agricole sont pourtant des milieux artificialisés. Dans les paysages anthropisés, les lisières sont créées et entretenues par les pratiques agricoles et sylvicoles (Lindenmayer & Fischer, 2006)(Figure 5). Sans la pression constante de l'homme pour maintenir ces limites en place, la dynamique naturelle des forêts conduirait à son expansion sur la matrice agricole (Herlin, 2001). Les limites actuelles des forêts, à distinguer des limites potentielles – qui correspondent aux limites des forêts en conditions

naturelles non perturbées – sont des limites de régression, suite au défrichage et à l'expansion des formes d'exploitation agricole (pâturage, labour)(Otto, 1998). Les lisières sont donc des milieux soumis le plus souvent à des perturbations récurrentes, à même de modifier la composition des communautés et la distribution des espèces qui les composent.



Figure 5 : Photographies de lisières forestières entretenues.

D. L'influence des lisières ou « effet de lisière »

1. Des patrons continus ou discontinus ?

L'effet de lisière est la résultante des processus qui s'opèrent au niveau de la lisière. Cet effet est à l'origine de différences de structure, de composition ou de fonction par rapport aux écosystèmes adjacents (Harper et al., 2005). Il correspond aux variations des conditions environnementales et des descripteurs de la végétation (richesse spécifique, composition, abondance) en fonction de la distance. De nombreux auteurs considèrent un gradient linéaire et monotone des variables de réponse en fonction de la distance, jusqu'à un certain point (Figure 6a). Ce « profil hypothétique de réponse » (Murcia, 1995) discrimine des entités discrètes dans les bordures. Cette hypothèse est implicite dans l'utilisation des régressions linéaires pour identifier une profondeur d'effet de lisière (e.g. Matlack, 1993b; Fox et al., 1997; Didham & Lawton, 1999). D'un autre côté, les effets de lisière sont perçus comme un gradient continu de la limite vers l'intérieur du bois. Ils se caractérisent par des patrons complexes avec des pics à des distances intermédiaires de la bordure (Figure 6b). Enfin, un effet de lisière peut être absent du fait de l'interaction de plusieurs processus à une même échelle (Figure 6c).

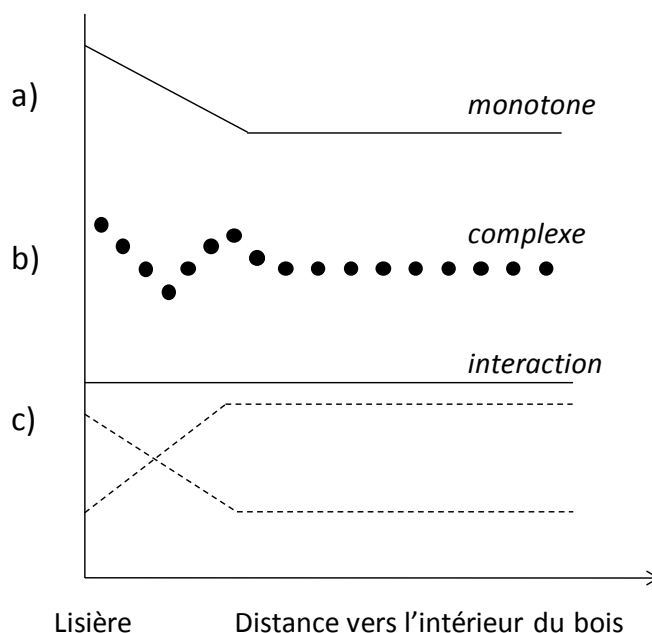


Figure 6 : Trois types d'effets de lisière. a) la variable de réponse présente un gradient monotone en fonction de la distance à la bordure jusqu'à un seuil ; b) patron complexe avec un pic à une distance intermédiaire ; c) absence d'effet de lisière observé (ligne en trait plein) du fait de l'interaction entre deux variables (lignes pointillées). Adapté de Murcia (1995).

2. Pourquoi et comment caractériser les effets de lisière ?

De manière générale, on caractérise les effets de lisière (EI) par deux critères : leur magnitude ou amplitude et leur étendue spatiale ou profondeur d'influence (Chen et al., 1995; Cancino, 2005; Harper et al., 2005; Ewers & Didham, 2006b)(Figure 7 ; Tableau 2). La magnitude (MEI) se définit par l'écart entre les valeurs minimale et maximale de la variable de réponse, mesurée de l'intérieur de la matrice vers l'intérieur du bois. La profondeur d'influence (DEI) est la distance sur laquelle des changements de la variable de réponse sont observés. Elle permet d'estimer la surface totale d'habitat ou d'un paysage (AEI) sous influence de l'effet de lisière. Connaître cette profondeur d'influence est utile pour la gestion et la production sylvicole mais aussi pour la conservation des espèces. En appliquant des stratégies de gestion adaptées, la biodiversité des lisières peut être maximisée, celle du cœur d'habitat préservée et les services rendus, comme la régulation des pestes culturales, favorisés (Ries & Sisk, 2004; Watson et al., 2004). De manière générale, les auteurs s'accordent à positionner la limite de la zone de lisière entre 20 et 50 m de la bordure, dans les forêts tempérées (Ranney et al., 1981; Matlack, 1994; Piessens et al., 2006). D'abord estimée visuellement (Chen et al., 1995), ce n'est que depuis une dizaine d'années que des méthodes statistiques ont été développées pour déterminer la DEI de manière plus comparable. Pour autant, il n'y a pas de consensus dans la communauté scientifique quant à la méthode de détermination de la DEI (Ewers & Didham, 2006b).

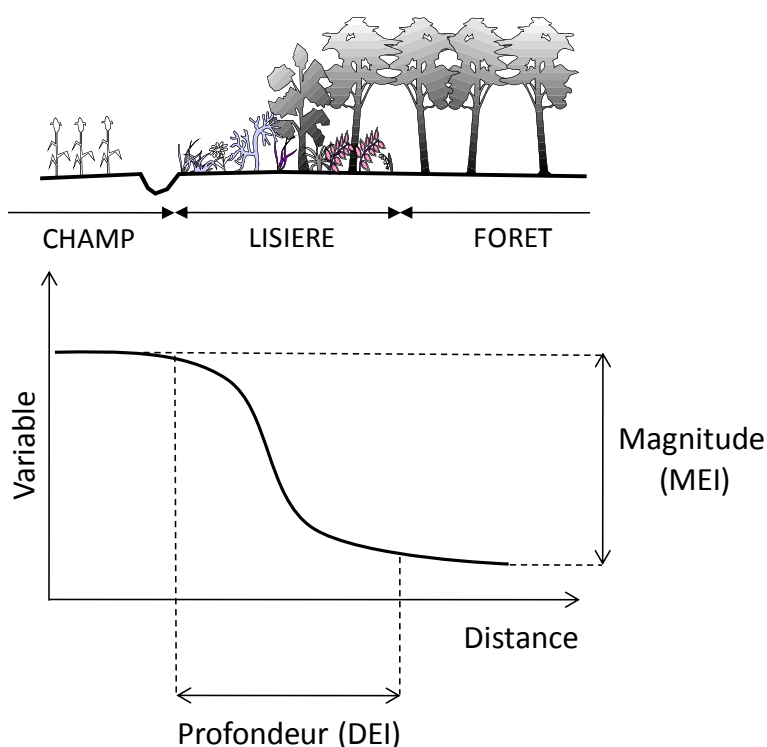


Figure 7 : Caractérisation de l'effet de lisière par sa profondeur d'influence (DEI) et sa magnitude (MEI).

Le paradigme de gradient développé par Whittaker (1967) suggère que les variables environnementales gouverneraient la structure et la fonction des systèmes écologiques comme les populations, les communautés ou encore les écosystèmes. On distingue les gradients simples, basés sur les variations d'une seule variable environnementale, des gradients complexes basés sur plusieurs facteurs qui peuvent interagir (Whittaker, 1967). Un exemple classique est un gradient altitudinal qui conditionne la croissance des plantes par les changements d'humidité ou encore de pH (Begon et al., 1996). Dans le cas des communautés végétales de lisière, la distance serait le facteur structurant prédominant avec les conditions environnementales locales. La critique majeure de cette approche est que le choix des variables explicatives est un choix subjectif. Les facteurs choisis ne sont pas toujours les plus appropriés. Pour s'affranchir de cette part de subjectivité dans la description des communautés, des méthodes statistiques ont été développées (Ter Braak et al., 2004). Ces méthodes dites d'ordination permettent d'ordonner les données sur les associations d'espèces ou sur les variables environnementales les plus corrélées à la distribution observée. Les résultats des ordinations mettent l'accent sur un ensemble de conditions environnementales susceptibles de conduire à une association d'espèces. Les analyses multivariées apparaissent comme des méthodes à privilégier pour l'étude des effets de lisière sur les patrons de distribution des communautés végétales.

Tableau 2 : Définitions des différents concepts associés aux lisières utilisés dans la littérature. Adapté de Harper et al. (2005).

Termes	Définitions	Références
Effet de lisière (EI)	Effet des processus biotiques et abiotiques qui résulte en des différences de composition, de structure ou de fonction de la lisière par comparaison aux milieux adjacents.	Harris (1988); Chen et al. (1992); Murcia (1995); Harper & MacDonald (2002b); Harper et al. (2005)
Magnitude de l'effet lisière (MEI)	Différences entre les valeurs minimale et maximale d'une variable de réponse mesurée de la bordure vers l'intérieur du bois.	Chen et al. (1992); Chen et al. (1995); Burton (2002); Harper et al. (2005); Ewers & Didham (2006b)
Profondeur d'effet de lisière (DEI)	Ensemble de distances à partir de la bordure vers l'intérieur de l'habitat considéré (e.g. la forêt) sur lequel un effet de lisière significatif opère.	Chen et al. (1992); Matlack (1993b); Forman (1995); Ewers & Didham (2006b)
Surface d'effet de lisière (AEI)	Surface totale d'un habitat donné ou d'un paysage sujet à l'effet de lisière.	Zheng & Chen (2000); Harper et al. (2005)
Surface d'intérieur ou de coeur	Surface totale d'un habitat ou d'un paysage en dehors de la zone d'influence de la lisière.	Harper et al. (2005)

3. Les effets de lisière sur les variables abiotiques

La lisière forestière se caractérise par un changement abrupt dans la hauteur de végétation exposant davantage l'habitat forestier à la pénétration du vent et aux radiations (Otto, 1998; Didham & Lawton, 1999). Elle constitue une zone de transition entre les larges fluctuations climatiques en bordure et l'environnement relativement stable de la forêt non perturbée (Lovejoy et al., 1986; Chen et al., 1995). Les variations microclimatiques entre la lisière et l'intérieur du bois ont été documentées pour de nombreuses variables. Ainsi, les lisières sont généralement associées à une plus faible humidité de l'air et du sol, des températures de l'air et du sol plus élevées et sont plus exposées à la lumière que l'intérieur du bois (Kapos, 1989; Williams-Linera, 1990b; Brothers & Spingarn, 1992; Chen et al., 1993; Matlack, 1993b; Chen et al., 1995; Didham & Lawton, 1999; Saunders et al., 1999; Davies-Colley et al., 2000; Gehlhausen et al., 2000; Brosnoff et al., 2001). Jose et al. (1996) montrent que la température de l'air varie de 1 à 3°C entre la lisière et l'intérieur du bois. Pardow et al. (2010) détectent des écarts plus faibles, de l'ordre de 0,5°C. Les lisières piègent et concentrent les nutriments et/ou polluants véhiculés par le vent ou déposés lors de la fertilisation des sols (Thimonier et al., 1992; Weathers et al., 2001; Poczewicz et al., 2007). Ces modifications des facteurs abiotiques s'observent généralement jusqu'à 50 m mais atteignent parfois plusieurs centaines de mètres (Chen et al., 1995).

4. Les effets de lisière *directs* sur les variables biotiques

Les modifications des facteurs abiotiques engendrées par les lisières ont des conséquences directes sur la structure et la composition des communautés végétales (Jules & Rathcke, 1999; Tomimatsu & Ohara, 2004; Verheyen & Hermy, 2004). Les lisières supportent en général une plus grande biodiversité que les habitats adjacents (Lovejoy et al., 1986; Risser, 1995). Fox et al. (1997) a montré que la richesse spécifique végétale, si elle est relativement constante à l'intérieur du bois, augmente significativement jusqu'à atteindre un pic au niveau de la limite forestière. Les lisières, plus exposées à la lumière que l'intérieur du bois, favorisent la densité de tiges d'arbres et le couvert végétal en particulier des espèces buissonnantes (Ranney et al., 1981; Palik & Murphy, 1990; Matlack, 1993b; Fraver, 1994; Young & Mitchell, 1994). Les différences physiologiques des espèces végétales dans leur tolérance aux modifications des conditions abiotiques conduit à une composition particulière des communautés (Fraver, 1994; Murcia, 1995; Gehlhausen et al., 2000). La plupart des espèces de lisière sont des espèces généralistes et les espèces rares y sont peu abondantes (Forman, 1995). Les espèces pionnières héliophiles dominant au dépens des espèces sciaphiles (Wales, 1972; Ranney et al., 1981). Palik et Murphy (1990) mettent en évidence un gradient décroissant des espèces héliophiles comme la viorne obier (*Viburnum opulus*) et le cerisier noir (*Prunus serotina*), de la bordure vers l'intérieur des bois mixtes du Michigan. Les effets de lisière sur la richesse et la composition floristique ont une portée moyenne de 40 m (Fraver, 1994; Matlack, 1994; Harper et al., 2005). Toutefois, les lisières peuvent aussi avoir un impact négatif sur la biodiversité. Certains travaux rapportent un taux accru de mortalité annuel des arbres (jusqu'à 10 %) à proximité des lisières (Williams-Linera, 1990b; Mesquita et al., 1999). Elles sont source d'espèces invasives qui menacent les espèces forestières spécialistes du cœur de forêt (Brothers & Spingarn, 1992; McDonald & Urban, 2006).

5. Les effets de lisière *indirects* sur les variables biotiques

Les modifications des conditions biotiques et abiotiques en lisière conduisent à des cascades d'effets à travers de multiples niveaux trophiques (Murcia, 1995). Les lisières, associées à des membranes semi-perméables, régulent les flux de matière, d'énergie et d'organismes (Cadenasso & Pickett, 2001) (Figure 8). De fait, elles ont des conséquences sur de nombreux processus notamment sur les interactions entre espèces (Fagan et al., 1999). Elles réduisent la pollinisation (Jules & Rathcke, 1999) et la dispersion des propagules (Cadenasso & Pickett, 2001), favorisent la prédation de graines (Holl & Lulow, 1997; Manson et al., 1999; Meiners & LoGiudice, 2003) et l'herbivorie (Cadenasso & Pickett, 2000). Néanmoins, les études sur les effets indirects des lisières sont encore rares (Ross, 2005). Les interactions ayant suscité le plus d'attention relèvent de l'écologie animale. Elles montrent que certaines espèces d'oiseaux (Ries et al., 2004) ou d'insectes (Ries & Fagan, 2003) sélectionnent les lisières comme habitat malgré un risque élevé de mortalité par prédation ou parasitisme de ponte.

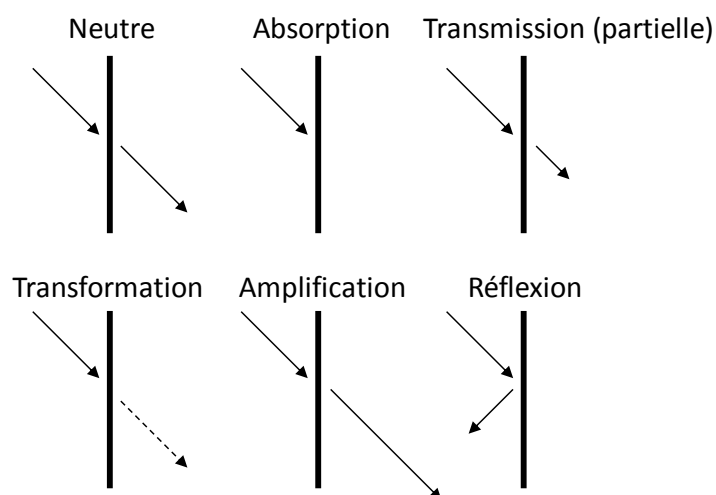


Figure 8 : Comportement des processus au niveau d'une discontinuité. La ligne en gras correspond à la lisière, les flèches indiquent les flux. La longueur des flèches indique la taille des flux. Adapté de Strayer et al. (2003).

E. L'effet de lisière, un filtre écologique ?

L'organisation des communautés végétales dépend de processus se déroulant à plusieurs échelles spatio-temporelles. L'environnement, en déterminant les conditions favorables à l'établissement et à la survie d'une espèce, constitue un filtre qui régit la structure des communautés (Keddy, 1992). Au niveau d'une tache d'habitat la composition d'une communauté peut être vue comme un sous échantillon du pool global d'espèces sélectionné par une série de filtres s'exprimant à différentes échelles spatio-temporelles (Lortie et al., 2004). Le pool d'espèces local résulte de la sélection par deux filtres du pool régional d'espèces, les événements de dispersion d'une part et les conditions environnementales locales d'autre part (Butaye et al., 2002) (Figure 9).

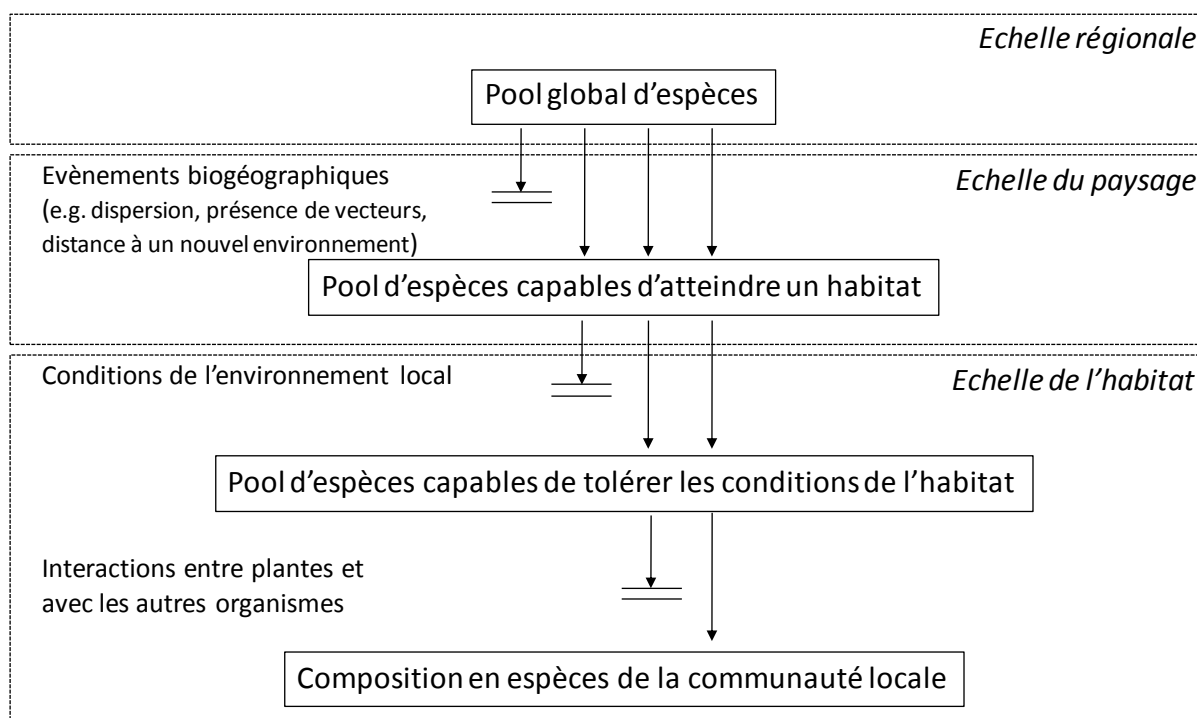


Figure 9 : La composition en espèces d'une communauté locale est la conséquence de nombreux facteurs interagissant de façon hiérarchique. Adapté de Morin (1999), Bestelmeyer et al. (2003) et Lortie et al. (2004).

En créant une discontinuité dans le couvert arboré, les lisières structurent les conditions abiotiques du milieu qui déterminent l'établissement et la survie des espèces. Un gradient environnemental se met en place de la bordure vers l'intérieur du bois (Matlack, 1993a), auquel les communautés végétales répondent. En ce sens, l'effet de lisière pourrait être assimilé à un filtre écologique supplémentaire régissant les assemblages d'espèces.

F. Les facteurs qui influencent les effets de lisière

1. Les attributs des lisières

Les lisières se caractérisent par de nombreux attributs reflétant leur origine, leur gestion, leur structure, leur fonction et leur dynamique (Cadenasso et al., 2003b; Strayer et al., 2003)(Figure 10). Ainsi, l'orientation, la topographie ou encore la nature du milieu adjacent modulent l'intensité des effets de lisière (Saunders et al., 1991; Ries et al., 2004; Harper et al., 2005). De plus en plus d'études supportent l'hypothèse que les lisières orientées au sud, plus exposées aux radiations lumineuses, ont un effet de lisière plus profond que les lisières exposées au nord. Par exemple, Honnay et al. (2002) dans les forêts du centre de la Belgique, détectent une DEI pour la richesse spécifique végétale de 3 m pour les lisières orientées au nord contre 23m pour les lisières orientées au sud. Néanmoins, certains résultats contestent cette hypothèse (voir Nelson & Halpern, 2005). Les auteurs invoquent le type de peuplement, dominé par la pruche (*Tsuga heterophylla*) et l'âge relativement récent (110 ans) du peuplement pour expliquer ce patron.

Peu d'études s'intéressent à l'influence de la topographie, plutôt considérée comme un dérivé des effets de l'orientation, sur les effets de lisière. En effet, la quantité de radiations solaires directement reçues en lisière dépend de la configuration topographique du terrain (Ross, 2005). Les lisières orientées vers le bas de la pente sont généralement plus humides, plus riches en matière organique et facilitent les mouvements de propagules en direction de la matrice alors que l'inverse s'observe pour les lisières orientées vers le haut de la pente (Beatty, 1984; Fox et al., 1997).

La nature du milieu adjacent, sa qualité et son contraste avec la lisière modulent les effets de lisière (Mesquita et al., 1999; Gehlhausen et al., 2000). Les lisières adjacentes à des parcelles cultivées concentrent davantage d'azote et de phosphate, ce qui favorise le développement foliaire et la richesse spécifique des herbacées (Pocewicz et al., 2007). Certains types de matrices sont résistantes aux mouvements d'individus alors que d'autres favorisent la connectivité entre habitats (Haynes & Cronin, 2006). Ricketts (2001) montre qu'une matrice de conifères est plus résistante aux mouvements des papillons qu'une matrice dominée par les saules. De la même façon, les prairies humides du Dakota du Nord constituent un frein aux mouvements des cicadelles (*Prokelisia crocea*) (Haynes & Cronin, 2006). La matrice influence également le microclimat ou encore les régimes de perturbation (i.e. le feu) (Kupfer et al., 2006). Les flux de propagules s'en trouvent affectés et la composition en espèces qui se développent dans les lisières est modifiée (Hansson et al., 1995).

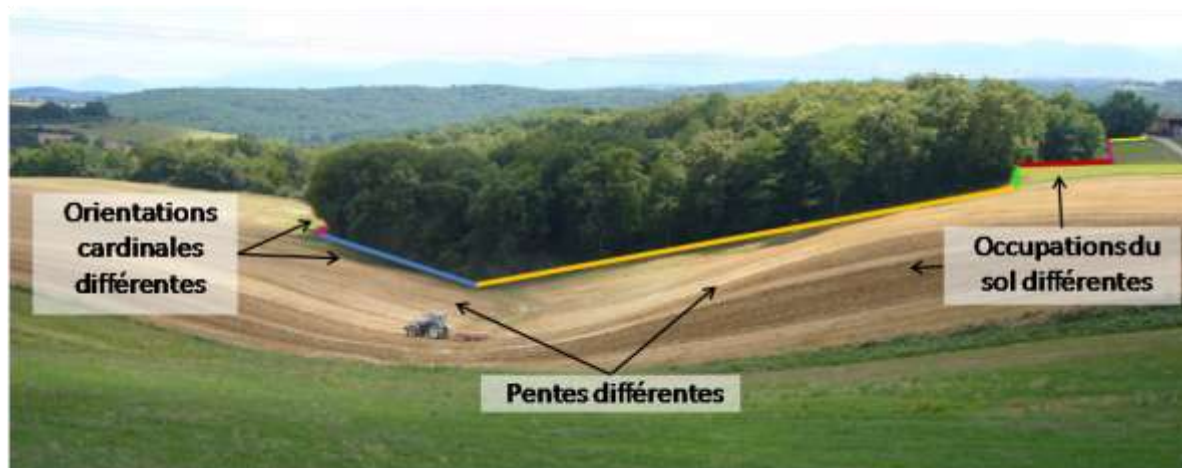


Figure 10 : Photo-interprétation des lisières d'un bois des vallées et coteaux de Gascogne.

2. Le contexte paysager

L'étude des communautés végétales s'est pendant longtemps centrée autour de l'analyse de la réponse des espèces à des gradients environnementaux locaux (Dupré and Ehrlén 2002). Ce n'est que récemment que les conséquences de la configuration spatiale des habitats et de leur connectivité ont été prises en compte en écologie végétale (de Blois et al. 2002a). Dans les paysages fragmentés, les populations et les communautés sont isolées les unes des autres, ce qui affecte la dynamique interne des fragments par rapport à des massifs forestiers continus (Saunders et al., 1991). Cette situation d' « îlots » d'habitats dans une « mer » (matrice) agricole renvoie à la « théorie biogéographique des îles » de McArthur et Wilson (1967). Toutefois, la transposition de cette théorie, élaborée pour des îlots océaniques, présente de sévères limitations (Kupfer, 1995) en particulier en ce qui concerne l'équivalence des espèces entre elles et des îles entre elles (Gilbert, 1980; Haila, 2002).

D'une part, la théorie biogéographique ne tient pas compte de la variabilité de la qualité des habitats forestiers ou non-forestiers (Lindenmayer & Franklin, 2002). Les fragments forestiers, par analogie aux îles, ne sont étudiés que pour leur dynamique interne sans prendre en compte les interactions ni le contraste avec la matrice (Kupfer et al., 2006). D'autre part, la surface et l'isolement ne sont pas toujours suffisants pour expliquer la structure des communautés et la dynamique des populations (Doak & Mills, 1994; Laurance et al., 2002). Fletcher et al. (2007) expliquent ce succès limité par le manque de distinction entre les effets de surface et les effets de lisière. Si la relation entre la richesse spécifique et la surface est parmi l'un des patrons les plus étudiés en écologie (Rosenzweig & Ziv, 1999; Turner, 2005; Heegaard et al., 2007), les études qui visent à évaluer la part relative de l'effet de surface et de l'effet des lisières sur la diversité spécifique sont encore rares (mais voir Ries & Sisk, 2004; Ewers et al., 2007; Gonzalez et al., 2010). L'origine et l'ancienneté des fragments, le degré de contraste et de perméabilité de la matrice et les effets de lisière qui influencent la distribution des espèces au sein des îlots forestiers sont nécessaires à la transposition de la théorie biogéographique au cas des paysages ruraux (Haila, 2002; Watson, 2002).

3. Les variations temporelles : journalière, saisonnière et à long-terme

Les effets de lisière en particulier sur les variables abiotiques sont fortement dépendants de la lumière et donc des régimes journaliers de températures et radiations (Saunders et al., 1999). Les

variations intra-annuelles des effets de lisière s'observent surtout dans les systèmes où la croissance et le feuillage sont hautement dépendant de la saison (i.e. les forêts décidues) (Young & Mitchell, 1994)(Figure 11). Les effets de lisière ne sont pas figés dans le temps (Didham & Lawton, 1999) et certaines études ont rapporté des modifications en fonction de l'âge des lisières que ce soit pour la végétation (e.g. Esseen & Renhorn, 1998) ou encore le microclimat (Kapos, 1989; Williams-Linera, 1990b).



Figure 11 : Photographies d'une lisière en été (à gauche) et en hiver (à droite). Le développement de la végétation influence probablement les effets de lisière sur les variables abiotiques, en limitant la pénétration des flux d'énergie comme la lumière.

4. Les perturbations et dynamiques de végétation

Une des propriétés majeures des lisières de forêt est leur dynamique. La dynamique naturelle de la végétation forestière au travers des successions influence les effets de lisière. Ainsi, les lisières plus âgées et matures ont une végétation plus dense et la profondeur d'effet de lisière diminue de 50-100 m à moins de 20 m après 5-10 ans (Kapos, 1989; Williams-Linera, 1990b; Matlack, 1993b). En contexte rural, une gestion continue est nécessaire pour maintenir les lisières à une certaine position ou à un certain stade de développement. Sans pression de gestion, l'expansion naturelle de la végétation forestière, par les processus de migration et colonisation, conduit à un gradient de hauteur de végétation entre la forêt et le milieu ouvert (Herlin, 2001). Ces lisières, dites « soft » ou pluristratifiées, se décomposent en ourlet constitué d'herbacées vivaces, en cordon de buissons et d'arbustes et en manteau forestier constitué d'arbres (Snoeck & Baar, 2001; Gosselin, 2008)(

Figure 12). Elles créent des conditions environnementales qui favorisent l'établissement des semis de ligneux mais limitent leur survie (Lopez-Barrera & Newton, 2005; Lopez-Barrera et al., 2006). A l'opposé, les lisières entretenues, à fort contraste avec la matrice adjacente ou lisière « hard », favorisent la pénétration des flux de matière et d'organismes (Cadenasso & Pickett, 2001)(Figure 13). Dans les forêts décidues des Flandres, les effets de lisière sur les dépôts de Cl^- , SO_4^{2-} , NH_4^+ et NO_3^- sont en moyenne plus profonds en lisières hard (31 m) qu'en lisières soft (23 m)(Wuyts et al., 2009). De la même façon, Weathers et al. (2001) démontrent que les lisières soft piègent et concentrent davantage les dépôts atmosphériques.

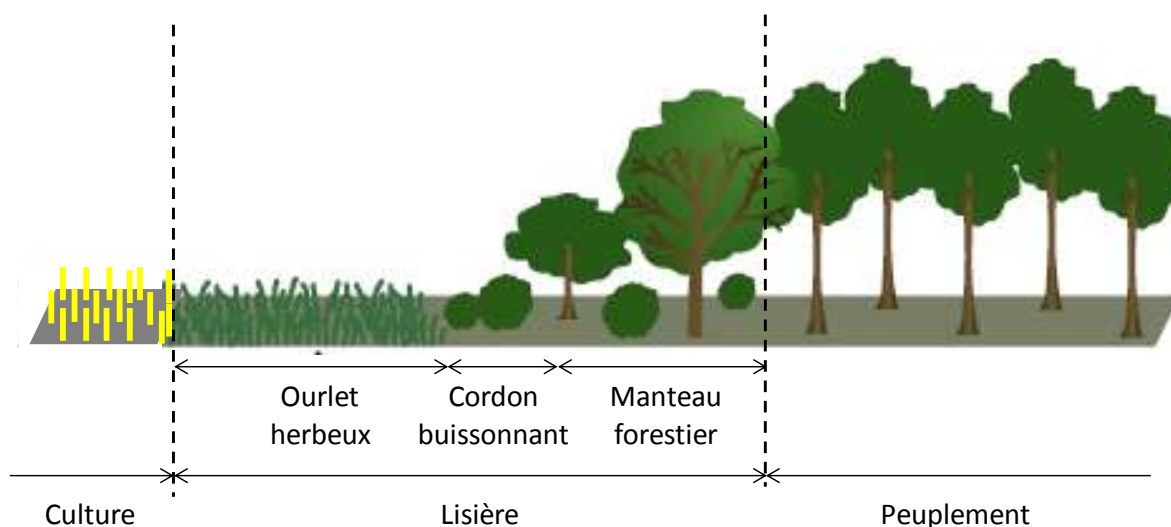


Figure 12 : Schéma en coupe transversale d'une lisière pluristratifiée. Adapté de Snoek et Baar (2001).

En accord avec la « théorie des niches », l'hétérogénéité de l'habitat est reconnue comme un des facteurs déterminants de la structure des communautés (Huston, 1979). Elle permet d'expliquer la coexistence d'espèces proches en termes d'utilisation des ressources en diminuant la compétition entre elles. Parmi les sources d'hétérogénéité, les perturbations ont un rôle particulièrement important en forêt d'autant plus dans les forêts exploitées. Les perturbations, naturelles ou anthropiques, ont le potentiel de modifier les effets de lisière. Les études rapportent que les perturbations telles que la pression de pâturage diminuent la portée des effets de lisière sur la végétation (Palik & Murphy, 1990). Les perturbations du sol par les véhicules de défrichage favorisent l'invasion par des espèces de milieu ouvert comme les adventices (McIntyre et al., 1995). Ces travaux montrent que la nature, la fréquence et l'intensité des perturbations, dont dépendent en partie la structure et la composition des communautés végétales interfèrent avec l'effet de lisière.



Figure 13 : Photographies d'une lisière « soft », étagée, avec un cordon de buissons (à gauche) et d'une lisière « hard » à fort contraste avec la matrice agricole (à droite).

III. Positionnement et problématique de la thèse

A. Objectifs

Bien qu'elles soient des éléments ubiquistes des paysages ruraux fragmentés, les lisières et leurs conséquences sur les patrons de distribution de la végétation sont encore mal connues. Les éléments théoriques et les exemples empiriques disparates présentés précédemment soulignent la complexité des effets de lisière et la nécessité d'évaluer comment la végétation intègre les modifications engendrées par la présence d'une discontinuité, à différentes échelles spatio-temporelles.

L'objectif de ce travail est de comprendre comment varie la réponse des communautés végétales forestières à la diversité des lisières en contexte agricole.

Pour atteindre cet objectif, il s'agit de :

- Décrire les patrons de distribution des communautés végétales en lisière de forêt et quantifier la profondeur d'effet de lisière sur ces communautés ;
- Caractériser ces patrons en fonction des attributs des lisières (orientation, topographie et nature du milieu adjacent) ;
- Estimer la variabilité intra-annuelle des effets de lisière ;
- Développer une méthode à l'aide d'outils cartographiques pour évaluer et quantifier la diversité des lisières forestières dans un paysage de large étendue.

B. Choix stratégiques

L'étude présentée a nécessité un certain nombre de choix stratégiques. Ces choix s'appuient en grande partie sur la littérature mais également sur l'expérience acquise par le laboratoire, au travers des travaux antérieurs. Ces positionnements seront discutés à la fin du manuscrit.

1. Choix de petits bois fragmentés

La petite forêt fragmentée et rurale est une situation très fréquente en France où les paysages mixtes (forestiers et agricoles) sont le résultat d'une co-évolution ancestrale (Guyon et al., 1996). Les petites forêts privées en contexte agricole constituent 71 % des forêts de France et 82 % des forêts en région Midi-Pyrénées (IFN, 2008). Malgré leur intérêt socio-écologique, on peut considérer que les petits espaces boisés en contexte agricole sont encore mal connus (Deconchat et al., 2007).

Les petits bois des coteaux de Gascogne appartiennent à des massifs forestiers dont la fragmentation est ancienne. Ils sont depuis longtemps gérés et utilisés par l'homme. Ainsi, la continuité forestière et les pratiques de gestion peuvent être intégrées, du moins de façon indirecte, à l'étude de la distribution des communautés végétales. Situés dans une région vallonnée, les petits bois présentent une diversité de situations de lisière tant au niveau de la topographie que de l'orientation (Figure 10). Ils font l'objet de nombreux travaux locaux passés, présents et à venir. Du fait de leur disparité d'usage et d'origine, les petits bois fragmentés des coteaux de Gascogne constituent un cadre adapté à l'analyse des effets de lisière sur la biodiversité, à différentes échelles de temps et d'espace.

2. Choix de la strate basse de la végétation forestière

Comme nous l'avons vu précédemment, les effets de lisière ont des conséquences sur la répartition de la végétation et peuvent poser des enjeux pour la gestion et la conservation de la biodiversité. J'ai fait le choix de me concentrer sur la végétation forestière. L'analyse des effets de lisière sur les communautés végétales de la matrice agricole est exclue de ce travail. En effet, les milieux agricoles sont fortement soumis à des pressions d'origine anthropique (culture, pâture), inhibant les dynamiques naturelles de la flore qui les composent (Tschardt et al., 2005). L'intensité et la fréquence des perturbations sont susceptibles de masquer les effets de lisière sur les communautés végétales de ces milieux. En ce sens, ils sont considérés comme plus artificialisés que les lisières. Dans ce travail, j'admettrai que la structure et la composition des communautés végétales, du côté de la forêt, résultent des dynamiques naturelles de la flore et des conditions écologiques associées aux lisières en relation avec la distance. Pour autant, l'influence de la matrice agricole ne sera pas exclue et sera intégrée aux analyses sous la forme d'un attribut de lisière.

Les plantes vasculaires sont un taxon clé pour le fonctionnement de nombreux écosystèmes terrestres puisqu'elles sont à la base des réseaux trophiques (Whittaker et al., 2001; Gilliam, 2007). Elles intègrent de nombreuses informations concernant le milieu comme la disponibilité en eau, en lumière ou la fertilité du sol. Les exigences écologiques des plantes vasculaires sont assez largement étudiées, ce qui facilite l'interprétation des patrons de diversité de ce groupe. Elles sont, de fait, souvent utilisées comme indicateur écologique. En raison de leurs capacités de dispersion souvent limitées, de leur cycle de vie long, les plantes vasculaires sont particulièrement sensibles à la structure passée des paysages (Kolb & Diekmann, 2004; Lindborg & Eriksson, 2004) mais aussi aux modifications rapides et profondes engendrées par les activités humaines (de Blois et al., 2002b) et par les effets de lisière (Marchand & Houle, 2006).

La strate herbacée, par opposition à la strate arborée, est celle qui contribue le plus à la biodiversité forestière (Roberts, 2004). La présence/absence mais également l'abondance des espèces de cette strate répond sensiblement aux modifications des conditions du milieu. Elle est par conséquent la strate la plus à même de rendre compte de l'influence des lisières. A l'opposé, la présence des arbres dans les fragments forestiers résulte davantage des pratiques de gestion anciennes que des conditions écologiques associées aux lisières (McCollin et al., 2000). De plus, les lisières se définissant par une discontinuité dans l'architecture arborée, la strate arborescente a plutôt été considérée comme une variable explicative des patrons de végétation herbacée qu'elle influence par ailleurs (Barbier et al., 2008).

J'ai donc porté mon choix sur l'étude de la strate basse de la végétation forestière regroupant l'ensemble des espèces vasculaires herbacées mais également les arbustes et arbrisseaux.

3. Choix d'un dispositif en transects pour une étude à fine résolution

Pour mieux appréhender la distribution des espèces et donc la structure spatiale des communautés, il est nécessaire d'avoir un dispositif d'échantillonnage qui tienne compte de la distance à la bordure (Partie 1, II.). L'utilisation de transects est une méthode répandue pour l'inventaire de la végétation (e.g. Esseen & Renhorn, 1998; Harper et al., 2004), adaptée à la description de processus spatialisés en relation avec la distance. C'est une méthode moins coûteuse

en temps et qui fournit des résultats plus précis en termes de recouvrement d'espèces que des inventaires par placette (Bauer, 1943).

Pour quantifier avec précision la profondeur des effets de lisière et pour positionner la limite de la zone de lisière, j'ai fait le choix de travailler à faible résolution spatiale (= 2m). D'une part, cette échelle permet de détecter des variations fines dans les conditions du milieu et dans la composition des communautés. D'autre part, cette échelle est adaptée à l'étude de la strate basse de la végétation forestière. Des quadrats espacés, distribués exponentiellement, s'ils permettent d'échantillonner une plus grande étendue spatiale, ne permettent pas de localiser avec précision la limite de la zone de lisière. J'ai donc subdivisé mes transects en quadrats continus de manière à obtenir, sans alourdir le dispositif d'échantillonnage et en reliant les variables de réponse à la distance, des profils de réponse continus que l'on peut associer et comparer selon les attributs des lisières.

C. Positionnement dans le contexte de recherche de DYNAFOR

Depuis sa création en 2003, l'UMR⁴ DYNAFOR (« Dynamiques et écologie des paysages agriforestiers ») s'est engagée dans le développement d'un ensemble de recherches qui relève du champ de l'écologie du paysage « pour l'action ». Il s'agit de faire face aux enjeux actuels dans les espaces ruraux et forestiers, induits par les changements globaux, qui concernent conjointement le climat, l'occupation des terres, la biodiversité et les activités humaines. Cette UMR regroupe un ensemble de chercheurs issus de plusieurs disciplines : agronomie, écologie, économie et sciences forestières. L'axe d'accueil BIOFRAG s'intéresse plus particulièrement aux relations entre la structure et la dynamique des habitats semi-naturels et leur biodiversité. Ses recherches s'articulent autour de trois grands thèmes :

- Les facteurs structuraux de la biodiversité dans les habitats arborés,
- La dynamique des structures arborées et de la biodiversité,
- La modélisation intégrée des réponses de la biodiversité aux facteurs environnementaux.

La thèse présentée s'intègre en partie dans le premier thème en analysant les effets de la présence d'une discontinuité dans le paysage (les lisières) sur les communautés végétales forestières. Ce travail fait écho à la thèse de Maya Gonzalez (2006). Son analyse de la diversité spatiale des ligneux dans les petits bois fragmentés gérés par les agriculteurs révèle que deux grands facteurs d'origine anthropique la régissent : d'une part, l'importance relative des lisières et d'autre part, la fréquence de rajeunissement des bois, qui contribue à pérenniser l'effet de lisière à un niveau élevé (Gonzalez et al., 2010). Parallèlement, des travaux sont conduits pour évaluer l'influence des lisières dans la répartition des communautés de carabes (thèse d'Anthony Roume, 2007-2011) et dans une plus large mesure, l'influence du paysage sur les populations d'auxiliaires de cultures. Enfin, une étude visant à établir l'effet de l'histoire et de l'ancienneté des fragments boisés sur leur richesse et leur composition floristique a également été menée (Andrieu et al., 2008). Ces travaux complémentaires contribuent à l'étude des facteurs structuraux de la biodiversité dans les petits bois ruraux des coteaux de Gascogne.

⁴ Unité Mixte de Recherche

D. Organisation du manuscrit

La structuration des différentes parties, leurs objectifs et contenus sont donnés ci-dessous et résumés par la Figure 14. Certains résultats font l'objet d'une publication dans des revues nationales ou internationales, d'autres sont écrits de manière à faire l'objet d'articles ultérieurement (en préparation). Le manuscrit a été rédigé de manière à former un ensemble homogène et cohérent, aussi les figures des articles ont-elles été renumérotées de façon linéaire.

Partie 1. L'écologie végétale appliquée aux lisières: les concepts à l'épreuve des observations		
I. Transformations du paysage et biodiversité	II. Les lisières: cadre conceptuel	III. Positionnement et problématique
Partie 2. Matériel et Méthodes		
I. Site d'étude	II. Méthodes d'échantillonnage	III. Analyses statistiques des données
<p>Partie 3. Un patron général d'effet de lisière remis en cause dans les coteaux de Gascogne</p> <p>I. Les méthodes d'analyses des effets de lisière</p> <p>II. La réponse de la végétation à l'effet de lisière</p> <p>III. Caractérisation de la variabilité des effets de lisière</p>	<p>Partie 4. La variabilité de réponse des communautés végétales à l'effet de lisière et ses déterminants</p> <p>I. STATIS : une méthode pour identifier des patrons de réponse communs</p> <p>II. La réponse des espèces: approche par les traits</p> <p>III. Importance et hiérarchie des facteurs environnementaux</p>	<p>Partie 5. La variabilité temporelle des effets de lisière: approche par le microclimat</p> <p>I. Métrologie</p> <p>II. Suivi annuel</p>
<p>Partie 6. La variabilité spatiale des lisières: quantification et caractérisation dans un paysage</p> <p>I. Cartolis, un outil cartographique...</p> <p>II. ... à l'interface entre écologie et géomatique</p>		
Discussion générale		
I. Bilan des résultats	II. Retour sur la méthodologie	III. Perspectives

Figure 14 : Structure du manuscrit de thèse.

La partie 2 de ce travail décrit le site d'étude, détaille la stratégie d'échantillonnage commune à l'ensemble des parties et présente les principales méthodes d'analyse de données mises en œuvre. Les méthodes propres à chaque partie sont détaillées dans les sections des chapitres respectifs.

La partie 3 évalue l'hétérogénéité de réponse des communautés végétales forestières à l'influence des lisières. D'abord, une vue d'ensemble des méthodes d'analyse de l'effet de lisière est présentée. Ensuite, j'ai cherché à comprendre comment la composition des communautés végétales variait entre lisières en testant l'influence des attributs de lisière (orientation, topographie, nature du milieu adjacent) sur celle-ci. Face à la variabilité observée, j'ai caractérisé les patrons de réponse de la végétation et des variables environnementales par des modèles statistiques. L'ensemble des résultats obtenus permettra de discuter de la généralité du patron théorique de réponse à l'effet de lisière.

La partie 4 affine les résultats précédents par diverses approches complémentaires. Elle met notamment en relation les traits écologiques et biologiques des espèces avec l'environnement des lisières et appréhende ainsi, de façon indirecte, les processus à l'origine des assemblages d'espèces. Enfin, elle vise à hiérarchiser l'influence des variables à différentes échelles spatio-temporelles.

La partie 5 se penche sur l'hétérogénéité interne des espaces boisés en lien avec l'effet de lisière. Le suivi intra-annuel des conditions environnementales permet d'évaluer la variabilité temporelle au sein et entre lisières.

La partie 6 présente une approche méthodologique basée sur des outils cartographiques pour quantifier et caractériser la diversité des lisières dans un paysage de large étendue. Cette approche illustre la variabilité spatiale des lisières et met en avant l'identification des lisières sur la base de segments morphologiques.

Enfin, l'ensemble des résultats obtenus sera discuté ainsi que les apports et limites de ce travail. Les perspectives de poursuite seront présentées.

A noter que chaque partie peut être lue indépendamment. Les chapitres qui les composent sont tous structurés de la même façon avec une introduction, une méthodologie, des résultats et une discussion qui leur sont propres.

Partie 2. Matériel et méthodes

I. Site d'étude

A. Un site d'étude à long terme

Depuis près de 25 ans, les chercheurs membres de DYNAFOR consacrent leurs travaux à l'étude des facteurs de la biodiversité dans les vallées et coteaux de Gascogne, sur le canton d'Aurignac (N 43°13' E 0°52') (Figure 15). L'intérêt des études à long terme sur des sites particuliers constitue la motivation principale du réseau américain de site d'études écologiques à long terme (LTER) existant depuis plus de 30 ans. En 2007, l'Europe s'est dotée d'un dispositif similaire en créant le réseau LTER-Europe⁵. Le site d'étude des vallées et coteaux de Gascogne de DYNAFOR est l'un des trois sites français contribuant à ce réseau européen (Deconchat, 2008). Les travaux à long terme engagés sur le site d'étude permettent de bénéficier des données écologiques, sociologiques, historiques et géographiques, recueillies depuis plus de 25 ans. Un effort particulier est entrepris dans l'Unité pour améliorer la disponibilité de ces données tout en intensifiant et standardisant l'acquisition de nouvelles données.

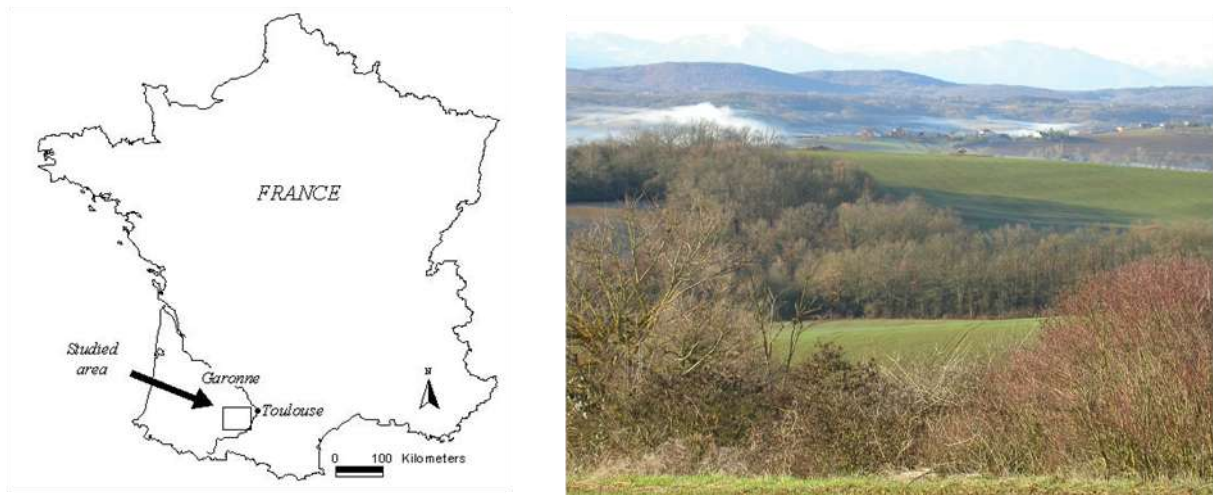


Figure 15 : Carte de localisation et photographie du site d'étude LTER Vallées et coteaux de Gascogne.

B. Caractéristiques du site d'étude

Le climat de la zone d'étude est tempéré avec des influences océaniques et méditerranéennes. Les étés sont plutôt chauds et secs et les hivers sont doux et humides avec une température annuelle moyenne de 11°C et une précipitation annuelle de 750 mm. Les coteaux sont modelés dans de la molasse, formation détritique argilo-calcaire. Les forêts sont fragmentées avec des bois de superficie le plus souvent inférieure à 20 ha et recouvrent environ 15 % de la surface de la zone d'étude. Les principales essences sont le chêne (*Quercus robur* et *Q. pubescens*), le charme (*Carpinus betulus*), le merisier (*Prunus avium*) et l'alisier (*Sorbus torminalis*). Le système de gestion est le taillis, avec des arbres de réserve destinés au bois d'œuvre (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). Les bois appartiennent et sont gérés par des propriétaires privés.

⁵ <http://www.lter-europe.net>

C. Des bois bien documentés

Nous avons fait le choix de travailler sur deux bois particuliers, « le bois Fantôme » et « le bois de La Broquière ». Le bois Fantôme, d'une surface de 101 ha, est actuellement composé de 31 fragments forestiers issus du morcellement d'un même massif. Le bois de La Broquière est constitué d'un seul fragment d'une surface de 11 ha. Ces bois présentent l'avantage d'être bien documentés, en termes de données écologiques, historiques et de pratiques de gestions (Du Bus de Warnaffe et al., 2006; Andrieu et al., 2008; Andrieu et al., 2010). Ainsi, les couverts forestiers de ces bois ont été cartographiés pour différentes dates à l'aide notamment de deux cartes anciennes : la carte de Cassini datant de 1771 et le cadastre napoléonien datant de 1825 (Figure 16). Nous disposons également des photographies aériennes de 1942 à 2006 permettant de retracer l'historique des coupes forestières de ces bois (Figure 17).

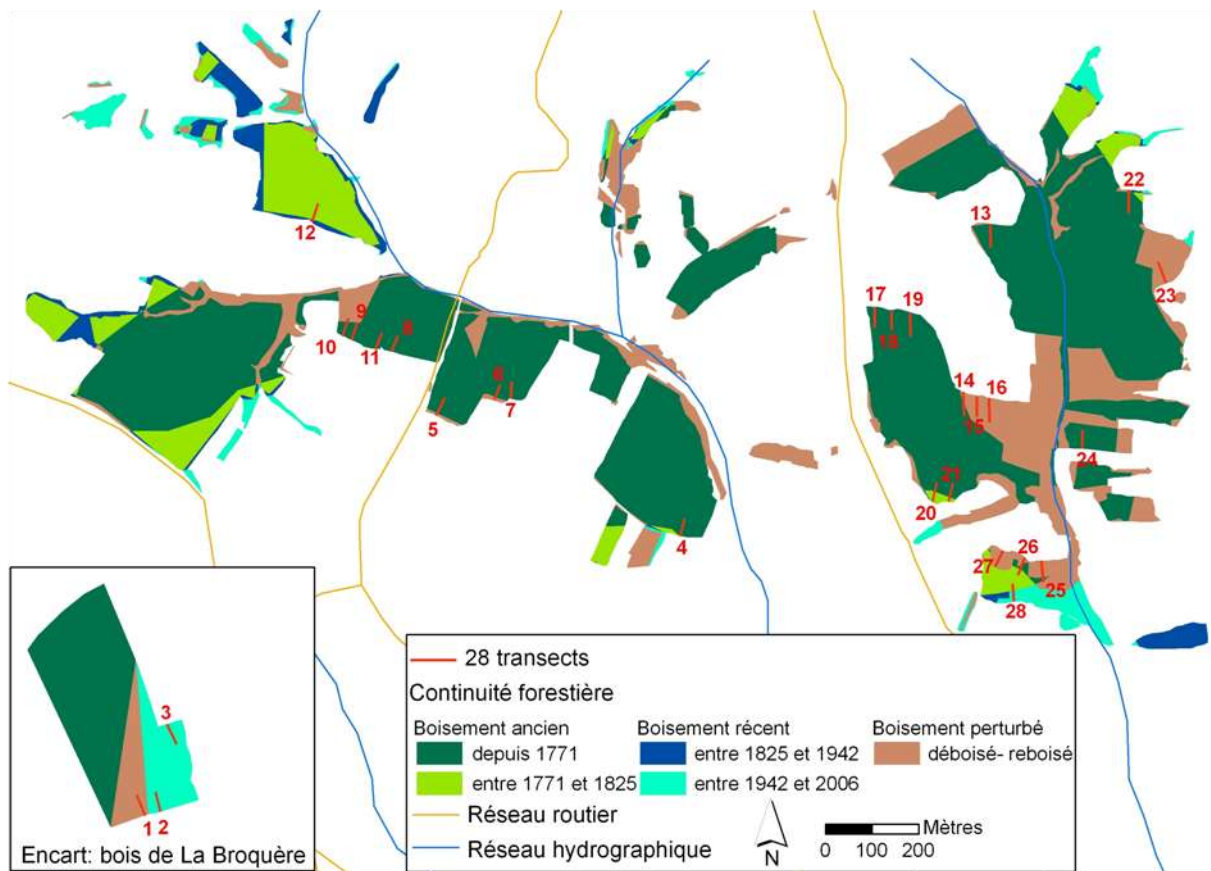


Figure 16 : Reconstitution de la continuité forestière des bois Fantôme et de La Broquière à partir des cartes historiques de Cassini (1771), du cadastre napoléonien (1825) et d'une série de photographies aériennes (1942-2006). Les fragments forestiers *anciens* sont ceux dont le boisement est antérieur à 1825. Les fragments forestiers *récents* sont ceux dont le boisement est ultérieur à 1825. Les fragments forestiers qui ont fait l'objet de boisement et reboisement successifs depuis 1771 sont qualifiés de *perturbé*.

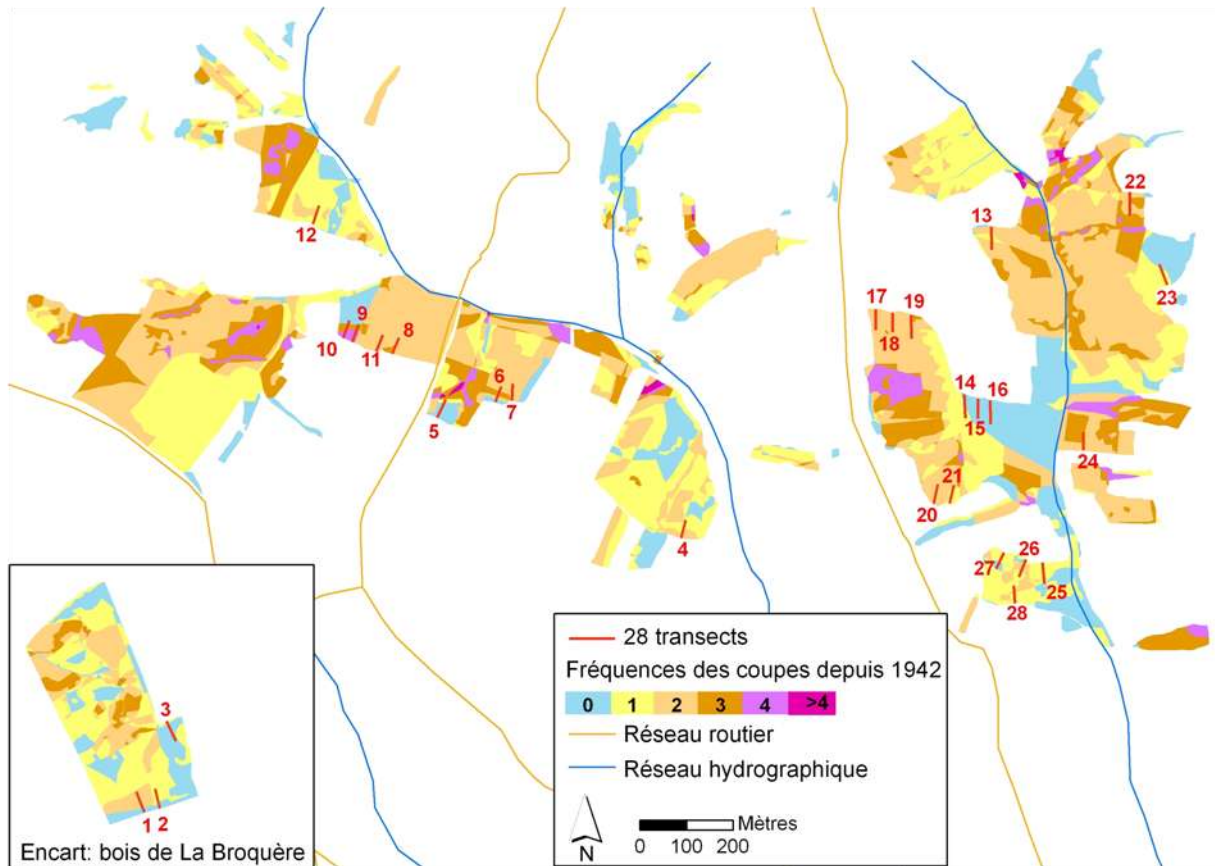


Figure 17 : Carte des fréquences de coupes forestières, de 1942 à 2006, sur les bois Fantôme et de La Broquière.

D. Des lisières contrastées

Le choix des lisières s'est fait selon un échantillonnage stratifié. Les principaux attributs de lisière ayant potentiellement un effet sur la végétation ont été listés. Trois critères d'échantillonnage ont été retenus: l'orientation, la topographie et la nature du milieu adjacent aux lisières de forêt. Pour chacun de ces attributs, nous avons considéré deux classes contrastées :

- pour l'orientation : nord *versus* sud ;
- pour la topographie : orientée vers le haut de la pente *versus* dans le sens de la pente (Figure 18) ;
- pour la nature du milieu adjacent : culture *versus* prairie.

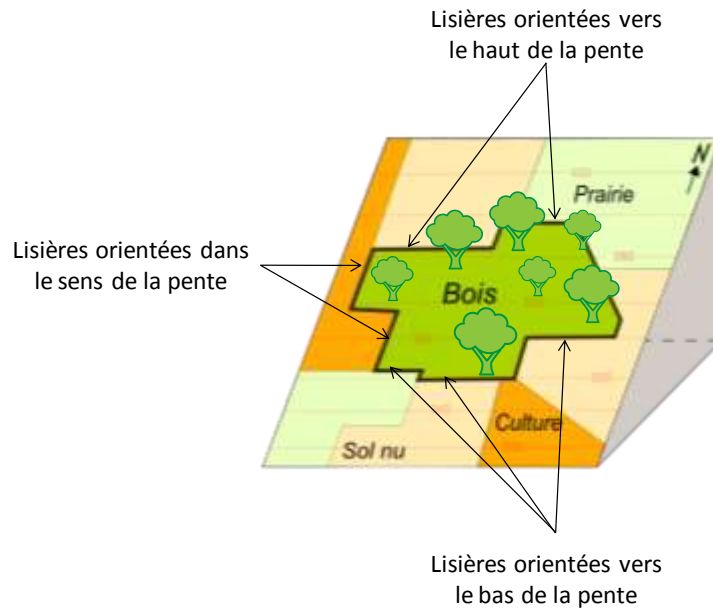


Figure 18 : Schéma illustrant la topographie des lisières.

Les lisières considérées sont en contact direct avec le milieu adjacent (Figure 19). Ainsi, les lisières de bord de route, de chemin ou de cours d'eau, représentant des cas particuliers, ont été exclues de l'échantillonnage. De la même façon, nous avons exclu toutes les lisières orientées vers le bas de pente, en contact direct le plus souvent avec un cours d'eau.



Figure 19 : Photographies de deux lisières étudiées, en contact direct avec la matrice adjacente de nature agricole (culture à gauche ; prairie à droite).

Nous obtenons ainsi huit modalités ou type de lisières par combinaison des classes d'attributs. La modalité Culture-Nord-Haut de pente non représentée dans le paysage choisi a été éliminée de l'échantillonnage.

Par ailleurs, nous avons autant que possible cherché à limiter l'effet de facteurs pouvant interférer avec l'effet de lisière. Les lisières appartiennent à des peuplements matures, dont la composition, la structure (hauteur de canopée proche de 21 ± 3 m en moyenne) et l'âge de la strate arborée sont visuellement homogènes. Nous avons choisi un type de bois largement répandu dans la région étudiée, c'est-à-dire dominé principalement par le chêne (*Quercus robur*) et le charme (*Carpinus*

betulus). Le système de gestion traditionnel est le taillis sous futaie avec des arbres de réserve destinés au bois d'œuvre. Ces forêts dites « paysannes » présentent souvent une hétérogénéité intra-bois du fait de la non-simultanéité des coupes, dans l'espace et le temps (Deconchat, 2008). Enfin, l'effet de surface est limité par la sélection de bois de petite taille (surface de 4 à 35 ha).

II. Méthodes d'échantillonnage

A. Inventaire de la composition des communautés végétales forestières (variable de réponse)

Les lisières ont été échantillonnées au moyen de transects. Quatre transects-réplicats par type de lisière soit un total de 28 transects ont été mis en place (Figure 20 ; Tableau 3).

Tableau 3 : Répartition des différents transects selon leur numéro en fonction des attributs des lisières.

Culture				Prairie			
Nord		Sud		Nord		Sud	
Haut	Sens	Haut	Sens	Haut	Sens	Haut	Sens
-	22	5	1	13	3	8	4
-	25	6	2	14	17	9	12
-	26	7	20	15	18	10	24
-	27	23	21	16	19	11	28

Les transects étaient disposés perpendiculairement à la bordure ($\pm 22,5^\circ$ par rapport à l'orientation cardinale principale) (Fraver, 1994), et s'étendaient jusqu'à 40 m vers l'intérieur du bois. Le point zéro a été placé à la base des souches des premiers arbres d'un diamètre supérieur à 10 cm à 1 m 30 de hauteur (dbh = 1,30 m) (Fraver, 1994; Jose et al., 1996). Il n'est pas exclu que la zone dite d'intérieur, à plus de 40 m du bord soit aussi influencée par l'effet de lisière mais on fait l'hypothèse que son intensité est moindre, celle-ci diminuant généralement dans les premiers mètres (Honnay et al., 2002; Piessens et al., 2006; Pohl et al., 2007). Par ailleurs, cette distance de 40 m atteint, dans certains cas, le centre du bois. Aussi, échantillonner une longueur supérieure de transect n'a pas été jugé pertinent. Les transects sont séparés de 40 m au moins les uns des autres et à 40 m de toute autre bordure (lisière, trouée) pour minimiser les effets de lisière multiples (Harper et al., 2007). Le schéma de placement des transects a été défini avant d'aller sur le terrain pour éviter au maximum l'influence de l'observateur. En cas de situation particulière (fossé, talus, chemin d'exploitation), le transect était décalé pour éviter des variations importantes de composition floristique en relation avec ces conditions locales, non représentatives du bois. Les transects ont été matérialisés de façon semi-permanente de manière à les localiser plus facilement et à revenir dessus si nécessaire.

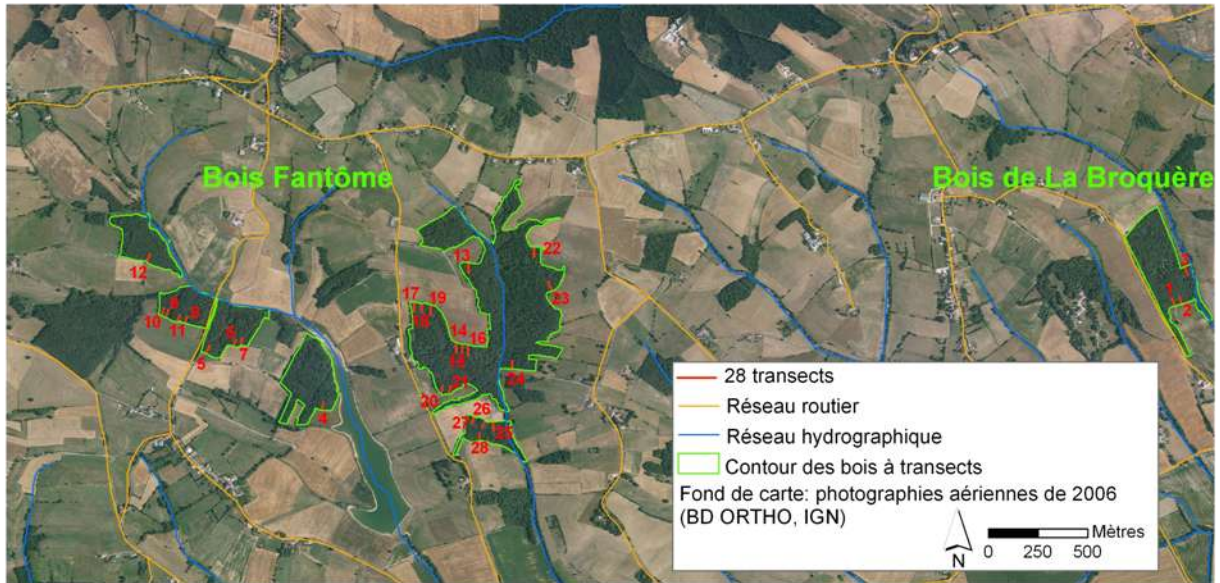


Figure 20 : Carte de localisation des 28 transects échantillonnés, répartis entre le Bois Fantôme et le Bois de La Broquère. Se reporter à l'Annexe 1 pour les caractéristiques des transects.

Les transects sont subdivisés en 20 quadrats de 2 m × 2 m (Figure 21). Pour chaque quadrat, une liste des espèces vasculaires présentes a été établie et leur pourcentage de recouvrement a été estimé à l'aide de la grille de Prodon (Prodon & Lebreton, 1981). Les espèces dont les individus sur le transect mesuraient plus de 2 m, d'un diamètre supérieur à 1 cm à 1,30 m n'ont pas été recensées par ce dispositif. Ces individus appartiennent pour la plupart à des espèces arborées. Leur présence sur le transect résulte davantage des pratiques de sylviculture anciennes que des conditions écologiques associées aux lisières (McCollin et al., 2000). Le recensement s'est déroulé de mai à juin 2008 et a été reconduit en mars 2009 pour compléter l'échantillonnage avec les espèces vernaies. L'ensemble des espèces a été identifié principalement à l'aide de la Flore Forestière Française (Rameau et al., 1981). La nomenclature des espèces suit celle de Flora Europaea (Tutin et al., 1993).

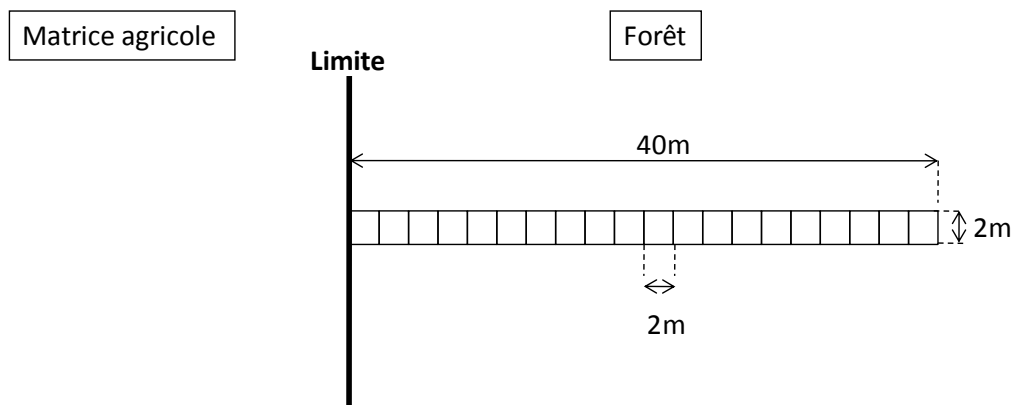


Figure 21 : Schéma de la stratégie d'échantillonnage au moyen de transects subdivisés en 20 quadrats contigus de 2 m × 2 m.

B. Inventaire de la composition de la strate arbustive (>2 m) et arborée (variable explicative)

La structure de la lisière, aussi bien en termes d'ouverture de la canopée que composition en espèces ligneuses est susceptible d'influencer la végétation « basse » (Barbier et al., 2008; Hamberg et al., 2009). En recensant les diverses espèces de ligneux, on souhaite caractériser l'ambiance forestière dominante et éventuellement expliquer la répartition des espèces végétales forestières observée.

Des quadrats « élargis » ont donc été matérialisés suivant le principe de Hamberg et al. (2009) et toutes les espèces dont les individus sur le transect mesuraient plus de 2 m de haut et d'un diamètre supérieur à 1 cm à 1,30 m ont été recensées (Figure 22).

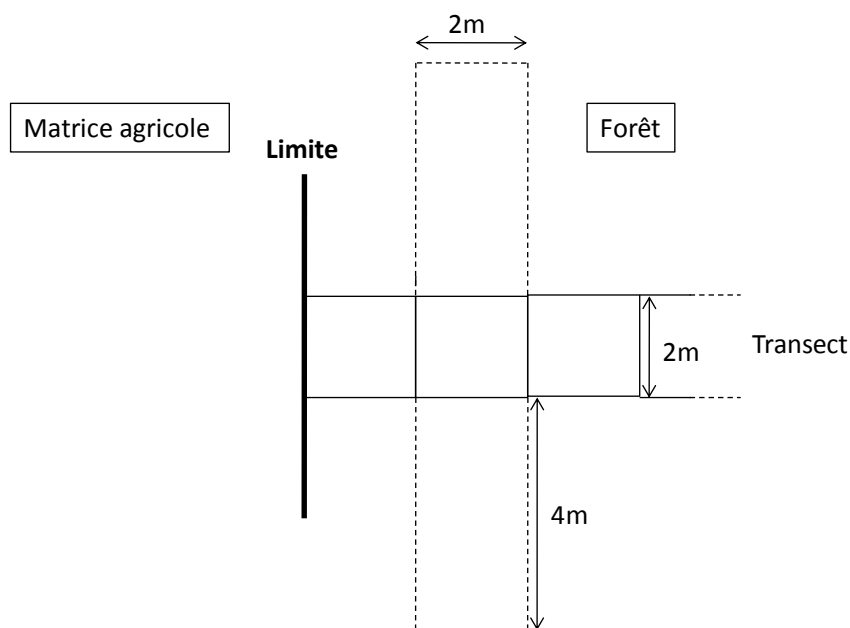


Figure 22 : Schéma d'un quadrat élargi pour le recensement des espèces dont les individus mesuraient plus de 2 m et d'un diamètre supérieur à 1 cm à 1,30 m de hauteur.

C. Inventaire des variables environnementales (variables explicatives)

Les variables se répartissent en deux catégories : des attributs de l'environnement du sol (température, humidité, pénétrabilité, pH) pour lesquels les mesures ont été répétées cinq fois par quadrat et une estimation de la quantité de lumière atteignant le sol par le pourcentage d'ouverture de la canopée. Toutes les variables environnementales ont été mesurées en juin, à l'exception du pourcentage d'ouverture de canopée mesuré fin juillet, quand la végétation était bien développée.

La température du sol a été mesurée à 10 cm sous la surface du sol à l'aide d'une sonde de température portable (Hanna HI935005N). Simultanément, l'humidité relative a été mesurée sur les cinq premiers centimètres du sol forestier dépourvu de litière (Thetaprobe hygrometer, DeltaT-Device Ltd). La pénétrabilité du sol dépend de sa compaction, mais aussi de la présence de roches et

de racines, de la composition du sol et de sa teneur en eau. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un pénétromètre à cône dans un laps de temps assez court pour que les conditions météorologiques soient identiques et nos mesures comparables entre transects (Deconchat, 1999). Des échantillons de sol, prélevés à 10 cm de profondeur ont été collectés dans des sacs hermétiques et ramenés au laboratoire. Le pH du sol a été déterminé par mise en solution du sol dans de l'eau distillée en proportion 1 : 1. Le pourcentage d'ouverture de canopée a été estimé à l'aide de photographies hémisphériques de la canopée forestière au moyen d'un appareil photo Nikon (Coolpix 4500 digital) muni d'une lentille fish-eye (Niko, FC-E8) sur un trépied à 1m du sol. Le pourcentage d'ouverture de canopée a été calculé sur les photographies grâce au logiciel Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al., 1999).

III. Analyses statistiques des données

A. Structure des données

Les données à analyser peuvent se présenter sous la forme de quatre tableaux (Figure 23). Les trois tableaux S, E et M ont les mêmes lignes qui correspondent aux relevés. Le premier tableau (E) correspond aux paramètres d'échantillonnage. Il s'agit des variables de stratification (transect, attributs des lisières) dont la combinaison a défini les types de lisières. Le second tableau (E) correspond aux espèces recensées. Le nombre de colonnes de ce tableau est indépendant (jusqu'à une certaine mesure) du choix de l'observateur. Le troisième tableau (M) correspond à des variables de milieu choisies par l'observateur pour décrire l'environnement local mais dont il ne contrôle pas les valeurs, contrairement au tableau S. Le dernier tableau (T) est relié au tableau (E) par ses colonnes. Il comporte les traits de vie des espèces.

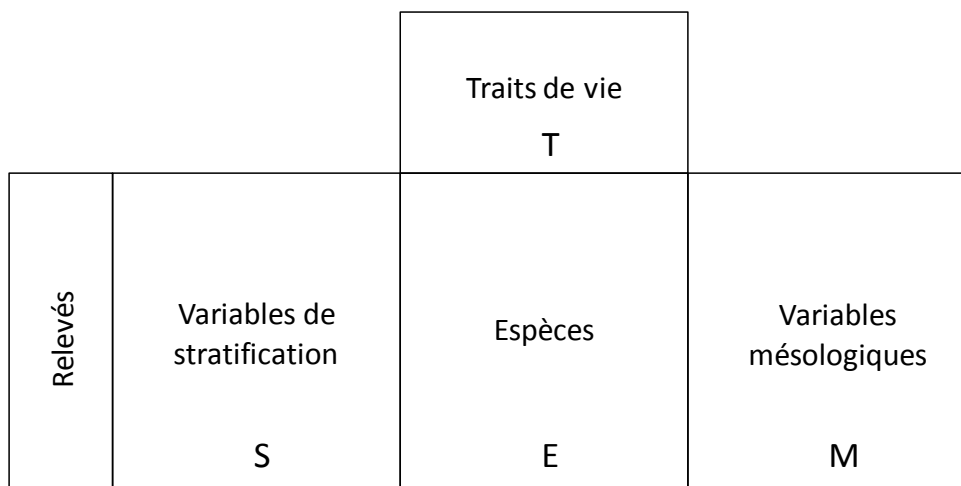


Figure 23 : Structure générale des données de communautés. Adapté de Deconchat (1999) et McCune et Grace (2002).

L'objectif général des analyses est d'établir le lien entre la biodiversité et les caractéristiques des relevés, c'est-à-dire des relations du type :

$$g(E)=f(M,S) \quad \text{où } f \text{ et } g \text{ sont des fonctions,} \quad (1)$$

Les méthodes et outils d'analyse sont nombreux, parfois complémentaires, parfois redondants et dépendent en grande partie de la question posée. Plusieurs points de vue et entrées sont possibles

pour extraire les informations contenues dans ces données. Une démarche d'analyse est par conséquent nécessaire. Dans cette étude, j'ai privilégié les analyses multivariées.

B. Analyses uni- et bivariées

Les analyses uni- et bivariées (Scherrer, 1984) sont utilisées pour mettre en évidence des relations entre variables explicatives et variables à expliquer. Elles visent à décrire les caractéristiques de distribution d'une variable grâce à ses paramètres de position (moyenne, médiane) et de dispersion (écart-type, quartiles, valeur minimale et maximale, etc).

Dans la majorité des cas, les analyses non paramétriques ont été préférées aux analyses basées sur la loi Normale. La plupart des variables n'avaient pas de distribution normale (testée à l'aide d'un test de Shapiro-Wilk) même après une éventuelle transformation des données (transformation arcsin, log par exemple). Pour comparer une variable quantitative entre deux modalités, le test de Mann-Whitney a été utilisé. Le test de Kruskal-Wallis permet de comparer une variable quantitative entre plusieurs modalités. Le test du Chi² a été utilisé pour comparer les fréquences d'occurrence entre variables qualitatives. Les relations entre les variables quantitatives sont testées par leur corrélation (test de rang de Spearman) ou par un modèle de régression linéaire.

Pour chacun des tests utilisés, la probabilité de l'hypothèse nulle évalue un degré de signification des relations testées. Le seuil α de risque autorisé est fixé à une valeur conventionnelle de 5 %, 1 % et 0.1 %. Cette probabilité est soit portée telle quelle dans les résultats, soit codée ($p < 0.05 = *$; $p < 0.01 = **$; $p < 0.001 = ***$).

C. Analyses multivariées

Les analyses multivariées offrent la possibilité d'analyser des phénomènes complexes caractérisés par l'interaction de multiples variables (McCune et al., 2002). Il s'agit d'analyser dans sa globalité un tableau de données décrivant des objets/individus (en lignes) par des variables/descripteurs (en colonnes), afin de faire apparaître sa structure (ressemblance ou dissemblance entre objets, liaison entre variables). Les analyses permettent de dégager des axes dits factoriels qui maximisent la distance entre les individus ou les variables. Chaque axe se caractérise par une valeur propre indiquant la part d'inertie totale expliquée par cet axe. Les coordonnées des relevés sur les axes factoriels sont appelés scores.

Les analyses à un tableau permettent d'analyser la diversité taxonomique. On utilisera notamment l'analyse en composantes principales (ACP), l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et l'analyse en coordonnées principales (PCoA).

Les analyses à deux tableaux permettent d'analyser la diversité écologique en reliant les espèces à des facteurs écologiques comme les analyses canoniques de correspondance (CCA). Les analyses inter- et intra-classes (Dufour, 2009) ont pour objectif de rendre compte des relations existant entre un tableau floristique dans notre cas et un tableau à une seule colonne (variable qualitative en classes). Les analyses de co-inertie recherchent une structure commune entre deux ensembles de données (taxon et milieu). Elles maximisent une covariance plutôt qu'une corrélation entre deux tableaux. Dans ce cas, il n'y a pas de variables prédictives et de variables à prédire. Il est possible de partitionner la variance expliquée par plusieurs variables environnementales en recherchant la part

de variance expliquée par chacune des variables indépendamment l'une de l'autre et la part de variance co-expliquée (Borcard et al., 1992). Si la variable à expliquer est une matrice de données floristiques (e.g. la composition floristique), l'analyse utilisée est l'analyse canonique de correspondance partielle (pCCA) ; si la variable à expliquer est unique et sous la forme d'un vecteur colonne (e.g. la richesse spécifique), l'analyse utilisée est une régression linéaire partielle.

Les analyses à trois tableaux, en plus de décrire les relations existant entre les espèces et leur environnement, permettent d'analyser la diversité fonctionnelle en associant aux espèces un tableau de traits d'histoire de vie. L'analyse RLQ (Dolédec et al., 1996) met en relation un tableau de traits biologiques dit Q (traits biologiques × espèces) avec un tableau de variables environnementales dit R (sites × variables environnementales) via le lien que constitue le tableau d'espèces L (site × espèces)(Figure 24).

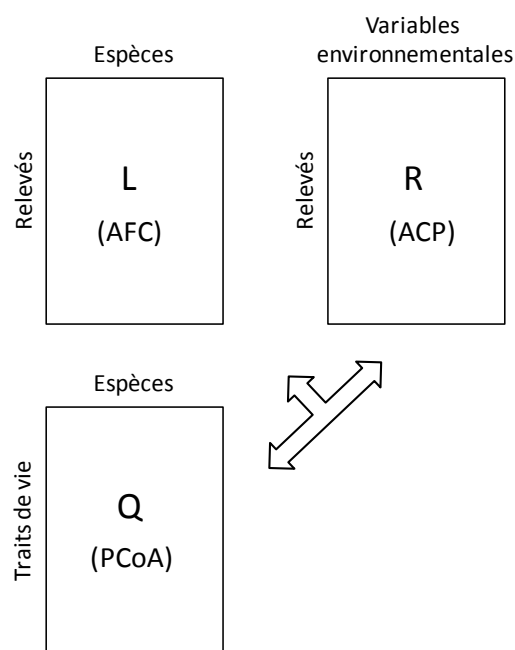


Figure 24 : Schéma d'une analyse RLQ. Adapté de Dolédec et al. (1996).

Il existe une autre famille d'analyses dites à k-tableaux. Ces méthodes visent à rendre compte de façon simplifiée et optimisée de l'information contenue dans un ensemble de tableaux multivariés appariés par une de leur dimension, sous la forme d'un tableau moyen dit de compromis (Lavit et al., 1994; Abdi & Valentin, 2007). Nous utiliserons principalement la méthode STATIS (pour "Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique"), introduite par L'Hermier des Plantes (1976) et développée ensuite par Lavit et al. (1994). Cette méthode est employée pour évaluer la structure temporelle commune de tableaux de variables mesurées à différentes dates (Lekve et al., 2002). Elle est aussi utilisée pour comparer des tableaux de nature diverse portant sur les mêmes unités d'échantillonnage (Simier et al., 1999; Thioulouse et al., 2004) ou pour comparer des regroupements d'unités d'échantillonnage élémentaires dans un dispositif hiérarchique (Gaertner et al., 1998).

D. Synthèse des analyses principales

La Figure 25 indique les principales relations entre tableaux étudiées dans chacune des parties de ce travail de thèse. A noter qu'une dimension temporelle a été ajoutée aux variables de milieu. Les relations entre la composition des communautés d'une part, des variables mésologiques d'autre part avec la distance à la bordure permettent d'établir des patrons de réponse à l'effet de lisière (Partie 3, I.). Pour affiner ces relations, le tableau d'espèces est mis en relation avec des variables complémentaires : les traits d'histoire de vie au moyen d'une analyse RLQ (Partie 4, II.) ou encore avec les variables de stratification lors d'une analyse de partition de variance (Partie 4, III.). La variabilité temporelle des effets de lisière est abordée par un suivi des variables mésologiques dans le temps (Partie 5). Les outils statistiques utilisés sont détaillés dans le texte. L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé au moyen du logiciel R (R Development Core Team, 2008).

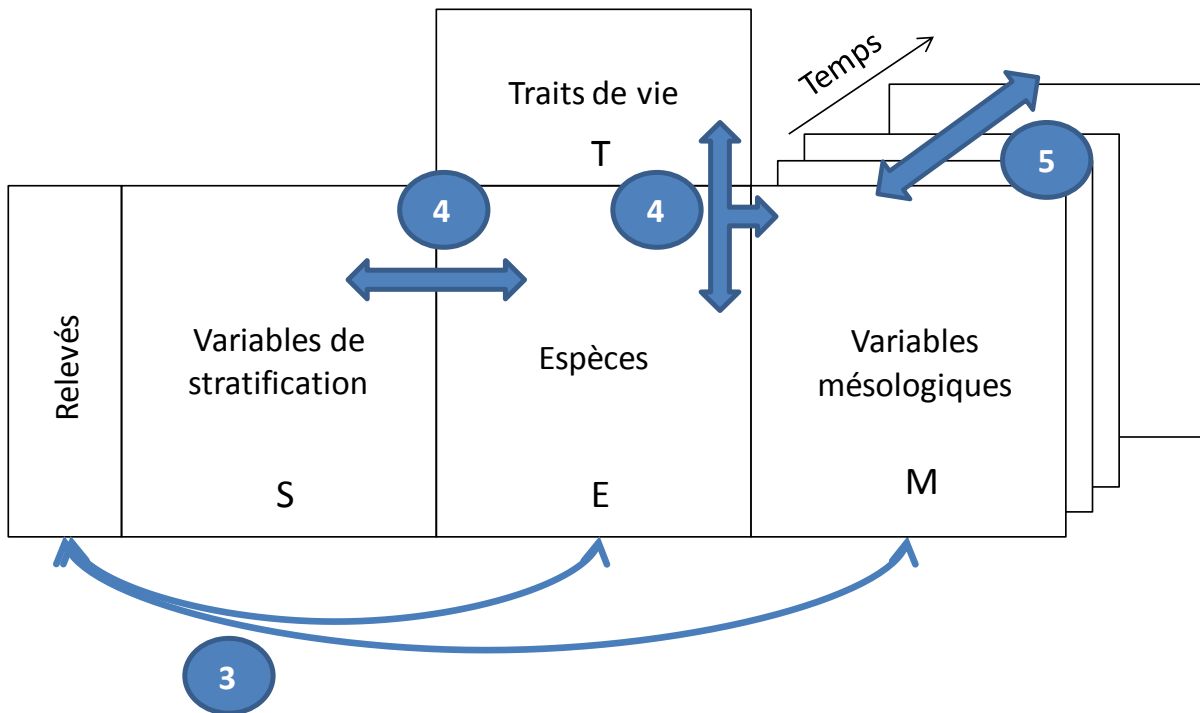


Figure 25 : Synthèse des principales relations étudiées dans chaque partie (dont le numéro est indiqué dans les bulles).

Partie 3. Un patron théorique de distribution de la végétation remis en cause dans les lisières des coteaux de Gascogne

Les effets de lisière s'expriment le long d'un gradient de la bordure vers l'intérieur du bois (Murcia, 1995). Ce gradient influence les communautés végétales forestières, en termes de structure, de composition et de dynamique (Fraver, 1994; Ries et al., 2004; Harper et al., 2005). Dans la littérature, certains auteurs (i.e. Ewers & Didham, 2006b) considèrent les effets de lisière comme un gradient continu, modélisable par une courbe sigmoïde. A l'opposé, le « profil hypothétique de réponse » (Murcia, 1995) identifie deux zones discrètes dans le bois : une zone de lisière où les variables montrent une variation en relation avec la distance à la bordure et une zone d'intérieur hors de cette influence, où les conditions écologiques sont proches de celles de l'intérieur du bois. Selon le modèle théorique choisi, les méthodes de détermination de la profondeur d'influence des lisières diffèrent.

Etant donné le nombre de facteurs qui modulent les lisières et *a fortiori* les effets de lisière, il est encore difficile de dresser des patrons généraux de répartition de la végétation en réponse à la présence d'une lisière particulière. Murcia (1995) propose plusieurs raisons à cette difficulté de généralisation comme un échantillonnage non homogène entre études, la sur-simplification de la perception des lisières et de leurs effets et le manque de cohérence dans la méthodologie. Beaucoup d'études ne fournissent pas une description adéquate des lisières étudiées (structure, âge, historique de gestion) ni ne positionnent avec soin cette lisière (point zéro). Ainsi, le manque de réplicats, la pseudo-réplication, des échelles d'échantillonnage parfois inappropriées, le manque d'attention porté à des facteurs confondants comme l'orientation des lisières, la topographie, les facteurs édaphiques, le type de matrice et les pratiques de gestion de la forêt et de la matrice sont autant de causes possibles d'hétérogénéité des résultats. Murcia (1995) insiste également sur l'échelle spatiale et temporelle de mesure. Ainsi, l'échelle utilisée pour mesurer l'effet de lisière sur une espèce peut s'avérer inadéquate pour une autre. Il est donc nécessaire de bien décrire les lisières et le grain d'étude pour comparer les études empiriques aux prédictions des théories et les études empiriques entre elles (Strayer et al., 2003).

Dans ce contexte, j'ai fait le choix de caractériser les effets de lisière sur la composition des communautés végétales d'une part, en quantifiant la profondeur d'influence des effets de lisière sur la végétation et d'autre part, en comparant ces profondeurs en fonction des attributs des lisières (orientation, topographie et nature du milieu adjacent).

Mes objectifs spécifiques étaient de :

- Recenser les différentes méthodes pour caractériser les patrons de réponse des variables biotiques et abiotiques à l'effet de lisière ;
- Quantifier la profondeur de l'effet de lisière (DEI) sur la composition des communautés végétales dans des lisières contrastées;
- Evaluer l'effet des différents attributs des lisières (orientation, topographie, nature du milieu adjacent) sur ces DEI.

Le premier chapitre rassemble et propose une classification des méthodes de quantification de la profondeur d'influence des effets de lisière. A partir de cette analyse bibliographique, j'ai identifié deux courants : les méthodes basées sur l'hypothèse d'un gradient discontinu et celles basées sur l'hypothèse d'un gradient continu. En m'appuyant sur l'hypothèse d'un patron structuré en deux zones discrètes, j'ai abordé les effets de lisière sur la répartition de la végétation avec une méthode du premier groupe. La méthode de régression linéaire à deux phases qui s'appuie sur le profil

hypothétique de Murcia (1995) m'est apparue comme une méthode simple et appropriée pour la détermination des DEI. Pour mesurer ce paramètre, les espèces de la strate basse de la végétation forestière ont été échantillonnées sur des relevés de 4 m² dans un dispositif composé de 28 transects. Les résultats de cette étude, formalisés par le deuxième chapitre, ont conduit à reconsidérer l'hypothèse de départ : les patrons de répartition de la végétation sont plus variables qu'attendu d'après le patron théorique de réponse à l'effet de lisière proposé par Murcia (1995). Dès lors, j'ai fait le choix de caractériser les effets de lisière non pas par leur profondeur d'influence mais par leur profil en fonction de la distance à la bordure. Par conséquent, le troisième chapitre complète le précédent en associant chaque profil à un modèle statistique. Il apporte néanmoins des éléments nouveaux. Non seulement, il se place dans le cadre des effets de lisière 'continus' mais il s'intéresse aussi aux effets de lisière sur les variables environnementales et teste l'influence des attributs des lisières sur la proportion des différents modèles.

Les trois chapitres de cette partie, issus d'une réflexion chronologique, ne sont pas indépendants. Pour plus de cohérence, ils sont rassemblés et présentés dans l'ordre du raisonnement suivi.

<p>L'objectif de cette partie est de caractériser les patrons de distribution des communautés végétales en lisière de forêt et d'évaluer l'effet des attributs de lisière sur ces patrons.</p>
--

I. Analyse comparative des méthodes statistiques pour la caractérisation des patrons de réponse à l'effet de lisière

Ce chapitre correspond à un article en préparation.

Alignier Audrey^{1*} & Deconchat Marc¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author: Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

A. Introduction

Les lisières, écotones ou limites écologiques sont des éléments ubiquistes des paysages fragmentés, existant entre différents habitats et à diverses échelles spatiales (Cadenasso et al., 2003a; Cadenasso et al., 2003b). Elles influencent la dynamique des espèces et des communautés (Yahner, 1988; Ries et al., 2004) en modifiant de nombreux processus biotiques et abiotiques (Chen et al., 1995; Murcia, 1995). Leopold (1933) fut le premier à introduire le terme d'effet de lisière pour décrire les relations entre la biodiversité et l'habitat de lisière. Depuis, une abondante littérature théorique et empirique a été développée pour décrire ce phénomène (voir le numéro spécial de Bioscience 2003).

Caractériser les effets de lisière est nécessaire pour évaluer l'aire disponible pour les espèces dépendantes des conditions d'intérieur de bois, dans une perspective de gestion et conservation de la biodiversité (Laurance & Yensen, 1991). Les effets de lisière se caractérisent par leur magnitude ou amplitude et leur étendue spatiale (Cancino, 2005; Harper et al., 2005). L'amplitude est la différence entre la valeur minimale et maximale de la variable de réponse mesurée de la lisière vers l'intérieur de la matrice considérée. L'étendue spatiale ou largeur de lisière (Chen et al., 1995) ou profondeur d'influence de lisière (DEI) (Ries et al., 2004) est la distance sur laquelle les changements significatifs d'une variable de réponse en fonction de la distance à la bordure peuvent être détectés. Pour certains auteurs, un fort effet de lisière se caractérise par une plus grande profondeur d'influence qu'un faible effet. A l'inverse, un effet à courte distance mais à forte amplitude définit un fort effet de lisière pour d'autres.

Les variables abiotiques, en particulier les variables microclimatiques, sont les plus souvent utilisées pour déterminer la DEI, même si des variables biotiques peuvent être utilisées. Ainsi Fraver (1994) a quantifié la DEI à 15 m sur la base de la richesse spécifique et la densité de tiges dans une hêtraie du Wisconsin. Une DEI de la température de l'air, l'humidité et la lumière a été détectée à 24, 50 et 13 m respectivement dans les forêts décidues du Delaware (Matlack, 1993b). Murcia (1995) et plus récemment Broadbent et al. (2008) ont recensé les DEI pour de nombreux facteurs, aussi bien biotiques qu'abiotiques ainsi que des facteurs liés à des processus dans des forêts tropicales et tempérées. Selon l'habitat et les taxons considérés, la profondeur d'influence de lisière peut s'étendre de 15 m (Ranney et al., 1981) à plusieurs kilomètres (Laurance, 2000) mais n'excède généralement pas 50 m en forêt tempérée (Matlack, 1993b; Honnay et al., 2002; Pohl et al., 2007).

Malgré le rôle reconnu des lisières sur les processus écologiques dans les paysages fragmentés (Fagan et al., 1999), il est surprenant de constater qu'il n'y a pas de principes généraux sur les effets de lisière et leur caractérisation (Li et al., 2007). Ce n'est que depuis une vingtaine d'années que des méthodes statistiques ont été développées pour quantifier de manière plus précise les DEI et les

rendre comparables entre études (Li et al., 2005). Pour autant, il n'y a pas de consensus dans la communauté scientifique quant à la méthode de détermination de la DEI (Ewers & Didham, 2006b). Nous proposons ici de recenser les différentes méthodes de caractérisation des effets de lisière, de les classer et d'évaluer leurs avantages et inconvénients.

B. Pourquoi y a-t-il peu de consensus entre les méthodes ?

Comme en attestent les différents résultats des études empiriques, l'étude et la caractérisation des effets de lisière est délicate. Murcia (1995) propose trois raisons : un échantillonnage non homogène entre étude, la simplification de la perception des lisières et des effets de lisière et le manque de cohérence dans la méthodologie.

La première des raisons fait référence à l'hétérogénéité des dispositifs d'échantillonnage pour l'étude des effets de lisière. Selon les études, des placettes situées en bordure ou à l'intérieur du bois ou des transects sont utilisés. Les transects sont disposés soit parallèlement (Matlack, 1994; Honnay et al., 2002) soit perpendiculairement à la lisière. Leur longueur varie de 30 m (Fox et al., 1997) à 240 m (Chen et al., 1992) ou plus (Laurance et al., 2007). Ils sont constitués de quadrats disjoints (Marchand & Houle, 2006) ou contigus (Fraver, 1994), de taille variant de 1 m² (Matlack, 1993b; Brosfokske et al., 1999) à 50 m² (Palik & Murphy, 1990; Gehlhausen et al., 2000) voire 200 m² (Baez & Balslev, 2007).

A cette hétérogénéité dans les dispositifs d'étude s'ajoute le manque de réplicats qui limite la généralisation des conclusions. Beaucoup de facteurs sont potentiellement impliqués dans la modulation des effets de lisière et devraient être pris en compte, comme l'âge et la gestion des lisières, leur physionomie ou encore leur orientation (Williams-Linera, 1990a; Didham & Lawton, 1999). Tous ces facteurs définissent des types de bordure qui conditionnent leur capacité à amortir les fluctuations microclimatiques, leur capacité à favoriser ou non la régénération et l'avancée du bois sur le milieu adjacent, leur capacité de résilience (Williams-Linera, 1990b; Harper et al., 2005). Compte tenu du grand nombre de facteurs impliqués, il est souvent difficile dans des dispositifs d'observation d'établir des réplicats de lisières homogènes à moins d'établir plusieurs transects au sein d'une même lisière. Rares sont les études qui relèvent d'un dispositif expérimental comme celles de Williams-Linera (1990a) et Cadenasso and Pickett (2000). Pour palier au problème du manque de réplicats, impliquant la pseudoréplication, de plus en plus d'études tendent à moyenniser les différentes mesures de la variable de réponse par distance (Chen et al., 1992; Fraver, 1994; Honnay et al., 2002). Le patron de réponse est déterminé à partir d'un transect « composite » (Fraver, 1994)(Figure 26). Pour autant, cette démarche masque une part de la réponse des variables à l'effet de lisière (Partie 3, III.).

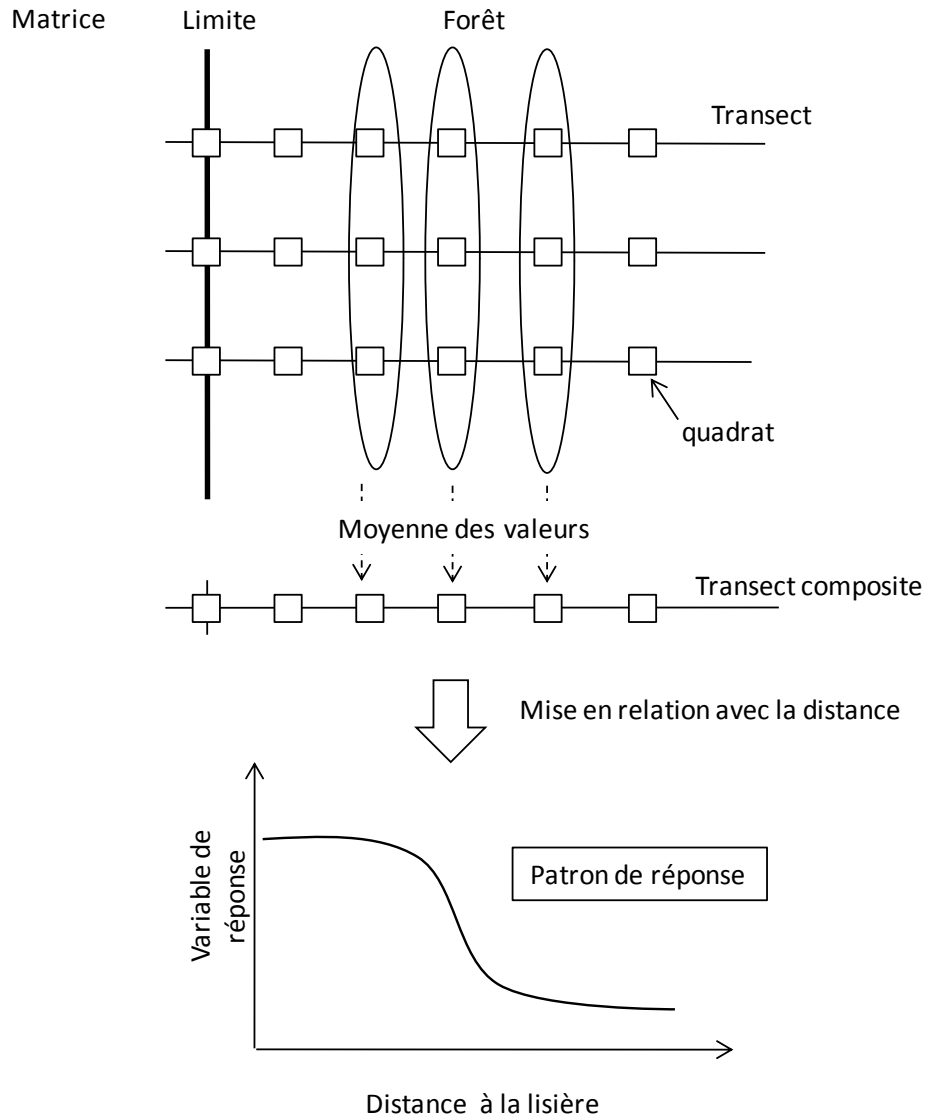


Figure 26 : Schéma du protocole expérimental de détermination du patron de réponse à l'effet de lisière. Les valeurs de la variable de réponse obtenues à chaque distance sont moyennées afin de créer un transect "composite" représentatif d'un type de lisière.

Malgré des modèles théoriques récents sur les effets de lisière qui agiraient des deux côtés de la limite physique (Lidicker, 1999; Cadenasso et al., 2003b; Ries & Sisk, 2004), la majorité des travaux empiriques n'étudient l'effet de lisière que d'un seul côté de la bordure. Or, considérer l'habitat adjacent peut s'avérer indispensable dans la compréhension des processus écologiques qui s'opèrent au niveau de la lisière (Fagan et al., 1999). Par exemple, la mortalité des arbres dans un bois peut être affectée par les changements de paramètres dans la matrice adjacente comme la vitesse du vent (Laurance et al., 1998).

L'effet de lisière intervient à différentes échelles spatiales et temporelles (Risser, 1995). Ainsi l'échelle utilisée pour mesurer l'effet de lisière sur une espèce peut s'avérer inadéquate pour une autre. La plupart des études ont considéré que l'effet de lisière s'étend jusqu'à 50 m, mais peu ont utilisé une échelle fine de détection de ces effets. Il est donc nécessaire de décrire en détails les lisières et le grain d'étude utilisé pour comparer les études empiriques aux prédictions des théories et les études empiriques entre elles (Strayer et al., 2003).

En termes de méthode, le développement de nouveaux outils ces vingt dernières années a permis d'enrichir les connaissances autour des lisières comme l'utilisation des photographies aériennes, des images satellitales (Zheng & Chen, 2000; Esseen et al., 2006) ou l'emploi des analyses multivariées. L'emploi des méthodes statistiques dépend en grande partie des hypothèses posées sur les effets de lisière. Ainsi, on discrimine les études qui s'appuient sur un modèle de réponse linéaire des variables suivant le patron hypothétique proposé par Murcia (1995) des études qui considèrent la réponse des variables comme continue et non linéaire suivant le modèle théorique proposé par Ries & Sisk (2004).

Plusieurs auteurs (Forman, 1995; Murcia, 1995; Fox et al., 1997; Toms & Lesperance, 2003; Cancino, 2005) ont posé l'hypothèse d'une structuration des fragments forestiers en deux zones discrètes : la lisière et une zone d'intérieur. La lisière est définie comme la zone dans la forêt, partant de la limite vers l'intérieur du bois, où les conditions environnementales et les descripteurs de la végétation (i.e. diversité, abondance, composition) sont liés à la distance. Par opposition, on peut définir une zone plus éloignée de la bordure dans laquelle ces descripteurs ne varient plus en fonction de la distance, où les conditions écologiques sont considérées comme semblables à celles de l'intérieur du bois (Matlack, 1993b). La réponse des variables aux effets de lisière prend alors la forme d'un patron linéaire discontinu caractérisé par un point de rupture séparant les deux zones. La lisière est dans ce cas associée à un habitat particulier. A l'opposé, certains auteurs envisagent les effets de lisière comme des gradients complexes et continus régis par la qualité d'habitat et de la disponibilité des ressources (Ries & Sisk, 2004) ou la distance (Lidicker, 1999; Ewers & Didham, 2006b; Ewers & Didham, 2008; Reino et al., 2009). De ce point de vue, la lisière correspond à une zone de transition, un gradient entre deux habitats.

C. Les différentes méthodes d'étude des effets de lisière

Hennenberg (2008) propose une classification des méthodes de détermination de la DEI en fonction du schéma expérimental. Le premier groupe comprend les analyses utilisant l'ensemble des réplicats de transects. Les approches principales sont les analyses de variances, les modèles linéaires généralisés et les tests de randomisation (Harper & MacDonald, 2001; Honnay et al., 2002). La DEI est une unique valeur obtenue à partir de l'ensemble des transects. Le second groupe analyse chaque transect pour lui-même et tient davantage compte de la variabilité entre transects. Il comprend les analyses telles que les régression *piecewise* (Toms & Lesperance, 2003; Cancino, 2005) ou encore les régressions non linéaires (Saunders et al., 1999; Fletcher, 2005; Ewers & Didham, 2006b).

Nous proposons ici une classification des méthodes d'analyses non pas basée sur les dispositifs d'étude mais sur la controverse des gradients continus ou discontinus des effets de lisière (Glavac et al., 1992). Les méthodes statistiques pour l'étude des effets de lisière peuvent être classées en deux catégories : les méthodes basées sur des profils discontinus de réponse en fonction de la distance à partir desquelles la DEI est obtenue par détection d'un point de rupture dans les données et les méthodes basées sur l'hypothèse d'un gradient continu en fonction de la distance, qui nécessitent l'ajustement de modèles statistiques pour déterminer la DEI (Tableau 4).

1. Les méthodes faisant l'hypothèse d'un patron discontinu en réponse à l'effet de lisière

Les méthodes discontinues de détermination de la profondeur d'influence de la lisière procèdent soit par *simple observation* des graphiques de la variable de réponse en fonction de la distance (Chen et al., 1995; Gehlhausen et al., 2000) soit comparaison des valeurs de la variable mesurée entre la lisière et l'intérieur de l'habitat.

Ainsi, certains auteurs déterminent la DEI par une *proportion arbitraire* des valeurs obtenues au cœur de l'habitat et cette valeur d'intérieur est considérée comme la valeur à laquelle la variable de réponse se stabilise. Chen et al. (1992) propose 33 % comme valeur critique alors que Dignan & Bren (2003b) utilisent les valeurs 10 et 20 %. La DEI est calculée comme la distance sur le gradient ayant la valeur y définie par :

$$y = y_0 \pm \alpha |y_0 - y_n|, \quad (1)$$

où y_0 et y_n sont les réponses des variables au niveau de la bordure et à n mètres à l'intérieur du bois (i.e. le début et la fin du transect) et α , le pourcentage critique. Le pourcentage critique est déterminé subjectivement et s'ajuste en fonction de l'objectif fixé.

La *méthode des valeurs critiques* (Harper & MacDonald, 2001; Harper & Macdonald, 2002b) compare les valeurs moyennes de la variable de réponse à différentes distances de la lisière aux valeurs de l'habitat intérieur par des tests de randomisation. Par cette approche, la significativité de l'influence de la lisière dépend de l'homogénéité de l'intérieur du bois. La profondeur d'influence de lisière est définie par l'ensemble des relevés dont les valeurs sont significativement différentes de celles de l'intérieur du bois. Cette méthode présente l'avantage d'être flexible sur le type de variable de réponse, la taille des relevés, le nombre de relevés par transect et le nombre de transects. Elle est applicable à différents écosystèmes, types de lisières, échelles d'échantillonnage. Par ailleurs, la méthode a été implémentée sous forme de macro dans un tableur et est téléchargeable à partir de <http://www.rr.ualberta.ca/staff/emaconda/ellen.htm> (Harper & Macdonald, 2002a).

Sur le même principe, certains auteurs (Didham & Lawton, 1999; Honnay et al., 2002) déterminent l'étendue des effets de lisière au moyen d'*analyses de variance*. Les valeurs des variables de réponse des relevés sont comparées en fonction de leur distance à la bordure.

La *méthode de la fenêtre coulissante* (Li et al., 2005; Li et al., 2007) est une méthode classique d'analyses à une dimension. Une fenêtre double est construite sur un nombre égal de relevés à égale distance les uns des autres. La première étape consiste à attribuer une valeur à chaque demi-fenêtre et à évaluer statistiquement la dissimilarité entre elles. Dans un second temps, la fenêtre est déplacée le long du transect et une série de valeurs qui représente les différences successives entre les demi-fenêtres est établie. La dissimilarité, souvent évaluée au moyen de la distance euclidienne, est représentée graphiquement en fonction de la distance à la bordure. La profondeur d'influence de la lisière est déterminée comme la distance à laquelle la dissimilarité atteint un pic. Si aucun pic ne se distingue, on considère que la DEI ne peut être détectée par cette méthode. À l'inverse, si plusieurs pics se distinguent, le pic le plus stable quelle que soit la taille de la fenêtre considérée définit la DEI. Cette méthode est sensible à la taille de la fenêtre : une partie de l'information est perdue avec une trop grande fenêtre alors que des fenêtres trop petites sont génératrices de bruit.

La méthode de régression linéaire à 2 phases de Nickerson et al. (1989) reprise par Matlack (1993b) et Fox (1997) procède par ajustement de deux droites de régression en fonction de la distance à la bordure. Le jeu de données est divisé en deux groupes adjacents de relevés successifs le long du transect. Pour chaque groupe, une régression est ajustée. Toutes les combinaisons de groupes sont testées le long du transect. La combinaison ayant au moins une régression significative et la plus faible somme des carrés des écarts collective est considérée comme le meilleur modèle d'ajustement aux données.

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + e_i \quad \text{pour } x_i \leq \alpha \quad (2)$$

$$y_i = \beta_2 + \beta_3(x_i - \alpha) + e_i \quad \text{pour } x_i > \alpha \quad (3)$$

où y_i est la i -ème observation de la variable de réponse considérée, x_i la valeur de la variable explicative (i.e. la distance à la bordure), $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ des constantes et e_i , un terme d'erreur. α est la distance qui sépare les deux groupes de relevés successifs.

La profondeur d'effet de lisière est définie comme la distance α séparant les deux groupes de la meilleure combinaison. Cette méthode est appropriée pour les effets de lisière linéaires ou monotones. Toutefois, elle présente plusieurs inconvénients. Le premier est que la méthode de régression linéaire à 2 phases n'est pas adaptée aux jeux de données ayant une forte occurrence de zéros (Ross, 2005). Le second, et sans doute le plus contraignant, est que la profondeur d'effet de lisière est limitée par la longueur du transect (Alignier & Deconchat, 2010). Enfin, l'étendue de l'effet de lisière sélectionnée par la méthode correspond à la combinaison pour laquelle la somme totale des carrés des écarts est la plus faible. Si ce minimum est peu différent de la somme des carrés des écarts obtenue pour d'autres divisions, on peut en déduire que la profondeur d'effet de lisière mesurée est très sensible à de faibles variations des données, remettant de ce fait en question les interprétations faites de la DEI.

Sur le même principe, Williams-Linera (1990a), Toms & Lesperance (2003) et Cancino (2005) ont adopté la méthode de « *piecewise regression* » aussi dite du *point de rupture* qui détermine des seuils écologiques (i.e. la limite de la zone de lisière). Cette méthode a pour objectif d'identifier des changements discrets (compartimentés) dans la réponse des variables à la présence d'une bordure. Elle joint deux droites au niveau du point de rupture suivant :

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + e_i \quad \text{pour } x_i \leq \alpha \quad (4)$$

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \beta_2(x_i - \alpha) + e_i \quad \text{pour } x_i > \alpha \quad (5)$$

où y_i est la valeur de la i -ème observation, x_i est la valeur de la variable correspondante (e.g. la distance à la bordure), α le seuil ou point de rupture et e_i , l'erreur. Les termes $\beta_0, \beta_1, \beta_2$ sont des constantes.

La *régression piecewise* peut être utilisée avec des données en présence-absence, des comptages ou des données à distribution non-normale (dans le cadre de modèles linéaires généralisés). Dans le cas de réponses complexes des variables aux effets de lisière, mesurées de l'intérieur de la forêt vers l'intérieur de la matrice adjacente, la recherche de plusieurs points de rupture est nécessaire (Cadenasso et al., 1997).

2. Les méthodes faisant l'hypothèse d'un patron continu en réponse à l'effet de lisière

Les méthodes de détermination de la profondeur d'influence de lisière faisant l'hypothèse d'un gradient continu en réponse à l'effet de lisière, procèdent par ajustement de modèles statistiques. Ces méthodes ont la flexibilité nécessaire pour décrire des courbes de réponses complexes, continues, non linéaires, non monotones des variables en réponse à la présence d'une bordure.

Ewers & Didham (2006b) statuent qu'il est plus parcimonieux de modéliser des courbes de réponse avec une seule et même fonction plutôt que de considérer un ensemble de réponses disjointes. Les courbes de réponse de type *logistique* sont les plus utilisées pour décrire les effets de lisière. Ainsi, Ewers & Diham (2006b; 2008) et Reino et al. (2009) ajustent aux données un ensemble de cinq modèles statistiques de complexité croissante, qui renvoient à des hypothèses sur la réponse des variables à la présence d'une bordure. L'analyse démarre en reliant chacune des variables (y) de végétation et environnementales à la distance (x) à la bordure. Le premier et le plus simple, le modèle nul, calcule l'effet de lisière comme une simple moyenne de la variable de réponse :

$$y = \bar{y} + e \quad (6)$$

où ε est un terme d'erreur. Deuxièmement, les profils de réponse peuvent prendre la forme d'un simple gradient linéaire (modèle linéaire) de la forme :

$$y = \beta_0 + \beta_1 x + e \quad (7)$$

où β_0 , β_1 sont des constantes et d la distance à la bordure. Le modèle exponentiel a cet avantage sur le modèle linéaire de prédire une asymptote :

$$y = \beta_0 e^{\beta_1 x} + \beta_2 + e \quad (8)$$

Le modèle hypothétique d'effet de lisière admis dans la littérature indique qu'il devrait y avoir une asymptote des deux côtés de la zone de lisière (Lidicker, 1999; Cadenasso et al., 2003b; Ries et al., 2004). Ce modèle théorique décrit une sigmoïde qui peut être représenté par le modèle logistique :

$$y = \beta_0 + \frac{\beta_1 - \beta_0}{1 + e^{(\beta_2 - x)\beta_3}} + e \quad (9)$$

où β_2 et β_3 sont des constantes additionnelles. Enfin, ce modèle peut être modifié pour décrire des pics unimodaux (modèle unimodal) par ajout d'une constante β_4 et d'un terme x^2 suivant la formule :

$$y = \beta_0 + \frac{\beta_1 - \beta_0}{1 + e^{(\beta_2 - x + \beta_4 x^2)\beta_3}} + e \quad (10)$$

L'approche par information théorique est ensuite utilisée comme procédure de sélection de modèles (Stephens et al., 2007). Pour comparer l'adéquation des cinq modèles statistiques aux données de manière non-biaisée, le critère d'information d'Akaike pondéré (AICw) est évalué. L'AIC pondéré donne la probabilité qu'a le modèle sélectionné de fournir le meilleur ajustement aux données par rapport à l'ensemble des modèles testés. La DEI est déterminée à partir de la dérivé seconde du

meilleur modèle sélectionné. Lorsque le meilleur ajustement est le modèle nul, linéaire ou exponentiel, la DEI ne peut pas être calculée.

De la même façon, Hennenberg et al. (2008) ont développé l'*analyse BEDA* (pour Border and Ecotone Detection Analysis) qui ajuste une fonction sigmoïde non linéaire de la forme (9). Toutefois, cette méthode se limite aux données dont les termes d'erreur sont normalement distribués.

L'avantage de ces types de méthodes est d'étudier les effets de lisière sur un large panel de variables de réponse, qui prend en compte les habitats de chaque côté de la bordure. L'inconvénient majeur est le paramétrage des modèles qui nécessite l'estimation de quatre à cinq constantes selon les modèles. Néanmoins, des outils statistiques comme la fonction `nls` du logiciel d'analyse R (R Development Core Team, 2008) facilitent cette étape.

L'*analyse en composantes principales* (PCA) est une méthode d'analyse multivariée avec de nombreuses applications dans différents champs disciplinaires. Elle est utilisée pour sélectionner les variables contenant le plus d'informations (McCune et al., 2002). Les relevés sont ordonnés les uns par rapport aux autres dans des plans factoriels en fonction de leur similarité (Li et al., 2005). Les différents groupes de relevés identifiés définissent différentes zones dans la forêt (zone de lisière, zone d'intérieur). Sur le même principe, Palik & Murphy (1990) et Fraver (1994) utilise une *Detrended Correspondance Analysis* (DCA) pour évaluer la similarité entre relevés. Les relevés sont ensuite hiérarchisés. La distance à partir de laquelle les variations de la variable de réponse se stabilisent est considérée comme la DEI. Cette distance sépare les groupes de relevés d'intérieur des autres dans la classification.

L'inconvénient de cette démarche est que l'interprétation de l'ordination des relevés en plusieurs groupes est subjective. De plus, des changements continus dans les valeurs des variables de réponse en fonction de la distance à la bordure empêchent une classification claire des relevés en groupes distincts. Dans ce cas, la DEI ne peut pas être déterminée.

Millar (2005) a développé une méthode, *NCAP* (pour Non linear Canonical Analysis of Principal coordinates), qui dérive de l'analyse canonique en composantes principales par une fonction de lien de type logistique $y()$.

$$y(bx) = \frac{\exp(bx)}{1 + \exp(bx)} \quad b > 0 \quad (11)$$

où x est la distance à la bordure.

Cette méthode présente l'avantage de ne pas limiter le nombre et la nature des variables considérées et de ne pas tenir compte de leur distribution par l'utilisation d'une approche basée sur le calcul de distance (dissimilarité). Cependant la méthode fait l'hypothèse d'un gradient symétrique au niveau de la bordure (point 0). D'après l'auteur, l'utilisation d'une fonction de lien plus flexible devrait palier à ce problème.

D. Discussion

Notre étude montre que de nombreuses approches sont disponibles pour quantifier la profondeur des effets de lisière et délimiter la zone de lisière. Or, connaître cette aire d'influence est nécessaire à

la compréhension des processus spatiaux à l'échelle du paysage mais également pour les mesures de gestion conservatoire de la biodiversité. Toutes ces méthodes bien qu'adaptées à l'étude des lisières, ne s'appuient pas sur les mêmes hypothèses et présentent aussi bien des avantages que des inconvénients.

Les méthodes basées sur l'hypothèse d'une discontinuité dans le gradient de réponse à l'effet de lisière présentent l'avantage d'être relativement faciles à mettre en œuvre et de fournir un résultat visuel et direct. Toutefois, elles sont fortement dépendantes de la définition de l'habitat d'intérieur. Plusieurs études ont montré la longue profondeur des effets de lisière, au-delà de plusieurs centaines de mètres (Chen et al., 1995; Laurance, 2000). Aussi, il faut être vigilant à l'application de telles méthodes dans des bois de petite taille. Ces bois ne permettent pas toujours la délimitation d'un site contrôle, à l'intérieur du bois, hors d'influence de la lisière (Laurance & Yensen, 1991; Grashof-Bokdam, 1997). Dans ce cas, si la réponse d'une variable en lisière est comparée à une valeur à l'intérieur d'habitat, la profondeur d'effet de lisière est certainement sous-estimée.

Les méthodes basées sur l'hypothèse d'un continuum dans la réponse des variables à l'effet de lisière ont la flexibilité nécessaire pour décrire des courbes de réponse complexes et continues (Ewers & Didham, 2006b). Non seulement, elles permettent de déterminer la profondeur d'effet de lisière mais elles permettent également de caractériser des profils de réponse qui sont ensuite comparés en fonction des attributs des lisières ou du type de végétation, par exemple. Ces méthodes sont souvent complexes à mettre en œuvre et nécessitent un paramétrage adapté. Les méthodes d'ordination ne permettent pas toujours de différencier nettement des groupes de distances. Par leur difficulté d'interprétation, la subjectivité qu'elles imposent, ces méthodes sont assez inappropriées à la quantification de la DEI.

Il faut garder à l'esprit que le choix de la méthode ne doit pas se baser uniquement sur des considérations statistiques mais aussi sur des considérations théoriques (Guisan & Zimmermann, 2000). Ce choix doit avant tout s'appuyer sur des objectifs particuliers et répondre à des questions précises. Il paraît nécessaire de poursuivre les recherches sur les méthodes d'analyse des effets de lisière pour fournir des éléments empiriques sur les performances et les limites de chacune d'entre elles (i.e. Choesin & Boerner, 2002; Li et al., 2005). L'élaboration d'une méthode standard pour la caractérisation des effets de lisière permettrait de palier au problème d'hétérogénéité entre études soulevé par Murcia (1995) et contribuerait à l'élaboration de principes généraux pour la détection et la caractérisation des effets de lisière.

Tableau 4 : Tableau synthétique des principales méthodes de détermination de la profondeur d'effet de lisière (DEI). / indique les données manquantes.

Méthodes	Référence de base	Variables biotiques		Variables abiotiques	Références
		Végétales	Animales		
<i>Méthodes basées sur un profil discontinu</i>					
Simple observation	/	x		x	Chen et al. (1995) ; Gehlhausen et al. (2000)
Proportions	/	x		x	Chen et al. (1992) ; Euskirchen et al. (2001) ; Dignan & Bren (2003a)
Valeurs critiques	Harper & MacDonald (2002a)	x			Harper & MacDonald (2001) ; Harper & MacDonald (2002b)
ANOVA	/	x		x	Matlack (1994) ; Essen & Renhorn (1998) ; Didham & Lawton (1999) ; Honnay et al. (2002)
Fenêtre coulissante	Whittaker (1960)	x		x	Ludwig & Cornelius (1987) ; Hennenberg et al. (2005) ; Li et al. (2005) ; Li et al. (2007)
Régression à deux phases	Nickerson et al. (1989)	x		x	Matlack (1993) ; Cadenasso et al. (1997) ; Fox et al. (1997)
Régression piecewise	/	x			Williams-Linera (1990a) ; Toms & Lesperance (2003) ; Cancino et al. (2005)
<i>Méthodes basées sur un profil continu</i>					
Régression logistique	Ewers & Didham (2006b)		x		Ewers & Didham (2008) ; Reino et al. (2009)
BEDA	Hennenberg et al. (2008)			x	/
PCA/DCA	Pearson (1901)	x			Palik & Murphy (1990) ; Fraver (1994) ; Meiners & Pickett (1999) ; Choesin & Boerner (2002) ; Li et al. (2005)
NCAP	Millar (2005)		x		Baker et al. (2007)

II. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern

Ce chapitre correspond à un article sous presse dans la revue *Applied Vegetation Science*.

DOI: 10.1111/j.1654-109X.2010.01105.x

Alignier Audrey^{1*} & Deconchat Marc¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author: Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

Résumé

Comment les descripteurs de la flore forestière (richesse spécifique et composition) répondent-ils à l'influence des lisières ? Ces patrons sont-ils en accord avec le patron théorique à deux phases largement admis dans la littérature et empiriquement observé ? L'étude se situe dans le canton d'Aurignac, dans le sud-ouest de la France. Nous avons inventorié l'ensemble des espèces de la strate basse de la végétation forestière, le long de 28 transects appartenant à sept types contrastés de lisières. Les types de lisière sont définis par la combinaison de trois facteurs : la nature du milieu adjacent, l'orientation et la topographie. Les patrons de réponse des descripteurs de la flore forestière à l'influence des lisières sont analysés au moyen de la régression linéaire à deux phases : les données pour chaque transect sont divisées en deux groupes de quadrats successifs, une régression linéaire est ajustée sur chacun de ces groupes et toutes les combinaisons possibles de groupes sont testées. Les paramètres des régressions sont interprétés par comparaison avec les attendus théoriques et mis en relation avec les types de lisières. Nos résultats montrent que près de la moitié des transects présentent un patron différent du patron théorique à deux phases. Il n'y a pas de relation significative entre les coefficients de régression pour la richesse spécifique et les types de lisières alors que les coefficients de régression pour la composition sont en partie liés à la nature du milieu adjacent. Cette étude illustre la grande variabilité des patrons de réponse de la végétation à la présence d'une lisière, qui contraste avec le patron théorique admis dans la littérature. L'histoire des forêts et la dynamique des lisières sont des facteurs à même d'expliquer ces observations. Nous mettons ainsi en évidence la nécessité d'évaluer l'ensemble des facteurs modulant les effets de lisière pour une meilleure gestion et conservation de la flore forestière.

Abstract

Question: How do descriptors of forest vegetation (species richness and composition) respond to edge influence and do these response patterns fit to the two-zone pattern theoretically predicted and empirically observed?

Location: District of Aurignac, southwestern France

Methods: We surveyed all understory forest vegetation along 28 transects pertaining to 7 contrasted boundary types. Boundary types were a combination of adjacent land cover, orientation and topography classes. Response patterns to edge influence of two vegetation descriptors: species richness and composition (summarized by an ordination) were analyzed using the two-phase linear regression method: data for each transect were divided into all possible two adjacent groups of

successive plots, a linear regression was computed on both groups of plots. Regression parameters were interpreted by comparison with the two-zone theoretical pattern and related to boundary types.

Results: We have evidenced for nearly half of transects that vegetation responses deviate from the two-zone pattern. There was no significant relationship between regression coefficients for richness and boundary characteristics whereas regression coefficients for composition were partly related to adjacent land cover.

Conclusions: Our results demonstrated a high variability of forest vegetation response patterns to edge that contrasts with the theoretical pattern usually reported in the literature. Forest history and edge dynamics are invoked to explain the observed vegetation patterns. We evidenced the need for a review of factors affecting the edge influence for better management and conservation of forest plant species.

Keywords: edge influence, response pattern, boundary type, species richness, composition.

A. Introduction

Boundaries between forest and agricultural land covers are key features in heterogeneous rural landscapes (de Blois et al., 2002b; Lin & Cao, 2009). They subject forests to their influence and are associated with changes in vegetation structure and composition (Meiners & Pickett, 1999; Hamberg et al., 2008; Gonzalez et al., 2010) but also in environmental gradients (Chen et al., 1993; Matlack, 1993b), so called edge effect (Murcia, 1995). In managed areas or naturally patchy landscapes, information on effective edge widths (i.e. depth of edge influence, DEI) is critical for affecting different management measures in the edges with a view to controlling their effects on the adjacent environment as the widespread of the natural enemies of crop pests (Sarhou et al., 2005) and to maintaining biodiversity in forest interior (Matlack, 1993b; Honnay et al., 1999a).

In numerous texts, as in generalist books (e.g. Forman & Godron, 1986), in scientific reviews (e.g. Murcia, 1995; Cadenasso et al., 2003a; Ries et al., 2004) and in practical guidelines for forest vegetation managers (e.g. Snoeck & Baar, 2001; Gosselin, 2008), edge effects are presented according to an assumed hypothetical pattern defining two zones (Murcia, 1995). This edge-interior pattern defines an edge zone where vegetation characteristics (i.e. species richness, abundance, composition) vary mainly with the distance from the border and an interior zone where they are no longer linked with distance and vary according to other factors. Many empirical studies have comforted this hypothetical pattern (e.g. Fraver, 1994; Fox et al., 1997; Li et al., 2005). For example, Marchand and Houle (2006) have shown that the species richness presents a higher variability in the edge zone than in the interior zone. Moreover, edges are known to be richer in species than the adjacent habitats; alien plant species (Brothers & Spingarn, 1992; Fraver, 1994) colonizing plant (Fox et al., 1997) and weedy plant species (Honnay et al., 2002) tend to become more common near boundaries. So, species richness tends to decrease as a function of the distance from the border and that the variance in the richness is higher on the edge than in the further zone, considered as the forest interior. It is on the basis of this pattern that the depth of edge influence (DEI) has been defined as the distance into the forest separating the two zones (Honnay et al., 2002).

The objective of the paper is to show that vegetation patterns (for both species richness and species composition) in response to boundary influence are more variable than predicted by two-zone pattern frequently presented as a reference for DEI measuring (e.g. Murcia, 1995). We surveyed a set of contrasted woodlot boundaries in southwestern France. We analyzed the variability of vegetation response patterns near woodlot boundary and their discrepancy with the two-zone pattern. We tested nature of adjacent land cover, orientation and topography as explaining factors of this variability.

B. Material and methods

1. Study site

The study zone is located in the District of Aurignac (Haute-Garonne), in south-west France (N 43°16'11.0" ; E 0°48'46.3"), in the "Vallées et Coteaux de Gascogne", long-term ecological and socio-economic study site of the European network (LTER-Europe). This region is crossed by second order tributaries of the Garonne river. The climate is subject to oceanic influences and a slight Mediterranean influence. The summers tend to be hot and dry and the winters mild and wet with an average annual temperature of 11°C and average annual rainfall of 800 mm. The hillsides are sculpted in molasse, an argilo-calcareous detrital formation. Forests cover 15 % of the area with numerous small woodlots ranging from less than 1 ha to 50 ha. Canopy layer is dominated by *Quercus robur* and *Q. pubescens*, often present alongside *Carpinus betulus*, *Prunus avium* and *Sorbus torminalis*. Forest fragments, isolated since the last 19th century, are owned and managed by private owners and farmers. The most common management system is the traditional coppice associated to stand trees used as building timber.

2. Sampling design

We wanted to encompass a contrasted range of conditions representative of the study area. Thus, seven boundary types were chosen in six woodlots. Woodlots were mature stands selected according to their visually homogeneous canopy composition, structure (canopy height was 21 ± 3 m on average) and age (age > 20 years since last coppice logging). They were under the same type of management (coppice with standards) and surrounded by similar matrix vegetation. Woodlots area ranged from 4 to 35 ha. Boundary types were divided into two classes of orientation (north and south $\pm 22.5^\circ$), two topographical positions (up slope and in slope) and two classes of direct adjacent land cover (crop and meadow). 'Up slope' indicates that the boundary was at a higher elevation than the adjacent part of the forest and the transect is ascending. 'In slope' means that the forest border passes through several contour lines. Down slope boundaries (at a lower elevation than the adjacent part of the forest) were always along streams and were therefore not included in the sample.

Each combination of adjacent land cover, orientation and topography, except for crop-north-upslope combination which was not available in the studied area, were replicated four times (Appendice 1). There were 28 transects in the total sample. All transects were visually homogeneous, with a species composition corresponding to the most common vegetation type observed in the studied area. None of them was intersected by tracks, roads or streams. Transects extended perpendicularly from the border (distance = 0 m) to 40 m into the forest interior as previous studies showed that if DEI vary, values of up to 20 m are predominant (Ranney et al., 1981; Matlack, 1994; Piessens et al., 2006). The border was defined as the base of first tree trunks (dbh>10 cm). Transects were at least 40 m away

from another transect, corners of clearcuts or of any major forest openings and 40 m away from any other boundaries in order to reduce confounding multiple edge effects (Harper et al., 2007).

Twenty contiguous plots (2 m*2 m) were established along each transect. Within each plot, all understory vegetation, including tree saplings, less than 2 m in height and with less than 1 cm in diameter was inventoried. So, we excluded mature individuals pertaining to woody species from our analyses since their presence in woodlots is often more influenced by historical management practices (McCollin et al., 2000) than by current factors. Presence/absence vegetation data were collected from late May to late June 2008. Plots were revisited as necessary later in the season to identify species as they flowered. Nomenclature followed Flora Europaea (Tutin et al., 1993).

3. Data analysis

Our approach consisted of linking the vegetation descriptors with increasing distance from the border in order to determine vegetation response patterns for each transect.

We considered two descriptors for the vegetation: species richness and composition. Species richness was defined as the number of species per 2 m*2 m plot. For each transect, species composition data were simplified using linear ordination technique (Meiners & Pickett, 1999; Gehlhausen et al., 2000; Piessens et al., 2006). As Meiners & Pickett (1999) and Toms & Lesperance (2003), we chose PCA covariance to summarize vegetation composition. In general, only the first axis showed any relationship with distance (Toms & Lesperance, 2003). For 24 of the 28 transects, scores on the first axis were significantly linked to the distance from the border ($p < 0.001$). Therefore, they were used to evaluate the differences of inter-plot composition in a same transect.

For each of the 28 transects, species richness and composition were expressed as function of the distance from the border, providing vegetation response profiles. Each response profiles for both richness and composition were analyzed by means of two-phase linear regression (Nickerson et al., 1989) as used previously by Matlack (1993b) and Fox et al. (1997). Data for each transect were divided into all possible two adjacent groups containing at least three successive plots. All combinations of groups were tested. The first group of plots corresponded to the forest edge zone whereas the second corresponded to its interior zone. For each combination (e.g. 1st to 3th plot (group edge) and 4th to 20th plot (group interior); then 1st to 4th plot (group edge) to 5th to 20th plot (group interior);...; 1st to 17th plot (group edge) and 18th to 20th plot (group interior)), a linear regression was computed on both groups of plots (edge and interior groups). Each linear regression provides an error sum of squares (SSE) called SSE edge and SSE interior, respectively. According to Fox et al. (1997) the combination with 1) at least one significant regression ($p \leq 0.05$) and 2) the minimum sum of the SSE (SSE edge + SSE interior) for the pair of regressions defines the best fit and delimits edge and interior zones (see Figure 27 for an illustration of the method). Finally, each transect was characterized by a response pattern with an edge and an interior zone. Regression analyses were the same for both the richness and the composition (PCA scores).

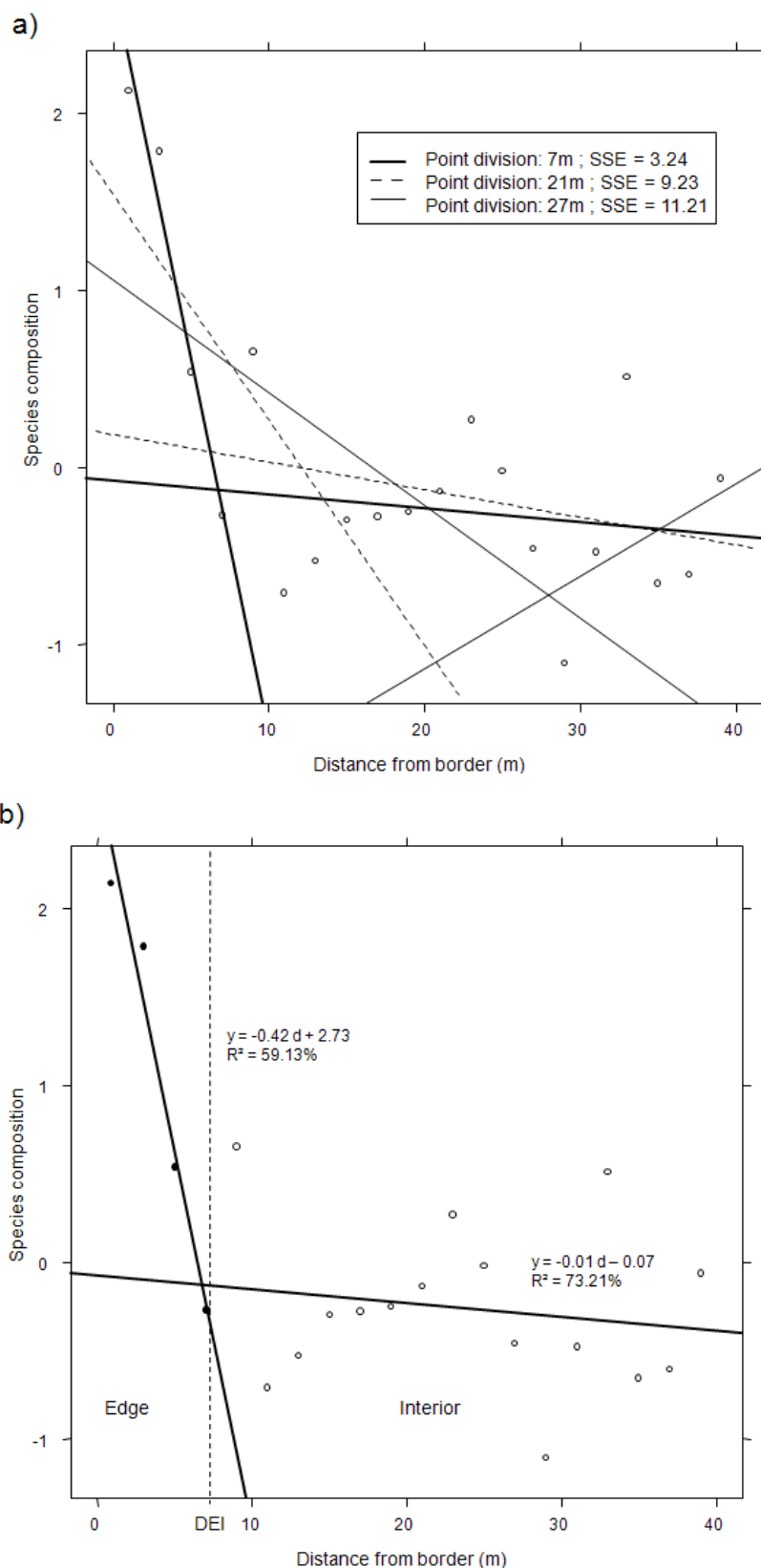


Figure 27 : Species composition (scores on the first PCA axis) in relation to distance from border for transect 15. a) The division point of the data into two groups was moved progressively further into the forest interior until all pairs of regression had been tested. b) The regression pair that had at least one significant regression ($p \leq 0.05$) and the minimal value for the sum of the error sum of squares gave the division point corresponding to depth of edge influence. --- indicates the limit between edge (●) and interior (○) zones.

In order to refine the interpretation of the variability of the response patterns to the boundary influence, the coefficients of the two linear regressions were analyzed with respect to the hypotheses posited on the expected responses of the vegetation.

According to the hypotheses in literature, the species richness pattern in response to border influence would be shown by a first regression with a stronger negative coefficient (noted richness edge regression coefficient) than that of the second regression whose coefficient (noted richness interior regression coefficient) should be close to 0, positive or negative.

For the composition, the hypothesis is that composition data in plots closer to forest interior are less variable than in plots closer to the boundary. Mean composition of the transect is assumed to be represented by PCA origin. Thus, scores on the first axis of sampling plots near the boundary would be the furthest from the PCA origin compared with the plots inside the forest. As the sign of the plots' components on all ordination axes is random, interpretations based on these values were difficult. By agreement, we have systematically modified the sign of the principal components on the first axis in order to have positive abscissa for the first plot (distance = 1 m). Given the hypothesis, we would expect the first regression coefficient (noted composition edge regression coefficient) to be negative, and higher than that of the second (noted composition interior regression coefficient) which should be close to 0.

Analyses of variance (ANOVA) on the richness and composition regression coefficients were carried out with the adjacent land cover, orientation and topography and their interactions as factors.

All analyses were performed using R software (version 2.8.0, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) with the *vegan* 1.15-0 and *ade4* packages in R.

C. Results

1. Species richness and species composition

We identified a total of 123 vascular species pertaining to 42 families. Of these species, approximately 35 % (42 species) have a woody and 65 % (91 species) an herbaceous character. 28 % of species were ancient forest plant species *sensu* Hermy et al. (1999). A single transect contained on average 32 plant species and a single plot contained on average ten species. Species most frequent over all transects were *Hedera helix*, *Rubus fruticosus* gr., *Tamus communis* and *Lonicera periclymenum* with an occurrence frequency higher than 70%. 80% of the species were relatively uncommon with an occurrence frequency lower than 10% over all transects.

The mean total inertia of the 28 centered PCA was 4.22 ± 1.23 (mean \pm standard deviation). Eigenvalues of the first axes varied from 0.48 to 1.69 with mean at 0.93. The corresponding relative inertia was 22.2 ± 4.9 %.

2. Vegetation response profiles to edge influence

Concerning species richness, the richness edge regression coefficient varied from -0.70 to 1.25 with a mean of 0.18 ± 0.48 and those of the richness interior regression coefficient varied from -0.62 to 0.55 with a mean of 0.04 ± 0.31 (Figure 28; Appendice 1). Eleven transects presented a negative richness edge regression coefficient and ten a negative richness interior regression coefficient. According to

the edge-interior hypothetical pattern, five transects (9, 12, 15, 16 and 23) presented a negative richness edge regression coefficient with a higher absolute value on the edge zone than in the forest interior zone. Inversely, 82 % of transects deviate from the hypothetical pattern. Nine transects had a positive richness edge regression coefficient and higher than the richness interior regression coefficient. For the other ten transects, the richness interior regression coefficient was higher than the richness edge regression coefficient. The method was not applicable to transects 7, 14, 27 and 28 because there was not at least one significant regression.

For the botanical composition, the composition edge regression coefficient varied from -0.42 to 0.13 with a mean of -0.05 ± 0.13 and those of the composition interior regression coefficient varied from -0.28 to 0.18 with a mean of -0.03 ± 0.09 (Appendice 1). Most of transects (20) presented a negative composition interior regression coefficient. Although the regression coefficients for the composition were lower than those obtained with the richness, it can be seen (Figure 28) that 11 transects (2, 10, 15, 16, 18, 21, 22, 23, 25, 26 and 28) had a composition edge regression coefficient that was negative and with a higher absolute value than the composition interior regression coefficient. So, less than half of transects was consistent with the two-zone pattern hypothesis. Transect 15 (Figure 27) had the combination of regression coefficients that conformed best to the predictions of the edge-interior hypothetical pattern. The composition edge regression coefficient for five transects (6, 8, 9, 11 and 20) was positive and higher than the composition interior regression coefficient. There was no significant regression for transect 14, so two-phase linear regression method was not applicable to this transect.

Of these transects, only transects 15 and 16 were consistent with the edge-interior pattern for both species richness and composition.

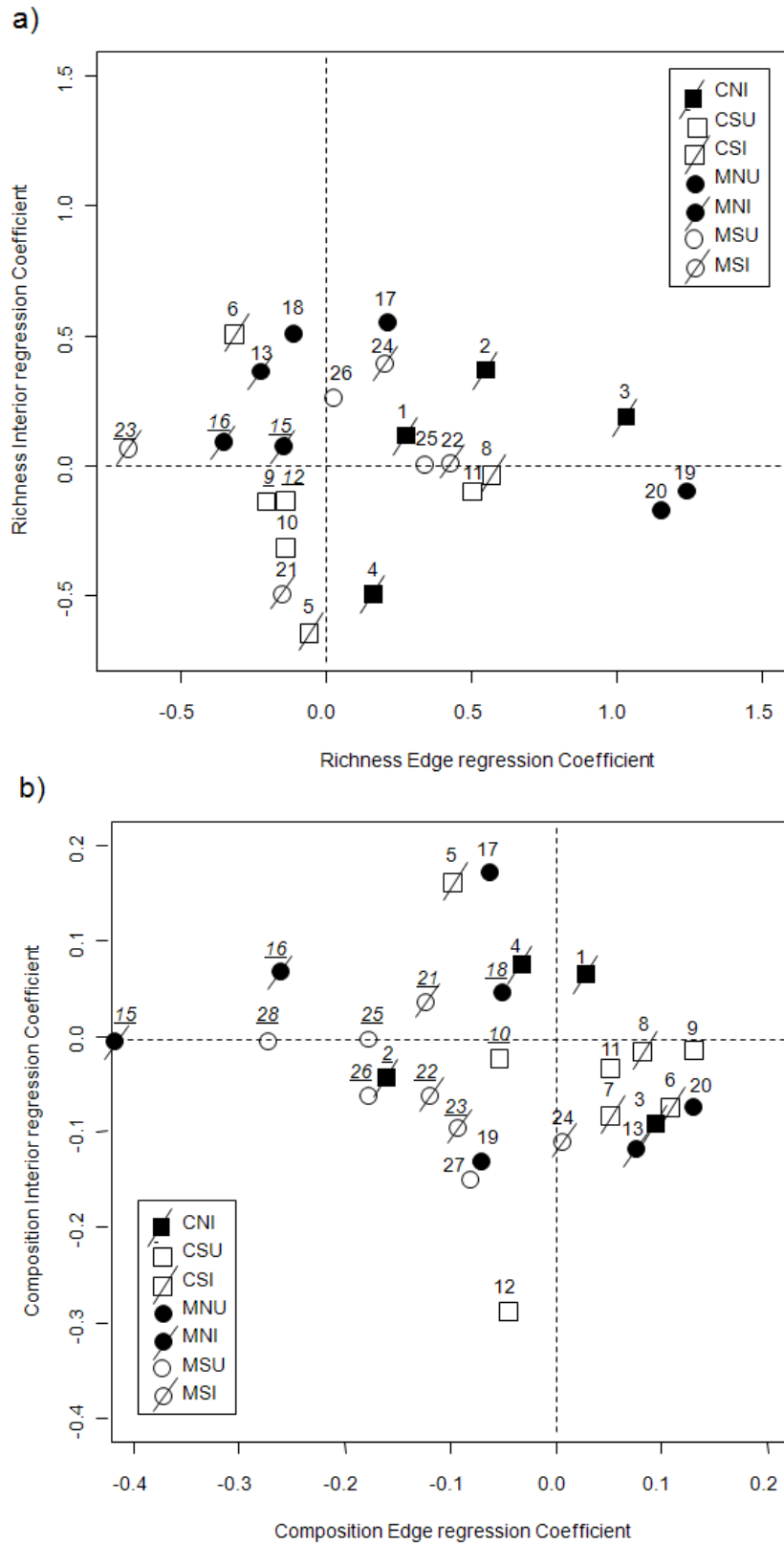


Figure 28 : Regression coefficients, for a) species richness and b) composition, of the best pair of regressions obtained by means of the two-phase linear regression method for each transect. The first code letter stands for adjacent land cover (C=crop, square symbol; M=meadow, circle symbol), the second for orientation (N=north, black symbol; S=south, white symbol), and the last one for topographic position (I= inslope, line crossing the symbol; U=upslope) of boundaries. Transects 7, 14, 27 and 28 for species richness and transect 14 for composition are not shown as their regression coefficients could not be determined with the two-phase linear regression method. The transects considered as following the two-phase response pattern were underlined.

Regression coefficients for species richness were neither significantly affected by adjacent land cover, orientation, topography nor by their interaction (Tableau 5). For composition, only the variability of edge regression coefficients can be explained by edge characteristics. Edge composition regression coefficients varied significantly with adjacent land cover and interaction between orientation and topography (Figure 28; Tableau 5). Mean composition edge regression coefficient (0.01 ± 0.08) was positive for crop whereas it was negative (-0.11 ± 0.14) for meadow.

Tableau 5 : F-values and significance for the effects of adjacent land cover, orientation and topography and their interactions on the regression coefficients for species richness and composition, as obtained from ANOVA. *: $p < 0.05$; ns: not significant.

	Richness Edge regression coefficient	Richness Interior regression coefficient	Composition Edge regression coefficient	Composition Interior regression coefficient
Adjacent land cover	0.08 ^{ns}	1.58 ^{ns}	8.02*	0.007 ^{ns}
Orientation	3.33 ^{ns}	1.31 ^{ns}	0.002 ^{ns}	1.46 ^{ns}
Topography	1.85 ^{ns}	0.003 ^{ns}	0.34 ^{ns}	0.18 ^{ns}
Adj. land cover * Orientation	1.84 ^{ns}	4.47e-05 ^{ns}	0.50 ^{ns}	0.04 ^{ns}
Adj. land cover * Topography	2.39 ^{ns}	0.34 ^{ns}	0.24 ^{ns}	1.30 ^{ns}
Orientation * Topography	1.45 ^{ns}	0.15 ^{ns}	5.28*	0.04 ^{ns}

D. Discussion

The edge-interior hypothetical pattern widely accepted, differentiating two zones in the forest, and defined by the relation of the vegetation's descriptors to the distance from the border (Murcia, 1995), is put into question by our study. Indeed, thanks to the detailed analysis of the coefficients of the regression selected, we have evidenced for nearly half of transects that vegetation responses deviate from this two-zone pattern. Only five transects corresponded to the conditions predicted by the hypothetical pattern concerning species richness and 11 transects concerning composition.

Despite the choice of a sampling based on highly contrasted boundaries, none of the characteristics tested (nature of adjacent land cover, orientation and topography) explains in any significant way the variability in regression coefficients except for composition edge regression coefficient. Unexpectedly, the slopes of vegetation response patterns do not vary with boundary characteristics identified as preponderant factors in the variability of edge effects (Matlack, 1993b; Fox et al., 1997; Ries et al., 2004). In accordance with our hypothesis, mean composition edge regression coefficient was significantly negative for boundaries adjacent to meadow. Vegetation composition close to the border is more different of the mean vegetation composition along the transect than further. On contrary, in boundaries adjacent to crop (land cover with higher disturbance), mean composition edge regression coefficient was positive; so composition in edge zone is closer of mean vegetation composition of the transect than away from the border. This difference between the effects of two adjacent land cover can be explained by agricultural practices, more variable in crop (i.e. ploughing, mowing and fertilization) than in meadow, less disturbed habitat (Dauber & Wolters, 2004). Vegetation differentiation in edges is limited when ecological factors induced by adjacent habitat vary in time. Such neighborhood effects are known to affect populations and communities in a landscape (Dunning et al., 1992). These results lead us to consider two points. First, we recommend

for later studies to analyze responses to edge influence in more details as the expected two-zone pattern appears to be not general for all the situations. Response patterns which deviate from the hypothetical pattern should not be used to quantify the depth of edge influence. Second, we propose to interpret the variability observed in the vegetation's responses to edge influence according to the expressions of the edge-interior pattern. We think, as a corollary of the time lag hypothesis proposed by Harper and McDonald (2002b), that the two-zone pattern frequently observed corresponds to situations in which the differentiation between the edge and interior vegetation has had sufficient time, without being disturbed, to realize.

The age and history of the forest have been identified as key factors for vegetation (Honnay et al., 1999a; Brunet et al., 2000; Jacquemyn et al., 2001a). Studies have shown that the vegetation reacts with a delay to changes in forest contours (Kuussaari et al., 2009). Thus, for certain species, the expression "extinction debt" is used when the conditions favorable to their survival have disappeared, but they are still temporarily present (Vellend et al., 2006). In our case, it can be assumed that history has a greater influence on the edge effects than the adjacent land cover, orientation and topography factors that have been tested. Indeed, the boundaries of the woodlots have varied over the last two centuries, as shown by historical maps and aerial photographs taken in the 1940s (Andrieu et al., 2008). The current discontinuities between the woodlots and the adjacent land cover consequently result from different trajectories, some of which are older than others, earlier discontinuities possibly being included today inside the forests. These historic trajectories could result in different abiotic and biotic conditions. Due to the imprecision in the cartographic data (Andrieu et al., 2008), it is difficult to date the age of the discontinuities, which limits the possibility of testing this factor in our case.

In contrast, the response patterns for which the two zones have regression coefficients that are very close, forming a nearly continuous gradient as identified by Palik and Murphy (1990), would correspond to situations where the distinction between an interior community of plants inside the forest and an edge community has not yet been made. This is what would result, in particular, after the recent creation of a discontinuity (Harper & Macdonald, 2002b) or after a disturbance (Palik & Murphy, 1990), which may be the case in some of the woodlots we studied and in which cutting is very frequent (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). The other patterns probably correspond to intermediate situations in the dynamics of the vegetation in response to the discontinuity (McIntyre et al., 1995).

To investigate how local, regional or historical factors influence the response patterns of vegetation to boundary, it could be necessary to distinguish species group based on shared biological characteristics or species traits (Herault & Honnay, 2005). Plant functional trait analyses have been widely applied to learn more about processes and patterns in response to environmental changes (Bernhardt-Römermann et al., 2008). Considering functional group may provide accurate response pattern to boundary influence than the whole species. For example, Fox et al. (1997) separated plant species on four groups – core species, colonizer, weed and pasture species and demonstrated that weed species showed the reverse pattern to core species.

Our results open up pathways for managers in their understanding of the vegetation's response patterns for sustainable forestry and biodiversity conservation. The high variability of vegetation response to edge influence implies to do not consider all edges as equal. The common simplification

of an edge effect invariant along the whole forest border is considered as paradoxical (Fernández et al., 2002). The edge influence is not uniform that make the determination of an interior zone within specialist forest species are associated, more difficult. To understand variability of vegetation response pattern to boundary influence, it is necessary to evaluate boundary diversity. Future research should take into account the history and dynamics of the edges of forests in order to compare them with each other and evaluate the effects of the factors differentiating the boundaries (Strayer et al., 2003).

Appendice 1 : Values of minimal sum of error squares (SSE) and regression coefficients from two-phase linear regression method, for species richness and composition per transect. The letters of the boundary type codes stand for adjacent land cover (C= crop, M=meadow), for orientation (N=north, S=south) and for topography (I=inslope and U=upslope). * indicates significant regression ($p < 0.05$) and ns indicates no significant regression.

Boundary type	Species richness					Species composition		
	Woodlot	Transect	SSE	Edge regression coefficient	Interior regression coefficient	SSE	Edge regression coefficient	Interior regression coefficient
CNI	1	1	26,5	0,29 ^{ns}	0,12*	6,17	0,03 ^{ns}	0,06*
CNI	1	2	76,76	0,55*	0,36 ^{ns}	3,06	-0,16*	-0,04 ^{ns}
CNI	1	3	62,51	1,05*	0,19*	3,36	0,09 ^{ns}	-0,09*
CNI	1	4	86,86	0,17 ^{ns}	-0,48*	4,27	-0,03*	0,08 ^{ns}
CSI	2	5	106,18	-0,05 ^{ns}	-0,62*	4,85	-0,09*	0,16*
CSI	2	6	99,6	-0,30*	0,51*	4,56	0,11*	-0,07*
CSI	3	7	26,02	1,50 ^{ns}	0,01 ^{ns}	3,88	0,05*	-0,08 ^{ns}
CSI	3	8	24,97	0,55*	-0,03 ^{ns}	2,46	0,08*	-0,01 ^{ns}
CSU	4	9	37,75	-0,18 ^{ns}	-0,12*	4,17	0,13*	-0,01 ^{ns}
CSU	4	10	36,86	-0,14 ^{ns}	-0,31*	1,48	-0,05*	-0,02 ^{ns}
CSU	4	11	75,19	0,51*	-0,08 ^{ns}	2,96	0,05 ^{ns}	-0,03*
CSU	3	12	12,12	-0,14*	-0,13*	5,84	-0,04*	-0,28 ^{ns}
MNI	2	13	83,66	-0,22*	0,37 ^{ns}	6,05	0,08*	-0,11 ^{ns}
MNI	3	14	53,16	0,05 ^{ns}	0,24 ^{ns}	6,09	-0,02 ^{ns}	0,43 ^{ns}
MNI	3	15	22,14	-0,14 ^{ns}	0,09*	3,24	-0,42*	-0,01 ^{ns}
MNI	3	16	27,75	-0,35*	0,11 ^{ns}	5,55	-0,26 ^{ns}	0,06*
MNU	3	17	77,07	0,22*	0,55*	3,35	-0,07*	0,18*
MNU	3	18	87,79	-0,09 ^{ns}	0,49*	6,89	-0,05 ^{ns}	0,05*
MNU	3	19	36,32	1,25 ^{ns}	-0,09*	2,91	-0,07 ^{ns}	-0,13*
MNU	3	20	41	1,15*	-0,15*	3,97	0,12 ^{ns}	-0,07*
MSI	5	21	36,43	-0,13*	-0,50 ^{ns}	3,08	-0,12*	0,03 ^{ns}
MSI	6	22	203,87	0,43*	0,03 ^{ns}	12,03	-0,12*	-0,06 ^{ns}
MSI	3	23	46,51	-0,70*	0,01 ^{ns}	6,87	-0,09*	-0,09 ^{ns}
MSI	1	24	44,86	0,21*	0,37 ^{ns}	3,76	0,01 ^{ns}	-0,11*
MSU	4	25	108,5	0,39*	0,03 ^{ns}	3,62	-0,17*	-0,002 ^{ns}
MSU	4	26	15,6	0,02 ^{ns}	0,25*	1,82	-0,17*	-0,06*
MSU	4	27	28,2	0,75 ^{ns}	0,03 ^{ns}	4,95	-0,08*	-0,14*
MSU	4	28	44,14	-0,40 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	1,36	-0,27*	-0,002 ^{ns}

Acknowledgments

We would like to thank L. Burnel and J. Willm for their field assistance and A.Cabanettes and M. Goulard for their helpful comments on data analysis. Farmers and private woodland owners are warmly thanked for kindly allowing us to prospect in their woodlots. We are also grateful to H. Thomas for revising the english. Earlier draft of the manuscript was greatly improved by the comments of two anonymous referees. The work of A. Alignier received financial support from the French Ministry of Research and Education.

III. Continuous response functions to measure edge effect in vegetation and environmental data: discrepancy from expected patterns

Ce chapitre correspond à un article soumis une première fois à la revue *Plant Ecology*.
Refusé le 28/08/10, cet article est en révision.

Alignier Audrey^{1*} & Deconchat Marc¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author:
Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

Résumé

La compréhension des changements qui s'opèrent dans la distribution des espèces à proximité des lisières est nécessaire pour évaluer l'influence qu'ont ces dernières sur les processus écologiques dans les paysages fragmentés. Or, déduire des principes généraux sur la réponse de la végétation à l'influence des lisières est difficile du fait de l'influence des attributs des lisières sur la structure et la composition de la végétation. L'objectif de cette étude est d'évaluer la généricité des patrons de réponse à l'influence des lisières dans des fragments forestiers en contexte agricole. Nous avons comparé les patrons de variables biotiques (richesse spécifique, composition et abondance) et abiotiques (température, humidité, pénétrabilité et pH du sol, pourcentage d'ouverture de la canopée) le long de 28 transects positionnés de la bordure vers l'intérieur de la forêt. Pour décrire les réponses continues des variables en fonction de la distance, nous avons appliqué cinq modèles statistiques (nul, linéaire, exponentiel, logistique et unimodal) et choisi le meilleur ajustement au moyen de l'AIC, pour chaque variable et chaque transect. Les proportions des modèles sélectionnés sont comparées de façon à identifier des patrons généraux en fonction des attributs des lisières. Nos résultats montrent que l'ensemble des variables, biotiques et abiotiques, ne répondent pas de la même façon à l'influence des lisières. Le modèle nul est le modèle sélectionné le plus souvent comme meilleur ajustement aux patrons observés. Aucun des attributs des lisières (nature du milieu adjacent, orientation et topographie) n'explique de manière significative la proportion des modèles statistiques sélectionnés. Ces résultats contrastent avec les patrons observés dans la littérature. L'âge, la surface et la gestion des forêts sont proposés comme facteurs expliquant la prépondérance du modèle nul.

Abstract

Understanding changes in species distribution near edges is a key to address the dynamic influence that edges have on ecological processes in fragmented landscapes. Elucidating general principles for vegetation responses to edge influence is difficult because vegetation structure and composition depend on the boundary attributes. The objective of this study was to investigate the genericness of response patterns to edge influence in forest fragments surrounded by rural landscapes. We compared the response patterns of biotic (species richness, composition and abundance) and abiotic variables (soil temperature, soil moisture, soil penetrability, soil pH and canopy openness) along 28 transects extending from the border towards forest interior. To describe these continuous responses, we fitted five statistical models (null, linear, power, logistic and unimodal) and selected the best one for each variable and for each transect. The proportions of selected models were compared to

identify general response patterns in relation with boundary attributes. Our results revealed that both biotic and abiotic variables do not respond in the same way to edge influence. The null model was the statistical model most often selected as the best fit to the observed patterns. No boundary attributes (adjacent land cover, orientation and topography) explained the proportions of selected statistical models. These results contrast with empirical patterns reported in literature. Forest age, size and management are proposed as potential factors explaining the preponderance of the null model.

Keywords: edge effect, response pattern, vegetation communities, logistic model

A. Introduction

Forest edges are ubiquitous elements of fragmented landscapes (Ewers & Didham, 2006a; Ewers & Didham, 2008). These discontinuities between forest and a more open habitat constitute a transition zone between the large climatic fluctuations on the border and the relatively less disrupted environment in the forest (Lovejoy et al., 1986; Chen et al., 1995) called edge effects (Murcia, 1995). These gradual changes in the environmental conditions according to the distance are materialized by lower levels of air (Kapos, 1989) and soil moisture (Jose et al., 1996), higher levels of air (Williams-Linera, 1990b) and soil temperature and an increase in solar radiation (Brothers & Spingarn, 1992) near the border than in forest interior. These variations in the environmental conditions promote plant communities different from those that are found inside the wood. Forest edges are associated with transitions in the diversity, composition, dynamics and spatial distribution of plant communities (Fraver, 1994; Harper et al., 2005).

In the literature, edge effects are described according to a hypothetical response pattern (Murcia, 1995). This pattern usually defines two zones in the forest: an edge zone where vegetation (i.e. diversity, abundance, composition) and abiotic variables are linked to the distance from the border; and an interior zone, further from the boundary in which they no longer vary significantly as a function of that distance. In the interior zone, the ecological conditions are considered to be close to those of the forest interior (Matlack, 1993b). So, this hypothetical pattern assumes that there should be an asymptote on both sides of the edge zone (Lidicker, 1999; Cadenasso et al., 2003b; Ries et al., 2004). Edge effect is described as a sigmoid increase (or decrease) of a variable in relation with the distance, that can be fit by a logistic model (Ewers & Didham, 2006b; Reino et al., 2009). From this logistic profile, the edge effects are characterized by their magnitude and depth of influence (Harper et al., 2005). In managed areas or naturally patchy landscapes, information on effective edge widths (i.e. depth of edge influence) is critical for implementing different management measures in the edges with a view to controlling their effects on the adjacent land cover (Sarhou et al., 2005) and to maintaining biodiversity in forest interior (Matlack, 1993b).

Paradoxically, edge effects have been considered as invariant along the forest border (Fernández et al., 2002). However, forest edges have differences not only in terms of orientation, topography, and nature of the adjacent land cover (Murcia, 1995; Fox et al., 1997; Mesquita et al., 1999) but also in physiognomy and management (Williams-Linera, 1990b; Didham & Lawton, 1999) among other things. For example, edges exposed to the north, and therefore less exposed to radiation, are generally colder and more humid than south-facing edges, in the northern hemisphere (Matlack, 1993b). All these factors define border types that determine their capacity to buffer the microclimatic fluctuations, to promote the regeneration or progression of the wood, or not, into the

adjacent environment and their degree of resilience (Williams-Linera, 1990b; Harper et al., 2005). A variation in the edge effects can be expected on the vegetation and the environmental conditions around the hypothetical pattern as a function of the border types. Characterizing the edge effects according to the types of border would make it possible to understand better the patterns and processes that operate in relation with the presence of an edge (Palik & Murphy, 1990) and to put in place management and conservation strategies suited to the contrasted situations encountered in the landscape (Montenegro & Rios, 2008).

The goal of this study is to identify a general pattern of responses of edge effects for different biotic and abiotic variables as a function of the borders' attributes. More specifically, we examine the changes in the plant communities and in the environmental variables according to the distance from the border using the statistical approach developed by Ewers and Didham (2006b). This approach proceeds by fitting five statistical models of increasing complexity materializing an ecological reality in the face of the hypotheses proposed concerning edges. A larger proportion of the logistic model is expected, by reference to the hypothetical continuous edge effect pattern. Lastly, to evaluate the effect of the border types, we compare the proportion of these different statistical models according to the attributes of the borders.

B. Material and methods

1. Study area

The study area is located in the district of Aurignac (N 43°13' E 0°52') in the Valleys and Hillsides of Gascony in south-west France. The climate is temperate with oceanic and mediterranean influences. The summers are quite hot and dry and the winters mild and damp with an average annual temperature of 11°C and annual rainfall of 750 mm. The hillsides are modelled in the molasse, a detrital argilo-calcareous formation. The forests are fragmented with woods of between 0.5 and 35 ha covering approximately 15 % of the study area. Most of these wooded fragments have been isolated since the beginning of the 19th century and their contours have remained unchanged, or nearly so, since the first aerial photographs were taken in 1942 (Andrieu et al., 2008). The main tree species are *Quercus robur* and *Q. pubescens*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium* and *Sorbus torminalis*. The management system is coppice-based, with trees intended for industrial purposes (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). The woods are privately owned and managed.

2. Sampling design

The changes in the vegetation were examined along 28 transects belonging to seven contrasting border types. The boundaries belonged to mature woods selected as a function of the visual homogeneity of the composition of their canopy, and of their age and structure. The borders were divided into two adjacent land cover classes (crop and meadow), two orientation classes (north and south) and two topographical position classes (ascending and neutral). 'Ascending' means that the transect (from the forest interior towards the border) is upslope oriented, whereas 'neutral' means that the forest border passes through several contour lines. There were four replicate transects for each combination of adjacent land cover, orientation and topography, except for the crop-north-ascending combination which was not available in the study area. All the selected borders were in direct contact with the adjacent land cover. The edges bordering on roads, tracks or streams were excluded.

As was the case for Marchand and Houle (2006), the transects extended perpendicularly to the border (0 m) defined as the line formed by the trees with a diameter of more than 10 cm at chest height up to 40 m towards the forest interior. This distance was close to the centre of certain forest fragments, so it was not pertinent to sample longer transects. To limit the multiple edge effects, the transects were situated at least 40 m from an opening in the canopy or from another edge. The transects were at least 40 m apart and were relatively homogeneous, without any intersections with a farm track or a gap. Twenty contiguous, 2 m by 2 m quadrats were established along each transect.

3. Vegetation data

The floristic data were collected in each quadrat from May to the end of June 2008, allowing us to take into account the vernal flora. The cover percentage for all the vascular species was estimated using a reference grid (Prodon & Lebreton, 1981). Individuals with a diameter of more than 1 cm at a height of 2 m, mainly consisting of woody species, were excluded from the analysis. Their presence in the forest fragments result more from old management practices than from the ecological conditions associated with the edges (McCollin et al., 2000). The variables derived from the floristic data were specific richness, cover percentage and composition. The plant nomenclature follows Flora europaea (Tutin et al., 1993).

4. Environmental data

The environmental measurements were made on the same quadrats as for the vegetation data. The variables are distributed in two categories: soil environment attributes (temperature, moisture, penetrability, pH) and an estimation of the amount of light reaching the soil (percent canopy openness). All these variables were measured at the beginning of summer with the exception of the percent canopy openness which was measured at the end of July when the vegetation of the overstory canopy was well developed.

Soil temperature was measured 10 cm below the surface of the soil using a portable temperature probe (Hanna HI935005N). Simultaneously, relative soil moisture was measured 5 cm below the surface of the litter-free forest soil (Thetaprobe hygrometer, DeltaT-Device Ltd). The soil penetrability depended not only on its compaction, but also on the presence of rocks and roots, the composition of the soil and its water content. The measurements were made using a cone penetrometer in a relatively short lapse of time to ensure the meteorological conditions were identical. Soil samples, taken at a depth of 10 cm, were collected in hermetically sealed bags and taken back to the laboratory. The pH was measured by putting the soil in solution in distilled water in the proportion 1 : 1. The measurements were repeated five times for each variable and each quadrat. The percent canopy openness was estimated using hemispherical photographs of the forest canopy take with a Nikon camera (Coolpix 4500 digital) equipped with a fish-eye lens (Niko, FC-E8). The photographs were taken every 8m, along each transect, starting from the centre of the first plot. The percent canopy openness was calculated from the photographs using the Gap Light Analyser 2.0 software (Frazer et al. 1999).

5. Statistical analysis

Before carrying out statistical analysis, the species presence/absence per quadrat data synthesis was done to summarize the botanical composition. This synthesis was based on the linear ordinations

(Meiners & Pickett, 1999; Gehlhausen et al., 2000; Piessens et al., 2006) repeated for each transect. Like Meiners and Pickett (1999) and Toms and Lesperance (2003), we chose the covariance Principal Component Analysis (covPCA) to summarize the information. In general, only the first axis showed a relationship with the distance from the edge (Toms & Lesperance, 2003), that is why we only kept the scores on axis 1 to summarize the composition of each quadrat.

The responses on the edge for each variable were analyzed using the statistical approach developed by Ewers and Didham (2006b). This analysis involves fitting five statistical models of increasing complexity. These models do not necessarily represent the best fit to the data observed but they do have the advantage of referring to ecological hypotheses on the response of communities and of the environment to the influence of edges. The five statistical models selected by Ewers and Didham (2006a) are the following:

the null model
$$v = \bar{v} + \varepsilon \quad (1)$$

the linear model
$$v = \beta_0 + \beta_1 d + \varepsilon \quad (2)$$

the exponential model
$$v = \beta_0 e^{\beta_1 d} + \beta_2 + \varepsilon \quad (3)$$

the logistic model
$$v = \beta_0 + \frac{\beta_1 - \beta_0}{1 + e^{(\beta_2 - d)\beta_3}} + \varepsilon \quad (4)$$

and the unimodal modal
$$v = \beta_0 + \frac{\beta_1 - \beta_0}{1 + e^{(\beta_2 - d + \beta_4 d^2)\beta_3}} + \varepsilon \quad (5)$$

where v is the response variable, biotic or abiotic, d is the distance from the border, $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4$ are constants and ε is an error term.

The information-theoretical approach was used as model selection procedure (Stephens et al., 2007). To compare the match between the five statistical models and the data in an unbiased way we used the weighted Akaike Information Criterion (AICw). Akaike weights indicate the strength of evidence for a particular model being the best out the set of candidate models (Johnson & Omland, 2004). Like Ewers and Didham (2008), we added an additional constraint for selecting the unimodal model. To ensure that the unimodal model was selected only in the case where there was a clear unimodal peak, we compared the values of the extremes of the gradient with the maximum value on the fitted curve. If the extreme values represent less than one third of the peak value, then the peak is considered to be significant and the fitting by a unimodal model validated. Otherwise, the unimodal model was discarded in favour of the model with the next lowest AICw value.

To begin with, the method was applied for each variable on all the transects. We pooled together the data from the 28×20 quadrats, linking them to the distance from the border and looking for the model that fits best amongst the five statistical models. Secondly, the analyses were dissociated by variable and then by transect. We obtained a table with, for each transect (28) and each variable (8), the following information from which we determined the best adjustment model: AICw, R^2 and estimated coefficients of each of the five fitted models. Chi² tests were performed to compare the

proportion of statistical models selected by the largest AICw as a function of the border types and their attributes. Analyses were performed using R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008).

C. Results

1. Vegetation and environmental data

We identified 127 plant species belonging to 42 families with 10.7 ± 3.6 (mean + standard deviation) species on average per quadrat and 32.7 ± 8.7 species on average per transect. 45 species were woody and only five species were annuals (*Conyza sumatrensis*, *Galium aparine*, *Poa annua*, *Stellaria media* and *Veronica hederifolia*). The species the most often contacted along the transects were *Hedera helix*, *Rubus fruticosus gr.*, *Tamus communis*, *Lonicera periclymenum*, *Prunus avium* and *Rubia peregrina*, with an occurrence frequency higher than 50 %, representing less than 5 % of the plant species identified. A large majority (80 %) of the species were relatively uncommon with an occurrence frequency lower than 10 % over all the transects. In terms of abundance, the plant cover per quadrat was $50.4 \% \pm 27.4$ on average. Concerning the composition, the total inertia of the centered 28 covPCAs was 4.22 ± 1.23 on average. The eigenvalues of the first axes of the 28 covPCAs vary between 0.48 and 1.69 with an average of 0.93. The variance part explained by the first axis was $22.2 \% \pm 4.9$ on average.

The average soil temperature and moisture measured over all the quadrats was 17.9 ± 0.8 °C and 12.2 ± 3.4 % respectively. Soil penetrability was 385 ± 104 N.cm⁻² on average for all the transects. Soil pH varied between 4.4 and 7.2 with an average of 5.4 ± 0.4 . Lastly, the average percent canopy openness was 19.5 ± 4.3 % for all the transects.

2. Mean response models overall the transects and variables

For four of the eight variables studied (specific richness, percent cover, soil moisture and penetrability), the null model was the best fit selected by the AICw amongst the five statistical models tested. The temperature and pH had response profiles whose best fit selected by the AICw was of the linear type (AICw = 0.51 and AICw = 0.99 respectively) (Figure 29). The soil temperature increased linearly as the distance from the border increased, whereas the pH decreased. The percent canopy openness decreased exponentially with the distance (Figure 29). Only the scores on axis 1 of the covPCA summarizing the species composition of each quadrat presented a response pattern whose best fit was a logistic model (AICw = 0.19)(Figure 29).

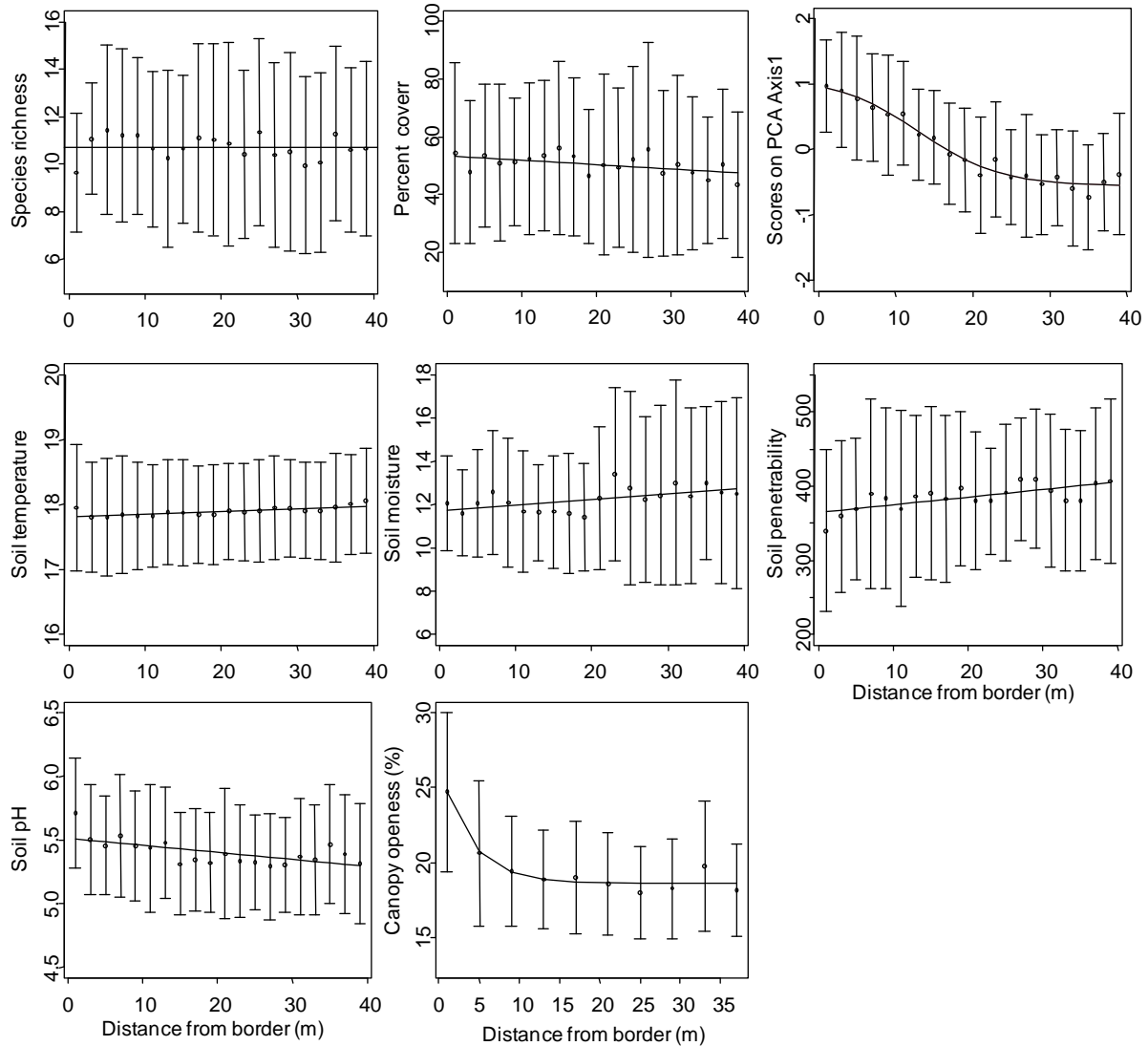


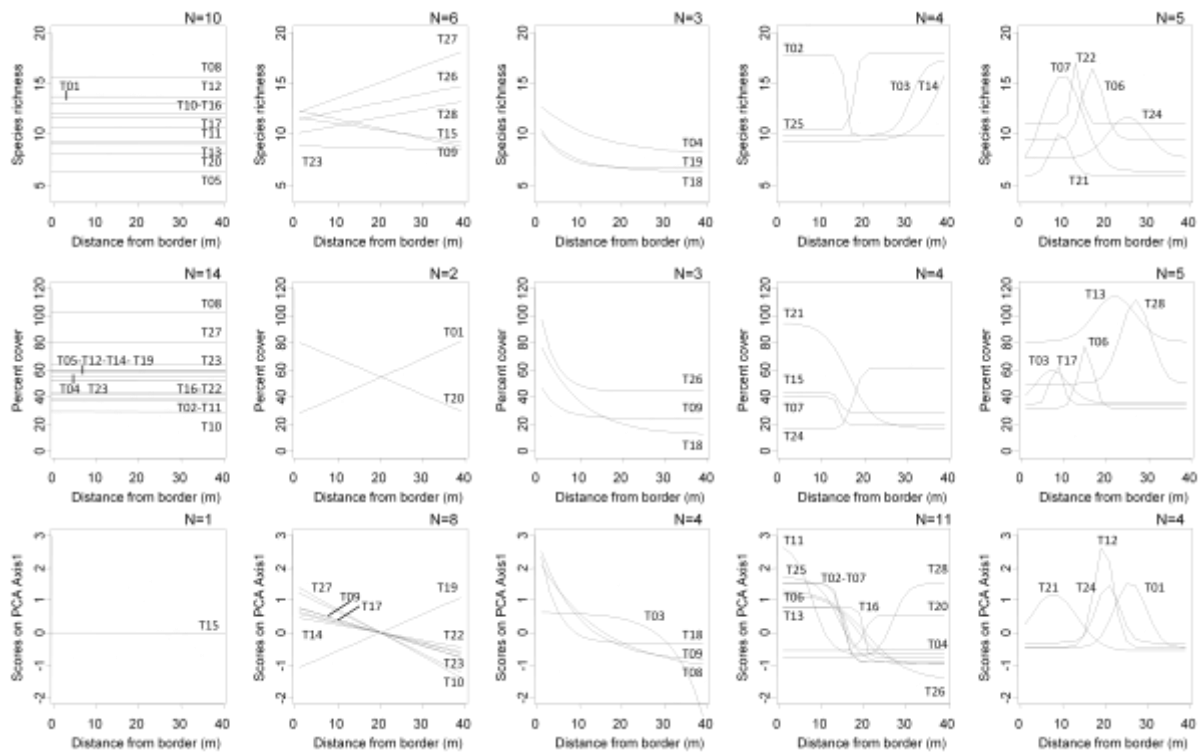
Figure 29 : Edge response curves describing variation in biotic (species richness, percent cover and composition) and abiotic (soil temperature, soil moisture, penetrability, pH and canopy openness) data as a function of distance from the border. Filled circles are mean values by distance and solid bars represent standard deviation.

3. Response models per variable

For the biotic variables, each of the five statistical models was selected at least once as the best fit to the data (Figure 30). Amongst the abiotic variables the penetrability, pH and percent canopy openness did not present any transect whose response pattern was of the logistic type (Figure 30). Out of all the transects (28) and variables (8), the AICw most often selected the null model as the best fit ($n = 76$, i.e. 34 % of cases), then the linear model ($n = 61$, i.e. 27 %), the unimodal model ($n = 33$, i.e. 15 %), the exponential model ($n = 28$, i.e. 13 %) and the logistic model ($n = 26$, i.e. 11 %). For temperature and penetrability, the linear model was the model most frequently selected by the AICw ($n = 13$, i.e. 46 % and $n = 11$, i.e. 39 % of the transects, respectively). The logistic model was preponderant only for the composition ($n = 11$, i.e. 39 % of the transects).

When we excluded all the null ($n = 76$) and unimodal ($n = 33$) models we observed a tendency towards a decrease in the specific richness as a function of the distance from the edge, except in the

case of transects T03, T14, T25, T26, T27 and T28. The percent cover also tended to decrease in relation with the distance except in transects T01 and T24. The scores on axis 1 of the covPCA summarizing the composition of each quadrat decreased as a function of the distance from the border for all the transects, except transects T19, T20 and T28. The species composition was therefore more highly variable near the border than in forest interior where the species composition was closer to the “average” composition (scores close to 0) (Figure 30). Amongst the abiotic variables, soil temperature and moisture did not have any response pattern with a clearly cut trend. Penetrability increased towards the interior of the wood except in the case of four transects (T03, T13, T27, T28). The pH decreased as the distance increased except in transects T01, T14 and T20. All the transects showed a decrease in the percent canopy openness in relation with the distance from the edge except transects T22 and T25 (Figure 30). Whatever the variable considered, the unimodal models had a great diversity of profiles with peaks at a distance of between 3 and 33 m from the border, and contrasted amplitudes (Figure 30).



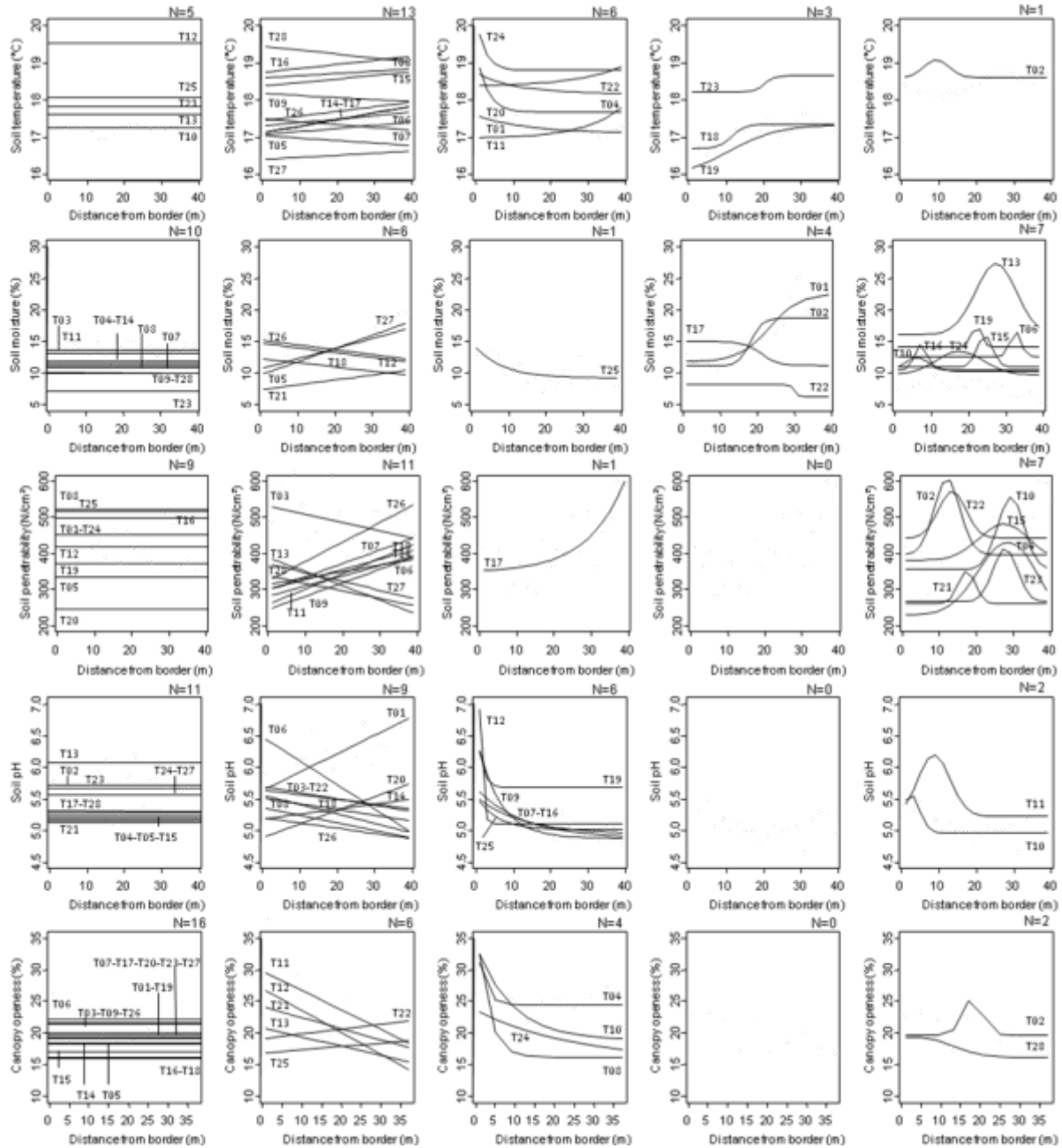


Figure 30 : Representation for each transect (numbered T01 to T28) of the best model selected by the weighted AIC amongst the five statistical models tested (null, linear, exponential, logistic and unimodal). Rows: the biotic (3) and abiotic (5) variables tested; Columns: the five models tested with the method.

4. Response models per transect

For 14 of the 28 transects sampled, the statistical model most often selected amongst the five models tested was the null model. The linear model was chosen as the best fit for seven of the 28 transects. Only two transects (T02 and T07) presented a preponderant occurrence frequency for the logistic model. None of the transects bordering on crops had an exponential type response profile. Likewise, none of the transects bordering on meadows had a fit with the logistic model. Most of the response patterns of the transects exposed to the north were linear, whereas those exposed to the south tended to be more of the null type (Tableau 6).

Tableau 6 : Proportion of the five statistical models selected by the weighted AIC for each transect overall variables (richness, percent cover, composition, soil temperature, soil moisture, soil penetrability, soil pH and percent canopy openness). For each transect, the nature of its adjacent land cover, its orientation and topography are indicated. In bold, the maximum occurrence frequencies amongst the five statistical models.

Transect	Border attributes			Adjusted models				
	Adjacent land cover	Orientation	Topography	null	linear	exponential	logistic	unimodal
22	crop	north	neutral	12.5	37.5	12.5	12.5	25
25	crop	north	neutral	37.5	12.5	25	25	0
26	crop	north	neutral	12.5	62.5	12.5	12.5	0
27	crop	north	neutral	37.5	62.5	0	0	0
1	crop	south	neutral	37.5	25	12.5	12.5	12.5
2	crop	south	neutral	25	0	0	37.5	37.5
20	crop	south	neutral	50	25	12.5	12.5	0
21	crop	south	neutral	25	25	0	12.5	37.5
5	crop	south	ascending	62.5	37.5	0	0	0
6	crop	south	ascending	12.5	37.5	0	12.5	37.5
7	crop	south	ascending	25	25	12.5	25	12.5
23	crop	south	ascending	62.5	12.5	0	12.5	12.5
3	meadow	north	neutral	25	37.5	12.5	12.5	12.5
17	meadow	north	neutral	37.5	25	12.5	12.5	12.5
18	meadow	north	neutral	12.5	37.5	37.5	12.5	0
19	meadow	north	neutral	37.5	12.5	25	12.5	12.5
13	meadow	north	ascending	37.5	25	0	12.5	25
14	meadow	north	ascending	37.5	50	0	12.5	0
15	meadow	north	ascending	37.5	25	0	12.5	25
16	meadow	north	ascending	50	12.5	12.5	12.5	12.5
4	meadow	south	neutral	37.5	0	37.5	12.5	12.5
12	meadow	south	neutral	50	25	12.5	0	12.5
24	meadow	south	neutral	25	0	25	12.5	37.5
28	meadow	south	neutral	25	37.5	0	12.5	25
8	meadow	south	ascending	50	25	25	0	0
9	meadow	south	ascending	25	37.5	37.5	0	0
10	meadow	south	ascending	37.5	25	12.5	0	25
11	meadow	south	ascending	37.5	25	12.5	12.5	12.5

5. Effect of the borders' attributes

The effect of the border type on the proportion of each statistical model selected by the AICw, all variables and all transects taken into account, was not significant ($\text{Chi}^2 = 30.37$; $\text{df} = 24$; $P = 0.17$). The proportion of different models selected by the AICw varied insignificantly as a function of the borders' attributes, whether according to the nature of the adjacent environment ($\text{Chi}^2 = 6.51$; $\text{df} = 4$; $P = 0.16$), the orientation ($\text{Chi}^2 = 5.28$; $\text{df} = 4$; $P = 0.26$) or the topography ($\text{Chi}^2 = 4.30$; $\text{df} = 4$; $P = 0.37$).

D. Discussion

In this study, we have evidenced an unexpected variability in the response patterns of the vegetation's and environmental conditions' to the edge influence. The theoretical response pattern broadly accepted in the literature indicates that there should be at least one asymptote in the margin of the edge area (Lidicker, 1999; Cadenasso et al., 2003b; Ries et al., 2004) corresponding to the exponential and logistic models proposed in this study. Recently, Ewers and Didham (Ewers & Didham, 2006a) reported that the logistic model adequately described variations of both invertebrate abundance and microclimatic variations to edge influence. Reino et al. (2009) illustrated exponential decays in overall and woodland species richness of birds with increasing distance from plantation borders.

Out of all the data, the null model is the statistical model most often selected to describe the variations in the vegetation and environmental variables as a function of the distance from the border. Thus, there would not be any variation in richness, plant species cover, soil moisture or penetrability as a function of the distance from the border. Only the species composition presented an average response pattern of the logistic type in agreement with the theoretical pattern. Likewise for percent canopy openness which decreased exponentially as a function of the distance from the border. Nevertheless, the great dispersion of the data, all transects taken into account, suggests that these results should be viewed with precaution and justifies the fact of considering the proportion of different response models per transect and/or variable.

By examining the response profiles per variable, we have shown that each of the five adjustment models was selected at least once to describe the biotic and abiotic variations due to the edge effect. Amongst these models and for the vast majority of the variables studied, the null model was most frequently selected by the AICw. These results contrast with empirical patterns reported in literature and stress the variability of the response patterns per variable and also per transect. This observation puts into question the genericness of the theoretical pattern accepted in the literature. Given the differences in the response profiles between transects, we recommend that a vigilant attitude should be adopted when studying the edge effects with respect to the pooling of transects carried out by many authors (e.g. Chen et al., 1992; Fraver, 1994). Furthermore, the drawback of this result is that we cannot quantify in a rigorous way the magnitude and width of the edge effect, because there is no asymptotic value of the response variable for the null or linear. As mentioned by Ewers and Didham (2006a), determining an edge effect width from an exponential model is more arbitrary than statistical, contrary to the logistic and unimodal models which provide the opportunity to determine this value rigorously.

According to the literature, the structure and diversity of the communities are characteristically altered at habitat edges (Fox et al., 1997; Gehlhausen et al., 2000; Ewers & Didham, 2006a). Not only the specific richness but also the percentage of plant cover are known to decrease as the distance increases from the border towards the forest interior (Brothers & Spingarn, 1992; Fraver, 1994; Marchand & Houle, 2006). We find this trend in our results when we exclude the null and unimodal models. Earlier studies have also shown that soil moisture is lower at the edge than in the forest interior in relation with a greater luminosity, a higher air and soil temperature and lower air humidity at soil level (Kapos, 1989; Matlack, 1993b; Jose et al., 1996; Ries et al., 2004). Soil moisture, pH and canopy openness had responses to the edge effect whose most frequent fit was the null model,

which contrasts with what is usually reported in the literature. However, when we exclude the null and unimodal models, we also find that the soil moisture and penetrability increase whereas the pH and luminosity decrease. The edge might play the role of filter with respect to pollutants generated by human activities in the adjacent habitats (Weathers et al., 2001), hence a higher pH at the edge. Our results agree partially with earlier studies but show a greater variability in the response patterns of the biotic and abiotic variables than expected according to the assumptions of the theoretical pattern.

The responses of the biotic and abiotic variables to the edge effect are known to be influenced not only by the distance from the edge but also by the type of forest, the age of the edge, its orientation, the size and shape of the fragments (Williams-Linera, 1990b; Chen et al., 1992). In the woods we studied, the presence of a boundary between forest and agricultural land cover would not, for the most part, have any influence on the plant communities and their associated environment. None of the attributes of the borders tested (adjacent land cover, orientation and topography) can explain in any significant way the proportion of different statistical models observed. One possible explanation is the size of the forest patches. Our study was conducted in small woods, of between 5 and 35 ha, for which the presence of a core habitat is uncertain. But, the size of the fragments is important because it conditions the proportion of the edges with respect to the core of the fragment and it enhances edge related processes (Ross et al., 2002). Further to fragmentation, the surface area of a patch's core may decrease to the benefit of the proportion of edge to such an extent that the whole patch comes under the influence of the edges (Laurance & Yensen, 1991). Under these conditions, it can be assumed that the pattern of the plant biodiversity in the edges no longer obeys the general pattern observed in woods with a larger surface area.

Other factors such as the history and dynamics of edges have been proposed to explain the increased proportion of null models in response to the edge influence. As suggested by Palik and Murphy (1990) and Brosofske et al. (2001), the effect of disturbances may override the edge effects. The absence of any variation in the vegetation as a function of the distance from the border may correspond to a situation where the distinction between a community of species inside the wood and that of the species on the edge has not yet been made. Studies have shown that the vegetation reacts with a delay to changes in forest contours. For certain species, the term of "extinction debt" is used when the conditions favorable to their survival have disappeared, but they are still temporarily present (Vellend et al., 2006). This is what would result, in particular, after the recent creation of a discontinuity or after a disturbance (Palik & Murphy, 1990), which may be the case in some of the woodlots we studied and in which cutting is very frequent (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). However, this hypothesis is more debatable for the case of abiotic variables.

With this study we have evidenced a great variability of vegetation and environmental data patterns in response to the edge influence which implies that edges cannot all be considered to be equivalent. As suggested by Fernández et al. (2002), the common simplification of an edge effect invariant along the whole forest border is 'paradoxical'. The preponderance of the null model puts into question the genericness of the theoretical pattern. Landscape elements, such as the size of the forest fragments, should be integrated in the study of the edge influence and that the age and dynamics of the edges should be taken into account. With a view to managing biodiversity in the edge and assess the influence that it may have on the adjacent environments, particularly through the ecological services

(Sarhou et al., 2005), studies are still necessary to detail the factors determining variability of vegetation and environmental data patterns in response to edge influence.

Acknowledgments

We thank Laurent Burnel, Jérôme Willm and Marc Fakorellis for their assistance in the field. We are also grateful to Alain Cabanettes for providing helpful comments on statistical analysis and Hew up Thomas for checking the english. Funding for this study was provided by the French Ministry of Research and Education.

Partie 4. La variabilité de réponse des communautés végétales à l'effet de lisière et ses déterminants

L'établissement des communautés végétales est fortement dépendant du devenir des propagules, de leur capacité de dispersion mais aussi de leur aptitude à s'établir et se maintenir. Les caractéristiques écologiques et biologiques des espèces sont donc déterminantes de la structure et la composition des communautés végétales. Les espèces strictement forestières ont des capacités de dispersion limitées (Ehrlén & Eriksson, 2000; Jacquemyn et al., 2001b; Verheyen & Hermy, 2001). Les espèces indicatrices de forêts anciennes *sensu* Hermy et al. (1999) sont des espèces plutôt sciaphiles, tolérantes aux milieux acides, évitant les sites à teneur élevée en azote et adaptées à de faible niveau de perturbations. Ce sont des espèces tolérantes au stress ayant des stratégies adaptatives plutôt de type S-, SR- et CSR- (Grime et al., 1988; Bossuyt & Hermy, 2000; Graae & Sunde, 2000; Wulf, 2003). A l'opposé, les espèces de forêts récentes ou plus perturbées se caractérisent par une longévité plus importante des graines et une floraison plus tardive (Graae & Sunde, 2000; Verheyen et al., 2003).

Le développement d'une espèce et son maintien au sein d'une communauté sont fonction de sa capacité de croissance mais également de la quantité, la qualité et la disponibilité des ressources. Les conditions environnementales locales déterminent la présence mais aussi l'abondance des espèces. Toutefois, l'âge, les pratiques de gestion, en modifiant la structure du couvert forestier affectent les conditions du milieu. De la même façon, le contexte paysager au travers de la surface et l'isolement des fragments forestiers conditionnent les patrons de distribution des plantes.

Connaître l'importance des conditions environnementales locales associées aux effets de lisière et le lien qu'elles entretiennent avec les espèces au travers des traits biologiques est nécessaire pour comprendre la structure et le maintien des communautés en place.

L'objectif de cette partie est de mettre en évidence quels sont les facteurs impliqués dans la variabilité de réponse des communautés à l'effet de lisière.

Mes objectifs spécifiques sont de :

- Tester l'efficacité d'une méthode d'analyse à k-tableaux pour la détermination d'un patron commun de réponse de la végétation à l'effet de lisière entre lisières contrastées ;
- Identifier les traits biologiques des espèces à l'origine de la distribution des espèces végétales en lisière ;
- Evaluer l'importance relative des facteurs environnementaux à différentes échelles de temps et d'espace sur la composition des communautés végétales.

Le premier chapitre de cette partie vise à déterminer un patron commun de réponse de la végétation entre différents types de lisières contrastés et à rechercher la structure de ce patron. La méthode employée, STATIS, est une méthode statistique récente d'analyse de k-tableaux, peu utilisée en écologie terrestre. Elle rend compte de façon simplifiée et optimisée de l'information contenue dans un ensemble de tableaux appariés par une de leur dimensions, sous la forme d'un tableau moyen dit de compromis (Lavit et al., 1994; Abdi & Valentin, 2007). STATIS tient compte de la structure hiérarchique des données, c'est-à-dire de l'appartenance des quadrats à des transects. Cette méthode permet de dégager le patron commun de réponse de la végétation aux effets de lisière entre sept types de lisières contrastés. Ce patron, en relation avec la distance à la bordure est plus complexe qu'attendu sous l'hypothèse d'une structuration du bois en deux zones. Ce chapitre fait le lien avec la partie précédente dans le sens où les données traitées sont identiques mais il apporte un regard nouveau en tenant compte de la structure hiérarchique des données écologiques en transect.

Les deux autres chapitres approfondissent l'étude des patrons de distribution des communautés végétales et leurs déterminants en complétant le jeu de données initial par des variables complémentaires (traits d'histoire de vie, variables de stratification). L'analyse des effets de lisière sur un sous-échantillon d'espèces est affinée par l'étude de la réponse fonctionnelle des espèces végétales aux facteurs environnementaux, mesurés à plusieurs échelles spatio-temporelles. Les résultats montrent l'importance du contexte historique au travers de la continuité forestière et des pratiques de gestion sur la composition floristique des lisières. Cette approche permet non seulement de faire des hypothèses quant aux mécanismes impliqués dans les différences de composition des communautés végétales observées en lisière mais aussi de faire des parallèles avec d'autres études sur la végétation forestière et donc de replacer dans un cadre plus général les réponses des espèces à l'effet de lisière. Ces deux chapitres ne présentent pas d'ordre particulier et sont présentés dans l'ordre suivant lequel les analyses ont été conduites.

I. Assessing the biotic and abiotic response patterns to forest edge influence from a set of transects: use of the multi-way STATIS method

Ce chapitre correspond à un article soumis à la revue *Journal of Vegetation Science*.
Invité à resoumettre le 23/09/10, cet article est en révision.

Alignier Audrey^{1*} & Deconchat Marc¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author:
Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

Résumé

Comment peut-on estimer de manière rigoureuse le patron induit par l'influence des lisières sur des données écologiques complexes et multidimensionnelles ? Ce patron est-il cohérent entre les descripteurs biotiques et abiotiques ? La végétation forestière de la strate basse et des caractéristiques environnementales ont été échantillonnées le long de 28 transects perpendiculaires à la limite forestière. Les transects, de 40 m de long, sont disposés de la limite vers l'intérieur du bois. La méthode STATIS, traitant des tableaux écologiques à trois entrées, a été utilisée dans cette étude pour analyser les patrons de réponse des descripteurs biotiques et abiotiques induits par les lisières. Les transects sont considérés comme des réplicats et sont associés dans l'analyse à des tableaux constitués de 20 unités statistiques (relevés) décrites par 127 espèces (données en présence/absence ou pourcentage de recouvrement) et cinq variables abiotiques (température, humidité, pH et pénétrabilité du sol, pourcentage d'ouverture de la canopée). Le transect compromis produit par STATIS, comme la moyenne pondérée des patrons de chaque tableau, est relié à la distance à la bordure pour détecter une structure spatiale. Les réponses à l'influence des lisières montrent des patrons robustes et reproductibles distinguant deux groupes de quadrats. Les effets de lisière atteignent 23 m pour la végétation et 11 m pour les variables abiotiques. Malgré une variabilité des lisières forestières, nous avons mis en évidence une forte structuration spatiale des patrons observés pour les variables biotiques et abiotiques, en relation avec la distance à la bordure. Nous montrons ici l'utilité de STATIS pour la détection efficace d'un patron commun en réponse à l'influence des lisières pour des données écologiques complexes et multidimensionnelles. Les méthodes dérivées des analyses de la famille STATIS ouvrent des perspectives dans l'étude des gradients de lisières et de la dynamique des communautés, à diverses échelles.

Abstract

Question: How can we rigorously address the response pattern induced by edge influence on structurally complex and multidimensional ecological data? Is this pattern consistent among biotic and abiotic descriptors?

Location: Fragmented forests in southwestern France.

Methods: Understorey forest vegetation and environment characteristics were sampled along 28 transects perpendicular to the forest border. Transects extended from the border to 40 m into the forest. The STATIS method, dealing with three-way ecological data, has been used in this study to

analyze the patterns of response of biotic and abiotic descriptors induced by edges. Each transect was interpreted as a replicate and treated in the analysis as a table with 20 statistical units described by 127 species (presence/absence or percent cover data) and by five abiotic descriptors (soil temperature, soil moisture, soil resistance, soil pH and percentage of canopy openness). The compromise transect produced by STATIS, as a weighted average of the patterns for each table, was correlated with the distance from the border, to test for a spatial pattern.

Results: Responses to edges influence displayed robust and highly reproducible patterns distinguishing between two groups of quadrats. Edge effects reached 23 m for vegetation and 11 m for abiotic variables. Despite variation between edges, we highlighted the strong spatial structure of the response patterns in relation with the distance from the border, for both biotic and abiotic variables.

Conclusion: Vegetation communities and abiotic conditions are affected by forest edges, in relation with the distance from the border. We demonstrated the utility of STATIS for the efficient detection of a common pattern in response to edge influence in multidimensional and complex ecological data. The methods derived from the family of STATIS analyses open up perspectives in studies of forest edge gradients and community dynamics, at several scales.

Keywords: edge effect; multi-way analysis; vegetation; community

A. Introduction

Biodiversity management is based on knowledge built from complex components, and study methods taking these components into account are therefore required. Data relating to biodiversity are often diverse in nature and require sampling schemes with a highly complex structure (McCune et al., 2002). Ecological data are collected as a set of variables, including diverse spatial and temporal dimensions (Stanimirova et al., 2004). The resulting tables of multivariate data obtained include multiple entries, providing many possibilities for analysis (von Wehrden et al., 2009).

Recent decades have seen the development of some useful multi-way statistical tools (Acar & Yener, 2008) for coordinating the analyses of each survey within a rigorous and reproducible framework. One such tool, the three-way data analysis tool STATIS (for "Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique"), introduced by L'Hermier des Plantes (1976) and subsequently developed by Lavit (1994), has been used specifically to work with blocks of data (Stanimirova et al., 2005). It aims to take into account, in a simplified and optimal manner, the information contained in a set of multivariate tables related by one of their dimensions, by generating a mean, so-called "compromise" table (Lavit et al., 1994; Abdi & Valentin, 2007). This method can be used to evaluate the common temporal structure of tables of variables based on measurements taken on different dates (Lekve et al., 2002). It can also be used to compare tables of different natures relating to the same sampling units (Simier et al., 1999; Thioulouse et al., 2004) or to compare groups of elementary sampling units in a hierarchical design (Gaertner et al., 1998). STATIS has been used in many research fields, including molecular imaging (Coquet et al., 1996), chemometrics (Stanimirova et al., 2004), food science (Chaya et al., 2004) and ecology. In particular, the STATIS method has been applied to coastal marine ecology (Gaertner et al., 2002; Lekve et al., 2002; Gailhard et al., 2003; Rolland et al., 2009). For example, Gaertner *et al.* (1998) investigated the spatial organization of the demersal fisheries system in the Gulf of Lion over six periods between 1983 and 1992. They identified a

bathymetric gradient, defining three regions as a function of depth. To our knowledge, no study has yet applied STATIS to forest ecology, an area in which this method has great potential for the efficient detection of emerging patterns and for the elucidation of relationships between organisms and their environment. STATIS may be a useful tool for the analysis of ecological gradients.

Gradients have been identified for a number of ecological variables, beginning at the border of forest patches and proceeding towards forest interior (Fernández et al., 2002). Forest biodiversity is strongly influenced by these gradients, which are known as “edge effects” (Murcia, 1995). These effects condition forest plant communities, affecting their structure, composition and dynamics (Fraver, 1994; Ries et al., 2004; Harper et al., 2005). The studies carried out have demonstrated the existence of a common response pattern of biotic and abiotic factors to edge effects (Murcia, 1995; Cadenasso et al., 1997; Cadenasso et al., 2003b; Strayer et al., 2003; Ries et al., 2004). This “hypothetical response pattern” (Murcia, 1995) identifies two zones, beginning from the border: an edge zone, in which the variables vary as a function of distance from the border, and an interior zone not affected by distance from the edge, in which ecological conditions are similar to those at the forest interior. Previous studies have placed the limit between these two zones, measuring the depth of the edge influence on the vegetation, at about 20 m from the edge in temperate forests (Ranney et al., 1981; Matlack, 1994; Piessens et al., 2006).

Studies of edge effects generally make use of small sampling units (quadrats), in which biodiversity is assessed by determining the abundance of the species present and in which abiotic variables are measured at given time. These base units are grouped together into transects running perpendicular to the border of the forest and are repeated in different situations to obtain replicates (Chen et al., 1992; Fraver, 1994; Fox et al., 1997; Euskirchen et al., 2001). In this study, we used the STATIS approach to investigate the structure of the common response pattern to the edge influence. We surveyed biotic and abiotic variables for a set of 28 edges, along transects of 20 quadrats. Our objective was i) to obtain an accurate representation of the response to the edge influence common to 28 tables or transects, i.e. the compromise transect and ii) to investigate the link between this compromise response and distance from the border of the forest, with a view to characterizing the spatial pattern induced by the edge effect. In this study, we aimed to demonstrate the potential of the STATIS approach for increasing our understanding of forest edge effects.

B. Material and Methods

1. Study area

The study zone was located in Aurignac (N 43°13' E 0°52') in the valleys and hills of Gasconne in south-western France. The climate of this area is temperate, with maritime and Mediterranean influences. The summers tend to be hot and dry and the winters are mild and damp, with an annual mean temperature of 11°C and a mean annual precipitation of 750 mm. The hills are molded from the molasse, deposits of clayey and calcareous material. The forests are fragmented into woods each covering 0.5 to 20 hectares, occupying about 15% of the surface area (Balent & Courtiade, 1992). Some of these wooded fragments have been isolated since the start of the 19th Century and have changed little, if at all, in shape since the first aerial photographs of the area were taken in 1942 (Andrieu et al., 2008). The principal trees present are oaks (*Quercus robur* and *Q. pubescens*), hornbeam (*Carpinus betulus*), wild cherry (*Prunus avium*) and wild service tree (*Sorbus torminalis*).

These woods are coppiced, with interspersed standard trees destined for use in construction (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). Most of these woods are privately owned and managed.

2. Sampling design

We evaluated the response of the vegetation and of abiotic variables to the edge influence by taking measurements along transects. Each transect consisted of 20 contiguous quadrats, each 2 m x 2 m. Transects extended from the border (0 m along the transect) — defined by the line formed by the outermost trees with a diameter of more than 10 cm at breastheight — in a perpendicular direction, 40 m into the wood. Multiple edge effects were limited by placing the transect at least 40 m from canopy gaps and other edges.

We took into account the variability of the edges in the landscape studied, by collecting results for 28 transects. Each transect was located in mature stands with a similar tree composition (mainly *Quercus sp.*), under the same type of management (traditional coppice with standards) and with no logging in the last 20 years. Transects were separated by at least 40 m and pertained to forest edges in direct contact with an adjoining agricultural area (crops or pasture). Forest borders next to roads, paths and streams were excluded from the sample. There were similar numbers of north- and south-facing edges.

3. Vegetation data

Floral data were collected from May to the end of June 2008, making it possible to take into account summer-flowering plants. The percentage recovery of all the vascular plants detected was estimated visually, using the Prodon scale (Prodon & Lebreton, 1981). Individuals with a diameter of more than 1 cm at a height of 2 m, corresponding principally to woody species, were excluded from the analysis. The presence of these species in the forest fragments results principally from previous management practices rather than from the ecological conditions associated with edges (McCollin et al., 2000). The presence/absence data were log-transformed for the analysis to minimize the effects of low-abundance species (Gaertner et al., 1998). Plants nomenclature followed the Flora Europaea (Tutin et al., 1993).

4. Abiotic variables

The variables were of two types: attributes of the soil environment (temperature, humidity, penetrability of the soil, soil pH), for which five measures were taken per quadrat, and estimates of the amount of light reaching the soil as a function of the openness of the canopy, expressed as a percentage. All the abiotic measurements were made in June, except for canopy openness, which was assessed at the end of July, when the overstory tree canopy was well developed.

Soil temperature was measured 10 cm below the soil surface, with a portable temperature probe (Hanna HI935005N). Relative moisture was measured simultaneously in the forest soil free of litter (Thetaprobe hygrometer, DeltaT-Device Ltd). The permeability of the soil depends on its compaction and on the presence of rocks and roots, the composition of the soil and its water content. Measurements were made with a cone penetrometer, over a relatively short time scale, to ensure that the meteorological conditions were identical for all measurements and that measurements between transects were comparable (Deconchat, 1999). Soil samples, taken from a depth of 10 cm, were collected in bags that were then hermetically sealed and transported to the laboratory. The pH

of the soil was determined by suspension of the soil in distilled water (1:1 mixture). Canopy openness was estimated from hemispheric photographs of the forest canopy taken with a Nikon camera (Coolpix 4500 digital) equipped with a fisheye lens (Niko, FC-E8) and placed on a tripod 1 m from the ground. The percentage openness of the canopy was calculated from the photographs with Gap Light Analyser 2.0 software (Frazer et al., 1999).

5. The STATIS method

The STATIS method allows the multi-way analysis of data and the comparison of configurations of data of different natures obtained at the same time or the same site (Lavit et al., 1994). It can be used to describe the common and variable parts of the pattern of response to the edge influence between transects. The underlying theoretical basis of STATIS was described by Lavit (1994), and the rationale of the classical version is based on principal component analysis (PCA). STATIS analyses consist of three steps generating the interstructure, the compromise and the intrastructure, respectively.

The three-way data are denoted by X with dimensions n, p, k , corresponding to the number of rows, columns and tables, respectively (Acar & Yener, 2008)(Fig. 1). STATIS may be considered as an unfolded PCA with special weighting of individual tables. For each table, the variance-covariance matrix, W_k , reflecting the similarities between objects within this data table is calculated as follows:

$$W_k = X_k Q_k X_k^T,$$

where X_k is a slice of X of dimension $n \times p_k$ obtained by fixing the index in the repetition, X_k^T its transposition matrix and Q_k , the identity matrix.

The similarity between two variance-covariance matrices W_k and $W_{k'}$, for $k, k'=1, \dots, K$ can be calculated as follows:

$$\langle W_k, W_{k'} \rangle = \text{trace} (W_k D W_{k'} D),$$

where D is a diagonal matrix of dimensions $n \times n$, the diagonal elements of which are equal to $1/n$.

The most commonly used measure of similarity between the variance-covariance matrices of variables is the so-called RV coefficient (Robert & Escoufier, 1976).

$$RV(W_k, W_{k'}) = \frac{\langle W_k, W_{k'} \rangle}{\sqrt{\langle W_k, W_{k'} \rangle \langle W_{k'}, W_{k'} \rangle}},$$

RV coefficients are scaled between 0 and 1. The closer RV is to 1, the more similar the two variance-covariance matrices W_k and $W_{k'}$ are. In STATIS, the compromise matrix W is defined as the weighted sum:

$$W = \sum_{k=1}^K a_k W_k$$

where W is the sum of individual W_k variance-covariance matrices and a_k is a vector of the weights of the table k .

The first step of the analysis is the interstructure analysis. This involves comparing the structures of the 28 tables (transects) and determining the “importance” or reproducibility of each table. The calculation of the RV coefficient matrix between transects makes it possible to compare transects and provides some indication of their similarity. The components of the first eigenvector of this matrix are used as the weights (a_k) of the tables for calculating the compromise table.

The second step of the analysis is the construction of the compromise. The compromise table is calculated as the weighted mean of all the tables. The inclusion of weights proportional to the degree of agreement between tables makes the STATIS compromise more robust. In the compromise matrix, greater importance is given to transects of similar structure. The location of each point on the compromise plot is the weighted center of K individual locations of this point. This process leads to the establishment of a common structure shared by those transects. A dimensionless value, \cos^2 , constitutes an indicator of the extent to which the compromise expresses the information contained in each table.

The final step involves comparing tables with the compromise and is known as the intrastructure analysis. The projection of the K matrices onto the compromise provides a representation of the variations of each table (transect) around the common structure. The tables most closely matching the compromise are highlighted.

The data sets consist of three matrices: the presence/absence of plant species matrix, the cover (log+1 transformed) of plant species matrix and the abiotic matrix. These matrices were then subdivided into $K = 28$ submatrices, each corresponding to one transect (Figure 31). The two biotic matrices comprise $p \times K = 127 \times 28$ columns (corresponding to species) and $n=20$ rows, each position along the transect being occupied a row. For the sake of convenience, and with no impact on the results, all the species were repeated in each submatrix (transect) in the same order, even if a given species was absent from all the plots of a given transect. The environmental matrix contains $p \times K = 5 \times 28$ columns (corresponding to abiotic variables) and $n = 20$ rows. In our case, the data have a perfect trilinear structure, as species and environmental variables are identical for all tables, but this is not a requirement for the use of STATIS.

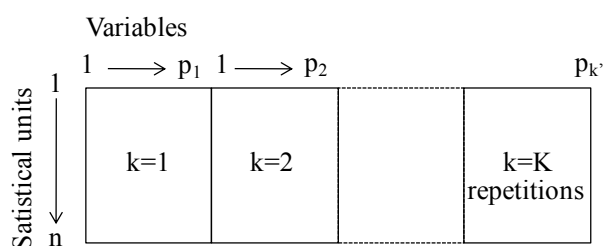


Figure 31 : STATIS analysis detects common structure upon a sequence of K tables matched in terms of statistical units. In our case, $n=20$ plots in each transect, $p=127$ plant species for biotic data, $p=5$ for abiotic data and $K=28$ transects or repetitions. Adapted from Stanimirova et al. (2004).

Finally, to address the spatial structure common to different tables for biotic and abiotic variables, the compromise was interpreted in relation to distance from the border. Analyses were performed with the *ade4* package (Dray & Dufour, 2007), with R 2.8.0 software (R Development Core Team, 2008).

C. Results

1. General results

We identified 127 plant species from 42 families, with a mean of 10.7 ± 3.6 (mean \pm standard deviation) species per quadrat and of 32.7 ± 8.7 species per transect. The species detected the most frequently along the transects were ivy (*Hedera helix*), brambles (*Rubus fruticosus gr.*), black bryony (*Tamus communis*), honeysuckle (*Lonicera periclymenum*), wild cherry (*Prunus avium*) and wild madder (*Rubia peregrina*). These species occurred at a frequency exceeding 50%, but accounted for less than 5% of the plant species identified. We found that 80% of the species detected occurred at a frequency of less than 10% over the entire collection of transects.

Mean soil temperature was $17.9 \pm 0.8^\circ\text{C}$ and mean soil humidity was $12.2 \pm 3.4\%$. Mean soil permeability was $385 \pm 104 \text{ N.cm}^{-2}$. Soil pH was between 4.4 and 7.2, with an overall mean value of 5.4 ± 0.4 . The mean openness of the canopy was $19.5 \pm 4.3\%$ for all the transects considered together.

2. Presence/absence of plant species

The first eigenvector obtained from the interstructure analysis was isolated from the others and was found to account for 45 % of the total inertia. The second eigenvector accounted for only a minor fraction (6 %) of total inertia. All transects made similar contributions to the common structure: all weights were close to 0.2 (Figure 32a). Transect 25 was the transect mostly closely fitted by the compromise ($\cos^2= 0.69$), for which the poorest fit was obtained with transect 17 ($\cos^2= 0.38$) (Figure 32c). The first two axes of the compromise accounted for only 25 % of total inertia, with 15% accounted for by axis 1 and 10 % accounted for by axis 2. Given the large number of variables (127 species), like Rolland *et al.* (2009), we decided to assume that these variables provided a satisfactory overview of the common organization between transects. The projection of mean quadrats in the Euclidean plane 1-2 distinguished two groups of quadrats on either side of quadrats 10, 11 and 12 (Figure 32b). The first group, consisting of quadrats 1 to 12, displayed an ordering of the quadrats along axis 1 of the compromise, according to their position along the transect. The second group, consisting of quadrats 13 to 20, also displayed an ordering of the quadrats as a function of their position along the transect, but principally along axis 2 of the compromise. The response of the vegetation to edge influence thus depended on position along the transect, with differences between quadrats towards the start and the end of the transect. The first and last quadrats of each group were clustered in the plane 1-2 of the compromise (Figure 32b). In the first group, mean quadrats 1, 2 and 3 had a specific, similar composition, different from that of the other quadrats in the group. The same was true for quadrats 10, 11 and 12. In the second group, quadrats 13 and 14 at the start of the series and 19 and 20 at the end also displayed similar compositions, slightly different from those of the other quadrats in the group.

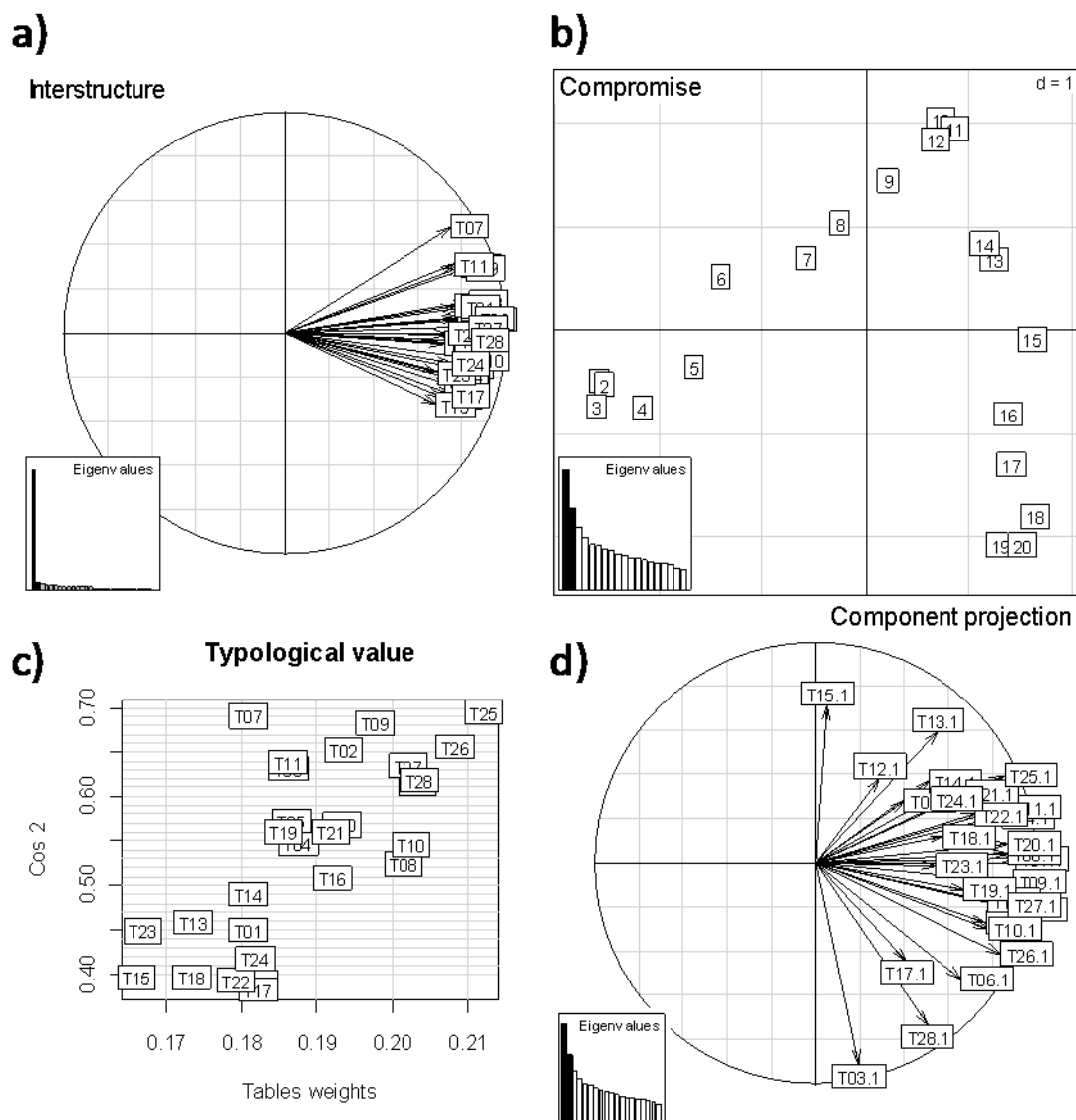


Figure 32 : The ade4 output of STATIS for the plant composition (presence/absence) matrix. The transects are numbered from T01 to T28. a) The interstructure takes into account the similarity between tables (transects). The correlations between tables were assessed by calculating the RV coefficient. The individual vectors shown in the correlation circle provide a Euclidean view of the similarity between tables measured by the RV coefficients. Here, the directions and norms of the vectors are similar: all the tables contribute similarly to the construction of the compromise. b) The plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise. The individual values justify the retention of only the first two axes (accounting for 25% of the total variance). The mean quadrats are numbered from 1 to 20 as a function of their position along the transect. Mean quadrat 1 is found below quadrats 2 and 3. Quadrat 10 is hidden by quadrat 11. c) Representation of \cos^2 as a function of the weight attributed to each table (transect) in compromise construction. For example, transect 25 is one of the tables with a structure very similar to that of the compromise ($\cos^2=0.69$). d) Projection of the principal component of the PCA for each table on the plane 1-2 of the compromise.

3. Abundance of plant species

The first two components of the interstructure accounted for 60 % of the variance. The interstructure analysis demonstrated that transects 2, 11, 25 and 28 displayed the best fit with the compromise table ($\cos^2 > 0.70$; Figure 33a). All the submatrices (transects) made similar contributions to the compromise, except for transects 13 and 18, which made a smaller contribution (weights < 0.17 ; Figure 33c). Submatrices 13 and 18 had slightly different structures, resulting in lower weights than for the rest of transects. The first two axes accounted for 32 % of total inertia, with axis 1 accounting for 19 % of total inertia and axis 2 accounting for 13 % of total inertia. As for

presence/absence data, we assumed that the large number of variables (127 species) provided a satisfactory summary of the organization. The structure of the compromise depended on distance from the border, with quadrats ordered as a function of their position along the transect (Figure 33b). The first group (quadrats 1 to 12) displayed an ordering of the quadrats as a function of position along the transect, principally along axis 1 of the compromise. The second group (quadrats 13 to 20) also displayed an ordering of the quadrats as a function of position along the transect, but principally along axis 2 (Figure 33b). As reported above, the first and last quadrats of each group were closely clustered on the plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise.

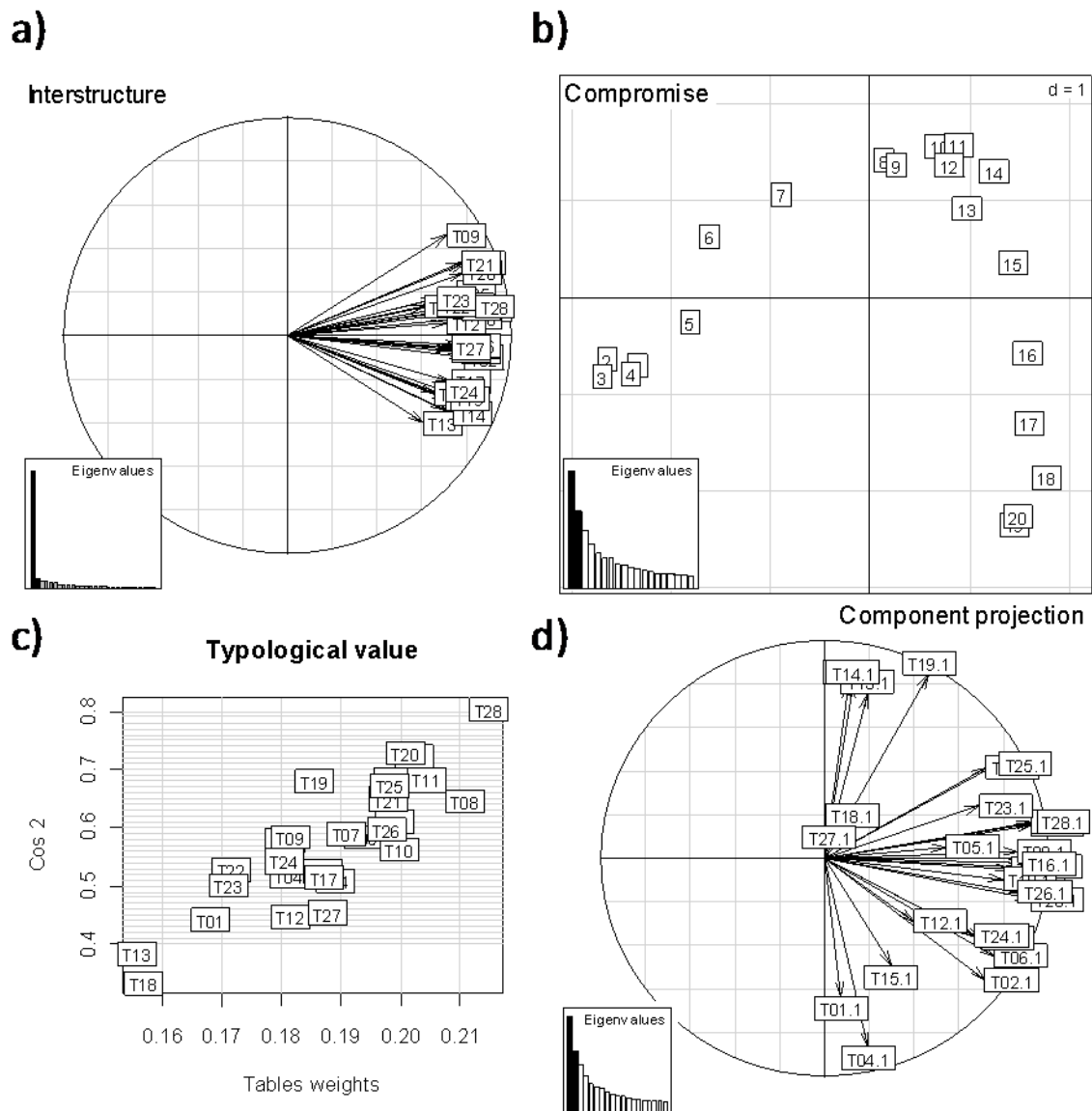


Figure 33 : The ade4 output of STATIS for the percent cover (log-transformed) matrix for plant species. The transects are numbered from T01 to T28. a) The interstructure takes into account the similarity between tables (transects). The correlations between tables were assessed by calculating the RV coefficient. The individual vectors shown in the correlation circle provide a Euclidean view of the similarity between tables measured by the RV coefficients. Here, the directions and norms of the vectors are similar: all the tables contribute similarly to the construction of the compromise. b) The plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise. The individual values justify the retention of only the first two axes (accounting for 23% of the total variance). The mean quadrats are numbered from 1 to 20 as a function of their position along the transect. Mean quadrat 1 is hidden by quadrat 4, and quadrat 19 is hidden by quadrat 20. c) Representation of \cos^2 as a function of the weight attributed to each table (transect) in compromise construction. For example, transect 28 is the table with the structure most closely resembling that of the compromise ($\cos^2=0.79$). d) Projection of the principal component of the PCA for each table onto the plane 1-2 of the compromise

4. Abiotic variables

The first eigenvector obtained from the interstructure analysis was isolated from the others and was found to account for 62 % of total inertia, whereas the second eigenvector accounted for only a minor proportion of total inertia (6 %; Figure 34a).

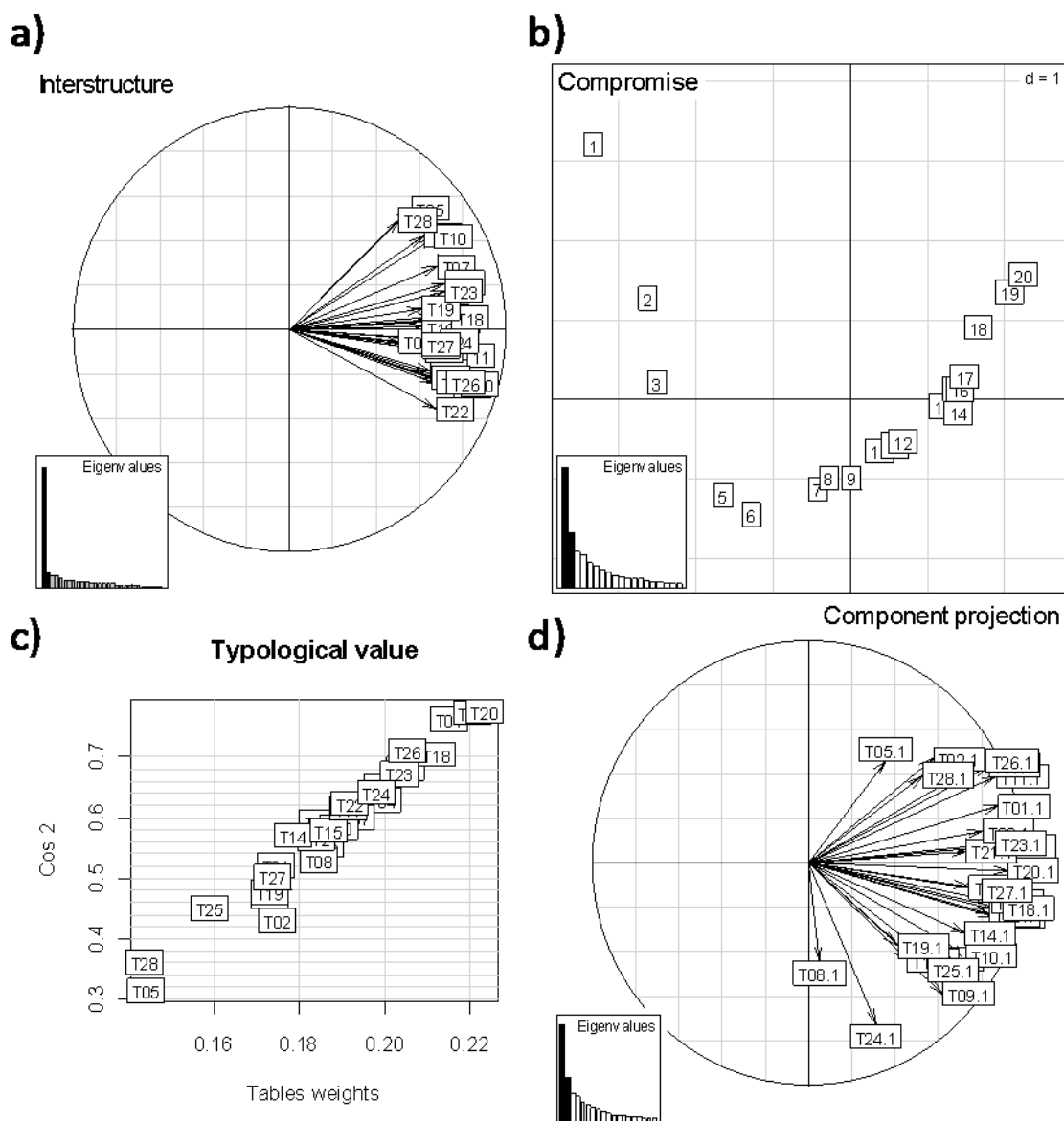


Figure 34 : The ade4 output of STATIS for the abiotic variables matrix. The transects are numbered from T01 to T28. a) The interstructure takes into account the similarity between tables (transects). The correlations between tables were assessed by calculating the RV coefficient. The individual vectors shown in the correlation circle provide a Euclidean view of the similarity between tables measured by the RV coefficients. Here, the directions and norms of the vectors are quite similar: all the tables contribute similarly to the construction of the compromise. b) The plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise. The individual values justify the retention of only the first two axes (accounting for 43% of the total variance). The quadrats are numbered from 1 to 20 as a function of their position along the transect. Quadrats 10 and 11 are hidden behind quadrat 12. Quadrat 15 is hidden by quadrat 14, and quadrat 16 is hidden by quadrat 17. c) Representation of \cos^2 as a function of the weight attributed to each table (transect) in compromise construction. For example, transect 20 is one of the tables with a structure closely resembling that of the compromise ($\cos^2=0.77$). d) Projection of the principal component of the PCA for each table onto the plane 1-2 of the compromise

The STATIS analysis of environmental data showed strong reproducibility of the common structure in transects 1, 20 and 26 ($\cos^2=0.76, 0.77$ and 0.71 , respectively; Figure 34c). As described above for vegetation, the individual tables made similar contributions to the compromise (Figure 34a). The first two axes of the compromise accounted for 43 % of total inertia. The compromise structure displayed an organization of quadrats as a function of their order along the transect (Figure 34b). As for the biotic variables, the effect of distance from the border was expressed differently at the start and end of the transect. We were able to identify two groups of quadrats: a first group consisting of quadrats 1 to 6 and a second group consisting of quadrats 7 to 20 (Figure 34b). However, for the abiotic variables, the first group displayed ordering of the quadrats principally along axis 2, whereas the second group, which contained a larger number of quadrats, displayed ordering of the quadrats as a function of both axes.

D. Discussion

The STATIS method is widely used in ecology, particularly in coastal marine ecology, to evaluate the common temporal structure of tables of variables collected on different dates (i.e. Lekve et al., 2002). In this study, we used STATIS in a less conventional manner: to compare the grouping of elementary sampling units in transects. We aimed to characterize the part of the compromise remaining stable between sites instead of different dates. The use of STATIS made it possible to overcome the problems resulting from variability in the species composition of different transects, to establish a common pattern of response to the edge influence. STATIS is a useful and robust tool for detecting the common structure of pattern of response to edge influence in ecological data with a hierarchical structure.

Analysis of respective contributions and of the fit of each survey to the compromise table revealed a common pattern taking the form of a spatially structured gradient. Such an organization was observed for both vegetation and abiotic variables. Mean quadrats were ordered, in the plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise, as a function of their relative position along the transect. For both vegetation and abiotic data, two groups of quadrats could be identified along the compromise transect. The effect of distance on the response variables depended on whether the quadrat concerned was close to the start or end of the transect. Previous studies have identified two zones from the border to the forest interior: an edge zone, in which variables vary as a function of distance from the edge, and an interior zone not affected by edge effects (Murcia, 1995). In our case, the edge zone was itself separated into two parts. The compromise analysis by the STATIS method shed new light on the characterization of edge effects. To our knowledge, this is the first time that such dissociation as a function of distance from the edge has been reported. The contrasting responses of the two groups of quadrats as a function of distance may reflect differences in the groups of species present between the start and the end of the transect. Indeed, the changes in plant communities in response to the edge influence are the result of individual species responses, which may vary both within and between sites (Ewers & Didham, 2006a). For a more precise investigation of the response pattern of vegetation to edge effects, it would be useful to define groups of species on the basis of shared biological characteristics or species traits (Herault & Honnay, 2005). Plant functional trait analyses have been widely used to increase our knowledge of the processes and patterns underlying responses to environmental change (Bernhardt-Römermann et al., 2008). Considering functional groups of plant species may provide more precise explanations of the

differences observed in the compromise between groups of quadrats at different distances from the border.

The detailed analysis of response profiles, particularly for the first group of quadrats, provides a more precise characterization of edge effects. According to the compromise graphs, the edge effect extends over about 23 m (quadrat 12) for vegetation. Beyond this distance, the ecological conditions determine botanical composition and species abundance, which vary with the distance from the border, but in a different way. Piessens et al. (2006) reported that the depth of edge influence on vegetation in temperate regions is essentially around 20 m. It is possible that, in this previous study, only the first of the edge effects identified here was detected. The initial edge effect on abiotic factors extends to 11 m in from the edge. Beyond this distance, the response of abiotic variables is expressed differently from that at the start of the transect. The response profile for presence/absence data was very similar for the first three quadrats in the plane 1-2 of the compromise. This pattern is robust, because it was generated from 28 tables (transects). It reflects a possible spatial shift in the edge effect. As pointed out by Cadenasso et al. (1997), edge effects do not always start at a clear forest border defined on the basis of the first tree trunks encountered. Different edge effects may occur at different locations and these locations may depend on the exposure and aspect of the forest. In this study, the edge effect seemed to begin 7 m away from the defined border. The same was true for the abundance data. The advantage of our sampling system is that contiguous quadrats extending along the length of the transects were used, making it possible to monitor, at a fine scale, changes in vegetation and environmental data as a function of distance from the edge. In many studies aiming to determine the limits between the edge and interior zones, the quadrats are positioned non contiguously (e. g. Chen et al., 1992; Piessens et al., 2006). Fine-scale variation, such as the dissociation of the edge effect into two separated groups, cannot be detected by such methods.

In this study, STATIS identified a common structure in the vegetation and abiotic data responses to the edge influence, over all transects. Despite the complex structure of the data, compiled into 28 tables, and the heterogeneity of transects in terms of the plant species composition or abundance, a compromise was obtained. The use of multivariate analysis after the regrouping into a single table of the data from different surveys, such PCA, would therefore not have been appropriate. If the structure of the set of tables is strong and all tables make similar contributions to this structure, STATIS and multivariate analysis should give similar results (Gaertner et al., 1998). However, if the structure is weaker, with differences in the contributions of the tables to the structure, then the STATIS compromise will be better, because it uses non uniform weighting (components of the first eigenvector of the interstructure) rather than simple averages (Lavit et al., 1994). With STATIS, it is possible to retain tables making only a minor contribution to the overall structure in the analysis, without affecting the description of the common structure. This method is robust, with the analyses of each survey coordinated within a rigorous and reproducible procedure, providing an accurate and optimized representation of the common structure. So, for large data sets with complex structures, STATIS provides more detailed and straightforward analyses, supported by more graphical displays than other multivariate analyses. STATIS can also be used to explore the variability of tables around the compromise structure. Some studies have already made use of the intrastructure of STATIS (i.e. Gailhard et al., 2003), but this approach was less straightforward in our approach, with 28 repetitions. Unlike other multi-way analyses, the STATIS algorithm is very computer time-efficient. STATIS has no particular requirements concerning the preprocessing of the data (Stanimirova et al.,

2004). Finally, STATIS methods, including that presented here, constitute a family of some of the powerful and coherent statistical methods for the multi-way analysis of ecological data. These methods include STATICO, a multitable analysis performed on series of cross-tables resulting from the coinertia analysis of each pair of tables (Thioulouse et al., 2004). However, STATIS is subject to some limitations. It cannot be generalized to more than three-way data and, unlike other multi-way processes, it cannot be used in a modeling context (Stanimirova et al., 2004).

In conclusion, by interpreting a number of data tables, we were able to detect patterns in vegetation or abiotic data in forest ecology. A consideration of forest edge structure and plant functional groups would provide more precise analyses of response patterns. STATIS provided an accurate and reproducible pattern of response to edge influence. It is a valuable tool for investigations of the structure of complex ecological information. In particular, this technique should help to improve our understanding of the response of the plant community to edge influence. To our knowledge, no standard theories or techniques have yet been developed for detection and characterization of the pattern of response to edge influence, because of their complexity. STATIS analysis therefore opens up new possibilities for studying community dynamics at several scales and for studies of edge gradients.

Acknowledgments

We thank Laurent Burnel and Jérôme Willm for assistance in the field. We also thank Jean-Philippe Choisis, Stéphane Dray, Michel Goulard and Jean Thioulouse for providing helpful comments on statistical analysis and Julie Sappa for checking the English. Financial support for this study was provided by the French Ministry of Research and Education.

II. Traits de vie des espèces impliqués dans la réponse à l'effet de lisière

Ce chapitre correspond à un article en préparation pour la revue *Basic and Applied Ecology*.

Alignier Audrey^{1*} & Deconchat Marc¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author: Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

A. Introduction

Depuis la dernière décennie, les approches par les traits ont largement été utilisées pour comprendre les patrons et les processus impliqués dans la réponse des communautés végétales aux changements environnementaux (Aubin et al., 2009). Ces approches se basent sur l'hypothèse que les espèces ayant des caractéristiques biologiques et écologiques proches répondent de manière similaire à ces changements (McIntyre et al., 1995). En effet, le potentiel d'une espèce à s'établir et persister dans des conditions environnementales données est largement déterminé par ses traits biologiques (Lavorel et al., 2007). Ces approches utilisées pour comprendre la réponse des écosystèmes aux perturbations anthropiques se sont d'abord focalisées sur les prairies (e.g. Lavorel et al., 1999) avant de s'étendre aux forêts (Graae & Sunde, 2000; Verheyen et al., 2003; Aubin et al., 2007) et aux écosystèmes fortement artificialisés comme les haies (Deckers et al., 2004b).

Avec les changements d'occupation des sols et en particulier la fragmentation forestière, la proportion de lisières tend à s'accroître dans les paysages ruraux. Ces modifications ne sont pas sans conséquence sur les processus biologiques à l'origine de la présence d'une espèce que sont la dispersion, l'établissement et la persistance (Verheyen et al., 2003). Les études sur la réponse fonctionnelle des espèces à la fragmentation forestière sont rares (Wulf, 2003). Pour autant, elles constituent une approche complémentaire à l'approche taxonomique en identifiant des patrons généraux et en autorisant les prédictions (McGill et al., 2006). Nous avons fait le choix de tester l'influence des traits biologiques sur la composition des communautés végétales en lisière de forêt. Les effets de lisière sont susceptibles d'altérer les relations biotiques et les conditions environnementales (Murcia, 1995) menaçant potentiellement la survie de certaines espèces selon leurs caractéristiques biologiques (Dupré & Ehrlén, 2002). Ainsi, par leur structure de végétation ou encore par leur contraste avec la matrice adjacente, les lisières modulent les flux d'organismes, de matière et d'énergie (Cadenasso & Pickett, 2001) et par conséquent, la dispersion des espèces. En modifiant les conditions environnementales, les lisières peuvent altérer la qualité de l'habitat (Brothers & Spingarn, 1992; McDonald & Urban, 2006) et par conséquent, réduire le recrutement des espèces (Jules & Rathcke, 1999). En lisière, les espèces végétales sont davantage soumises au vent et aux radiations, réduisant leur viabilité et donc leur persistance (Mesquita et al., 1999).

Indépendamment de la méthode statistique utilisée, l'approche basée sur les traits dépend pour beaucoup du choix de ces derniers. Dans le passé, ce choix était contraint par la disponibilité des données. Aujourd'hui, de nombreuses bases de données sur les traits, en particulier pour les plantes des zones tempérées, ont été développées (e.g. Bioflor - Klotz et al., 2002; LEDA - Kleyer et al., 2008). La plupart des études utilisant une approche basée sur les traits d'histoire de vie des espèces

cherche à comprendre la réponse des communautés à un gradient environnemental, mais peu se sont attachées à relier directement les traits à l'environnement (Aubin et al., 2009). L'approche la plus répandue est celle dite des groupes émergents qui vise à regrouper entre elles des espèces ayant des traits similaires (Lavorel et al., 1997; Kolb & Diekmann, 2005; Herault & Honnay, 2007). On définit alors des groupes fonctionnels au sein desquels les espèces sont censées répondre de la même façon à des changements environnementaux (Gitay & Noble, 1997). Toutefois, cette approche ne tient pas compte directement de l'environnement contrairement aux analyses de tableaux simultanées type RLQ (Dolédéc et al., 1996).

L'objectif de cette étude est de comprendre les patrons de végétation en lisières de forêt en fonction des conditions environnementales et des traits biologiques des espèces. Plus spécifiquement, nous testons si la distribution des espèces forestières en lisière peut être expliquée par les traits de persistance, de préférence écologique, de régénération et de dispersion. Nous utilisons une analyse RLQ pour identifier les relations entre ces traits de vie et la distribution des espèces en lisière.

B. Matériel et méthodes

1. Site d'étude

La zone d'étude se situe sur le canton d'Aurignac (N 43°13' E 0°52') dans les Vallées et Coteaux de Gascogne au sud-ouest de la France. Le climat est tempéré avec des influences océaniques et méditerranéennes. Les étés sont plutôt chauds et secs et les hivers sont doux et humides avec une température annuelle moyenne de 11°C et une précipitation annuelle de 750 mm. Les coteaux sont modelés dans de la molasse, formation détritique argilo-calcaire. Les forêts sont fragmentées avec des bois de 0.5 à 20 ha et recouvrent environ 15 % de la surface de la zone d'étude. Les principales essences sont le chêne (*Quercus robur* et *Q. pubescens*), le charme (*Carpinus betulus*), le merisier (*Prunus avium*) et l'alisier (*Sorbus torminalis*). Le système de gestion est le taillis, avec des arbres de réserve destinés au bois d'œuvre (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). Les bois appartiennent et sont gérés par des propriétaires privés.

2. Echantillonnage

Les changements de végétation ont été examinés le long de 28 transects appartenant à sept types contrastés de lisières. Les lisières appartenaient à des bois matures sélectionnés en fonction de l'homogénéité visuelle de leur composition de la canopée, de leur âge, de leur structure. Les lisières se répartissaient en deux classes de nature du milieu adjacent (culture et prairie), deux classes d'orientation (nord et sud) et deux classes de position topographique (dans le sens et vers le haut de la pente). « Vers le haut de la pente » signifie que la lisière se situe plus haut que le reste du bois alors que « dans le sens de la pente » indique que la lisière recoupe plusieurs courbes de niveau. Il y avait quatre transects répliqués pour chaque combinaison de nature du milieu adjacent, orientation et topographie, excepté pour la combinaison culture-nord-haut de pente non disponible dans le paysage étudié. Toutes les lisières sélectionnées étaient en contact direct avec le milieu adjacent. Les lisières de bord de route, de chemin ou de ruisseau étaient exclues.

Comme Marchand et Houle (2006), les transects s'étendaient perpendiculairement à la bordure (0 m) définie comme la ligne formée par les arbres d'un diamètre supérieur à 10 cm à hauteur de poitrine jusqu'à 40 m vers l'intérieur du bois. Cette distance était proche du centre de certains des

fragments, aussi, échantillonner des transects plus longs n'était pas pertinent. Pour limiter les effets de lisière multiples, les transects se situaient au minimum à 40 m d'une trouée dans la canopée ou d'une autre lisière. Les transects étaient séparés d'au moins 40 m les uns des autres et étaient relativement homogènes, sans intersection avec un chemin d'exploitation ou une trouée. Vingt quadrats contigus de 2 m par 2 m étaient établis le long de chaque transect.

Le jeu de données est constitué de trois tableaux : une matrice espèces*relevés (L), une matrice variables environnementales*relevés (R) et une matrice espèces*traits biologiques (Q).

3. La matrice de végétation (L)

Les données floristiques ont été collectées de mai à fin juin 2008, nous permettant de prendre en compte la flore vernale. Le pourcentage de recouvrement de toutes les espèces vasculaires a été estimé en utilisant une grille de référence (Prodon & Lebreton, 1981). Du fait de l'opposition prononcée des espèces ligneuses et herbacées en termes de traits biologiques (Pavoine et al., 2009), seules les espèces herbacées qui répondent rapidement aux changements environnementaux ont été conservées pour l'analyse. La présence de ligneux matures dans les fragments forestiers résultant davantage des pratiques de gestion anciennes que des conditions écologiques associées aux lisières, il n'a pas été jugé pertinent de les traiter dans cette analyse (McCollin et al., 2000). Les espèces ligneuses et herbacées ont été séparées sur le caractère « woodiness » de la base de données LEDA (Kleyer et al., 2008)(woodiness=0 pour les espèces herbacées). La matrice floristique (L) consistait alors en 560 relevés floristiques en présence/absence de 85 espèces herbacées.

4. La matrice de variables environnementales (R)

Les mesures environnementales ont été effectuées sur les mêmes quadrats que pour les données floristiques. Les variables se répartissent en deux catégories : des attributs de l'environnement du sol (température, humidité, pénétrabilité du sol, pH) et une estimation de la quantité de lumière atteignant le sol (pourcentage d'ouverture de canopée). Toutes les variables environnementales ont été mesurées au début de l'été à l'exception du pourcentage d'ouverture de canopée mesuré fin juillet, quand la végétation de la canopée était bien développée.

La température du sol a été mesurée à 10 cm sous la surface du sol à l'aide d'une sonde de température portable (Hanna HI935005N). Simultanément, l'humidité relative du sol a été mesurée à 5 cm sous la surface du sol forestier dépourvu de litière (Thetaprobe hygrometer, DeltaT-Device Ltd). La pénétrabilité du sol dépend de sa compaction, mais aussi de la présence de roches et de racines, de la composition du sol et de sa teneur en eau. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un pénétromètre à cône dans un laps de temps assez court pour que les conditions météorologiques soient identiques et nos mesures comparables entre elles. Des échantillons de sol, prélevés à 10 cm de profondeur ont été collectés dans des sacs hermétiques et ramenés au laboratoire. Le pH du sol a été mesuré par mise en solution du sol dans de l'eau distillée en proportion 1 : 1. Les mesures ont été répétées cinq fois pour chaque variable et chaque quadrat. Le pourcentage d'ouverture de canopée a été estimé à l'aide de photographies hémisphériques de la canopée forestière prises avec un appareil-photo Nikon (Coolpix 4500 digital) muni d'une lentille fish-eye (Niko, FC-E8). Les photographies ont été réalisées tous les 8m, le long de chaque transect, à partir du centre du premier plot. Le pourcentage d'ouverture de la canopée est calculé à partir des photographies au moyen du logiciel Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al., 1999).

La matrice de variables environnementales (R) consistait en 560 relevés de cinq variables environnementales.

5. Traits de vie des espèces (Q)

Vingt et un traits biologiques ont été sélectionnés à partir des trois bases de données : Ecoflora (Fitter & Peat 1994), Basflor (Julve, 1998) et LEDA (Kleyer et al., 2008). Ces traits sont regroupés en quatre catégories selon leur signification fonctionnelle (Kleyer et al., 2008; Vallet et al., 2010): persistance des espèces, régénération, dispersion, préférences écologiques (Tableau 7). Ils sont potentiellement impliqués dans la réponse des espèces à l'effet lisière. Ils témoignent des capacités d'adaptation aux perturbations, aux changements environnementaux. Ils interviennent dans les interactions avec les autres organismes ou encore dans la dispersion des espèces. Seuls les traits avec moins de 50% de données manquantes sont conservés pour l'analyse pour les 85 espèces. La variable nombre de graines (SNP) a été log-transformée pour réduire les effets associés aux valeurs extrêmes.

Tableau 7 : Traits biologiques des espèces végétales pris en considération lors des analyses.

Catégorie	Traits biologiques	Ab.	Nature statistique	Description	% données manquantes
Persistance	Formes de vie ²	LF	nominale	1: chamaephyte, 2:géophyte, 3: hémicryptophyte, 4: thérophyte	0
Persistance	Hauteur de canopée ¹	CH	quantitative	Hauteur de canopée moyenne (en m)	12,9
Persistance	Position des feuilles sur la tige ³	LP	nominale	1: rosette, 2: semi-rosette, 3: semi-folié, 4: folié	8,2
Persistance	Surface foliaire spécifique ³	SLA	quantitative	Poids des feuilles par unité de surface (mm ² .mg ⁻¹)	15,3
Préférences écologiques	Valeur d'Ellenberg pour la lumière ²	L	ordinaire	Préférence des espèces pour des niveaux 1: faibles à 9: forts niveaux de luminosité	15,3
Préférences écologiques	Valeur d'Ellenberg pour la température ²	T	ordinaire	Préférence des espèces pour des niveaux 1: faibles à 9: forts niveaux de température	47,1
Préférences écologiques	Valeur d'Ellenberg pour l'humidité ²	F	ordinaire	Préférence des espèces pour des niveaux 1: faibles à 9: forts niveaux d'humidité	22,3
Préférences écologiques	Valeur d'Ellenberg pour le pH ²	R	ordinaire	Préférence des espèces pour des niveaux 1: faibles à 9: forts niveaux de pH	34,1
Préférences écologiques	Valeur d'Ellenberg pour la fertilité ²	N	ordinaire	Préférence des espèces pour des niveaux 1: faibles à 9: forts niveaux de fertilité	17,6
Régénération	Période de floraison ²	FP	nominale	1: printemps, 2: mi-été, 3: printemps-été, 4: automne, 5: mi-été-automne selon Mabry <i>et al.</i> (2000)	1,2

Catégorie	Traits biologiques	Ab.	Nature statistique	Description	% données manquantes
Régénération	Age de première floraison ³	AOF	nominale	Age auquel a lieu la première floraison après germination; 1: lors de la 1ère année, 2: entre la 1ère et la 5e année, 3: après plus de 5 ans	35,3
Régénération	Début de la période de floraison ¹	FB	circulaire	Mois où commence la floraison	12,9
Régénération	Densité de la banque de graines ¹	SBD	quantitative	Nombre de graines par m ²	12,9
Régénération	Cycle de vie ¹	LC	nominale	Cycle de vie 1: annuel/ monocarpique ou 2: polycarpique	28,2
Régénération	Taille des graines ¹	SS	quantitative	Taille des graines (en mm)	12,9
Régénération	Poids moyen des germinules ³	GW	quantitative	Poids moyen d'une germinule (unité de germination) en mg	17,6
Régénération	Saison de dispersion des graines ¹	SSD	nominale	1: printemps, 2: été, 3: automne, 4: hiver	41,2
Régénération	Indice de longévité de la banque de graines ³	SBL	quantitative	Indice de longévité proposé par Bekker et al. (1998) allant de 0: transitoire à 1: persistante	20
Régénération	Nombre de graines ³	SNP	quantitative	Logarithme du nombre de graines par tige	37,6
Dispersion	Type de dispersion ²	DT	nominale	1: barochorie, myrméchorie, 2: anémochorie, 3: hydrochorie, 4: endo- & exo-zoochorie	0
Dispersion	Vitesse terminale ³	TV	quantitative	Vitesse de chute des graines dans l'air (m.s ⁻²)	37,6

¹ Ecoflora (Fitter & Peat 1994); ² Baseflor (Julve, 1998); ³ LEDA (Kleyer et al., 2008)

6. Analyses statistiques

Dans un premier temps, chaque matrice a été analysée séparément (Dolédec et al., 1996). Une analyse en composante principale (ACP) a été conduite sur la matrice des variables environnementales (R) pour classer les lisières entre elles. La matrice floristique (L) a été analysée au moyen d'une analyse de correspondance (CA). La matrice de traits de vie (Q) a été analysée au moyen d'une analyse en coordonnées principales (PCoA) appliquée sur une matrice de distance basée sur l'indice de Gower. Cet indice permet de traiter une matrice de distance à partir de variables de nature statistique différente (Pavoine et al., 2009).

Pour étudier les relations entre les traits biologiques et les variables environnementales, une analyse RLQ a été utilisée (Dolédec et al., 1996). Cette analyse permet le traitement de la jointure des trois matrices R, L et Q.

Pour déterminer quel trait est lié de manière significative aux axes de la RLQ, nous avons analysé le lien entre le score des espèces sur les axes et la valeur correspondante des traits. Pour chaque variable quantitative, des tests de corrélation de Spearman ont été réalisés. Pour les variables nominales, des tests non paramétriques de comparaison de moyenne de Kruskal Wallis ont été conduits. Toutes les analyses ont été réalisées au moyen du logiciel d'analyse statistique R (R Development Core Team, 2008) et du package ade4 (Dray & Dufour, 2007).

C. Résultats

Le premier axe de la RLQ explique 70% de la variance totale. Toutes les variables environnementales sont significativement corrélées à l'axe 1 de la RLQ à l'exception de la lumière. L'axe 1 de la RLQ est positivement et significativement corrélé à la température (Spearman rank test, $r=0.67$, $p<0.001$) et à la pénétrabilité (Spearman rank test, $r=0.48$, $p<0.001$) alors que l'humidité du sol (Spearman rank test, $r=-0.62$, $p<0.001$) et le pH (Spearman rank test, $r=-0.75$, $p<0.001$) y sont corrélés négativement. L'axe 1 de la RLQ est également significativement et positivement corrélé à la distance à la lisière (Spearman rank test, $r=0.1059$, $p=0.012$). Toutefois, la part de variance expliquée par la distance à la bordure est très faible ($R^2=0.011$). L'ordination des espèces le long de l'axe 1 est représentée sur la Figure 35, avec la position des relevés au bas de la figure. Sur les 21 traits biologiques testés, sept traits sont significativement corrélés à l'axe 1 (Tableau 8 ; Figure 36). Parmi les traits de persistance, seule la surface foliaire (SLA) est significativement et négativement corrélée à l'axe 1. Concernant les préférences écologiques, l'affinité pour la lumière (L) s'accroît le long de l'axe 1 alors que l'affinité au sol fertile (N) décroît. L'âge de première floraison (AOF), la période de floraison et la densité de la banque de graines (SSD) sont les trois traits de régénération significativement liés à l'axe 1. Enfin, pour les traits de dispersion, seule la vitesse terminale (TV) est significativement et négativement liée à l'axe 1 de la RLQ (Figure 36).

Tableau 8 : Liens entre les traits biologiques et la position des espèces sur l'axe 1 de la RLQ. Les coefficients de corrélations de Spearman et les p-values sont donnés pour les variables ordinales et quantitatives. Les p-values des tests de Kruskal-Wallis sont données pour les autres variables.

Traits biologiques	Coefficient de corrélation	p value
Persistance		
Formes de vie		ns
Hauteur de canopée	r = 0,095	ns
Position des feuilles		ns
Surface foliaire	r = -0,24	0,04
Préférences écologiques		
Lumière	r = 0,27	0,019
Humidité	r = -0,19	ns
pH	r = 0,11	ns
Fertilité	r = 0,13	<0,001
Régénération		
Période de floraison		<0,001
Age de première floraison		0,02
Début de la floraison		ns
Densité de la banque de graines	r = -0,19	ns
Cycle de vie		ns
Taille des graines	r = -0,23	ns
Poids des germinules	r = -0,18	ns
Saison de dispersion		0,003
Indice de longévité	r = -0,09	ns
Nombre de graines		ns
Dispersion		
Type de dispersion		ns
Vitesse terminale	r = -0,47	<0,001

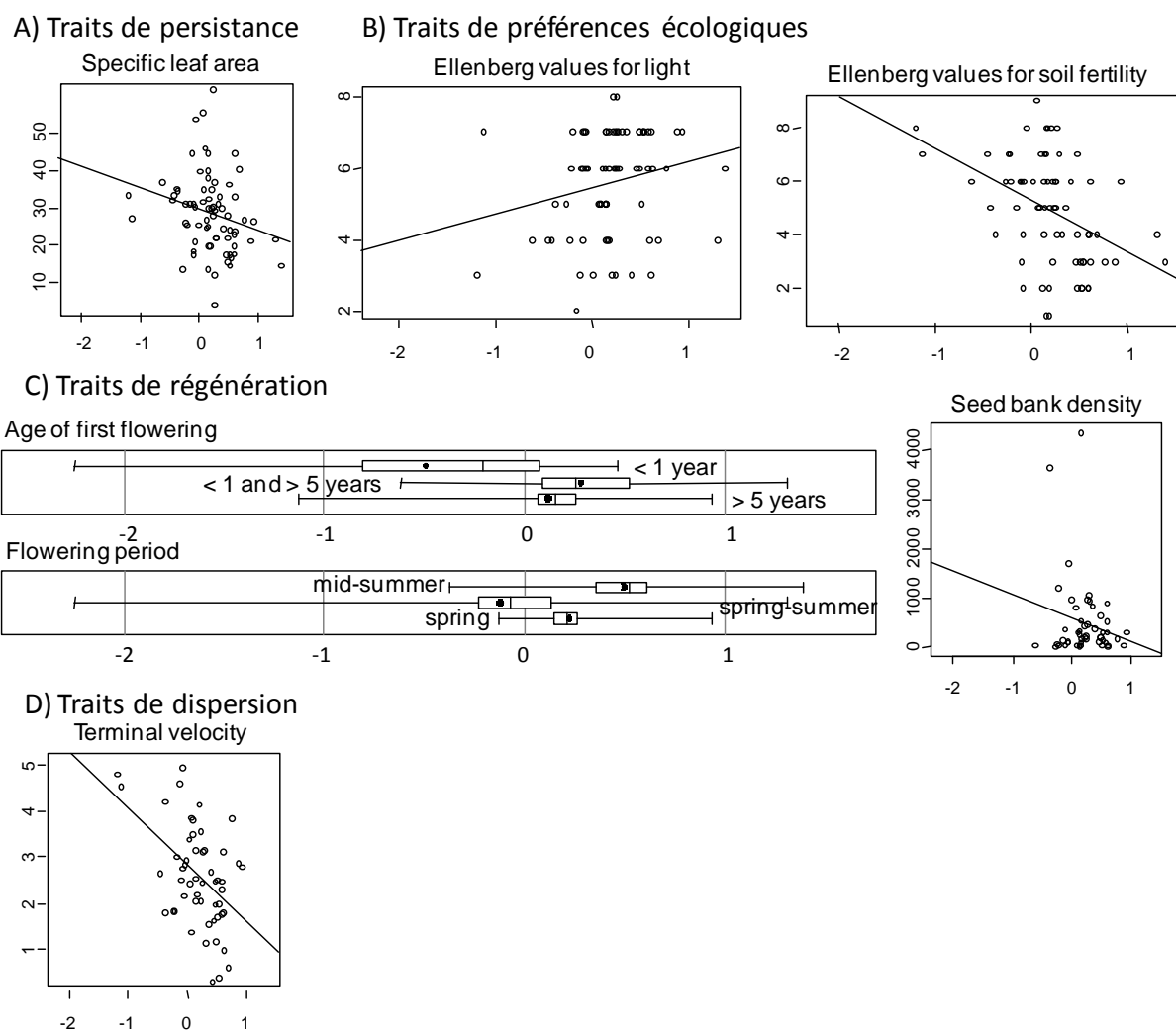


Figure 36 : Lien entre la position des espèces sur le premier axe de la RLQ et leurs traits biologiques. Seuls les traits significativement associés au premier axe de la RLQ sont représentés. Les abréviations font référence au Tableau 7.

D. Discussion

Nous avons utilisé une approche basée sur les traits d'histoire de vie pour comprendre les patrons de distribution des communautés végétales en lisières. Indépendamment des facteurs qui peuvent affecter ces patrons en paysage fragmenté, comme l'isolement, la surface ou encore l'âge des bois (Mabry et al., 2000; Wulf, 2003), nous sommes en mesure d'identifier des patrons dans la composition des lisières de forêt. Ces patrons pourraient potentiellement être utilisés pour prédire la distribution d'espèces forestières herbacées non incluses dans cette étude.

Les résultats de l'analyse RLQ montrent que la distribution des espèces d'après leurs traits biologiques n'est que peu influencée par la distance à la lisière. Les espèces à floraison estivale se produisant dès la première année, à faible vitesse terminale, avec une banque de graines peu dense sont des espèces qui préfèrent les microhabitats plus chauds, secs et à plus faible pH. Ces espèces ont également une faible affinité pour la lumière et une forte affinité pour les sols fertiles. Nos résultats sont donc cohérents et nous confortent dans la validité des relations observées. L'affinité des espèces pour les sols fertiles diminue significativement en lien avec l'axe 1 de la RLQ. Parallèlement, la surface foliaire diminue. Ordoñez et al. (2009) a mis en évidence un compromis

entre le taux de croissance des plantes et la conservation des nutriments. Une grande surface foliaire autorise une utilisation rapide des nutriments et accélère la croissance mais à court terme. Aussi, des plantes à grande surface foliaire sont généralement trouvées dans des habitats riches. Ordoñez et al. (2009) ont mis en évidence pour une large gamme d'écosystèmes, une relation positive entre la surface foliaire d'une espèce et la fertilité du sol où elle croît. Deux causes principales sont avancées dans la littérature pour expliquer les gradients de fertilité en forêt, d'une part la décomposition de la litière et d'autre part, l'utilisation passée des sols (De Keersmaecker et al., 2004). Les résultats montrent que certains traits sont favorisés en lisières de forêt et concordent avec les études antérieures quant aux relations entre la réponse fonctionnelle des espèces et leur environnement

La répartition des espèces dépend principalement des traits de préférences écologiques et de régénération. Cette importance prépondérante des conditions environnementales locales sont rapportées dans plusieurs études en Europe (Honnay et al., 1999b; Dupré & Ehrlén, 2002; Kolb & Diekmann, 2004). La dispersion a moins d'importance dans la distribution des espèces que la qualité de l'habitat, qui se traduit par la fertilité du sol et la luminosité dans notre étude. Les bois ruraux étudiés sont des espaces fragmentés et isolés dans une matrice agricole défavorable aux espèces forestières et qui peuvent agir comme des barrières à la dispersion (Vallet et al., 2010). Les lisières forestières, associées à des filtres semi-perméables, régulent les flux d'organismes, de matière et d'énergie. En modulant les flux de propagules des organismes sessiles, les lisières altèrent les interactions entre espèces et par conséquent, la composition et la dynamique des communautés végétales (Fagan et al., 1999). Par exemple, si le nombre de sites favorables à la germination est restreint, les lisières en limitant les flux entrant de propagules vont favoriser la prolifération des espèces en place. Les lisières jouent un rôle fondamental sur les interactions entre espèces et leur impact sur le processus de dispersion des espèces nécessite d'être approfondi.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que nos résultats vont dans le sens d'un gradient d'ancienneté des lisières le long de l'axe 1 de la RLQ. De nombreuses études ont mis en évidence des différences des communautés végétales selon l'âge des forêts (e. g. Hermy et al., 1999). Ainsi, l'influence des discontinuités forestières, même datant de plus de 200 ans, se reflète dans la distribution des traits d'histoire de vie de la flore actuelle (Graae & Sunde, 2000). La végétation dans les forêts récentes est généralement plus héliophiles que dans les forêts anciennes et plus tolérante aux sols à forte teneur en azote (Hermy et al., 1999; Wulf, 2003). Dans les forêts danoises, Graae et Sunde (2000) ont mis en évidence que les espèces à grosses propagules, principalement dispersées par les fourmis, à banque de graines transitoire, à période de floraison courte et précoce sont plus communes dans les forêts anciennes que les espèces à petites propagules persistantes, à dispersion épizoochore et à période de floraison longue et tardive plus communes dans les forêts récentes. De la même façon, les espèces végétales de forêts anciennes ont une plus grande surface foliaire (SLA) que les espèces de forêts récentes (Sciama et al., 2009). Une surface foliaire plus grande pour une même biomasse traduit une adaptation aux conditions d'ombre, comme dans les peuplements matures. Ainsi, les patrons de végétation en lisières de forêt seraient dépendants de la continuité forestière. Cette adéquation entre les traits de vie des espèces et les changements d'occupation des terres se retrouve dans les travaux de Verheyen et al. (2003).

L'utilisation des analyses RLQ offre des perspectives à l'étude des relations trait-environnement. Elle a cet avantage sur la méthode des groupes émergents, de ne pas établir de groupes arbitraires, parfois biaisés par des corrélations entre traits ou des espèces écologiquement proches (Aubin et al.,

2009). Le développement des approches basées sur les traits d'histoire de vie devraient permettre de répondre à des questions clé en écologie telles que l'identification des traits déterminants dans les assemblages d'espèces ou encore, à plus large échelle, la réponse des espèces aux changements globaux (Lavorel et al., 2007).

Pour conclure, nous avons montré que les traits biologiques des espèces ont un faible lien avec la distance à la bordure. En revanche, ils mettent en avant l'importance de la qualité de l'habitat. L'importance de la fertilité du sol et de la lumière est démontrée et les préférences écologiques des espèces de lisières constituent autant de filtres spécifiques qui limitent leur installation. L'histoire des lisières au travers de la continuité forestière apparaît comme un facteur à ne pas négliger dans l'étude des patrons de végétation. Ainsi, la composition des communautés végétales en lisière de forêt serait la résultante de processus complexes en lien avec de nombreuses variables à différentes échelles de temps et d'espace.

Remerciements

Nous remercions L. Burnel, M. Fakorellis et J. Willm pour leur aide sur le terrain ainsi que les propriétaires forestiers pour l'accès à leurs parcelles. Ce travail a fait l'objet d'un financement par le ministère français de l'éducation et de la recherche.

III. The relative importance of environmental, contextual and historical features for plant communities of forest edges

Ce chapitre correspond à un article en préparation pour la revue *Acta Oecologica*.

Alignier Audrey^{1*} & Deconchat Marc¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author: Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

Résumé

Alors que la relation entre la végétation des lisières forestières et les facteurs climatiques est largement acceptée, l'importance de la structure du paysage ou encore du contexte historique à travers les pratiques de gestion comme facteurs structurant la biodiversité sont rarement prises en compte. Une partition de variance a été conduite pour évaluer la contribution relative de l'environnement, du paysage et du contexte historique sur la composition des communautés végétales de 28 lisières forestières du sud-ouest de la France. Au total, 19 variables explicatives regroupées en trois ensembles ont été relevées et testées au moyen d'Analyse Canonique de Correspondance. Toutes les variables affectaient de manière significative la composition des communautés végétales de lisières forestières. L'ensemble constitué des variables environnementales locales expliquait 10% de l'inertie totale. La partition de variance a montré qu'à côté de l'impact premier de l'environnement local, le rôle du paysage et du contexte historique ne devrait pas être négligé. En particulier, la continuité forestière et l'intensité de gestion affectent significativement la diversité floristique des lisières. Nos résultats montrent l'importance de considérer la structure des paysages fragmentés et leurs pratiques de gestion pour mieux comprendre la composition et la distribution des communautés végétales dans les lisières de forêts.

Mots-clés : partition de variance, lisière forestière, composition floristique, CCA

A. Introduction

Les lisières forestières en tant qu'habitats non cultivés sont des éléments essentiels au maintien de la biodiversité et des processus écologiques dans les paysages ruraux. Par leurs conditions écologiques particulières, comme des plus faibles humidités de l'air (Kapos, 1989) et du sol (Jose et al., 1996), des températures de l'air (Williams-Linera, 1990b) et du sol plus élevées et une augmentation de la luminosité (Brothers & Spingarn, 1992) en bordure qu'à l'intérieur du bois, elles influencent la composition, la structure et la dynamique des communautés végétales (Fraver, 1994; Ries et al., 2004; Harper et al., 2005). Elles fournissent habitat et ressources à de nombreuses espèces végétales et supportent une plus grande biodiversité que les habitats soumis à l'intensification des pratiques agricoles. Elles assurent des services écologiques notamment en hébergeant des prédateurs de ravageurs de culture (Sarhou et al., 2005). Néanmoins, les lisières sont aussi perçues comme sources potentielles de nuisances. Considérées comme premier point de contact des flux de graines provenant du paysage environnant vers l'intérieur de la forêt (Cadenasso & Pickett, 2001), les lisières constituent un point de départ à l'expansion d'espèces adventives ou invasives (Saunders et al., 1991; Honnay et al., 2002). Ces perceptions négatives sont entretenues par le peu de données

illustrant la contribution des lisières forestières à la diversité et à la conservation des plantes dans les paysages ruraux.

La diversité des espèces de plantes dans les lisières forestières dépend de nombreux facteurs. La plupart des travaux ne considèrent qu'un nombre restreint de facteurs potentiels, avec peu d'attention portée aux variables à des échelles larges, e.g. l'échelle du paysage, ce qui réduit la vision des principes d'organisation des espèces (Torras et al., 2008). Le plus souvent, les écologues expliquent les patrons de distribution des espèces dans les forêts européennes par les conditions environnementales et plus particulièrement par les propriétés du sol et la lumière (e.g. Diekmann, 1996; Kolb & Diekmann, 2004). Ces conditions peuvent à leur tour être affectées par la fréquence des perturbations quand les pratiques de gestion, qui visent à contrôler la végétation et réduire son expansion dans l'habitat adjacents, sont mises en œuvre. Ainsi, le labour ou l'usage de pesticides ainsi que l'entretien des lisières résultent en un fort niveau de perturbation qui sélectionnent certaines espèces au détriment d'autres (Kleijn & Snoeiijing, 1997). En Europe, où l'usage des terres est ancien, l'histoire des forêts est un des facteurs avancés pour expliquer la richesse et la composition en espèces (Graae & Sunde, 2000; Wulf, 2004). Des études historiques sur les forêts tempérées ont démontré que certaines espèces ont une affinité particulière pour les forêts anciennes (Hermý et al., 1999; Honnay et al., 1999a). De même, l'histoire des activités humaines a des conséquences non seulement sur la distribution des espèces mais aussi sur les propriétés du sol (Koerner et al., 1997; Verheyen et al., 1999; Dupouey et al., 2002; Orczewska, 2009). L'importance du paysage dans la diversité des espèces forestières et les patrons de distribution des espèces est à prendre en compte (Grashof-Bokdam, 1997; de Blois et al., 2001; Jacquemyn et al., 2001b; Kolb & Diekmann, 2004). Notamment, Dupré et Ehrlén (2002) et Grashof-Bokdam (1997) ont montré que l'isolement des habitats affecte particulièrement les espèces spécialistes et les espèces forestières à faible capacité de dispersion .

Si de nombreux travaux contribuent à la compréhension des variations locales de distribution des espèces, la part relative de ces différents facteurs comme la qualité de l'habitat (par les propriétés du sol et la lumière), du paysage (par la configuration spatiale en termes de surface et d'isolement des fragments forestiers) et de l'histoire (par la continuité forestière et l'intensité de gestion) demeurent largement inexplorée, en particulier pour les lisières forestières. L'objectif de cette étude est donc d'évaluer la contribution relative des conditions environnementales, du paysage et de l'histoire sur la composition des communautés végétales de lisières forestières en contexte agricole, dans le sud-ouest de la France. Pour atteindre cet objectif, nous déterminons d'une part quelle est la part d'inertie expliquée par chacune des variables puis, nous testons et quantifions l'influence des trois ensembles de variables. Enfin, nous proposons un modèle simplifié, obtenu après une sélection ascendante hiérarchique pour identifier les variables clés associées à la flore des lisières.

B. Matériel et méthodes

1. Zone d'étude

La zone d'étude se situe dans les Vallées et Coteaux de Gascogne au sud-ouest de la France (N 43°13' E 0°52'). Les forêts couvrent 15 % de la zone avec de nombreux fragments forestiers d'une surface de 0.5 à 50 ha et très peu de très grands bois (max = 600 ha). La végétation présente des influences à la fois atlantique et méditerranéenne. Les principales essences rencontrées sont le chêne (*Quercus*

robur et *Q. pubescens*), le charme (*Carpinus betulus*), le merisier (*Prunus avium*) et l'alisier (*Sorbus torminalis*). Le système de gestion est le taillis, avec des arbres de réserve destinés au bois d'œuvre (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). Les bois appartiennent et sont gérés par des propriétaires privés.

2. Echantillonnage

Pour tenir compte de l'hétérogénéité des lisières dans le paysage étudié, nous avons échantillonné 28 lisières appartenant à sept bois différents. Les relevés s'effectuent le long de transects. Un transect se compose de 20 quadrats contigus de 2 m * 2 m. Il s'étend perpendiculairement à la bordure (0 m), définie comme la ligne formée par les arbres d'un diamètre supérieur à 10 cm à hauteur de poitrine, jusqu'à 40 m vers l'intérieur du bois. Les quadrats ont été traités comme des unités d'échantillonnage indépendantes. Au total, 560 quadrats ont été retenus pour les analyses. Pour limiter les effets de lisière multiples, les transects sont placés à 40 m au minimum d'une trouée ou d'une autre lisière. Les transects sont séparés de 40 m au minimum les uns des autres. Ils appartiennent à des lisières en contact direct avec le milieu adjacent de nature agricole (culture ou prairie). Les lisières de bord de route, de chemin ou de ruisseau ont été exclues de l'échantillonnage. Les effectifs étaient équilibrés entre lisières exposées au Nord et lisières exposées au Sud.

3. Végétation

L'étude s'est focalisée sur les plantes vasculaires, ligneuses et herbacées, de la strate basse (0-2m). Le couvert des espèces a été enregistré pour l'ensemble des quadrats de Mai à fin Juin 2008, en utilisant une mire de référence (Prodon & Lebreton, 1981). Les individus d'un diamètre supérieur à 1 cm à une hauteur de 2 m regroupant les espèces ligneuses principalement, ont été exclus de l'analyse. Leur présence dans les fragments forestiers résulte davantage des pratiques de gestion anciennes que des conditions écologiques associées aux lisières (McCollin et al., 2000). La strate arborée, susceptible de modifier les conditions environnementales en particulier de luminosité, a été traitée comme variable explicative. La richesse et l'espèce dominante de la strate arborée ont été relevées pour chaque transect. Les espèces sont classées en trois catégories selon leurs préférences d'habitats (de Albuquerque & Rueda, 2010): les espèces forestières spécialistes, les espèces forestières généralistes et les espèces non forestières. Le premier groupe est composé des espèces strictement inféodées à l'habitat forestier. Les espèces généralistes regroupent les espèces des milieux forestiers et non-forestiers (Fournier, 1947). Le groupe des espèces non forestières se composent des espèces qui ne croissent qu'en milieu non-forestier. Enfin, les espèces indicatrices des forêts anciennes sont déterminées à partir des travaux de Hermy et al. (1999) et Willi et al. (2005). La nomenclature des plantes suit Flora europaea (Tutin et al., 1993).

4. Variables environnementales, paysagères et historiques

Des échantillons de sol, prélevés à 10 cm de profondeur, tous les 2 m le long du transect, ont été collectés dans des sacs hermétiques et ramenés au laboratoire. Le pH du sol a été mesuré par mise en solution du sol dans de l'eau distillée en proportion 1 : 1. Le pourcentage d'ouverture de canopée a été estimé à l'aide de photographies hémisphériques de la canopée forestière prises avec un appareil-photo Nikon (Coolpix 4500 digital) muni d'une lentille fish-eye (Niko, FC-E8). Les photographies ont été réalisées tous les 8m, le long de chaque transect, à partir du centre du premier plot. Le pourcentage d'ouverture de la canopée est calculé à partir des photographies au

moyen du logiciel Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al., 1999) et la valeur moyenne est retenue pour caractériser chaque transect.

Tableau 9 : Variables explicatives retenues pour les analyses

N°	Code	Variable	Variable set	Type	Scale	Comments
1	area	Forest area	Landscape	Quantitative	forest	measured by GIS
2	perimeter	Forest perimeter	Landscape	Quantitative	forest	measured by GIS
3	distance	Distance to the nearest woodlot	Landscape	Quantitative	forest	measured by GIS
4	logging	Number of forest cutting since 1942	Mangement and history	Quantitative	transect	determined on ancient maps
5	age	Year of last cutting	Mangement and history	Qualitative	transect	determined on ancient maps
6	continuity	Forest continuity	Mangement and history	Qualitative	transect	determined on ancient maps
7	wood_richness	Richness of wood species	Environnemental conditions	Quantitative	transect	field observation
8	dom_Quer	Dominance of overstorey layer by <i>Quercus</i> species	Environnemental conditions	Qualitative	transect	field observation
9	dom_Carp	Dominance of overstorey layer by <i>Carpinus betulus</i>	Environnemental conditions	Qualitative	transect	field observation
10	dom_other	Dominance of overstorey layer by other species	Environnemental conditions	Qualitative	transect	field observation
11	dist_bord	Distance to the border	Environnemental conditions	Quantitative	quadrat	field measurement
12	pH	pH	Environnemental conditions	Quantitative	quadrat	field observation
13	L	Canopy openness (%)	Environnemental conditions	Quantitative	quadrat	field observation
14	north	Orientation - north facing edges	Environnemental conditions	Qualitative	quadrat	field observation
15	south	Orientation - south facing edges	Environnemental conditions	Qualitative	quadrat	field observation
16	meadow	Adjacent land cover - meadow	Environnemental conditions	Qualitative	quadrat	field observation
17	crop	Adjacent land cover - crop	Environnemental conditions	Qualitative	quadrat	field observation
18	upslope	Topography - upslope	Environnemental conditions	Qualitative	quadrat	field observation
19	inslope	Topography - inslope	Environnemental conditions	qualitative	quadrat	field observation

Les fragments forestiers auxquels appartiennent les lisières étudiées ont été intégrés dans un environnement SIG à l'aide du logiciel ArcGis 9.3.1 (ESRI, 2006) pour calculer les métriques paysagères. La surface de chaque fragment forestier, son périmètre, l'indice de forme de Patton (Patton, 1975), le ratio surface/périmètre du fragment et l'isolement (distance au bois le plus proche) ont été quantifiés.

Les cartes anciennes de Cassini de 1771 (échelle 1:80000), la carte d'Etat-Major de 1825 (échelle 1:50000) et les photographies aériennes de 1942 et 2006 ont été utilisées pour définir la continuité historique des fragments forestiers auxquels appartiennent les lisières. Les quadrats ont été classés pour chaque date comme étant boisé (B) ou non (N). Les photographies aériennes de 1942, 1953, 1962, 1977, 1984, 1992, 1996, 2002 et 2006 ont permis d'évaluer l'intensité de gestion par le nombre de coupes effectuées depuis 1942 et la date de la dernière coupe (Andrieu et al., 2008).

Un résumé de l'ensemble des variables est fourni dans le Tableau 9.

5. Analyses statistiques

Avant les analyses, certaines des variables explicatives ont été écartées du fait de leur forte corrélation avec d'autres variables au sein d'un même groupe. Quand le coefficient de corrélation entre deux variables était supérieur ou égal à 0,8, une des variables (la moins corrélée avec la composition en espèces) était exclue de l'analyse (Torras et al., 2008). Ainsi, l'indice de forme (Spearman rank test, $r = 0,9$, $p < 0,001$) et le ratio aire/périmètre (Spearman rank test, $r = 0,85$, $p < 0,001$) étant très corrélés à la surface, nous les avons exclus de l'analyse et n'avons conservé que la surface, le périmètre du bois et la distance au bois le plus proche comme variables paysagères.

En premier lieu, nous avons conduit une série d'analyses canoniques de correspondances (CCA) pour évaluer la contribution de chaque variable sur la composition en espèces (ter Braak, 1986). Nous avons choisi une méthode unimodale d'ordination car la longueur du gradient sur le premier axe (7.9 SD) dans la Detrended Correspondance Analysis était $> 4SD$ (Leps & Smilauer, 2003). La variation expliquée est le ratio de la somme de toutes les valeurs propres contraintes sur la somme de toutes les valeurs propres non contraintes (inertie totale). L'hypothèse d'une variance significative expliquée par une des variables explicatives a été testée par un test de permutation de Monte-Carlo (1000 permutations)(ter Braak, 1986). Pour évaluer la part de variation expliquée par les différents groupes de variables explicatives et estimer leur contribution relative à la variation des espèces, nous avons utilisé des CCA partielles (Borcard et al., 1992). Les CCA partielles sont l'extension des analyses de régressions partielles pour les analyses multivariées (Legendre & Legendre, 1998). Plutôt que de considérer les espèces une par une, cette technique considère l'ensemble des espèces présentes. La part de variation expliquée par un ensemble de variables est obtenue par une CCA après une sélection ascendante hiérarchique des variables de cet ensemble, dans le but d'éliminer les variables qui ne contribuent pas de manière significative à l'explication de la variation. Les variables sont ajoutées par étape et leur significativité est testée par un test de permutation de Monte-Carlo, au seuil de 5%. La procédure de sélection est stoppée lorsqu'une variable non significative est rencontrée. Enfin, suivant Le Cœur et al. (1997), un modèle de CCA avec une sélection ascendante hiérarchique est construit sur l'ensemble du jeu de données, pour identifier les variables clés associées aux lisières et construire le graphique espèce-environnement. L'occupation du sol, l'orientation, la topographie sont traitées comme des variables nominales et les classes correspondantes sont codées comme des variables non indépendantes. Pour toutes les ordinations, la matrice d'espèces-relevés inclut des données en présence/absence des espèces pour chaque transect. Pour éliminer les effets associés aux espèces très peu fréquentes, nous n'avons retenu que les espèces ayant une fréquence d'occurrence supérieure à 5% sur l'ensemble des quadrats. Au total, 127 espèces ont été échantillonnées mais seulement 42 espèces ont été retenues pour les analyses.

Toutes les analyses ont été réalisées sous R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008) à l'aide du package vegan (Oksanen et al., 2008).

C. Résultats

1. Sélection des variables explicatives

Parmi les 19 variables explicatives sélectionnées et testées dans la CCA, toutes expliquent de manière significative la variation de composition en espèces des lisières (Tableau 10). La plus grande fraction de variance expliquée par une variable (11.4%) a été observée pour l'âge de la dernière coupe. La distance à la bordure, connue pour structurer les communautés végétales par l'effet de lisière n'explique que 1 % de la variance observée (Tableau 10).

Tableau 10 : Résultats des analyses de CCA utilisant chacune des variables explicatives de chaque groupe comme variable contraignante. La proportion de variance expliquée par chaque variable est montrée. La significativité des axes et des variables est testée par un test de permutations de Monte-Carlo (1000 permutations). **p < 0,01.

Variables and data sets	Variance explained
Landscape	
Area	0.0026**
Perimeter	0.0027**
Distance to the nearest wood	0.0133**
Management & History	
Number of logging	0.0287**
Date of last logging	0.1140**
Continuity	0.0940**
Environmental conditions	
Wood richness	0.0294**
Dominance of <i>Quercus</i> sp.	0.0191**
Dominance of <i>Carpinus betulus</i>	0.0218**
Dominance of other species	0.0400**
Distance to the border	0.0111**
pH	0.0300**
Luminosity	0.0062**
Adjacent land cover – crop	0.0136**
Adjacent land cover - meadow	0.0136**
Orientation - north	0.0228**
Orientation - south	0.0228**
Topography - inslope	0.0232**
Topography - upslope	0.0232**

2. Influence relative des ensembles de variables explicatives

Les trois ensembles de variables expliquent approximativement 23 % de la variation de la composition en espèces des lisières. La composition en espèces des lisières est la mieux expliquée par les variables environnementales, suivi du contexte paysager puis des variables historiques et de

l'interaction des trois ensembles de variables. La plus grande fraction de variance est expliquée par l'effet seul des variables environnementales (10 %). L'effet des variables paysagères et historiques ne comptent que pour 5 et 2 %, respectivement (Figure 37).

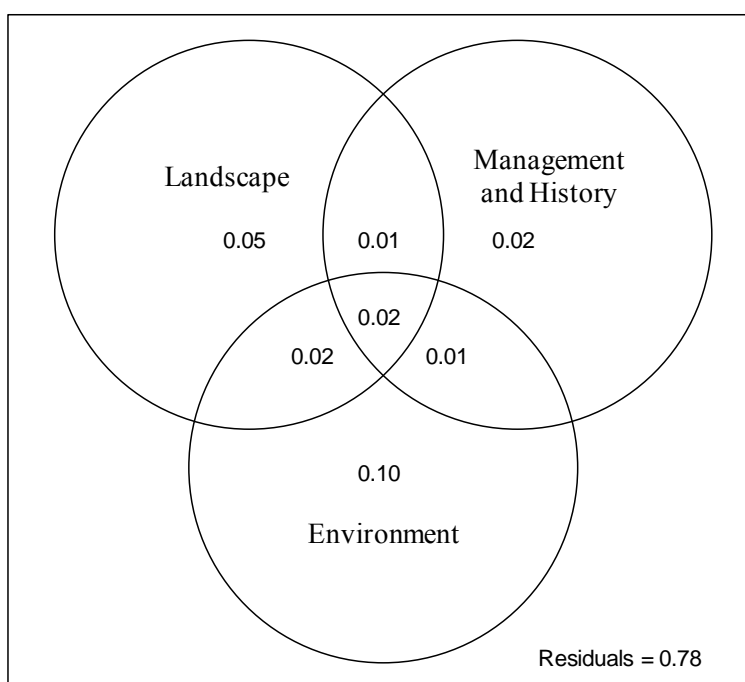


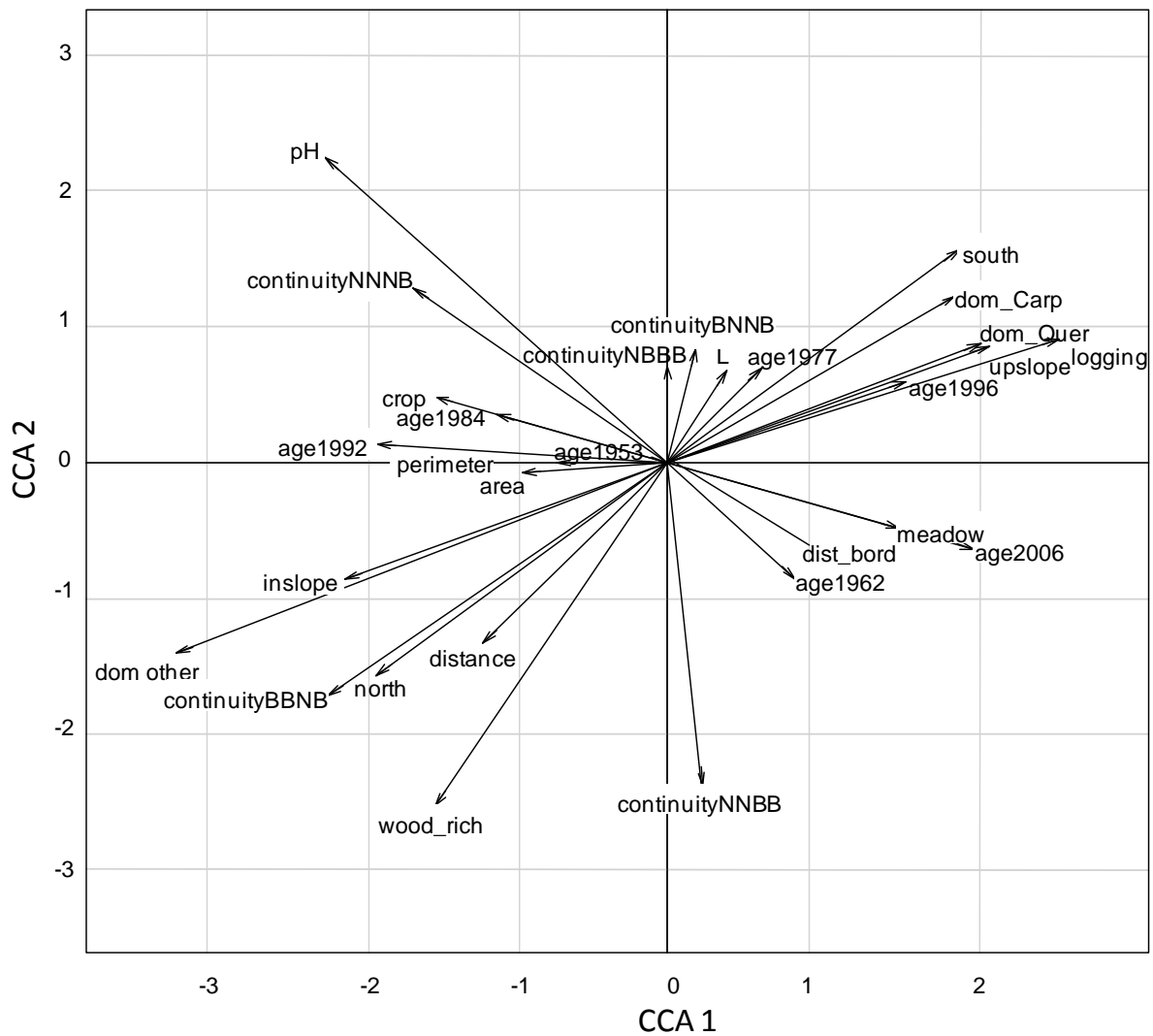
Figure 37 : Importance relative des variables paysagères, historiques et environnementales sur la variation de la composition en espèces des lisières forestières, obtenue à partir de CCA partielles. La part de variation non expliquée est indiquée sous le graphique.

3. Modèle de CCA simplifié

Sur l'ensemble des 19 variables explicatives testé, 16 ont été retenues par la sélection ascendante hiérarchique. La Figure 38 montre l'ordination des espèces contrainte par ces variables. Le premier axe de la CCA expliquait 22 % de l'inertie totale et l'axe 2 expliquait 17 %. Le premier axe séparait les lisières dont l'âge de la dernière coupe est plutôt récent, fréquemment exploitées, adjacentes aux prairies et à dominance de charme ou de chêne, des lisières nord, plus anciennes (1984, 1992), à forte richesse arborée et dont la canopée était dominée par d'autres essences que le chêne ou le charme. L'axe 2 différençait les lisières récemment boisées (non boisée en 1942 et boisée en 2006) à pH élevé des lisières plus anciennes (boisées au moins depuis 1942).

Sur les 42 espèces retenues, 48 % (20) des espèces étaient des ligneux, 52 % (22) des espèces herbacés et seule une espèce était annuelle (*Galium aparine*). Les espèces les plus communes étaient le lierre (*Hedera helix*), la ronce (*Rubus fruticosus gr.*), le tamier (*Tamus communis*), le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), le merisier (*Prunus avium*) et la garance (*Rubia peregrina*). Ces cinq espèces avaient une fréquence d'occurrence supérieure à 50 % sur l'ensemble des transects alors que 80 % des espèces étaient relativement peu communes avec une fréquence d'occurrence inférieure à 10 % sur l'ensemble des transects. 50 % des espèces recensées étaient des espèces forestières spécialistes, 28 % des espèces forestières généralistes et 31 % étaient des espèces indicatrices de forêts anciennes *sensu* Hermy et al. (1999).

La concordance entre les préférences des espèces pour le pH et leur distribution conforte la validité des relations montrées par l'ordination. Les espèces ayant une affinité pour les pH élevés (e.g. *Arum maculatum*, *Ranunculus ficaria*) se concentraient plutôt dans les relevés de lisières calcicoles alors que les espèces acidiphiles (e.g. *Cytisus scoparius*, *Lathyrus montanus*) affectionnaient les relevés à pH plus bas. Les espèces forestières indicatrices de forêts anciennes (e.g. *Anemone nemorosa*, *Ilex aquifolium*, *Melica uniflora*, *Sorbus torminalis*) tendaient à se concentrer dans les lisières dont l'âge de la dernière coupe remonte à une quarantaine d'années, peu isolées et à une distance éloignée de la bordure. L'espèce *Galium aparine* à propension adventice se trouvait plutôt dans les relevés de lisières adjacentes à des cultures.



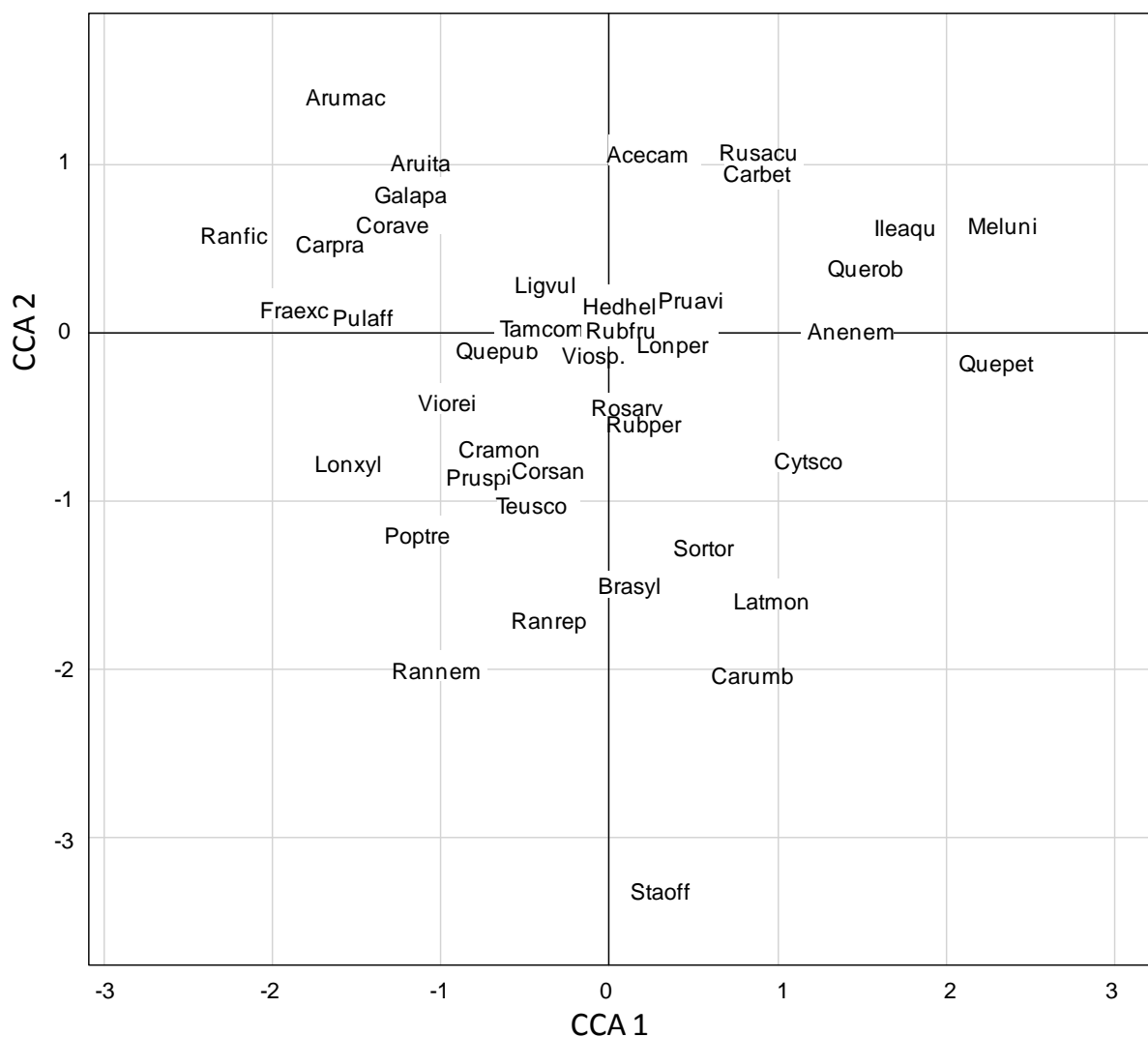


Figure 38 : Biplot espèces-environnement, présentant les résultats de la CCA après sélection ascendante hiérarchique des variables explicatives. Pour les abréviations d'espèces, voir l'Annexe 2 ; pour les abréviations des variables voir le Tableau 9.

D. Discussion

Les analyses, basées sur la présence des espèces forestières, montrent l'influence des conditions environnementales, du paysage, de l'histoire et de l'environnement sur la distribution des espèces dans les lisières forestières des paysages ruraux fragmentés. En accord avec les études de de Blois et al. (2002a) et Deckers (2004a), nous avons montré l'importance prépondérante des variables environnementales et dans une moindre mesure du paysage et du contexte historique (continuité forestière et intensité de gestion) sur la composition floristique. Cet effet prépondérant de l'environnement local, associé à la qualité d'habitat, a été largement démontré en Europe, notamment dans les forêts décidues de Suède (Dupré & Ehrlén, 2002) ou dans l'ouest de la Belgique (Honnay et al., 1999b). En terme de qualité d'habitat, l'importance du pH est souvent démontrée (Brunet et al., 2000; Herault & Honnay, 2005). Nos résultats montrent que la composition en espèces des lisières est convenablement prédite par ce facteur. Kolb et Diekmann (2004) rappellent que les mesures des paramètres du sol associées à l'hétérogénéité topographique prédisent l'occurrence de la plupart des espèces. La richesse de la strate arborée joue également un rôle non négligeable sur la

composition de la végétation des lisières. Ce facteur n'est pas indépendant du pH puisque la composition de la strate arborée conditionne le pH du sol par la litière qu'elle dépose (Barbier et al., 2008).

A côté de l'impact premier des conditions locales comme facteur déterminant dans la composition des communautés végétales des lisières (Borcard et al., 1992), les variables paysagères constituent le groupe le plus important. L'inclusion de variables tenant compte du contexte spatial est relativement récent (de Blois et al., 2001). Nos analyses montrent que la surface est l'un des facteurs qui explique la plus grande part de variation dans la composition des communautés végétales de lisière. La composition en espèces des lisières serait différente dès lors que l'on se trouve dans un petit ou un grand bois. Ces résultats soulèvent la question de l'influence du cœur d'habitat sur les lisières. Si les relations entre la richesse spécifique et la surface du bois d'une part, et la réponse des communautés et les effets de lisière d'autre part, ont été maintes fois démontrées, les études sur l'interaction des effets de lisière et de surface sont rares (Barbosa & Marquet, 2002; Ewers et al., 2007; Fletcher et al., 2007). Nous engageons les études futures à approfondir les interactions entre effet de surface et effet de lisière, pour mieux comprendre les patrons de végétation en paysage fragmenté.

En accord avec l'étude de Kolb et Diekmann (2004), la distance au bois le plus proche explique de manière significative la variation de composition floristique des lisières. En effet, de nombreuses espèces, en particulier les espèces forestières spécialistes (Dupré & Ehrlén, 2002), sont affectées par la distance entre taches d'habitat ou isolement, au travers des processus de migration et de colonisation (Bartuszevige et al., 2006). L'isolement influence les patrons de distribution des espèces en augmentant la distance entre taches d'habitat forestier et par conséquent affecte la dispersion des espèces ligneuses d'un habitat à un autre (Herlin & Fry, 2000). A l'instar de Dupré et Ehrlén (2002), nous avons montré que les espèces forestières sont sensibles à l'isolement et se concentrent dans des lisières proches d'autres habitats forestiers.

Le contexte historique, à travers la continuité forestière et les pratiques de gestion influencent aussi les communautés végétales des lisières mais dans une moindre mesure. L'effet des lisières sur les communautés végétales en place est en partie la résultante des pratiques de gestion plus anciennes. Il a été démontré que la continuité historique a un effet majeur et à long terme sur la composition en espèces (Hermy et al., 1999) mais aussi les propriétés du sol (Koerner et al., 1997; Verheyen et al., 1999; Dupouey et al., 2002). Nos résultats sont en accord avec ces observations puisque la continuité historique explique de manière significative une part de la variation observée de la composition floristique des lisières. Une partie des espèces contactées sont sensibles à ce facteur, en particulier les espèces indicatrices de forêt ancienne. De la même façon, les pratiques de gestion, caractérisées par des interventions (cycliques) de fréquence et d'intensité spécifiques modifient les conditions environnementales des lisières. L'effet des pratiques de gestion sur la végétation démontré dans les études antérieures (de Blois et al., 2002a; Deckers et al., 2004a) est supporté par les résultats de notre étude. En revanche si l'intensité de gestion par le nombre de coupes explique une part significative de la variation de composition, la date de la dernière coupe semble avoir davantage d'influence. Il est possible que des données historiques avec une résolution temporelle plus fine aient un meilleur pouvoir explicatif. Dans une étude similaire sur l'effet de l'âge des forêts sur la composition en espèces, Jacquemyn et al. (2001a) ont considéré neuf cartes historiques entre 1775 et 1991. Leurs résultats comme les nôtres montrent que l'âge est un facteur moins important que les conditions environnementales locales dans l'explication de la composition botanique.

Notre analyse des patrons de végétation conserve une large part (79 %) de variance inexpliquée. Une interprétation possible est que les espèces ne se distribuent pas en fonction de la valeur moyenne des variables environnementales (Aude & Lawesson, 1998). Certaines espèces forestières sont distribuées en fonction de la variation de différents facteurs et de leur combinaison qui ne peuvent être tous pris en compte. La grande inertie dans la composition de la végétation est également invoquée (Matlack, 1994).

Cette étude est, à notre connaissance, la première à évaluer explicitement l'importance relative des variables locales, paysagères et historiques sur la composition floristique des lisières forestières. Par nos résultats, nous avons montré que l'organisation des communautés végétales dans les lisières forestières est complexe et régie par de nombreux facteurs intervenant à diverses échelles de temps et d'espace. Le regroupement des variables en ensembles écologiquement significatifs permet de mieux appréhender cette complexité. Les variables environnementales sont celles qui contribuent le plus à la variation de la composition des communautés végétales de lisières. Nos résultats mettent en avant l'importance du contexte paysager en illustrant l'interaction entre effet de surface et effet de lisière et invitent les gestionnaires de la biodiversité à tenir compte du contexte paysager dans leurs pratiques (Herault & Thoen, 2009).

Remerciements

Nous remercions L. Burnel, M. Fakorellis et J. Willm pour leur aide sur le terrain ainsi que les propriétaires forestiers pour l'accès à leurs parcelles. Ce travail a fait l'objet d'un financement par le ministère français de l'éducation et de la recherche.

Partie 5. La variabilité temporelle des effets de lisière : approche par le microclimat

Les lisières, en créant une discontinuité dans la structure de la végétation, modifient les conditions climatiques et physiques dans leurs environs (Forman & Godron, 1986). Ces modifications des conditions microclimatiques ont de nombreuses conséquences écologiques notamment sur le cycle de vie des plantes (Hobbs & Yates, 2003), le cycle des nutriments (Didham & Lawton, 1999), l'établissement des plantules (Chen et al., 1992) ou encore l'invasion par des espèces exotiques (Devlaeminck et al., 2005). Les variables microclimatiques répondent différemment à l'effet de lisière. Des effets de lisière de plusieurs centaines de mètres ont été mesurés pour la vitesse du vent ou encore les turbulences (Chen et al., 1995; Davies-Colley et al., 2000; Wuyts et al., 2008). Les effets sur la température de l'air (0-16 m, Matlack, 1993b; 0-180 m, Chen et al., 1995; 0-40 m, Saunders et al., 1999; 40 m, Davies-Colley et al., 2000), l'humidité de l'air (0-44 m, Matlack, 1993b; 30-240 m, Chen et al., 1995; 40 m, Davies-Colley et al., 2000; 10-80 m, Gehlhausen et al., 2000), la température du sol (<60 m, Chen et al., 1995; <30 m, Davies-Colley et al., 2000), l'humidité du sol (0-90 m, Chen et al., 1995; 15-60 m, Gehlhausen et al., 2000) ou l'intensité lumineuse (0-40 m, Kapos, 1989; 0-21 m, Matlack, 1993b; <20-60 m, Chen et al., 1995; 10-30 m, Dignan & Bren, 2003a) ont des profondeurs plus faibles généralement inférieures à 40 m. La structure de la végétation (Harper et al., 2005) ou encore le type de lisière défini par le contraste avec la matrice adjacente (Kupfer et al., 2006), l'orientation et la topographie (Chen et al., 1996) expliquent en partie les divergences entre résultats pour une même variable microclimatique.

Les effets de lisière sur le microclimat varient dans le temps, en fonction du jour ou encore de la saison (Chen et al., 1999; Saunders et al., 1999). Le plus souvent, les données microclimatiques sont récoltées sur de courtes périodes (Chen et al., 1995; Saunders et al., 1999; Newmark, 2001). Les variations du microclimat sur une année n'ont que rarement été considérées à l'instar de Young et Mitchell (1994). Or, la prise de conscience récente de l'importance des effets de lisière sur les écosystèmes et les fonctions du paysage – en termes de gestion et de conservation – rend l'étude des variations microclimatiques en lisières de forêt nécessaires à la compréhension du rôle du microclimat sur la répartition des espèces et pour la caractérisation de types de lisière (Chen et al., 1993). En effet, déterminer les variations intra-annuelles des variables microclimatiques au niveau d'une même lisière permet de généraliser le « comportement » de ces variables et facilite la prédiction des effets de lisière sur des périodes clé pour la végétation comme la période de croissance, par exemple.

L'objectif de cette partie est d'évaluer la dynamique intra-annuelle des effets de lisière à partir des variables microclimatiques.

Mes objectifs spécifiques sont de:

- Déterminer la profondeur d'effet de lisière sur les variables microclimatiques dans les petits bois fragmentés des coteaux ;
- Evaluer si les patrons de microclimat diffèrent entre types de lisières (selon l'orientation, la topographie, la nature du milieu adjacent).

A priori, nous prédisons que :

- Les variations microclimatiques journalières sont plus importantes en lisière qu'à l'intérieur du bois ;
- La profondeur d'effet de lisière sur le microclimat varie en fonction des saisons ;
- Les gradients microclimatiques sont influencés par l'orientation des lisières avec des effets plus marqués au sud qu'au nord.

Une telle étude pose toutefois des contraintes méthodologiques. Elle nécessite un équipement approprié au suivi des variables microclimatiques, à plusieurs distances de la lisière et dans différents types de lisières. La miniaturisation électronique a permis le développement et la commercialisation de mini-capteurs enregistreurs, autonomes, de faible coût et suffisamment précis, pour suivre les variations des conditions micro-environnementales sur des périodes longues (Daly & Flye, 2000; Whiteman et al., 2000). Le suivi des variations microclimatiques au cours d'une année a été réalisé au moyen de 35 mini-capteurs enregistreurs de type HOBO®. Pour se familiariser avec cet équipement et s'assurer de ses performances, une étude métrologique a été menée, à laquelle deux stagiaires de Licence professionnelle « Métrologie et Qualité de la mesure » ont participé. Les résultats de cette étude sont formalisés dans le premier chapitre de cette partie. Le second chapitre évalue la variabilité temporelle des effets de lisière par un suivi horaire au cours d'une année de trois variables microclimatiques : la température de l'air, l'humidité de l'air et la température du sol. Les faibles variations microclimatiques observées au sein des lisières et entre lisières remettent en cause le rôle potentiel du microclimat sur la répartition des communautés végétales dans les lisières des petits bois des coteaux de Gascogne.

I. Méthode d'étalonnage de mini capteurs enregistreurs de température et d'humidité relative pour utilisation in situ

Ce chapitre correspond à un article publié dans la revue *Le Cahier des techniques de l'INRA*, 70, 5-16.

Laurent Burnel^{1*}, Alignier Audrey¹ & Perrin Pierre²

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; ² INRA, UMR 1248 AGIR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France *Corresponding author: Phone: +33 5 61 28 54 98; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: laurent.burnel@toulouse.inra.fr

Résumé

Une procédure simple d'étalonnage d'un type de mini-capteurs enregistreurs HOBO, utilisés en milieu extérieur pour des durées longues (1 an), a été mise au point au laboratoire d'écologie de l'Inra de Toulouse. Les capteurs ont été testés dans une gamme de valeurs proche de leur condition d'utilisation in situ : par palier de 5°C entre 0°C et +40°C pour la température et par palier de 10 % entre 60 % et 90 % pour l'humidité relative. L'étalonnage des capteurs est validé par comparaison à une sonde étalon placée dans le même milieu et à l'aide de seuils d'erreur maximale tolérée (EMT) préalablement définis pour nos besoins sur le terrain. Les résultats de cette étude montrent la nécessité de corriger les valeurs enregistrées par les capteurs. Après correction, l'ensemble des capteurs présente des valeurs de température et d'humidité relative fidèles et justes. L'étalonnage des capteurs HOBO est donc une étape nécessaire avant de les mettre en service sur une expérimentation.

Mots-clés : métrologie, étalonnage, vérification, correction, mini-capteurs enregistreurs, température, humidité relative

A. Introduction

L'écologie peut se définir comme une science des relations des êtres vivants avec leur environnement physique, chimique et biologique. Parmi ces facteurs abiotiques, les conditions climatiques sont connues pour être importantes : en effet, de nombreuses espèces exploitent les variations de température, d'ensoleillement ou d'humidité qui s'observent dans les différents habitats. En écologie des paysages où l'on étudie les écosystèmes à des échelles d'espace large (jusqu'à 100 km), il était difficile jusqu'à présent de mesurer les variations microclimatiques à un coût raisonnable.

La miniaturisation électronique a permis le développement et la commercialisation de mini-capteurs enregistreurs, autonomes, de faible coût et suffisamment précis, pour suivre les variations des conditions micro-environnementales sur des périodes longues d'un an (Daly & Flye, 2000; Whiteman et al., 2000).

Ce progrès technique ouvre aux écologues de nouvelles perspectives dans l'étude des paysages mais suggère également de nouvelles approches méthodologiques auxquelles les écologues sont peu habitués. C'est le cas de notre Unité¹ qui s'est doté récemment de 35 mini-capteurs enregistreurs de type HOBO.

Dans le cadre de notre démarche qualité, il nous a semblé important d'établir une procédure d'étalonnage et de vérification des mesures réalisées par ces matériels. Le dispositif retenu doit permettre d'obtenir des coefficients de corrections des températures et valeurs d'hygrométrie mesurées qui soient les plus fiables possibles, et par conséquent, garantir la qualité des mesures réalisées sur le terrain.

B. Objectifs de la méthode

Pour estimer la justesse des instruments de mesure, il s'agit tout d'abord d'établir dans des conditions contrôlées, la relation entre les valeurs de la grandeur indiquée par les mini capteurs (valeur lue) et les valeurs correspondantes de la grandeur indiquée par les étalons (valeur vraie). L'erreur de justesse (valeur lue – valeur vraie) est calculée et comparée aux spécifications fournies par le constructeur. Elle permet de vérifier si les capteurs répondent aux spécifications annoncées par les constructeurs.

Dans le cas de notre Unité, les mini-capteurs sont destinés à être utilisés sur le terrain. Nous avons admis que les spécifications du constructeur, en accord avec nos exigences scientifiques in situ⁶ définissent notre erreur maximale tolérée (EMT). Notre EMT est donc de $\pm 0,7$ °C pour la température et de ± 5 % pour l'humidité relative (Tableau 11).

Si l'erreur de justesse est supérieure à l'EMT, il sera alors nécessaire de réaliser une correction qui peut être modélisée sur toute l'étendue de mesure à partir d'un certain nombre de points d'étalonnage. Trois points au minimum sont requis pour une correction d'étalonnage (Marloie, 2005).

La fidélité quant à elle, sera estimée par le paramétrage de paliers suffisamment longs de température et d'humidité relative dans le milieu de comparaison.

Ces deux paramètres, justesse et fidélité, nous permettront de statuer sur l'exactitude des capteurs HOBO.

C. Matériel et Méthodes

1. La chaîne des appareils

La chaîne des appareils utilisés est composée : i) des capteurs de température et d'humidité relative à étalonner (Tableau 11), ii) de sondes étalons permettant de connaître avec précision la température et l'hygrométrie réelle auxquelles sont soumis les capteurs (Tableau 12), iii) d'un milieu de comparaison.

a) Capteur de température et d'humidité relative à étalonner

Les capteurs testés sont de type HOBO H08-004-02 (Figure 39). Ce modèle possède 4 canaux (entrées): un pour la température de l'air, un pour l'humidité relative de l'air ou hygrométrie, un pour la luminosité et un dernier pour une sonde externe optionnelle (Tableau 11).

⁶ Comparaison de situations sur le terrain où les écarts attendus doivent être supérieurs aux spécifications du constructeur.

Chaque capteur est identifié par un numéro de série qui lui est propre. L'utilisateur peut programmer des instructions comme le départ différé, l'intervalle de mesure et les canaux à utiliser. Nous n'utiliserons ici que les données relatives à la température et l'humidité relative de l'air. Pour l'identification et le suivi métrologique, nous avons attribué un code à chaque HOBO : H01, H02, etc.



Figure 39 : Mini-capteur HOBO H08-004-02.

Tableau 11 : Spécifications du constructeur pour le HOBO H08-004-02.

Caractéristiques générales des HOBO			
Caractéristiques	Spécification	Caractéristiques	Spécification
Pas de temps programmable:	Min: 0,5s Max: 9h	Mémoire de stockage:	64 ko
Batterie - autonomie:	1 an	Nb de mesures correspondantes:	31779 mesures pour un seul canal activé
-type:	CR-2032 (lithium)	Poids:	29g
Dimensions:	61*48*20 mm		
Caractéristiques de la sonde de température externe		Caractéristiques de la sonde d'humidité de l'air	
Caractéristiques	Spécification	Caractéristiques	Spécification
Type de thermomètre:	thermistance	Type d'hygromètre:	capacitif
Etendue de mesure:	-20°C à +70°C	Etendue de mesure:	25% à 95%
Incertitude de mesure:	± 0,7°C	Incertitude de mesure:	±5%
Résolution:	0,4°C	Résolution:	0,1%
Temps de réponse:	1 min à l'air libre	Temps de réponse:	10 s à l'air libre

b) Les étalons

Tableau 12 : Caractéristiques générales des étalons.

Caractéristiques générales des étalons		
	Température	Humidité
Modèle:	ROTRONIC MP103A	ROTRONIC MP103A
Élément sensible:	Pt100 1/3 DIN	Hygromer C94
Etendue de mesure:	-40°C à + 60°C	0 à 100%
Constante de temps à 23°C et V _{air} de 1m/s:	< 10 s	< 15s
Incertitude de mesure:	± 0,3°C	± 1% (entre 5% et 95%) ± 2% (< 5% et > 95%)
Reproductibilité:	< 0,1°C	< 0,5%
Stabilité sur 12 mois:	non communiqué	< 1%

La sonde étalon pour l'hygrométrie a été préalablement vérifiée sur trois points d'humidité relative dans une cellule avec trois solutions salines non saturées provenant du SCS (Swiss Calibration Service). En revanche, il n'y a pas eu de vérification de la sonde étalon de température faute de moyens.

c) Le milieu de comparaison

Notre unité ne dispose pas de chambre climatique permettant à la fois de contrôler et de programmer des températures et des humidités relatives. Nous avons donc dissocié les tests relatifs à la température de ceux de l'hygrométrie.

Pour la température :

Nous avons utilisé une enceinte climatique de marque Memmert ICP700. Son homogénéité et sa stabilité sur la température ont fait l'objet d'un constat de vérification (vérification INRA, novembre 2008). Ce type d'enceinte ne nous permet de reproduire que partiellement des ambiances proches des conditions rencontrées sur le terrain. La température est programmable dans une gamme de + 2 °C à + 60 °C et il est possible de réaliser des paliers de température pendant une période définie. Cette enceinte ne descendant pas sous + 2 °C, nous n'avons donc pas réalisé de point d'étalonnage pour une température négative.

Pour l'hygrométrie :

Ne disposant pas de chambre d'étalonnage appropriée, la principale difficulté est de maintenir l'air à un même pourcentage d'humidité relative pendant une durée souhaitée.

Nous avons repris la même enceinte climatique Memmert (milieu homogène où la température est contrôlable) dans laquelle nous avons tenté de réaliser des paliers d'humidité relative (3 au minimum) correspondant aux conditions rencontrées sur nos terrains d'étude (de 25 % à 100 %). Après plusieurs essais, nous n'avons pu réaliser que 4 paliers suffisamment constants entre 60 et 90 %. Ainsi, les extrêmes mesurés sur le terrain n'ont pas fait l'objet d'un point d'étalonnage.

2. Mode opératoire de l'étalonnage

Pour chaque test réalisé, l'ensemble des 35 capteurs HOBO est placé de manière aléatoire en position centrale du volume de travail : sur l'étagère du milieu de l'enceinte climatique. Ils sont programmés pour un départ différé à un horaire identique. Les mesures enregistrées par les HOBO sont réalisées toutes les 3 minutes.

Nous signalons qu'un mode opératoire spécifique et détaillé a été rédigé dans le cadre de la démarche qualité de nos Unités (Burnel & Perrin, 2009).

a) Test en température

L'enceinte est programmée pour réaliser 18 paliers de températures compris entre 0 et 40°C, chaque palier étant d'une durée de 2 heures. Ces paliers sont testés dans un sens croissant puis décroissant (Figure 40) afin d'évaluer si les capteurs réagissent différemment sur le terrain à des périodes de refroidissement ou de réchauffement climatique (effet d'hystérésis).

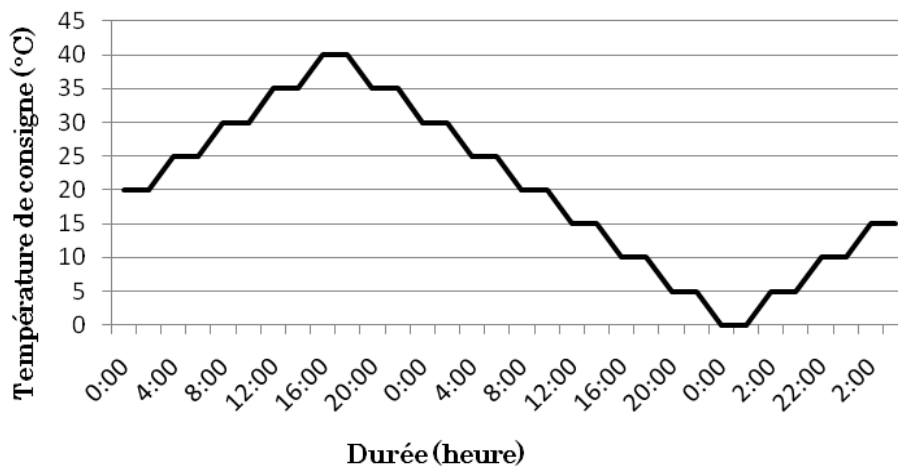


Figure 40 : Paliers de température ascendants et descendants, d'une durée de 2h chacun.

b) Test en hygrométrie

Pour obtenir des paliers d'humidité relative basse (inférieure à 50%), nous avons placé les capteurs au sein d'un caisson étanche en polystyrène de dimension 30 × 30 × 30 cm avec du dessicant (DESI-PAK, 354 grammes, aluminium silicate clay). Toutefois, après plusieurs essais, nous n'avons pas obtenu de palier suffisamment constant pour tester la fidélité des capteurs.

Pour des valeurs plus hautes en hygrométrie (supérieures à 60%), nous avons placé deux bassines d'eau (soit 6 litres) au centre de l'enceinte climatique. Nous avons progressivement augmenté la température de l'enceinte jusqu'à + 40°C, favorisant ainsi l'évaporation.

Au final, nous avons réalisé 4 paliers constants d'humidité à 61%, 72%, 83% et 89%.

3. Traitement statistique des données

Les mesures de température et d'humidité relative enregistrées par les capteurs sont comparées à celles des étalons. Pour chaque palier, chaque HOBO et chaque variable, 30 mesures minimum sont extraites puis traitées sous un tableur de type Excel. Après une analyse graphique sous forme de

boîtes à moustaches (Figure 41) permettant de visualiser la distribution des données, nous avons constaté que tous les capteurs ne peuvent être corrigés de la même façon. Comme Thiébeau (2003), la correction appliquée aux valeurs lues de température et d'humidité relative de l'air est un ajustement linéaire. Le calcul des pentes et ordonnées des droites d'ajustement est réalisé à partir des 30 mesures extraites par palier, par variable et par capteur. Chaque HOBO possède donc sa propre correction de mesure pour la température et l'hygrométrie.

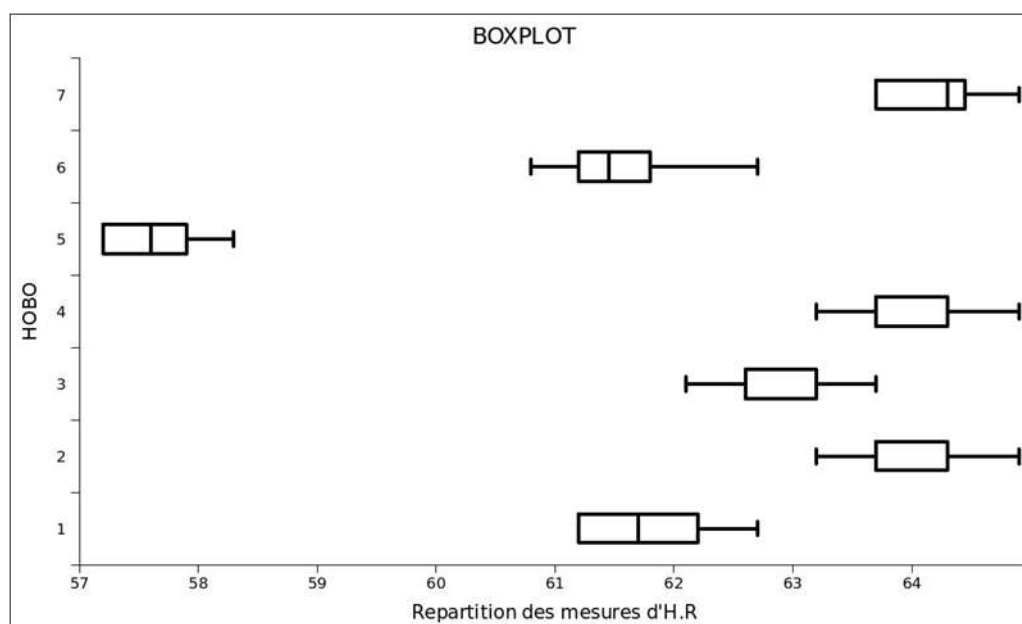


Figure 41 : Boîtes à moustache de 5 HOBO testés en humidité relative (H.R.) au palier de 61%.

D. Résultats

Pour éviter une présentation exhaustive des résultats par capteur, nous présentons ici les éléments les plus intéressants de l'étude.

1. Avant correction

L'examen des données (Tableau 13) indique les éléments suivants sur les 35 HOBO testés :

Tableau 13 : Tableau récapitulatif des erreurs observées sur l'ensemble des capteurs HOBO pour la température et l'hygrométrie.

	Nombre de HOBO testés	Nombre de HOBO ne présentant aucune valeur hors spécification constructeur	Ecart type moyen	Ecart moyen enregistré	Ecart maximal enregistré	Ecart minimal enregistré	% moyen de valeurs hors spécification constructeur	% de valeurs hors spécification pour le HOBO présentant le maximum d'erreur
Température	35	2	0,06	0,8°C	1,1°C	0,5°C	11,8%	57,6%
Humidité	35	30	0,82	3,9%	7,6%	2,1%	6,4%	7,6%

a) Pour la température

Seuls deux HOBO présentent des valeurs de température qui ne s'écartent jamais des mesures de l'étalon de plus d'une EMT. L'écart moyen enregistré pour la température, sur les 35 capteurs, dépasse l'EMT (défini à $\pm 0,7^{\circ}\text{C}$) que l'on s'était fixée.

Au regard de ces résultats, on peut dire que les HOBO ne sont pas justes mais sont suffisamment fidèles en température. C'est pourquoi chaque capteur HOBO doit faire l'objet d'un étalonnage et d'une correction individualisée.

b) Pour l'humidité relative

Contrairement à ce qui a été observé pour la température, 30 HOBO (soit 86% des capteurs) enregistrent des données d'hygrométrie systématiquement conformes aux spécifications du constructeur (pas plus d'une EMT par rapport à la sonde étalon). L'écart moyen enregistré pour l'humidité relative sur les 35 capteurs est inférieur à l'EMT ($\pm 5\%$). Le pourcentage moyen de valeurs enregistrées hors spécification constructeur est de 11,8 % pour la température et de 6,4 % pour l'humidité relative.

Ainsi, en ce qui concerne l'humidité relative, nous pourrions nous satisfaire de leur justesse et de leur fidélité. Restent cinq HOBO qui ne sont pas systématiquement conformes aux spécifications fournies par le constructeur, c'est pourquoi nous avons également choisi de réaliser un étalonnage et une correction individualisée.

2. Après correction

a) Pour la température

Les coefficients directeurs des droites de correction varient de 0,99 à 1,02 avec une moyenne de 1. Les ordonnées à l'origine présentent une moyenne de 0,35 avec un écart type faible de 0,23 (Tableau 14). Les paliers de température testés dans sens décroissant puis décroissant n'ont pas révélé d'effet d'hystérésis.

Tableau 14 : Valeurs des coefficients de la droite d'ajustement de la correction pour la température. Extrait pour 5 HOBO.

T°C corrigée = a * T°C mesurée + b	Correction des températures (T°C)						
	Minimum enregistré	Maximum enregistré	H01	H02	H03	H04	H05
a	0,99	1,02	1,00	1,00	1,02	1,00	1,00
b	-0,09	0,79	0,58	0,17	-0,09	0,36	0,31
r ²	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00

b) Pour l'hygrométrie

Les coefficients directeurs des droites de correction oscillent entre 0,73 et 0,97 avec une moyenne de 0,87. Les ordonnées à l'origine présentent une moyenne de 7,83 avec un écart type de 2,45 (Tableau 15).

Tableau 15 : Valeurs des coefficients de la droite d'ajustement de la correction pour l'humidité. Extrait pour 5 HOBO.

RH corrigée = a * RH mesurée + b	Correction des humidités relatives (RH)						
	Minimum enregistré	Maximum enregistré	H01	H02	H03	H04	H05
a	0,73	0,97	0,89	0,83	0,89	0,84	0,92
b	3,74	14,69	7,56	9,05	6,60	9,37	6,33
r ²			0,97	0,98	0,98	0,98	0,98

L'examen graphique des données avant correction (Figure 42 et Figure 44) et après correction (Figure 43 et Figure 45) montre une erreur systématique des capteurs. Les paliers obtenus pour l'humidité relative sont moins précis que ceux obtenus pour la température d'où l'étalement des données.

Les résultats montrent qu'après correction, l'ensemble des 35 capteurs HOBO présentent des données conformes aux spécifications du constructeur (EMT = 0,7°C pour la température et EMT = 5% pour l'humidité). La correction appliquée est donc efficace et réduit visiblement les écarts de mesure entre les capteurs et les sondes étalons.

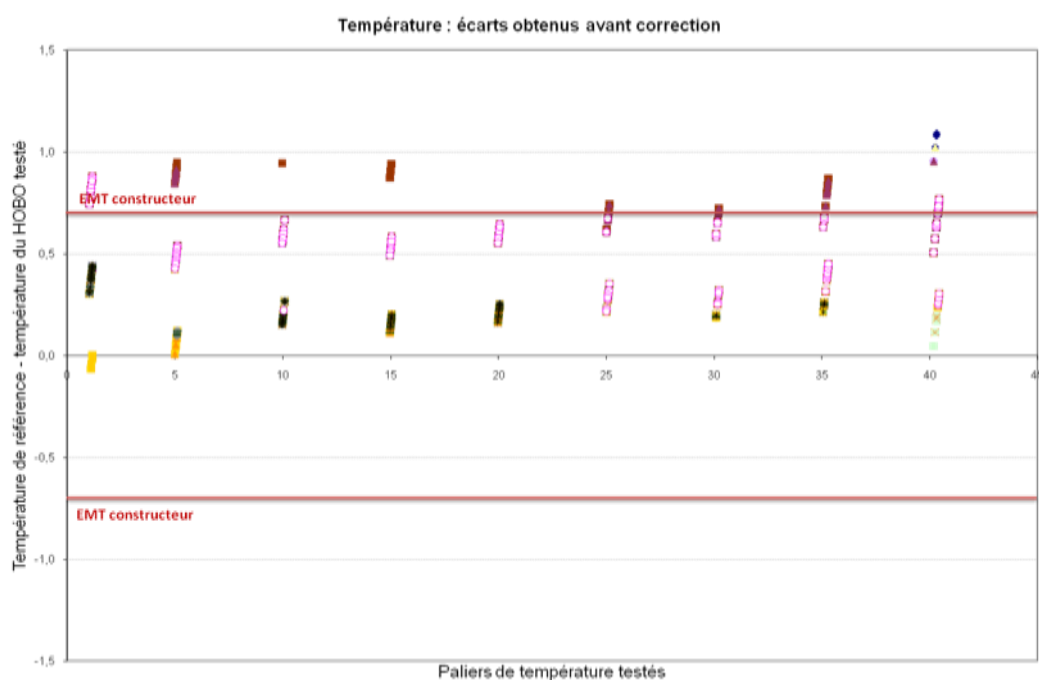


Figure 42 : Ecarts obtenus avant correction entre les températures enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.

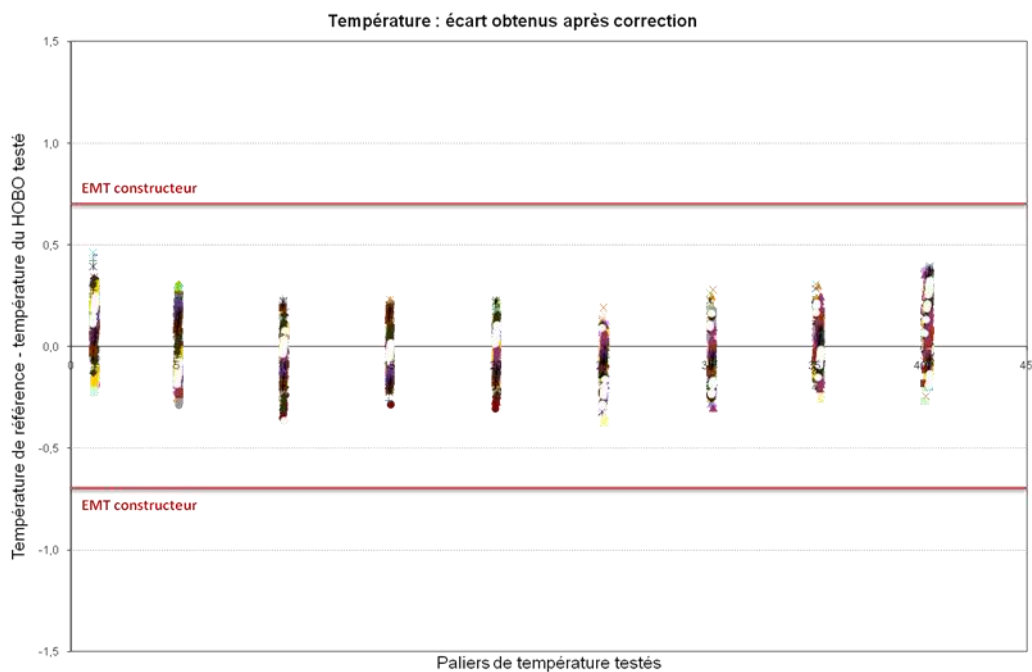


Figure 43 : Ecarts obtenus après correction entre les températures enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.

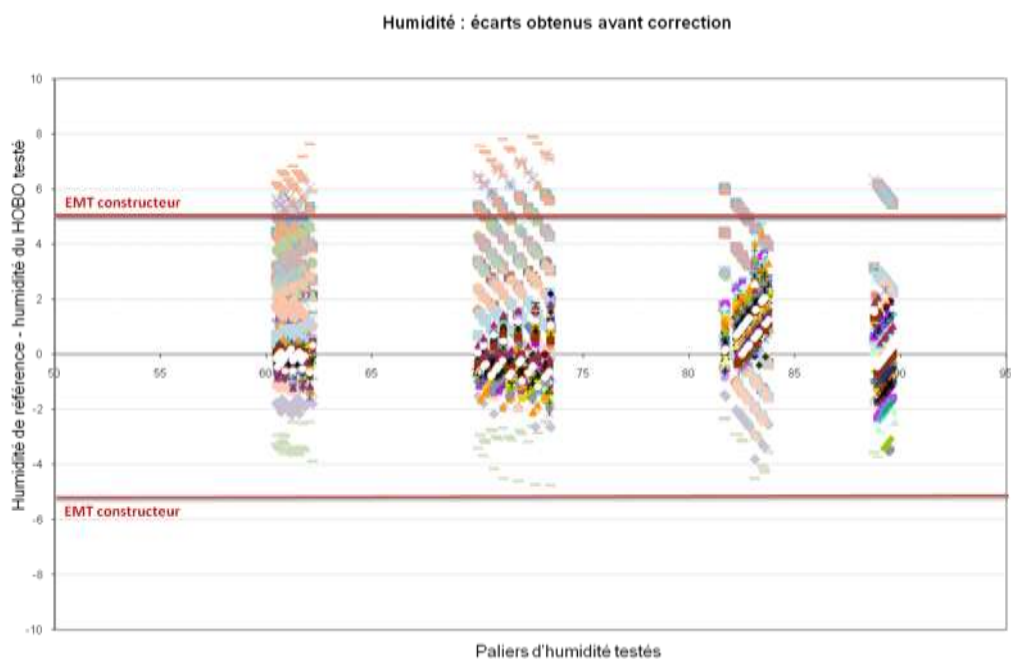


Figure 44 : Ecarts obtenus avant correction entre les humidités relatives enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.

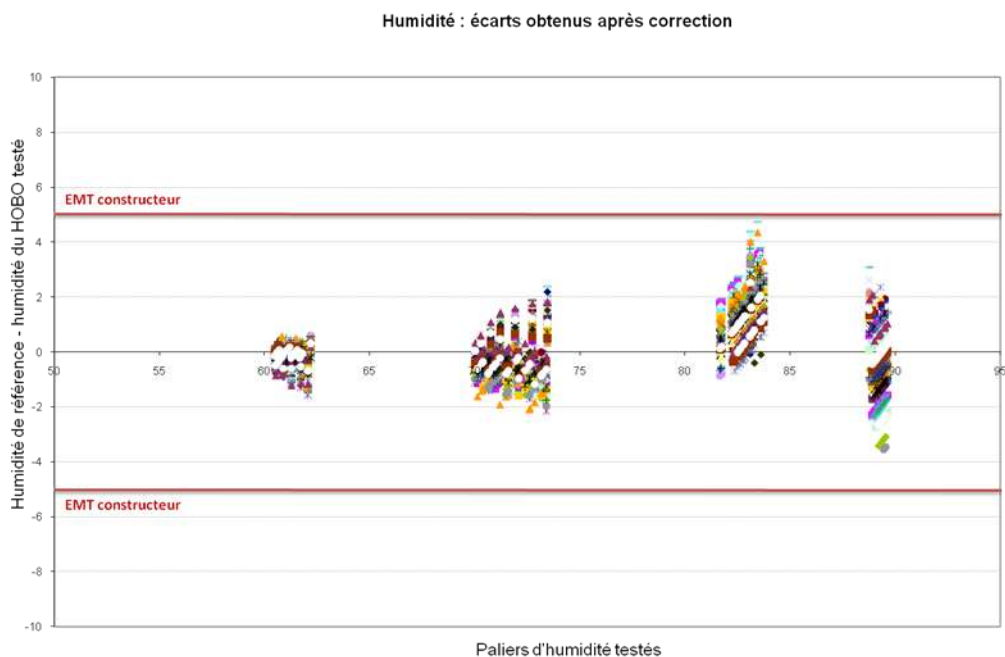


Figure 45 : Écarts obtenus après correction entre les humidités relatives enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.

E. Discussion et conclusion

Par cette étude, nous avons cherché à tester l'exactitude de mesure d'un parc de 35 mini-capteurs enregistreurs HOBO. Nous avons fait l'expérience de la mise en place d'une procédure d'étalonnage et de vérification des mesures enregistrées par ces capteurs.

Les tests réalisés en milieu contrôlé sur la température et l'humidité relative des HOBO nous ont indiqué qu'il était nécessaire de réaliser un étalonnage et une correction individualisée des capteurs. Les courbes de température et d'humidité mesurées imposent le calcul de droites d'ajustement (ou correction). Il semblerait cependant que la correction des capteurs pour l'hygrométrie ne soit pas indispensable contrairement aux valeurs de température. Par notre dispositif d'étalonnage, nous sommes en mesure de corriger les valeurs enregistrées par les capteurs et d'obtenir des valeurs de température et d'humidité fidèles et justes. Les mesures enregistrées par les capteurs HOBO sont alors comparables entre elles et conformes, après correction, aux spécifications du constructeur. Les HOBO, par leur taille, leur faible coût, leur exactitude, leur capacité de stockage de données ouvrent le champ aux investigations climatiques en écologie du paysage.

Toutefois, nous avons pu constater combien le choix d'un dispositif d'étalonnage, l'estimation de l'incertitude de mesure et l'application d'une correction sont des opérations difficiles à mener, d'autant plus pour les béotiens en métrologie que nous sommes. Comme le rappelle Marloie (2005) l'incertitude d'étalonnage ne représente qu'une part de l'incertitude associée aux résultats de mesure. Pour l'estimer complètement, il faut prendre en compte l'ensemble des composantes de l'application : matière, méthode, main d'œuvre, matériel, milieu.

C'est pourquoi suite à cette première expérience, nous avons pour perspectives :

- d'affiner le mode opératoire d'étalonnage en particulier pour obtenir des paliers d'hygrométrie basse qui soient constants,
- de caractériser l'ensemble des composantes de l'incertitude du dispositif d'étalonnage,
- de tester un éventuel effet de dérive dans le temps des capteurs, notamment au retour des appareils ayant séjournés une année sur site d'étude.

Remerciements

Ce travail a reçu le soutien financier du conseil régional Midi-Pyrénées et du conseil régional Aquitaine dans le cadre du projet « Evolution de la biodiversité des forêts sous l'effet des changements globaux » pour l'achat des mini-capteurs enregistreurs HOBO. Nous remercions Christophe Bedouret et Martin Naillon, stagiaires en métrologie qui ont contribué à la réalisation de cette étude. Le stage de Christophe Bedouret a reçu le soutien financier du département EFPA, dans le cadre de la démarche qualité.

II. Suivi intra-annuel des variations microclimatiques en lisière de forêt

A. Introduction

La fragmentation change la nature biogéographique du paysage en diminuant non seulement la quantité mais également la qualité de l'habitat originel (Saunders et al., 1999). La fragmentation et l'augmentation concomitante de la quantité de lisières induisent des modifications de l'environnement biotique (e.g. la composition des communautés) et abiotique (e.g. le microclimat). Avec l'apparition de nouvelles bordures, les écosystèmes forestiers sont plus exposés au vent, à la lumière et aux conséquences des fluctuations thermiques et de la dessiccation (Davies-Colley et al., 2000). Les lisières forestières sont le siège de conditions particulières souvent différentes de celles du cœur d'habitat encore appelées « effet de lisière » (Murcia, 1995).

Les conditions microclimatiques en lisières sont des facteurs critiques de la structure et la composition des communautés (Chen et al., 1993; Matlack & Litvaitis, 1999). Il est généralement admis que les lisières sont caractérisées par une plus forte amplitude thermique et une plus faible humidité de l'air (Kapos, 1989), une température du sol et une intensité lumineuse plus élevée ainsi qu'une humidité du sol plus faible (Brothers & Spingarn, 1992; Jose et al., 1996). Si de nombreuses études se sont intéressées à évaluer la portée des effets de lisière sur le microclimat, ces données ont le plus souvent été mesurées sur de courtes périodes de temps (Chen et al., 1995; Saunders et al., 1999), rarement à l'échelle de l'année (e.g. Young & Mitchell, 1994) et rarement en systèmes tempérés (Jose et al., 1996).

Les lisières exposées au nord sont généralement plus fraîches et plus humides que les lisières exposées au sud (Kapos, 1989) et les effets de lisière y sont moins profonds (Palik & Murphy, 1990; Fraver, 1994). Cette plus grande profondeur des effets de lisières est probablement due à l'ensoleillement plus important tout au long de l'année. Néanmoins, certains auteurs ne trouvent pas de différence dans les profondeurs d'effet de lisière entre les lisières nord et les lisières sud (Gysel 1951 et Bruner 1977 dans Fraver, 1994; Godefroid et al., 2006). La structure de la végétation ou encore l'âge des lisières influencent aussi la portée des effets de lisière. Les lisières plus âgées ont une végétation plus dense et la profondeur d'effet de lisière diminue de 50-100 m à moins de 20 m après 5-10 ans (Kapos, 1989; Williams-Linera, 1990b; Matlack, 1993b).

Parmi les différents facteurs explicatifs de la distribution des communautés en lisière rencontrés dans la littérature, la température et l'humidité, à la fois de l'air et du sol sont récurrents (Chen et al., 1993; Gehlhausen et al., 2000; Marchand & Houle, 2006). La mesure de ces facteurs pose néanmoins des contraintes méthodologiques. Etablir des réplicats dans l'étude des lisières est souvent difficile (Murcia, 1995; Ries et al., 2004). Ce problème est d'autant plus vrai pour l'étude du microclimat où le coût du matériel est souvent une contrainte (e.g. Didham & Lawton, 1999; Davies-Colley et al., 2000). De plus, les facteurs abiotiques varient dans le temps, selon le jour, la saison et l'année (Chen et al., 1999). Les mesures doivent être effectuées dans un laps de temps assez court pour que les conditions microclimatiques soient identiques et comparables entre elles.

L'acquisition et le suivi de données microclimatiques ainsi que de leurs variations au cours du temps nécessite un protocole et du matériel adapté. Chen et al. (1995) utilisent une station météo qu'ils

déplacent le long du transect. Toutefois, un tel dispositif ne permet pas un échantillonnage spatial, réparti sur plusieurs transects simultanément. Les progrès technologiques et plus particulièrement la miniaturisation palie à ce problème en proposant des mini-capteurs enregistreurs à moindre coût (Davies-Colley et al., 2000).

Dans cette étude, nous cherchons à comprendre comment varie les effets de lisière sur les variables microclimatiques en fonction de l'orientation, la topographie et la nature du milieu adjacent des lisières. Plus spécifiquement, nous étudions les variations intra-annuelles de la température de l'air, de l'humidité de l'air et de la température du sol en fonction et des attributs des lisières. L'issue de ce travail est de fournir des informations générales sur le microclimat en lisière de forêt de manière à assister l'interprétation voire la prédiction de phénomènes biologiques associés aux petits bois fragmentés ainsi que la gestion de ces espaces particuliers.

B. Matériel et méthodes

1. Matériel

On dispose de 35 mini-capteurs enregistreurs de type HOBO H08-004-02. Ces capteurs enregistrent des valeurs de température et humidité de l'air, de la température du sol grâce à une sonde externe reliée au capteur. Le mini-capteur enregistreur est connecté par un câble entre un port de sortie sur le boîtier du HOBO et un port de série sur l'ordinateur. Au moyen d'un programme fourni par le constructeur (BoxCarPro®), l'utilisateur peut programmer des instructions comme le départ différé des enregistrements, l'intervalle de mesure, les canaux à utiliser. Quand plusieurs canaux sont activés, un nombre plus restreint de mesures est collecté. Tous les capteurs ont fait l'objet d'un étalonnage au laboratoire (Burnel et al., 2010).

2. Dispositif d'échantillonnage

Les changements microclimatiques ont été examinés le long de sept transects appartenant à des lisières contrastées. Les lisières ont été réparties en deux classes d'orientation (nord versus sud), deux classes de nature du milieu adjacent (culture versus prairie) et deux classes de topographie (dans le sens de pente et vers le haut de pente)(Tableau 16). Vers le haut de pente signifie que la lisière se situe plus haut que le reste du bois alors que dans le sens de pente indique que la lisière recoupe plusieurs courbes de niveau. Les lisières sélectionnées appartenaient à des peuplements matures, de structure et de composition visuellement homogènes. Elles étaient en contact direct avec le milieu adjacent. Les lisières de bord de route, de chemin ou de ruisseau ont été exclues.

Tableau 16 : Attributs des lisières pour les transects étudiés

Transect	Orientation	Nature du milieu adjacent	Topographie
1	sud	culture	sens
2	sud	prairie	sens
3	sud	culture	haut
4	sud	prairie	haut
5	nord	prairie	haut
6	nord	prairie	sens
7	nord	culture	sens

Cinq capteurs par transect ont été installés, à raison d'un capteur tous les 8 m, du 1er décembre 2008 au 30 novembre 2009 (Figure 46). Les capteurs étaient disposés à 1 m du sol, dans des boîtiers à lamelles assurant le passage de l'air, pour éviter leur exposition directe au soleil et les prémunir des intempéries (Figure 47). La sonde de température du sol était enterrée à 10 cm sous la surface du sol dépourvue de litière et protégée, pour la partie non enterrée, par un tube en plastique. Les capteurs ont été paramétrés pour un démarrage différé (afin d'homogénéiser l'heure d'enregistrement entre tous les capteurs), et pour enregistrer une mesure par heure. La vidange et le contrôle des capteurs ont été effectués tous les deux mois (durée de charge de la pile au lithium). Cette démarche de suivi était en adéquation avec l'inscription récente des sites ateliers des Vallées et Coteaux de Gascogne dans le réseau LTER (Long Term Ecological Research).

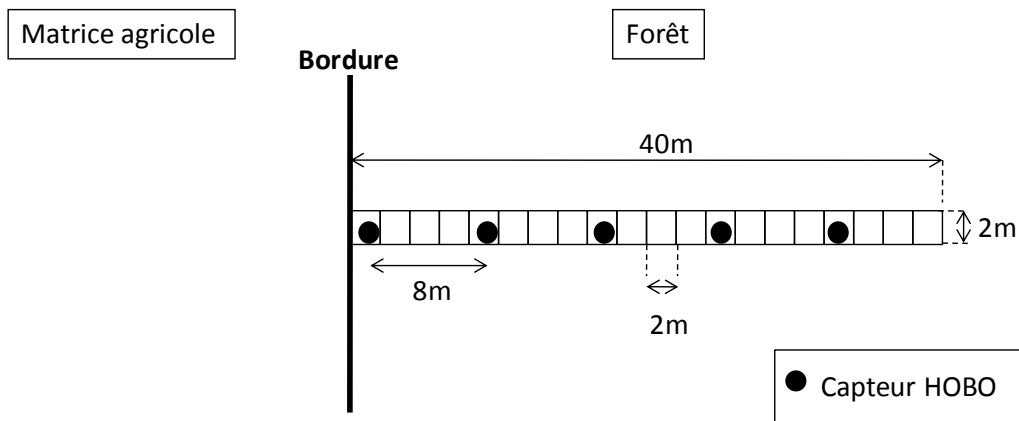


Figure 46 : Schéma du dispositif d'échantillonnage des variables microclimatiques et édaphiques pour un transect.



Figure 47 : Photographies de HOBO mis en place sur le terrain.

3. Analyses statistiques

Les données de température de l'air et de température du sol étant très corrélées (Spearman rank test, $r = 0.84$, $p < 0.001$), seuls les résultats relatifs à la température de l'air (moins de données manquantes et aberrantes que la température du sol) sont présentés. Les données sont mises en regard des valeurs obtenues à partir de la station météo de référence, située sur le site de Saman à St André, dans un rayon de 5 km des bois étudiés. Pour évaluer la contribution relative de la saison, du transect ou encore de la distance dans les variations des facteurs microclimatiques, nous avons utilisé des CCA partielles (Borcard et al., 1992). L'influence des attributs de lisières sur les variables

microclimatiques est évaluée au moyen de tests non paramétriques de comparaison de moyennes (Wilcoxon test). L'ensemble des analyses a été effectué à l'aide du logiciel R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008) et du package vegan (Oksanen et al., 2008).

C. Résultats

1. Résultats généraux

Chaque HOBO a enregistré au total 8964 valeurs de chacune des trois variables mesurées. En moyenne sur l'ensemble des capteurs, environ 3 % (33969 enregistrements) des valeurs sur la période de mesure sont manquantes et moins de 1 % (5404 enregistrements) des valeurs enregistrées sont aberrantes.

La température moyenne annuelle enregistrée par tous les HOBO est de 12,3°C. L'humidité relative de l'air moyenne était de 76 %. La température moyenne du sol sur un an était de 13,1°C (Tableau 17).

Tableau 17 : Moyenne et écart-type des températures (en °C) de l'air et du sol, de l'humidité de l'air (en %) journalières et des différences (Δ =max-min), sur une période de mesure de 365 jours (décembre 2008 – novembre 2009).

	Température de l'air (T)	ΔT	Humidité de l'air (RH)	ΔRH	Température du sol (Ts)	ΔTs
Moyenne	12,26	11,31	76,57	44,99	13,14	5,56
Ecart type	6,42	4,69	8,71	11,31	4,56	3,31

Le mois le plus froid de l'année était le mois de janvier avec des températures oscillant entre -9,0 et 14,7°C, avec une moyenne de 3,7°C. Le mois le plus chaud était le mois d'août avec une température moyenne de l'air de 20,7°C et des fluctuations de la température comprises entre 8,7 et 37,7°C (Figure 48). Le mois ayant la plus forte amplitude thermique était le mois de février 2009 (-5,8 < T°C < 24,2) et le mois à plus faible amplitude thermique, le mois de décembre 2008 (-3,7 < T°C < 15,9). Le mois de mars était le mois présentant la plus faible humidité relative de l'air moyenne (69%). L'amplitude d'humidité relative était maximale pour les mois d'août et septembre (76%)(Figure 49).

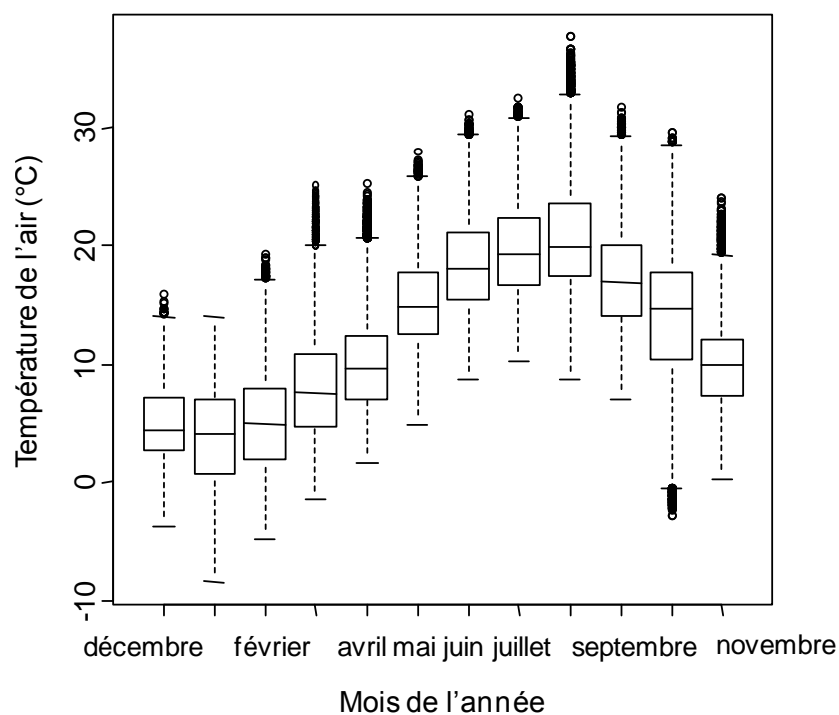


Figure 48 : Boxplots de la température de l'air (en °C) par mois, sur une période de mesure de 365 jours (décembre 2008-novembre 2009) pour l'ensemble des 35 mini-capteurs enregistreurs HOBO.

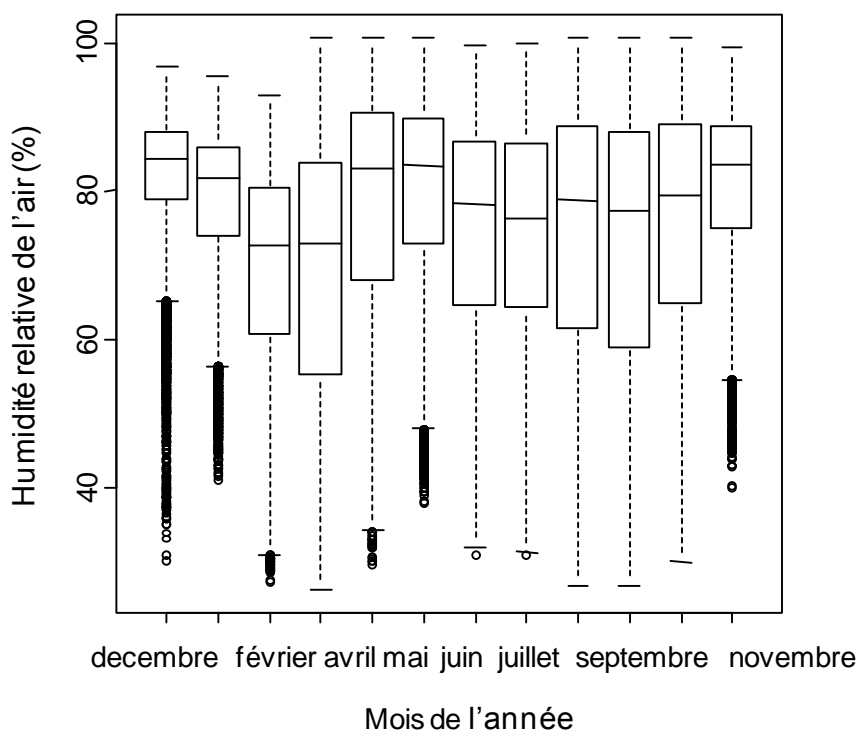


Figure 49 : Boxplots de l'humidité relative de l'air (en %) par mois, sur une période de mesure de 365 jours (décembre 2008-novembre 2009) pour l'ensemble des 35 mini-capteurs enregistreurs HOBO.

L'élaboration du diagramme ombrothermique à partir des données de référence de la station météo de Saman à St André, montre une période de sécheresse de juillet à octobre (Figure 50). Le mois d'avril a été particulièrement pluvieux (>140mm). Les données enregistrées par les HOBO et la station météo de référence présentaient les mêmes profils (Figure 51).

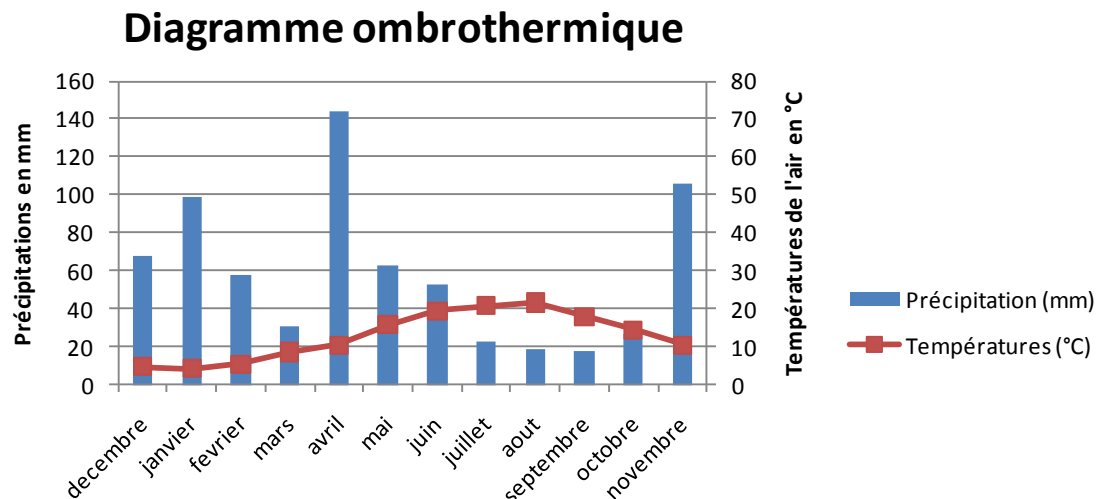


Figure 50 : Diagramme ombrothermique obtenu à partir des données de la station météo sur le site de Saman (St-André), pour la période étudiée (décembre 2008-novembre 2009). D'après l'indice de Gausson, la période juillet-octobre 2009 représente une période dite de sécheresse ($P < 2T$). Le mois d'avril, quant à lui, a été particulièrement pluvieux.

2. Importance relative de la saison, du transect et de la distance à la bordure sur les variables microclimatiques

L'analyse des profils de la température de l'air, l'humidité de l'air et de la température du sol en fonction du temps montrent un fort effet de la saison. L'amplitude de variation des variables climatiques au cours du temps est très largement supérieure à l'amplitude de variation entre transects (Figure 51 ; Figure 52) et entre distances d'un même transect (Figure 53 ; Figure 54).

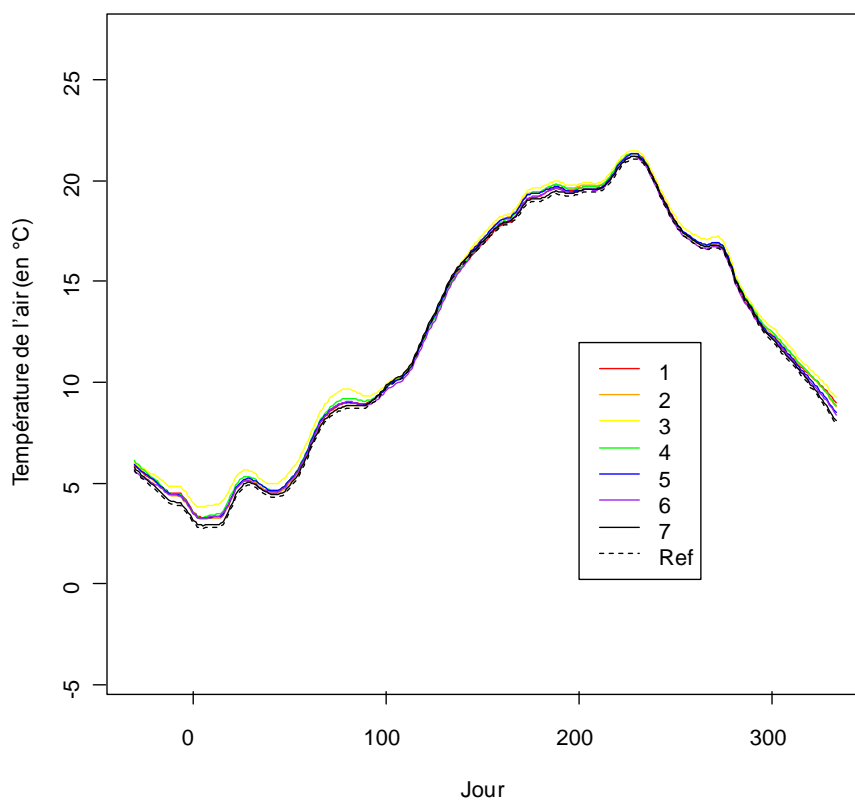


Figure 51 : Température de l'air moyenne (en °C) enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour chacun des sept transects et la station météo de référence. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

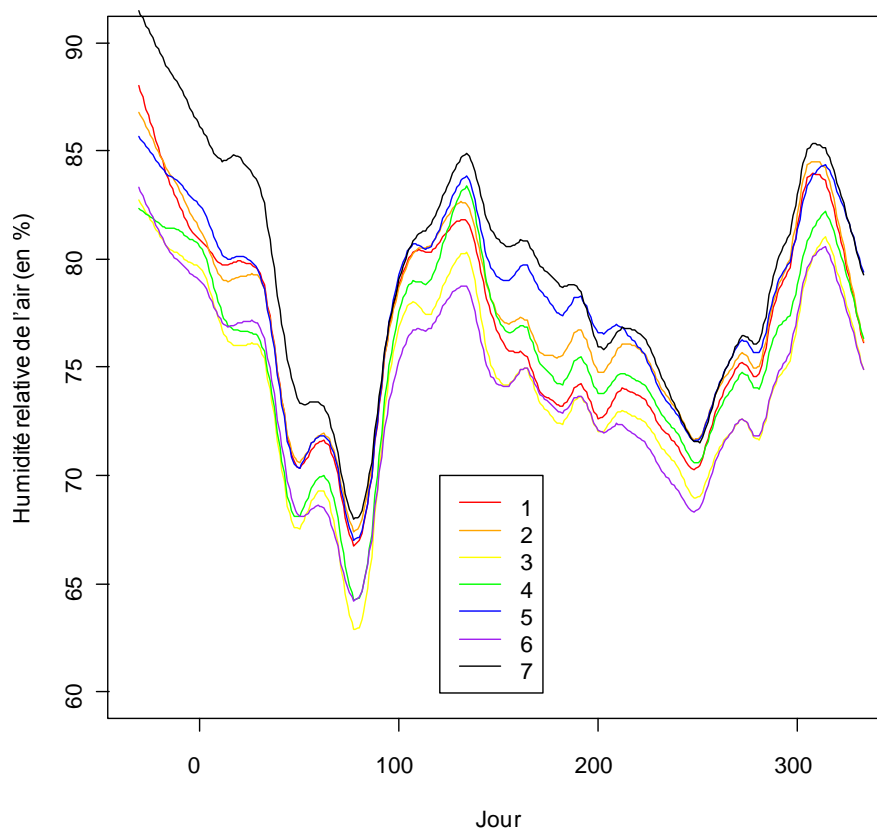


Figure 52 : Humidité relative de l'air moyenne (en %) enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour chacun des sept transects. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

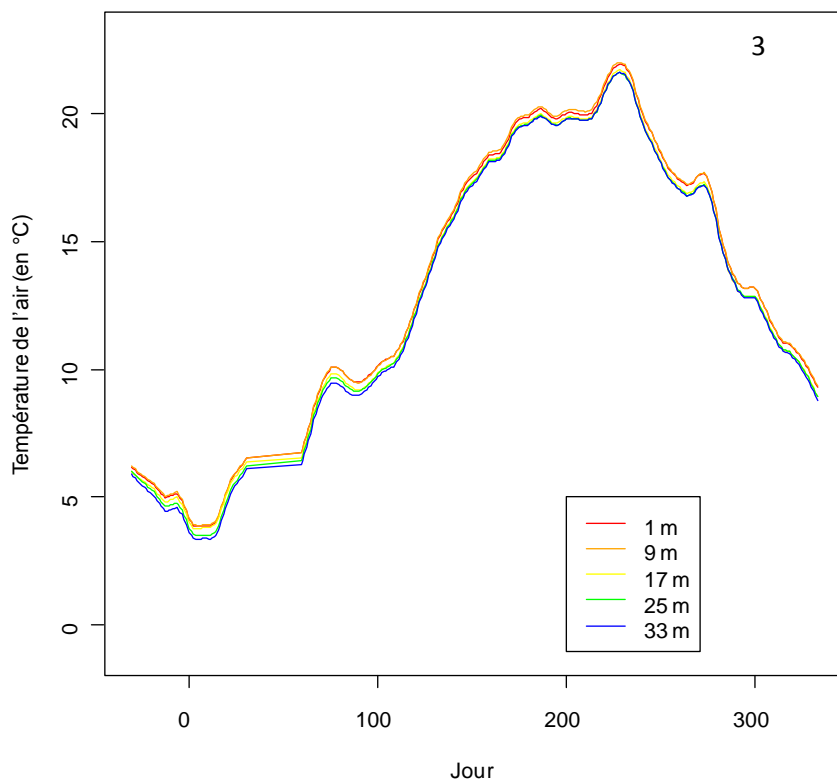


Figure 53 : Température de l'air moyenne (en °C) enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 3. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

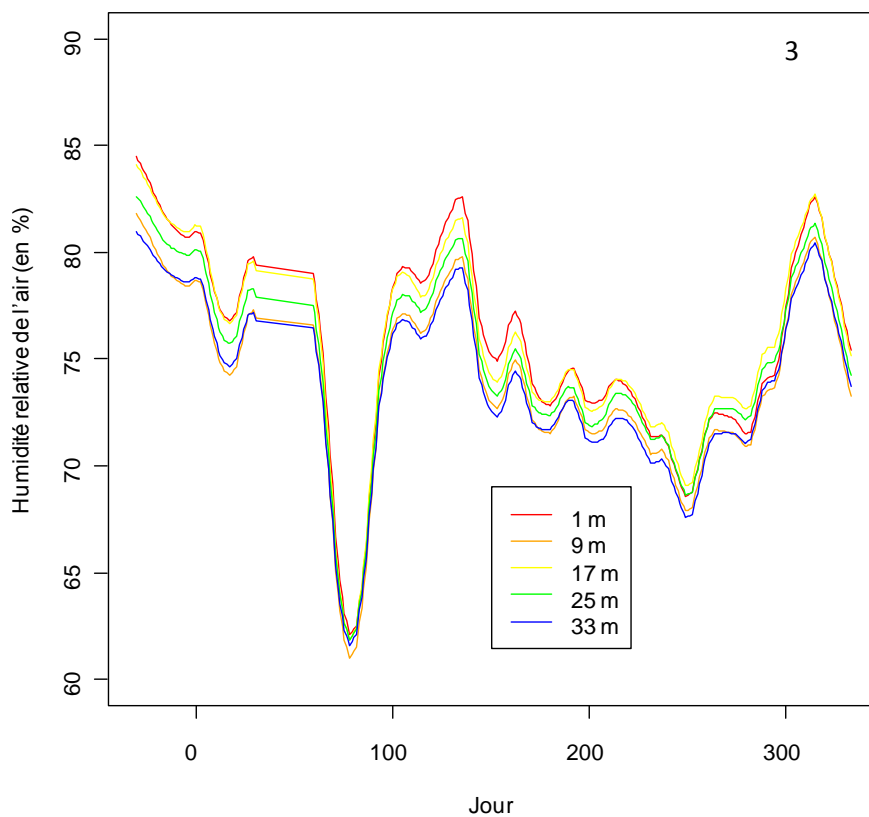


Figure 54 : Humidité relative de l'air moyenne (en %) enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 3. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

Ces observations sont confirmées par les analyses de partition de variance. Concernant la température de l'air, la variance expliquée par l'ensemble des trois variables est d'environ 50 %. Le facteur saison est le facteur prépondérant expliquant les variations de température de l'air (49 %) avant le facteur transect (0.02 %) et le facteur distance (0.007 %). La très faible part de variance expliquée restante se partage entre leurs interactions (Figure 55).

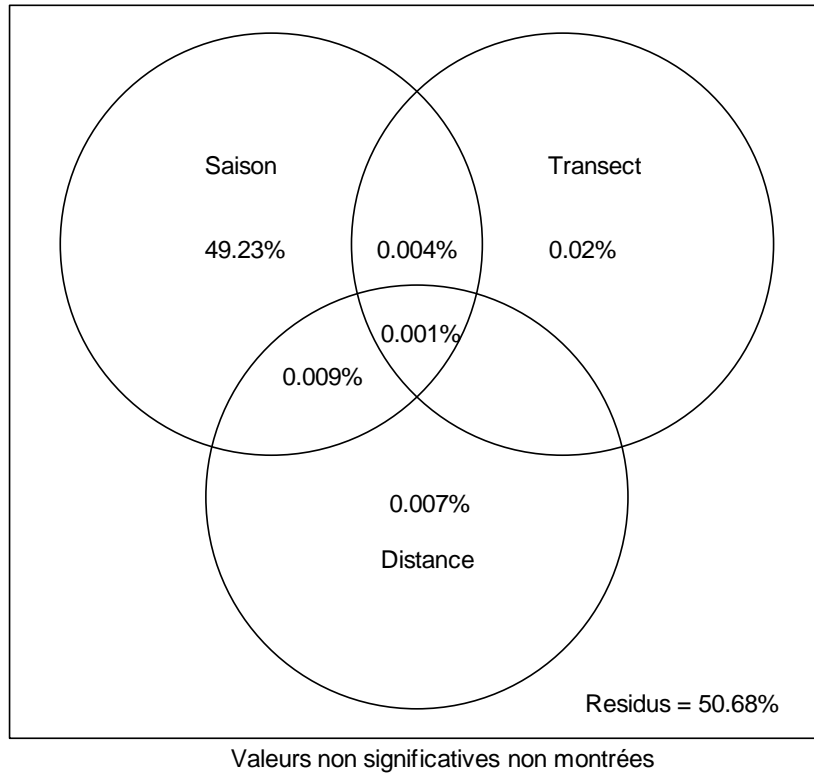


Figure 55 : Importance relative de la saison, le transect et la distance sur la variation de la température de l'air, enregistrée du 1er décembre 2008 au 30 novembre 2009. Les pourcentages de variance expliquée sont obtenus à partir de CCA partielles.

Les résultats pour l'humidité de l'air et la température du sol sont très sensiblement identiques avec une part prépondérante de la variance expliquée par l'effet saison.

3. Amplitude de variation du microclimat plus importante en lisière

L'amplitude de variation journalière est calculée comme la différence des valeurs maximale et minimale de la variable mesurée par jour. De manière générale, l'amplitude de variation est plus importante en lisière quelque soit la variable considérée. Pour la température de l'air, l'amplitude de variation est supérieure en lisière pour l'ensemble des transects mais uniquement à partir du 120^e jour environ, c'est-à-dire à partir du mois de mai (Figure 56). En revanche, concernant l'humidité relative de l'air, l'amplitude de variation n'est plus importante en lisière que pour quatre transects sur sept et sur certaines périodes de l'année. Par exemple, le transect 1 présente une plus grande amplitude de variation d'humidité de l'air en lisière de décembre à avril ; à l'inverse, l'humidité est plus variable à l'intérieur du bois pour les mois suivants (Figure 57). On remarque qu'il n'y a pas de gradient microclimatique de la lisière vers l'intérieur : les différentes courbes ne sont pas systématiquement ordonnées en fonction de la distance à la bordure (Figure 56 ; Figure 57).

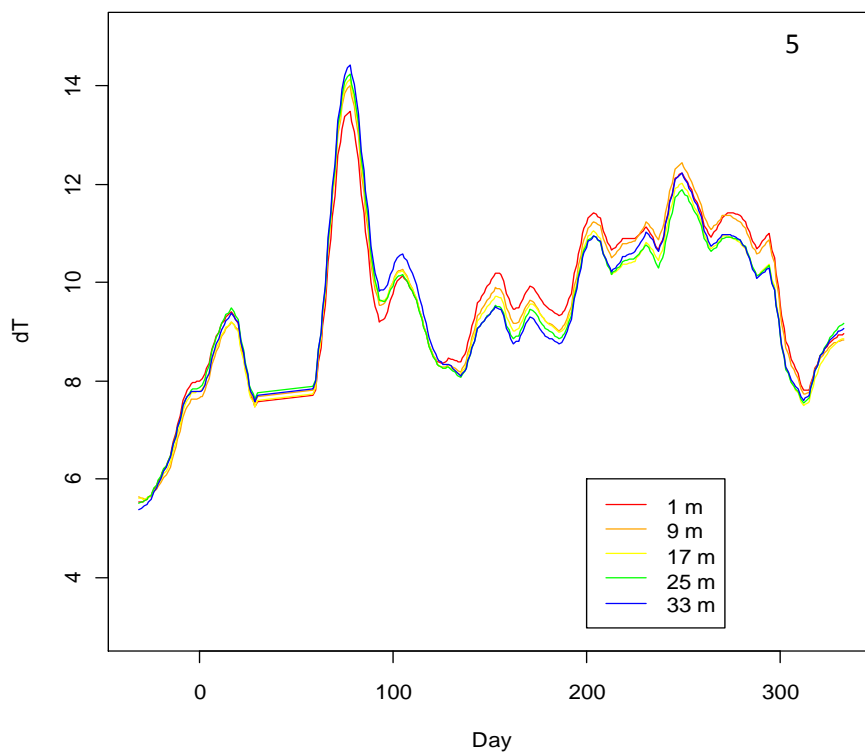


Figure 56 : Amplitude de variation (max-min) journalière de la température de l'air (en °C), du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 5. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

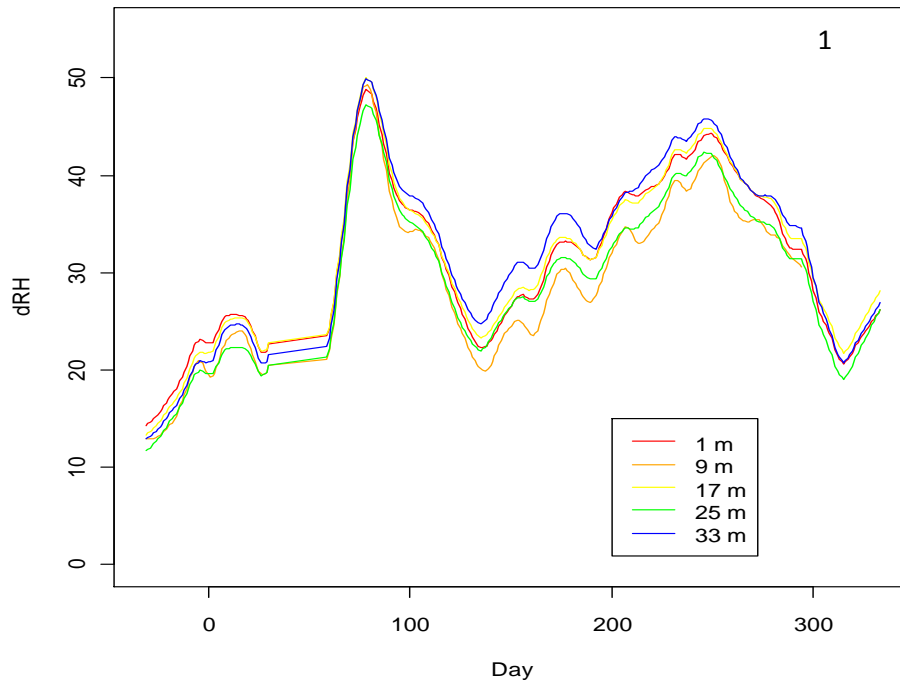


Figure 57 : Amplitude de variation (max-min) de l'humidité relative de l'air (en %) journalière, du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 1. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

4. Faibles changements microclimatiques de la lisière vers l'intérieur du bois

Pour aider à l'interprétation des données, la réponse différentielle des facteurs abiotiques par rapport à la moyenne journalière (correspondant à la droite $y=0$) est examinée, par transect. On constate que les courbes de température de l'air ne sont pas ordonnées et se recoupent. La température de l'air ne décroît pas systématiquement en fonction de la distance à la lisière, si ce n'est pour le transect 3 (Figure 58). De la même façon, contrairement à ce qui était attendu, les lisières ne présentent pas systématiquement une humidité relative de l'air plus faible qu'à l'intérieur du bois. Seuls les transects 1 et 5 présentent ce patron (e.g. Figure 59). La réponse des variables microclimatiques à l'effet de lisière ne présente pas de patron bien marqué et constant au cours du temps. Si l'environnement microclimatique du premier plot et du dernier plot échantillonné sont le plus souvent bien contrastés, on ne retrouve pas systématiquement de gradient en fonction de la distance à la bordure.

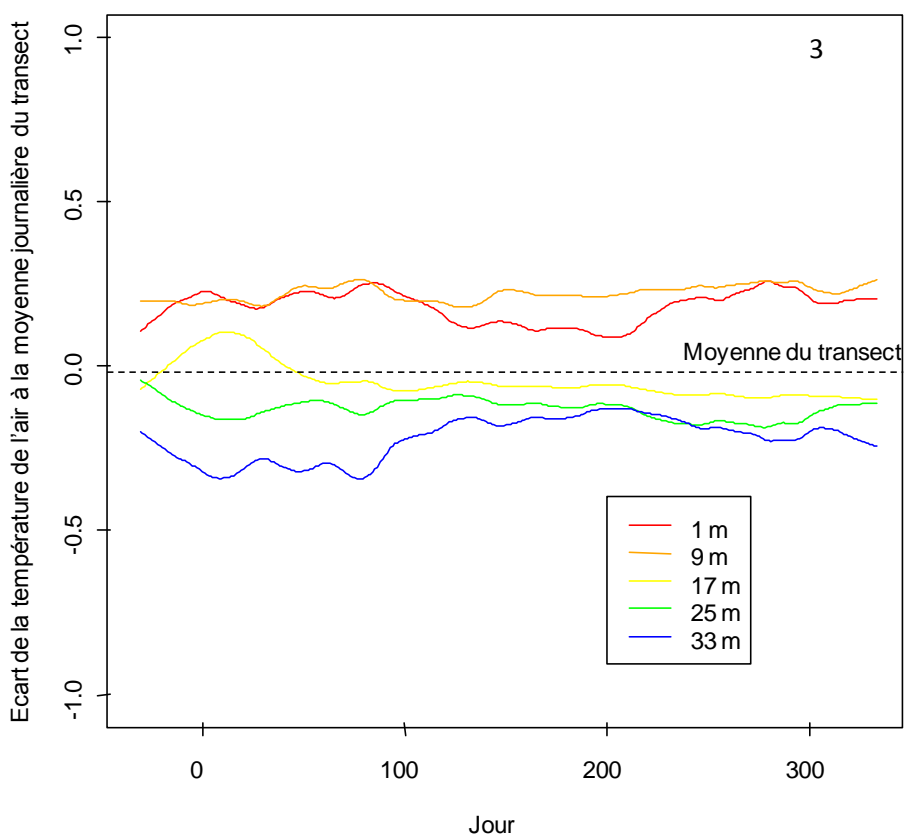


Figure 58 : Ecart de la température de l'air (en °C) à la moyenne quotidienne du transect enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 3. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

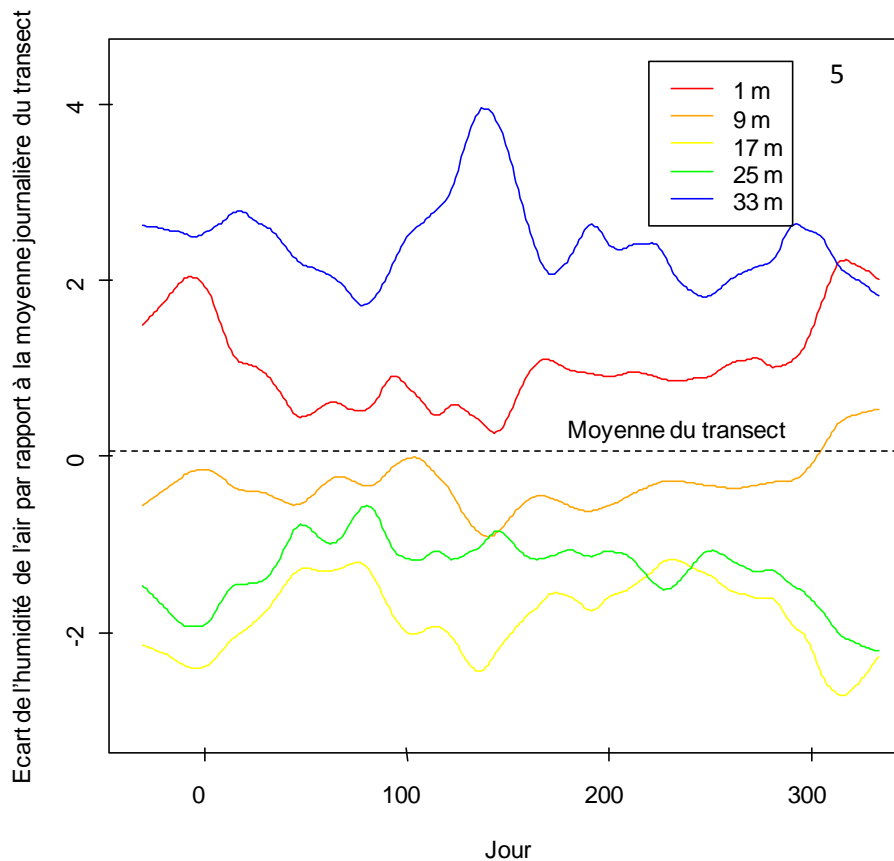


Figure 59 : Ecarts à la moyenne quotidienne de l'humidité relative de l'air (en %), enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 5. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

5. Pas d'ordination des patrons microclimatiques en fonction des attributs des lisières

En représentant tous les transects les uns par rapport aux autres, par distance et par rapport à la moyenne de tous les transects (formalisée par la droite $y = 0$), on ne trouve pas d'ordination des transects qui soit répétable, que ce soit pour la température ou l'humidité de l'air. Il n'y a donc pas d'effet de l'orientation, de la topographie ou de la nature du milieu adjacent sur les patrons microclimatiques.

Pour la température de l'air, à la distance = 1 m, deux groupes de transects se distinguent : un groupe avec les transects 1, 2, 3 et 4, orientés au sud et un groupe avec les transects 5, 6 et 7, orientés au nord (Figure 60). Pour l'humidité relative de l'air, à la distance = 1 m, les transects 5 et 7, orientés au nord, se distinguent des autres (Figure 61). Seul le quadrat le plus proche de la bordure (distance = 1 m) présente des variations microclimatiques dépendantes des attributs des lisières.

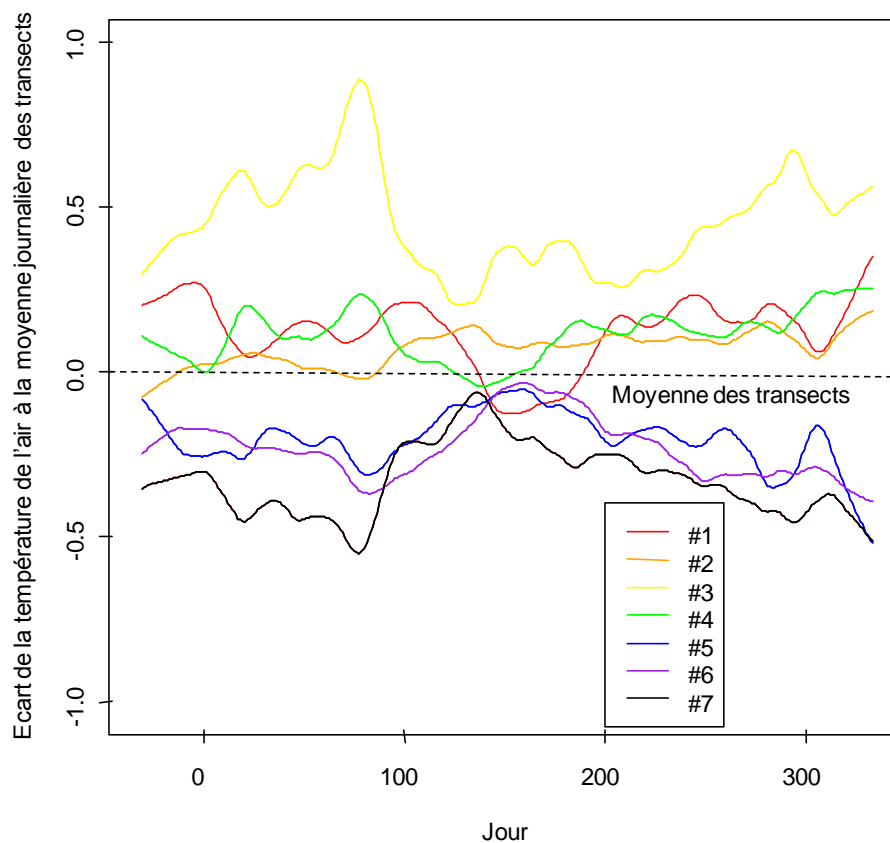


Figure 60 : Ecart à la moyenne quotidienne de la température de l'air (en °C), enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour tous les transects, à 1 m de la bordure. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

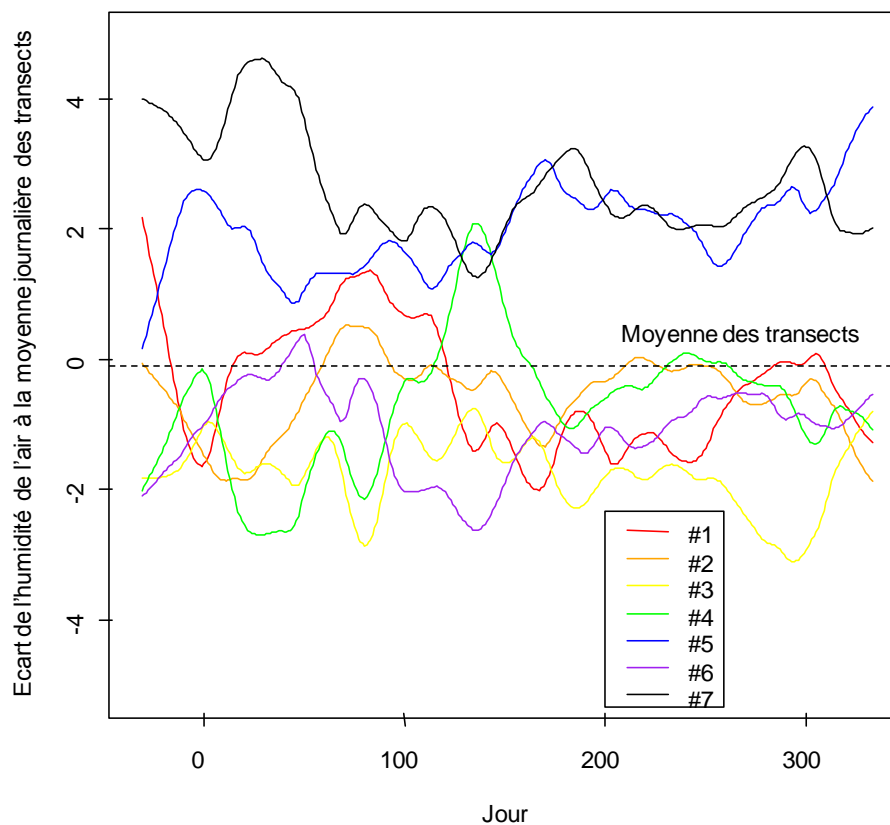


Figure 61 : Ecart à la moyenne quotidienne de l'humidité relative de l'air (en %), enregistrée du 1^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour tous les transects, à 1 m de la bordure. Les courbes résultent d'un lissage par décade.

6. Effet de l'orientation sur le microclimat, à 1 m de la bordure

Quelle que soit la variable climatique considérée, l'orientation a un effet significatif sur les valeurs mesurées à la distance = 1 m, tout au long de l'année (Figure 62 ; Figure 63 ; Tableau 18). L'effet de la topographie est moindre et ne s'exprime que sur quelques mois de l'année. L'occupation du sol n'a pas ou peu d'effet sur les variables climatiques quel que soit le moment de l'année (Tableau 18).

Tableau 18 : Test de l'effet des attributs des lisières sur les moyennes mensuelles A) de température de l'air, B) d'humidité relative de l'air mesurées à la distance = 1m, par des comparaisons de moyennes (Wilcoxon test). ns : non significatif, * < 0.05, ** < 0.01, * < 0.001.**

A)	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre
Orientation	***	***	***	***	***	ns	*	**	***	***	***	***
Topographie	*	*	**	**	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	*
Nature du milieu adj.	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

B)	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre
Orientation	***	***	***	*	ns	ns	***	***	***	***	***	***
Topographie	*	**	***	**	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Nature du milieu adj.	**	***	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

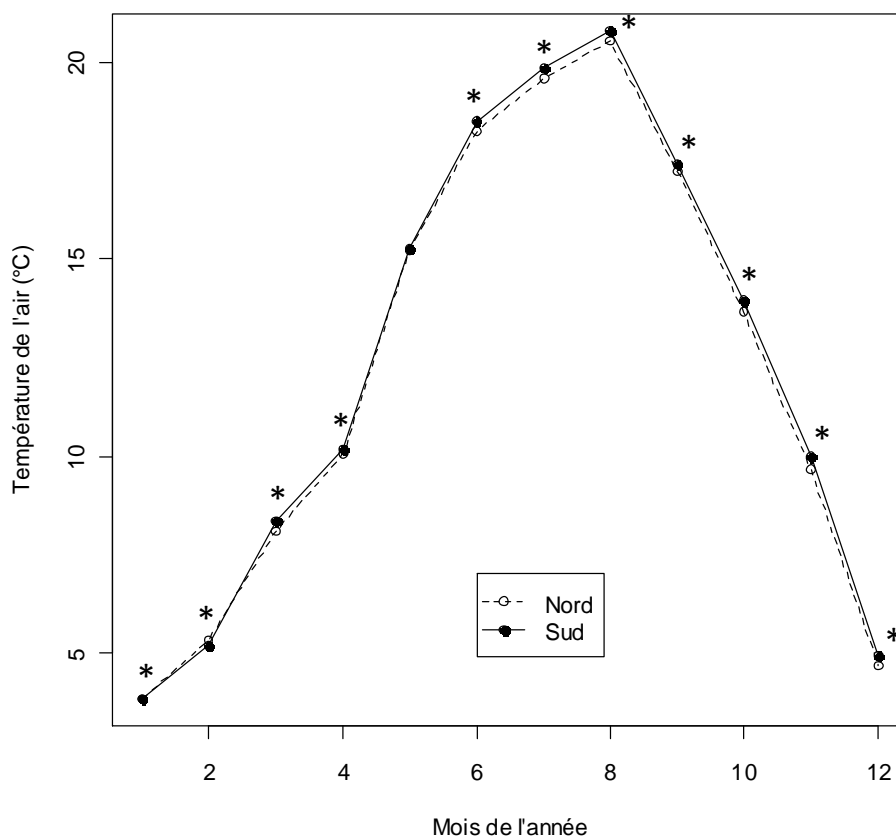


Figure 62 : Température de l'air (en °C) mensuelle moyenne des lisières exposées au Nord par rapport aux lisières exposées au Sud, à la distance = 1 m de la bordure. Les * indiquent des différences significatives entre Nord et Sud, à un mois donné.

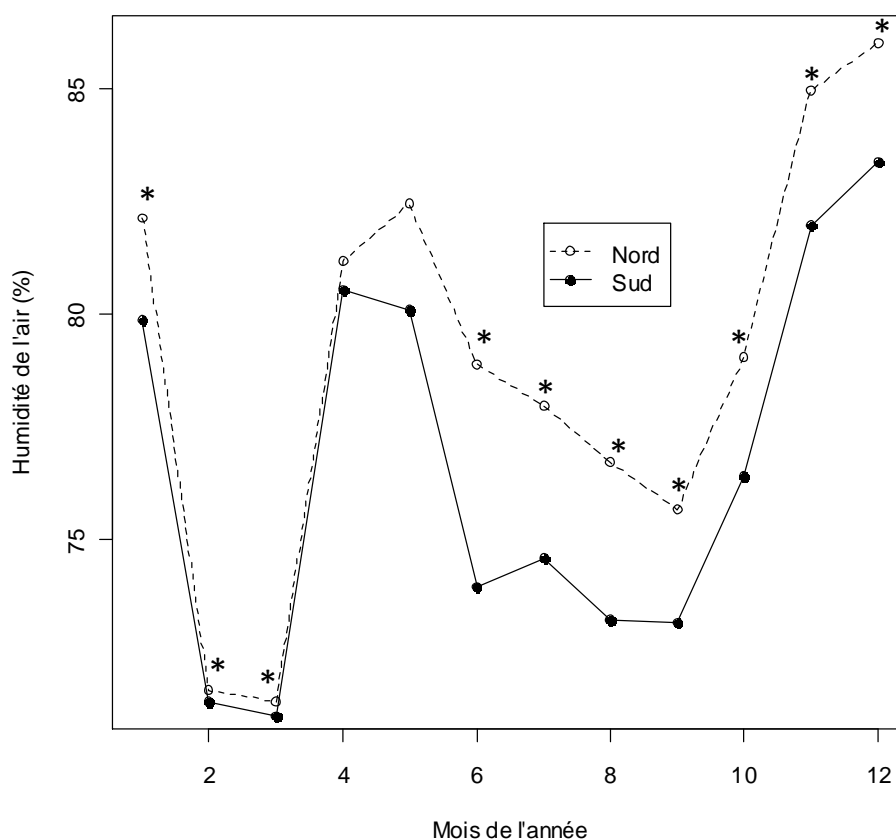


Figure 63 : Humidité relative de l'air (en %) mensuelle moyenne des lisières exposées au Nord par rapport aux lisières exposées au Sud, à la distance de 1 m de la bordure. Les * indiquent des différences significatives entre Nord et Sud, à un mois donné.

7. Pas de décalage dans le temps entre transects

D'après Diekmann (1996), l'accumulation des températures quotidiennes moyennes de l'air (degrés jours) au dessus de 5°C à partir du 1^{er} janvier définit la période de floraison chez de nombreuses espèces pérennes des forêts décidues de Suède. Ce seuil est fréquemment repris dans les études (e. g. Graae et al., 2009; De Frenne et al., 2010) pour définir la période d'entrée en activité des plantes. Cette période débute d'après nos données à partir du 7 mars 2009.

Il n'y a pas de décalage dans le temps observé au niveau des transects ou encore au niveau des distances pour atteindre ce palier. Tous les transects atteignent le seuil de 5°C de température quotidienne moyenne à partir du 65^e jour soit le 7 mars 2009. Tous les HOBO, quelle que soit leur distance à la bordure, atteignent le palier de température quotidienne moyenne de 5°C au 65^e jour.

D. Discussion

La réponse des variables microclimatiques en fonction de la distance à la bordure, dans les coteaux de Gascogne, présente des patrons spatiaux moins marqués que dans la littérature. De nombreuses études ont caractérisé les lisières forestières par une augmentation des niveaux de luminosité, de températures et de pénétration du vent en association avec une plus faible humidité relative de l'air par comparaison avec l'intérieur des forêts (Kapos, 1989; Chen et al., 1993; Matlack, 1993b; Young & Mitchell, 1994; Newmark, 2001). Les mesures de température et d'humidité dans notre étude

confirment que la lisière est un habitat en moyenne plus chaud et plus sec que l'intérieur du bois. Mais la transition vers l'intérieur du bois ne suit pas un gradient en relation avec la distance. Un des enjeux majeurs de l'écologie est de faire le lien entre la distribution des espèces et leur environnement (Guisan & Zimmermann, 2000). Les faibles écarts de température de l'air obtenus, de l'ordre de 0,5°C, ne semblent pas suffisants pour pouvoir expliquer des différences dans la distribution des espèces. Ces faibles amplitudes de variation nous amène à remettre en cause le rôle potentiel du microclimat sur la structure des communautés, dans les coteaux de Gascogne.

Selon la période l'année, les effets de lisière ne sont pas tous identiques ou « temporellement constants » (Newmark, 2001) : les amplitudes de variation ne sont pas toujours plus importantes en lisière, dans cette étude. La variabilité temporelle des effets de lisière sur le microclimat est un résultat courant dans la littérature (Davies-Colley et al., 2000; Ross, 2005). Par exemple, Young et Mitchell (1994) ont trouvé des gradients microclimatiques plus prononcés (d'une portée de 50 m) en été qu'en hiver. Si le microclimat est connu pour influencer la composition en espèces des communautés, il est toutefois difficile d'après nos données de déterminer quelle période de l'année exerce un impact crucial sur la végétation.

D'après notre étude, l'orientation est un facteur déterminant du microclimat en bordure. Nous montrons que les lisières sud sont en moyenne plus chaudes et plus sèches que les lisières nord, à la distance = 1 m. Ces résultats vont dans le sens des travaux antérieurs qui démontrent que les lisières exposées au sud reçoivent davantage de radiations solaires et présentent des températures plus élevées que des lisières exposées au nord (Chen et al., 1995). A l'inverse, la topographie et la nature du milieu adjacent ont peu d'influence. Kapos (1989) et Saunders et al. (1999) ont montré que la topographie a une forte influence sur les températures à une résolution fine de 5 m, même si elle n'est que rarement considérée. Le type de matrice adjacente (e.g. routes, cultures, prairies, zones urbanisées, plantations) et le stade de développement de la végétation (après une coupe notamment) ont des effets sur le microclimat. En particulier, plus le contraste avec la matrice adjacente est fort, plus les effets de lisière sont marqués (Hennenberg et al., 2008). L'absence de différences microclimatiques entre les cultures et les prairies peut s'expliquer par le fait que ce sont deux milieux ouverts, à fort contraste avec la forêt et qui ne diffèrent entre eux que par la pression anthropique exercée (e.g. travail du sol plus fréquent en culture).

Tous ces résultats sont à considérer avec précaution. Comme Wright et al. (2010), les différences de températures de l'air entre la lisière et l'intérieur ou entre les lisières exposées au nord et les lisières exposées au sud sont de l'ordre du demi-degré. Cette valeur est plus faible qu'attendue : de 1 à 3°C selon les études (Jose et al., 1996; Davies-Colley et al., 2000; Newmark, 2001). Wright et al. (2010) avance l'hypothèse de l'importance de la structure de la végétation de la canopée dans la régulation des échanges d'énergie. La structure de la végétation est un déterminant clé des gradients microclimatiques puisqu'elle conditionne en partie les flux d'air et d'énergie (Chen et al., 1995; Wuyts et al., 2008). Les lisières matures et étagées auraient des gradients microclimatiques plus étroits et complexes que des lisières nouvellement créées (Matlack & Litvaitis, 1999; Davies-Colley et al., 2000). De plus, la surface des taches d'habitat affecterait les dynamiques de température à travers les lisières. Les bois de petite surface, sans cœur d'habitat, seraient entièrement sous l'influence des lisières qui l'entourent, rendant la dynamique d'une lisière particulièrement difficile à détecter (Saunders et al., 1999). Kapos (1989) montre que les bois de 1 ha présente des effets de lisière peu profonds, peu détectable par rapport aux bois d'une surface de 100 ha. Les lisières

étudiées sont des lisières anciennes, âgées de plus de 200 ans, comme en attestent les cartes historiques (Andrieu et al., 2008). Elles appartiennent à des bois de surface inférieure à 35 ha. Par conséquent, les effets de lisière sont probablement peu marqués et difficiles à détecter. Par ailleurs, l'amplitude de variation des températures, de l'ordre de 0,5°C, est inférieure à l'incertitude de mesure des capteurs. Dès lors, les différences observées proviendraient en partie d'artefacts liés à la mesure. Il serait pertinent d'intégrer ces incertitudes dans les tests de comparaisons de moyenne pour statuer sur l'effet de la distance et des attributs des lisières sur le microclimat.

Identifier des zones en dehors de l'influence des lisières est essentiel pour le maintien et la gestion des espèces dépendantes du cœur d'habitat (Fahrig, 2003; Pardow et al., 2010). L'estimation des profondeurs d'influence des lisières est souvent difficile (Ewers & Didham, 2006b) d'autant plus que les gradients microclimatiques sont variables à la fois dans le temps et dans l'espace. Nos résultats montrent que les patrons spatiaux des variables microclimatiques admis dans la littérature ne sont pas toujours respectés dans les coteaux de Gascogne. Il est alors difficile de déterminer si les changements dans les communautés végétales sont la résultante de réponses différentielles des organismes aux différences absolues du microclimat ou à la dynamique et la structure des gradients microclimatiques en lisière (Newmark, 2001). De ce fait, développer des modèles sur les gradients microclimatiques en lisière de petits bois est un véritable challenge.

Remerciements

Ce travail a reçu le soutien financier du conseil régional Midi-Pyrénées et du conseil régional Aquitaine dans le cadre du projet « Evolution de la biodiversité des forêts sous l'effet des changements globaux » pour l'achat des mini-capteurs enregistreurs HOBO. Je remercie Laurent Burnel, Pierre Perrin et Hervé Quenol pour nos échanges sur l'utilisation et l'analyse des données HOBO.

Partie 6. La variabilité spatiale des lisières : quantification et caractérisation dans un paysage de large étendue

Les paysages sont des entités hétérogènes (Gosz, 1991) avec des transitions abruptes entre habitats (Fortin et al., 2000). Ces transitions, ou discontinuités entre systèmes écologiques, se distinguent par leur composition (i.e. diversité spécifique), leur structure (i.e. structure de végétation) ou encore leur fonction (i.e. flux de matière et d'énergie)(Kröger et al., 2009). Les lisières sont des composantes inhérentes à l'hétérogénéité spatiale des paysages forestiers (Harper & MacDonald, 2001). Elles ont de nombreuses implications sur la structure et la fonction des forêts ainsi que sur la biodiversité ou encore les processus écologiques (Wales, 1972; Lovejoy et al., 1986; Yahner, 1988). La réponse de la biodiversité aux lisières est complexe, à la fois espèce- et site-spécifique (Harper et al., 2005). Évaluer la quantité, la qualité et la dynamique des lisières est nécessaire pour comprendre le rôle fonctionnel des lisières et leur interaction avec la biodiversité (Esseen et al., 2006).

Métriques paysagères ou métriques de lisière ?

Afin de caractériser un paysage et comprendre son impact sur les processus biologiques, il est nécessaire de quantifier et évaluer la configuration des différents éléments qui le composent. Les métriques paysagères, le plus souvent, ne tiennent pas compte des lisières ou les considèrent uniquement comme le contour de taches d'habitat (McGarigal et al., 2002). Les métriques propres aux lisières (« edge type-based ») sont plus rarement utilisées (Zeng & Wu, 2005). Les métriques de lisière mesurent la densité de lisière, la densité de segments de lisière, la longueur du segment moyen de lisière et « capturent » davantage la complexité de la structure des paysages que les métriques basées sur les types d'habitat (« patch type-based »). Ces métriques, combinées aux métriques paysagères traditionnelles (e.g. surface, périmètre, isolement, contraste des taches d'habitat), fournissent les informations nécessaires à la compréhension des patrons et des dynamiques de changements des paysages (Zeng & Wu, 2005). La lisière n'est plus seulement considérée comme le contour de la tache d'habitat forestier, elle devient une entité à part entière qu'il est possible de caractériser par des attributs propres.

Approche morphologique par segment : un indicateur de la fragmentation du paysage

Les métriques de lisière s'appuient sur une unité élémentaire : le segment. Le segment de lisière fait référence à portion de lisière continue d'un type donné (Zeng & Wu, 2005). Il se définit le plus souvent sur la base du contour de la tache d'habitat. Ce segment peut se caractériser par lui-même (longueur, orientation) ou par requête sur des données complémentaires (i.e. modèle numérique de terrain). La densité de segments et la fréquence de distribution de ces segments sont des indices de la fragmentation. Ainsi, non seulement le nombre et la longueur totale des segments de lisière augmentent dans un paysage fragmenté mais également l'abondance relative de courts segments de lisière (Zeng & Wu, 2005).

L'apport des systèmes d'information

Ce n'est que récemment que l'attention des scientifiques s'est portée sur les caractéristiques des lisières dans l'analyse des patrons et processus à l'échelle du paysage (Zeng & Wu, 2005). C'est pourquoi, si de nombreuses méthodes pour la détection et la quantification des lisières ont été développées depuis les années 1970, les méthodes pour la caractérisation des lisières sont encore

rare (Fortin et al., 2000; Zheng & Chen, 2000; Fagan et al., 2003; Esseen et al., 2006). Les images de télédétection, en particulier l'imagerie satellitale, en combinaison avec les systèmes d'information géographique (SIG), permettent de collecter de l'information sur les lisières à différentes échelles spatiales (Fortin et al., 2000; Zheng & Chen, 2000) et à moindre coût en temps, par rapport à l'échantillonnage sur le terrain par la méthode des transects par exemple (Esseen et al., 2006). Pouvoir quantifier la diversité des lisières à l'échelle du paysage permettrait de mieux comprendre les patrons et processus écologiques qui s'y déroulent.

L'objectif de cette partie est de développer une procédure à l'aide d'outils de la géomatique pour quantifier et caractériser la diversité des lisières dans un paysage de large étendue.

Mes objectifs spécifiques sont de :

- Développer une méthode efficace pour délimiter des segments de lisière, les quantifier et les caractériser ;
- Estimer la variabilité des types de lisières dans un paysage de large étendue ;
- Tester s'il existe un lien entre la diversité des lisières et les différentes composantes du paysage (taille et forme des fragments forestiers, distance au plus proche voisin, ...).

Le premier chapitre consiste en la mise au point, la calibration et l'application de la méthode Cartolis. Ce travail a été réalisé en grande partie par Sylvie Ladet, ingénieure géomaticienne et Philippe Espy, stagiaire de Master 2 SIGMA. Ma participation à ce travail réside dans la discussion autour du choix des supports cartographiques, des variables à extraire et de l'analyse des résultats. Je reviendrai, dans le second chapitre, sur mon implication dans ce projet à l'interface entre écologie et géomatique et discuterai des potentialités de Cartolis à la fois pour la recherche mais aussi pour la gestion.

I. Cartolis : un outil géomatique pour identifier et caractériser les segments de lisières forestières

Ce chapitre correspond à un article soumis le 25/10/10 au numéro spécial de la *Revue Internationale de Géomatique* dans le cadre du colloque SAGEO 2010.

Alignier Audrey^{1*}, Espy Philippe¹, Deconchat Marc¹ & Ladet Sylvie¹

¹ INRA, UMR 1201 DYNAFOR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan, France ; *Corresponding author: Phone: +33 5 61 28 53 46; Fax: +33 5 61 28 54 11; E-mail: audrey.alignier@toulouse.inra.fr

Résumé

Les lisières forestières sont des composantes clés des paysages ruraux car elles influencent des processus écologiques à l'interface entre les milieux. Les lisières varient selon leur physionomie, leur orientation, leur histoire et leur topographie, mais peu de méthodes sont disponibles pour identifier ces différents types de lisières et pour les cartographier sur une large étendue. Nous proposons d'identifier et de cartographier des segments de lisière basés sur la subdivision morphologique des contours de forêt. Ces segments sont caractérisés par eux-mêmes et par requêtes sur d'autres données spatiales. Une chaîne de traitement basée sur des outils d'ArcGis, appliquée sur la sortie des outils GUIDOS, est utilisée pour identifier les segments de lisière. Nous fournissons des exemples de variables descripteurs de segments de lisières forestières obtenus à partir d'un modèle numérique de terrain et d'une carte d'occupation du sol. Les résultats montrent la faisabilité de cartographier automatiquement la variabilité des lisières sur une grande échelle. Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives pour construire un outil innovant d'analyse de la dynamique des paysages et de leurs effets sur la biodiversité.

Abstract

Forest edges are key components of rural landscapes because they influence ecological processes at the interface between habitats. There is a variability of forest edges, according to their physiognomy, orientation, history and topography, but few methods are available to identify these different types of edges and to map them at a large scale. We propose to identify edge segments based on morphological subdivision of forest boundaries. These segments are mapped and characterized by request on other spatial data. A procedure based on ArcGis tools, applied on the output from GUIDOS tools, is used to identify edge segments. We provide examples of edge segments descriptors obtained from a digital elevation model and from a landcover map. Results showed the feasibility of the automatic mapping of edge variability over a large scale. It opens new perspectives to build up a new tool for analyzing landscape dynamics and their effects on biodiversity.

Keywords: Forest edge, GIS, landscape metric, segment of polyline, morphology, generalization.

A. Introduction

Les lisières forestières sont des éléments clés des paysages ruraux par l'influence qu'elles exercent sur les processus écologiques importants pour la conservation de la biodiversité (Murcia, 1995) aux interfaces entre milieux, en fournissant habitat et ressources à de nombreuses espèces animales et végétales. Pour mieux comprendre leurs effets sur la biodiversité, leurs rôles fonctionnels dans les

paysages et les inclure dans les plans de gestion, il est nécessaire de prendre en compte et de caractériser leur diversité. En effet, les lisières d'un paysage ne sont pas toutes équivalentes. Elles se caractérisent par de nombreux attributs reflétant leur origine, leur gestion, leur structure, leur fonction et leur dynamique (Cadenasso et al., 2003b; Strayer et al., 2003). Ainsi, l'orientation, l'histoire ou encore la topographie modifient l'effet des lisières sur l'environnement et la végétation.

Le rôle reconnu des lisières en écologie du paysage a conduit les scientifiques à rechercher des méthodes pour les caractériser à partir des données spatialisées et des outils de la géomatique. De nombreuses méthodes ont été développées pour la détection, la classification et la quantification des lisières (Fortin et al., 2000; Fagan et al., 2003). Ces approches se répartissent en trois groupes répondant à des questions et des démarches différentes.

Un premier groupe concerne les méthodes qui visent à détecter et identifier les lisières à partir de données spatialisées (point ou raster). Les filtres de détection de discontinuité (edge detection) disponibles dans les logiciels de traitement de données satellitaires correspondent à ce type de méthode. De leur côté, Fortin et al. (2000) ont développé des méthodes pour détecter des discontinuités dans une distribution de semis de points, qui peuvent représenter des arbres par exemple. Ces méthodes s'appliquent particulièrement pour détecter des lisières dans des situations où la répartition des arbres est graduelle, comme dans le cas des transitions entre les savanes arborées et les forêts. L'utilisation d'images aériennes semble être moins fréquente. Essen et al. (2006) proposent cependant un échantillonnage par une grille appliquée à des photos aériennes ; les lisières sont détectées au niveau de leur intersection avec la grille.

Le second groupe rassemble les méthodes qui s'appuient sur des métriques de tache, au sens de McGarigal et al. (2009). L'outil le plus connu est FRAGSTATS (McGarigal et al., 2002) qui calcule de très nombreuses métriques paysagères, dont certaines portent spécifiquement sur les lisières de tache dans une matrice homogène. Les données de base sont des cartes binaires rasters sur lesquelles des taches de forêt sont identifiées par des ensembles de pixels. Le logiciel extrait des descripteurs des taches par des opérations morphologiques. Les lisières sont définies par une certaine largeur des taches de forêt. Plusieurs indices mesurent des caractéristiques relatives aux lisières. Il s'agit notamment de la longueur totale de lisière (Total Edge), de la complexité du contour de la tache (Landscape Shape Index), du ratio longueur de lisières/surface des bois (Perimeter-Area Ratio). Un autre outil GUIDOS (Graphical User Interface for the Description of image Objects and their Shapes) proposé par l'Union Européenne, permet de quantifier et de cartographier la fragmentation des milieux forestiers (Vogt et al., 2007). Les lisières sont définies dans GUIDOS comme une certaine épaisseur sur le contour des principales taches forestières identifiées par des analyses morphologiques. Dans ces approches, les lisières et leurs caractéristiques sont des attributs des taches. La lisière est considérée comme étant homogène sur l'ensemble du pourtour de la tache. Les métriques de tache permettent donc d'obtenir des informations sur les lisières contrairement à la première démarche.

Le troisième groupe s'appuie sur une conception différente dans laquelle la lisière d'un bois est vue comme un ensemble de segments de caractéristiques différentes. Ce point de vue assez récent a été formalisé notamment par Zeng & Wu (2005) qui ont introduit le concept de « segment de lisière ». Ils proposent ainsi de développer des métriques de lisière (ou de ligne) différentes des métriques de tache, pour évaluer la fragmentation forestière. D'un point de vue géomatique, les lisières sont

représentées par des lignes (ou polygones) qu'on peut caractériser par leur morphologie (longueur, orientation) et par des données supplémentaires relatives aux milieux adjacents ou, grâce à un modèle numérique de terrain, relatives à la position dans la pente, l'exposition, la pente par exemple.

Notre approche s'apparente au deuxième groupe pour identifier des lisières individualisées des cœurs des bois et les distinguer des autres éléments boisés (outil GUIDOS) et au dernier groupe pour définir des segments de lisière. Cependant, elle ne se restreint pas à l'application de ces méthodes mais elle apporte des innovations par rapport aux travaux antérieurs en caractérisant de manière plus fine des segments de lisière qui correspondent à des unités spatiales pertinentes pour les écologues. Cette méthode, appelée Cartolis, est une étape vers la construction d'un outil géomatique de mesure des métriques paysagères basé sur les segments de lisière.

B. Mise au point de la chaîne de traitement

1. Justification de la plateforme logicielle personnalisée

Afin de construire une maquette de l'outil visé, permettant de tester les différentes étapes de la méthode, nous avons opté pour le logiciel ArcGis 9.3⁷ édité par la société ESRI en raison de sa stabilité et de la facilité à y automatiser les traitements. Des modules complémentaires payantes (ETGeoWizards⁸, Spatial Analyst⁹) et gratuites (HawthsTools¹⁰, Easy Calculate¹¹) ont été mobilisées pour certaines phases. Cependant, dans la perspective de construire un outil personnalisé à notre problématique mais ouvert pour des études similaires à travers le monde, nous avons privilégié l'utilisation de scripts libre de droit afin d'avoir accès au code et ainsi pouvoir le modifier ultérieurement pour nos spécifications. S'ajoute à notre configuration le logiciel gratuit GUIDOS élaboré par le JRC (Joint Research Center) de l'Union Européenne. L'outil final envisagé devrait s'apparenter à GUIDOS et pourra être employé en complément.

2. Choix d'une représentation à base de lignes

Nous avons opté pour le format vectoriel afin de cartographier les lisières forestières. En effet, nous souhaitons définir des objets spatiaux correspondant à ce qui est observé communément par les écologues dans les bois, c'est à dire des portions de lisières relativement rectilignes. Une représentation en mode raster ne permettait pas d'identifier ce niveau d'agrégation et cette contrainte morphologique de rectitude. Les bois dans les régions tempérées présentent des formes polygonales qui résultent des contraintes sociales (cadastres) et techniques, notamment du fait de la linéarité des opérations agricoles. Certaines limites de bois, dans les contacts avec des zones d'enfrichement, sont parfois moins rectilignes et aisées à identifier, mais ces cas restent assez rares dans les paysages d'Europe atlantique pour être négligés. Les bois sont alors représentés par des polygones, la bordure est représentée par la polyligne de contour, elle-même composée de ses sous-parties, les segments. Par définition, une polyligne est un ensemble de segments de ligne, tel que le point final d'un segment soit le point de départ du segment suivant (Bolstad, 2008). Pour ces objets

⁷ Édité par la société ESRI : <http://www.esrifrance.fr/>

⁸ Édité par la société ET SpatialTechniques : <http://www.ian-ko.com/>

⁹ Édité par la société ESRI : http://www.esrifrance.fr/Spatial_Analyst.asp/

¹⁰ Édité par Beyer, H.L. (2004) Hawth's Analysis Tools for ArcGIS: <http://www.spatialecology.com/htools/>

¹¹ Édité par la société ET SpatialTechniques : <http://www.ian-ko.com/>

vecteur, le fichier informatique est constitué d'une séquence de nombres indiquant : l'identifiant de l'objet, le nombre de points (sommets) définissant cet objet et les coordonnées X et Y de chacun de ces points. Aussi il est aisé de passer d'un type de primitive à un autre par des outils de conversion : Polygone vers Polygones, Polygones vers Segments, etc.

3. Application d'une représentation en segments de ligne pour les lisières

La méthode proposée comporte trois grandes phases et démarre d'une carte d'occupation du sol exhaustive en mode raster. Si les données initiales sont en mode vectoriel, la méthode est aisément adaptable mais n'a pas été testée. Dans la première phase, il s'agit de localiser les bordures dans le paysage ; dans la seconde phase, les segments de lisière sont extraits et identifiés ; la troisième vise à les caractériser. Ces phases correspondent à des étapes de travail distinctes de déroulement de la méthode (Figure 64).

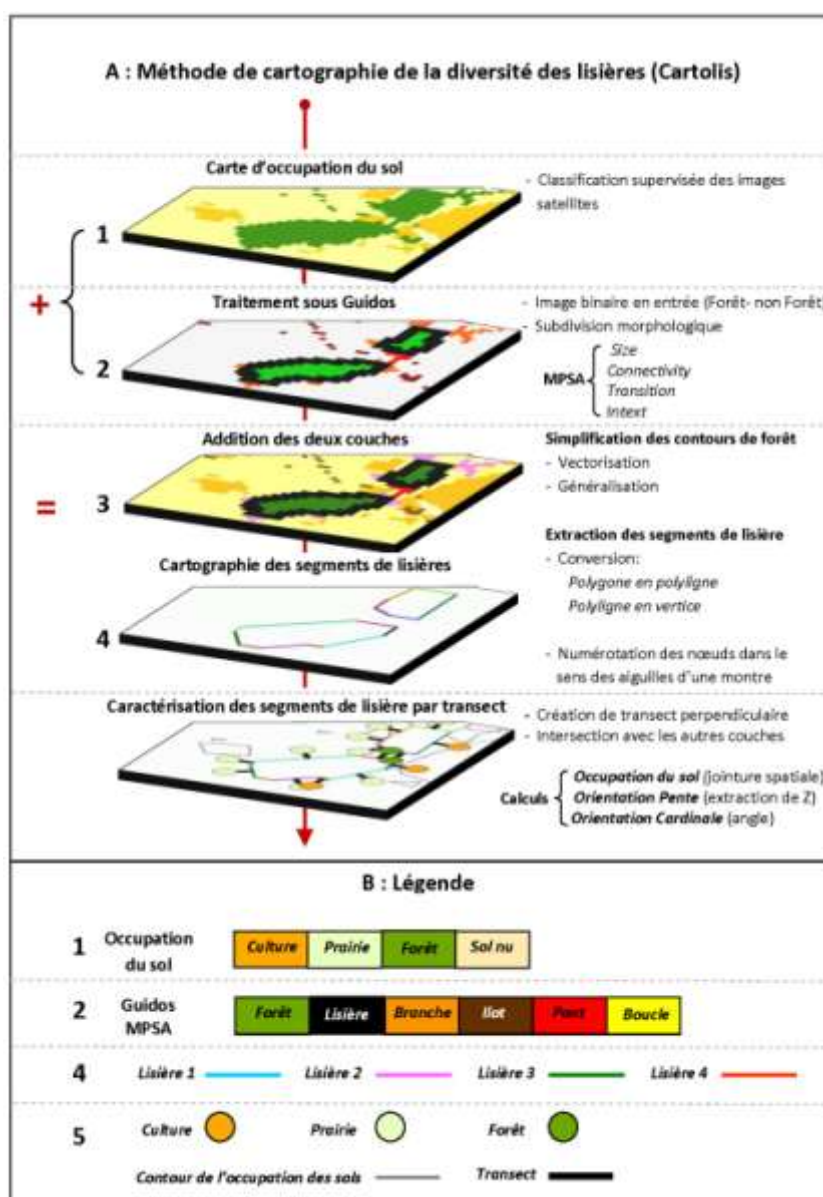


Figure 64 : Etapes de la méthode Cartolis développée en utilisant les fonctionnalités par défaut dans ArcGis et d'autres outils additionnels (extension et scripts). En partie A, nous décrivons les étapes les plus importantes de la méthode Cartolis sur un extrait d'image comportant 2 bois. En partie B, la légende illustre les symboles utilisés.

a) Phase 1: localiser les bordures (étape 1 à 3 de la Figure 62)

Comme tous les éléments boisés d'un paysage ne sont pas nécessairement assez grands ou de conformation assez compacte pour contenir une zone de lisière, nous avons adopté la démarche proposée par GUIDOS pour distinguer dans un paysage plusieurs types de couvert boisé selon leur configuration spatiale. Cette analyse est appelée MPSA¹² (pour Morphological Pattern Spatial Analysis) et fait intervenir différents filtres morphologiques (traitement des formes)(Ostapowicz et al., 2008; Soille & Vogt, 2009). Ils permettent d'identifier des zones de lisières qui correspondent aux bordures des "taches de coeur", qui sont distinctes d'autres taches, plus petites ou moins compactes telles que les haies isolées ou les branches (Vogt et al., 2007). En adoptant cette méthode, Cartolis est directement compatible avec GUIDOS et s'appuie ainsi sur un outil de référence pour définir les bordures correspondant aux lisières forestières.

Dans un premier temps (Figure 64, étape 1 et Tableau 19), il est nécessaire de posséder, en donnée d'entrée, une carte de l'occupation des sols. Dans notre cas, elle est issue d'une classification supervisée d'images SPOT 5 de 31 km de largeur * 43 km de hauteur et de résolution de 10 m. Pour des raisons de temps de calcul, nous avons décidé d'extraire une zone de 193 km² de la carte d'entrée. A partir de cette carte, nous conservons uniquement les classes d'éléments boisés pour obtenir une image binaire bois/non bois (Figure 64, étape 2). Cette image est importée sous GUIDOS et traitée à l'aide de la fonction MPSA paramétrée au préalable. En sortie, nous obtenons une nouvelle classification des différents éléments boisés, constituée de sept classes (cœur de bois, lisière, trouées, conformément à la littérature scientifique (Gonzalez, 2006).

Le reste de la méthode s'effectue sous ArcGis. L'image de sortie de GUIDOS comportant les différentes classes d'éléments boisés est combinée à la carte d'occupation du sol (Figure 64, étape 3). La combinaison des deux données assure le maintien de la topologie des entités boisées et agricoles, règle importante pour la suite des opérations.

b) Phase 2: identifier les segments de lisière (étape 4 de la Figure 62)

La carte en mode raster est convertie en vecteur par la méthode proposée en standard par ArcGis. A ce stade, les lisières forment des polygones entourant les polygones de coeur de bois, adjacents à d'autres polygones correspondant aux autres occupation du sol, boisée ou non. L'étape suivante de généralisation est une étape fondamentale dans notre démarche qui aura des impacts directs sur la suite du déroulement de la méthode. En effet, nous partons du principe que les bois ont des formes géométriques polygonales relativement simples. Elle consiste donc à simplifier la forme des polygones en réduisant leur nombre de sommets tout en conservant leur topologie, par le biais de l'algorithme de Douglas-Peucker. Un paramètre de tolérance (T) doit être défini, il représente la distance maximale entre la polyligne généralisée et celle d'origine. Nous avons opté pour T = 20 m (valeur identique à la profondeur des lisières). Il est important d'effectuer cette généralisation sur l'ensemble du couvert afin de conserver la topologie des bois relativement aux autres occupations du

¹² MPSA est une séquence personnalisée d'opérateurs mathématiques morphologiques ciblés sur la description de la géométrie et la connectivité des éléments de l'image. Cette méthode peut être appliquée à n'importe quelle échelle et à tous types d'images numériques dans tous les domaines d'application (Ostapowicz et al., 2008).

sol, en vue de requêtes spatiales de voisinage¹³. Cette étape fait intervenir l'outil ETGeoWizards qui intègre une fonction "Generalize Polygons".

Dans l'étape suivante, les bois ayant des lisières (tache de coeur + lisière) sont extraits afin de faciliter la manipulation des fichiers. Les lisières et coeur sont fusionnés et les tores sont systématiquement rebouchés, afin de ne pas induire de lisière intérieure. Les contours de polygones de bois sont convertis en polygones puis en segments de lisière (Figure 64, étape 4). Une attention particulière est portée à la numérotation explicite des lisières, l'objectif étant de retrouver facilement une lisière à l'aide de son identifiant unique et de localiser le bois auquel elle appartient. Cette opération s'avérant compliquée, du fait du passage des outils de généralisation de l'image entière qui ne conservent pas une numérotation intra-bois logique, nous avons dû passer par une procédure de renumérotation, effectuée par commodité sous le tableur Excel, et utilisant les coordonnées XY des points de départ et d'arrivée des segments.

¹³ Cette étape de généralisation est parfois longue à réaliser avec un PC de bureau et sur l'image de 193 km², mais cette durée dépend du nombre de polygones concernés.

Tableau 19 : Description des paramètres utilisés dans les différentes étapes du processus de Cartolis. Les numéros d'étape sont détaillés dans la Figure 64.

Étapes	Processus	Paramètres	Valeurs	
1	Classification	Résolution des images SPOT 5	10 m	
2	Traitement sous Guidos : analyse morphologique MPSA	Foreground Connectivity, ensemble de 3 x 3 pixels. Le pixel central est connecté aux pixels adjacents.	8 pixels	
		Edge Width, définit la largeur ou l'épaisseur en pixel des classes <i>non-cœur</i> . La distance réelle en mètre correspond au nombre de pixels du bord multiplié par la résolution en pixel de l'image.	2 pixels	
		Transition, pixels situés sur une lisière ou une perforation où le cœur est intersecté avec une boucle ou un pont. Si la transition est mise à 0 alors les bords des cœurs seront fermés.	0	
		Intext, permet de distinguer les caractéristiques internes de l'extérieur, où les éléments internes sont définis comme étant délimités par une perforation.	0	
3	Combinaison	Pas de paramètre		
4	Généralisation	Generalize tolerance, réduit le nombre de sommets nécessaires pour représenter un polygone, en utilisant l'algorithme de Douglas-Poiker.	20 m	
5	Création du transect 90°	Script python, qui crée des lignes perpendiculaires. Il utilise une couche vecteur ligne et génère des lignes perpendiculaires à chaque enregistrement avec la longueur indiquée.	40 m	
		Occupation du sol	Intersection du point situé à l'extrémité du transect à l'occupation du sol.	40 m
	Calculs	Orientation pente	Les caractéristiques de Z sont obtenues à l'aide du Modèle Numérique de Terrain d'une résolution donnée.	25 m
			Comparer le segment de lisière et le transect avec la même longueur.	40 m
			Résultats : - Dans la pente avec tolérance - Bas de pente - Haut de pente	1 m
Orientation cardinale	Calcul de l'angle de la polyligne en degré.	360 degrés		

c) Phase 3 : caractérisation des segments de lisière (étape 5 de la Figure 62)

Les segments de lisière présentent des caractéristiques propres qui peuvent être obtenues directement, comme la longueur, l'orientation, l'appartenance à un bois donné, la localisation, etc. Conjointement, d'autres caractéristiques peuvent être extraites à partir d'autres couches

d'informations ou du reste de l'information contenue dans la carte initiale d'occupation du sol. Une fois les segments de lisières détectés, les métriques paysagères de chacune des lisières choisies par les écologues, comme étant majeures pour différencier écologiquement les lisières, sont calculées. Plus précisément, trois variables ont été récupérées dans la table attributive de la couche vecteur de segments de lisière: l'Orientation Cardinale (OC), l'Orientation par rapport à la Pente (OP), l'Occupation du Sol voisine (OS) (détaillées ultérieurement)(Figure 65).

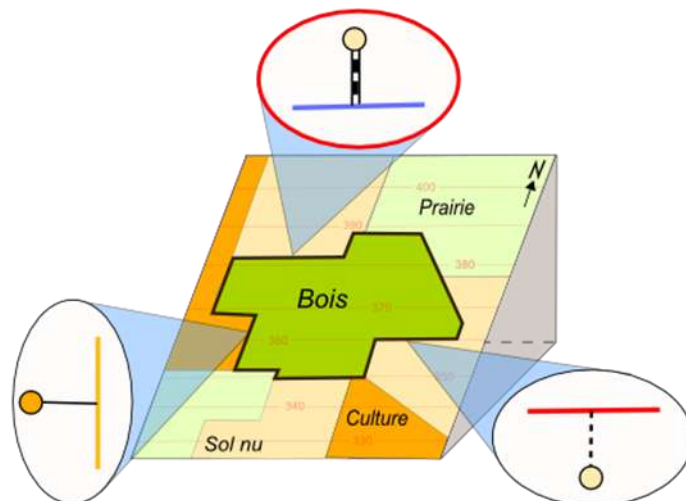


Figure 65 : Bloc diagramme 3D illustrant les trois caractéristiques calculées des segments de lisière à savoir l'orientation, la position dans la pente et la nature du milieu voisin. Les lignes de niveaux aident à interpréter la position dans la pente. Pour la sémiologie, se reporter aux Figures 3 et 4. Par exemple, la lisière encadrée de rouge est une lisière Nord, orientée haut de pente, au voisinage d'un sol nu.

L'orientation cardinale (OC) de la lisière correspond à son exposition en fonction de sa position par rapport au bois auquel elle appartient. Elle est obtenue à partir de l'azimut¹⁴ du segment de lisière. L'OC peut faire l'objet d'une discrétisation pour remplacer les plages de valeurs continue par des classes comme: Nord, Nord Est, Sud, Sud Est, Ouest, etc. Nous avons modifié un script de l'extension EasyCalculate pour obtenir ce résultat directement.

La position par rapport à la pente (OP) fait intervenir le Modèle Numérique de Terrain de résolution 25 m (IGN, BD Topo). Pour connaître la position des segments de lisière par rapport à la pente, nous choisissons d'utiliser des transects (segments perpendiculaires aux lisières) de longueur fixe (40 m, afin qu'ils puissent rencontrer au moins deux cellules du MNT). Ces transects sont réalisés par rotation des segments de lisière à l'aide d'un script en langage Python dans lequel on spécifie la valeur de l'angle (90°) mais également la longueur du transect. Les valeurs d'altitude Z du MNT sur les lisières et les transects sont récupérées en utilisant l'outil ETGeoWizards. Par comparaison de ces valeurs entre lisière et transect, nous identifions si la lisière est orientée dans le sens de la pente, vers le bas de pente ou vers le haut de pente (Figure 65).

Plusieurs possibilités peuvent être envisagées pour récupérer l'information de l'occupation du sol (OS) voisine de chaque segment. Nous avons choisi d'utiliser à nouveau les transects réalisés précédemment par souci d'homogénéité de la méthode. L'occupation du sol a été obtenue par jointure spatiale en intersectant le point situé à l'extrémité du transect, c'est-à-dire à 40 m du centre

¹⁴ L'azimut est l'angle horizontal entre la direction d'un objet et une direction de référence, ici le nord géographique.

du segment de lisière, avec la couche d'occupation du sol. Le seuil de 40 m correspond au double de la hauteur moyenne d'un houppier d'arbre présent en lisière. Avec cette valeur, nous tenons compte du masque induit par la projection des houppiers sur le polygone adjacent au bois étudié.

4. Recherche d'une sémiologie graphique personnalisée

Nous avons réfléchi à la définition d'une sémiologie graphique des lisières afin d'élaborer des règles permettant l'utilisation d'un système graphique de signes assurant une bonne transmission de l'information (Bertin, 1998). L'objectif est que la solution graphique choisie soit efficace pour assurer la correspondance entre les propriétés des données et les propriétés de la variable visuelle qui les représentera. Les contraintes que nous avons à prendre en compte sont les suivantes :

- il faut cartographier plusieurs variables pour chaque segment ;
- ces variables sont qualitatives (OP et OS) ou quantitatives (OC) ;
- la variable visuelle doit différencier les individus sans introduire de hiérarchie entre les descripteurs utilisés.

La grille sémiologique choisie " CartolisSymbol " est basée sur des variations de forme car elle est différenciatrice des variables calculées et elle permet de transcrire des variables qualitatives. Mais il faut que le nombre de formes employées soit limité (5-7 max) et que les formes retenues offrent une forte capacité de séparation (Figure 66).

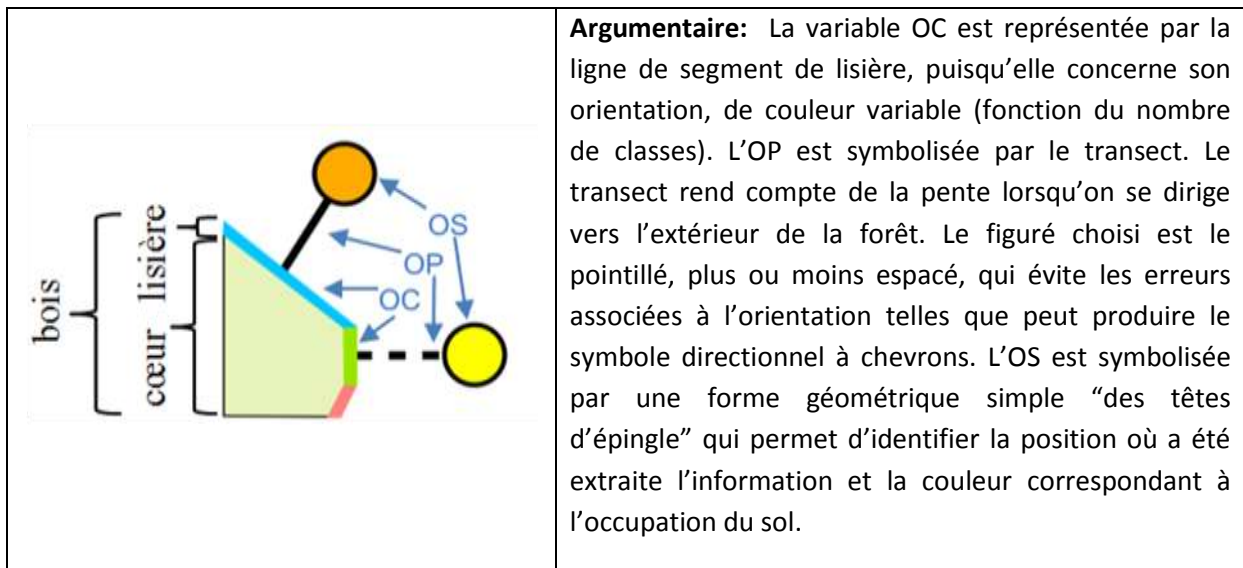


Figure 66 : Explication de la grille sémiologique « CartolisSymbol ».

C. Résultats

1. Représentations cartographique et tabulaire

Les résultats se présentent d'une part sous forme cartographique synthétique (Figure 67), et d'autre part sous forme d'un tableau des caractéristiques des segments de lisière qui constitue une synthèse statistique descriptive de leur diversité et variabilité (Tableau 20). Ce dernier est soumis à des analyses statistiques sous R (R Development Core Team, 2008) afin d'identifier des patrons particuliers en lien avec les descripteurs de lisières, par des analyses inférentielles et des corrélations non-paramétriques.

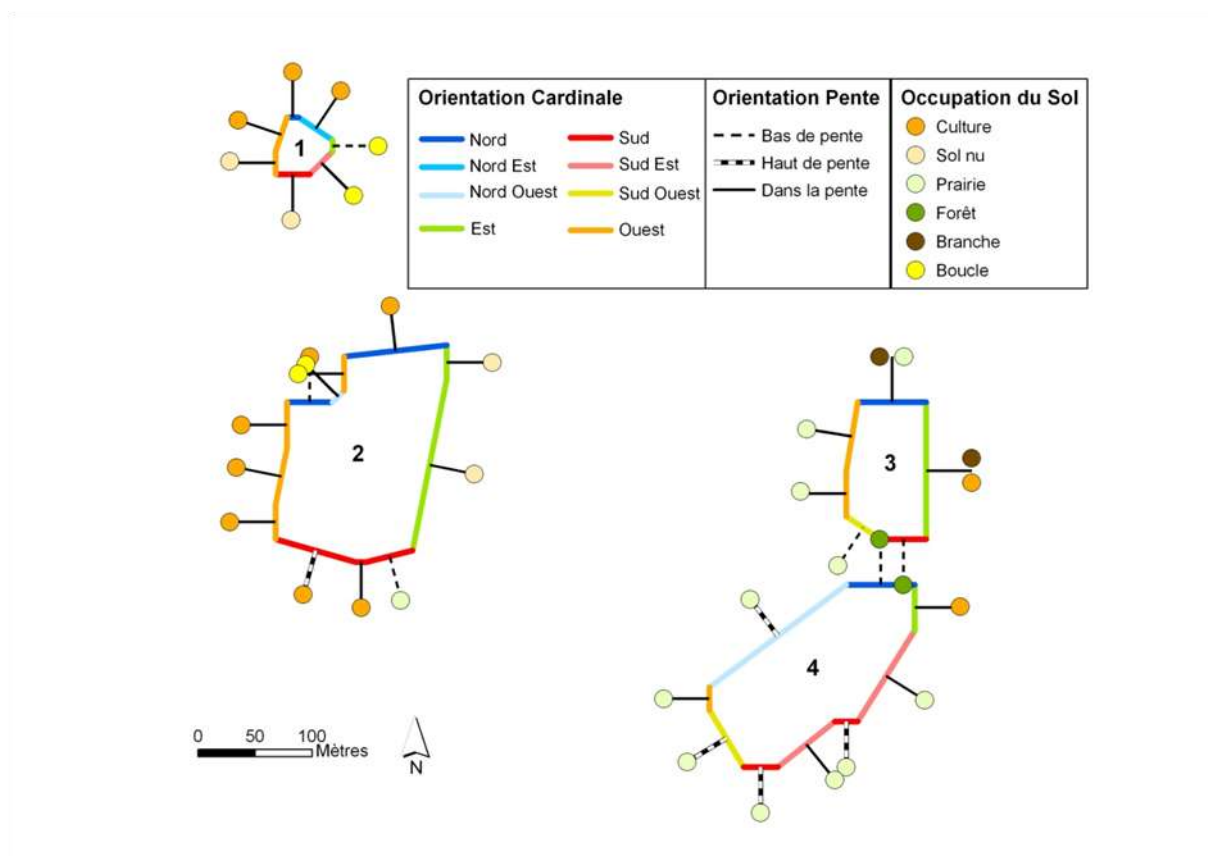


Figure 67 : Carte synthétique des trois variables caractéristiques des segments de lisière, calculées pour la zone test composée de 4 bois et 34 segments de lisière et application de la sémiologie retenue. L'orientation cardinale (OC) est discrétisée en huit classes, l'orientation de pente (OP) est représentée selon les trois classes possibles et l'occupation du sol (OS) est représentée selon un gradient d'extensification croissant (des cultures jusqu'aux éléments boisés). Les branches et boucles sont deux milieux arborés interprétés par GUIDOS. On note qu'un segment de lisière peut être voisin de 2 occupations du sol (exemple de la lisière nord du bois n°3).

A partir d'une carte d'occupation des sols couvrant 193 km², nous obtenons la cartographie et la caractérisation de 4921 lisières contenues dans 101 bois de superficie supérieure à trois hectares (Tableau 20).

Tableau 20 : Statistiques générales sur les entités manipulées au cours des étapes de Cartolis. Les numéros d'étape sont détaillés dans la Figure 64.

Etapes	Processus	Statistiques	
1	Classification	Bois = 13,38	193 km ² réparti en %
		Culture = 34,72	
		Prairie = 32,24	
		Sol nu = 10,3	
		Autre = 0,63	
2	Traitement sous Guidos : analyse morphologique MPSA	Cœur = 8,77	
		Lisière = 4,61	
		Éléments boisés = 8,74	
4	Vectorisation	109 bois	
	Généralisation	11 194 lisières	
4	Généralisation	101 bois	
		4921 lisières	
5	Calcul des variables	Cf. Figure 5	

Un atout majeur du projet SIG construit est sa capacité de navigation dans la base de données obtenue (variables calculées) et son interrogation à la fois dans sa dimension spatiale (carte) et sa dimension attributaire (table). On peut donc établir des requêtes attributaires, fondées sur des relations logiques et des requêtes spatiales ou sur une combinaison des deux pour sélectionner des objets ayant une caractéristique particulière. Un certain nombre de requêtes ont été définies dont par exemple, une requête attributaire étendue basée sur une analyse multi-critères : il y a 72 lisières (sur 4921) situées au sud, en haut de pente et avec comme voisinage principal, une culture.

2. Analyses statistiques des variables

La longueur totale de lisières sur la zone d'étude est de 197 km ce qui correspond à une longueur de lisière de 1km/km². On rencontre majoritairement des lisières orientées au Sud, dans le sens de la pente et adjacentes à des prairies (Figure 68). La longueur d'un segment de lisière est de 40 ± 33 m en moyenne. Il n'y a pas de corrélation significative entre la superficie des bois et la longueur moyenne des lisières (test de corrélation de Spearman $\rho=-0,04$; $p=0,67$).

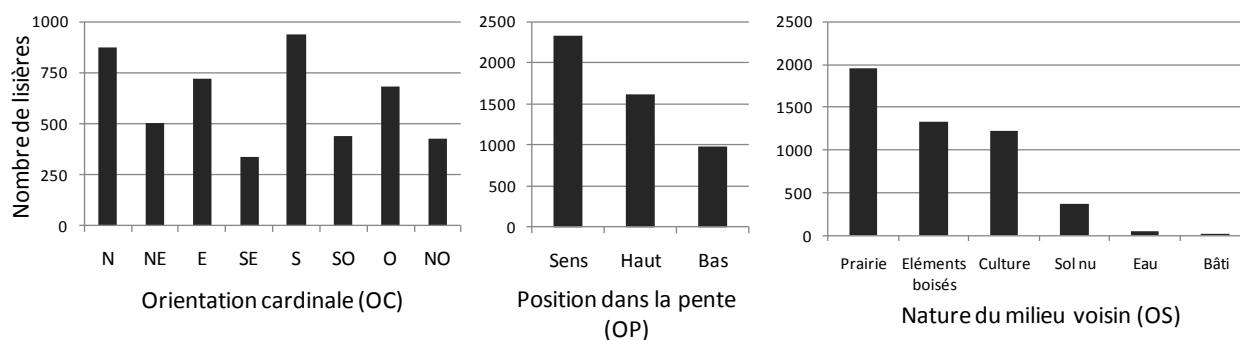


Figure 68 : Nombre de lisières observées en fonction de leurs attributs (orientation, position dans la pente et nature du milieu voisin) sur la zone d'étude de 193 km².

La longueur moyenne de lisière varie significativement en fonction de l'orientation (test de Kruskal Wallis $W=25,62$; $df=7$; $p<0,01$), la position dans la pente ($W=203,39$; $df=3$; $p<0,01$) et la nature du milieu voisin ($W=123,09$; $df=5$; $p<0,01$). Ainsi, une lisière orientée au Sud mesure en moyenne 43 ± 35 m alors qu'une lisière orientée à l'Est mesure en moyenne 35 ± 28 m. Une lisière orientée en sens de pente mesure 46 ± 38 m contre 32 ± 27 m pour une lisière orientée en bas de pente. A titre d'exemple, le bois ID_27 a une superficie de 5,2 ha. Il est composé de 17 segments (soit 991 m) de lisières dont 14 (soit 755 m) sont adjacents à une prairie et trois (soit 236 m) à une culture. La longueur moyenne de ses segments est de 58 m. Il possède 256 m de lisière orientée au Sud contre 141 m de lisière orientée au Nord.

D. Discussion

La méthode Cartolis répond aux objectifs initiaux et son application sur deux zones, l'une de faible surface, l'autre de plus grande étendue (193 km²) confirme son opérabilité. La méthode combine des outils pré-existants applicables sous le logiciel ArcGis. L'originalité de ce travail réside dans l'enchaînement d'opérations liées sous forme d'une séquence de travail où la compréhension et la maîtrise de chaque étape sont essentielles. Avec cette méthode, le concept de segment de lisière devient opérationnel et offre la possibilité d'analyser les paysages selon de nouvelles métriques qui mettent en avant les fonctions d'interfaces entre milieux. Elle produit des résultats cartographiques

via l'élaboration d'une grille sémiologique adaptée et tabulaire qui n'étaient pas disponibles aisément jusqu'à maintenant. La méthode Cartolis est par conséquent une méthode d'analyse spatiale en 2D novatrice et efficace pour caractériser la diversité des lisières dans le paysage.

Cependant, la mise en oeuvre complète de la méthode s'est révélée plus compliquée que prévue, nous obligeant pour chaque étape à trouver des solutions cohérentes. La principale difficulté provient du traitement chronologique des trois phases sur lesquelles un travail de calibrage a été réalisé. Une analyse de sensibilité des différents paramètres et l'utilisation de scripts libres de droit contribuent à renforcer la maîtrise des outils employés. Il est important d'être vigilant lors de la phase 2, en particulier lors de la généralisation qui simplifie la forme des bois pour obtenir les segments de lisières recherchés. L'étape de généralisation est l'étape qui prend le plus de temps de calcul et son paramétrage est donc à effectuer en fonction des besoins. Les étapes 1 et 3 sont modulables en fonction des données d'entrée utilisée et du nombre de variables calculées. L'analyse de sensibilité s'insère dans une démarche de construction d'un cadre d'étude rigoureux et extrapolable à des échelles plus larges et à d'autres sites.

L'optimisation de la méthode est envisageable avec l'utilisation d'outils plus intégrés comme COGO d'ET GeoWizards. En mode vecteur, la morphologie des objets peut induire des situations diverses et complexes dont il faut tenir compte. Ainsi, les taches en tores (ou trouées) constituent un cas particulier que nous avons choisi de ne pas prendre en compte en opérant une fermeture des trouées, mais d'autres situations particulières peuvent se présenter. D'autres difficultés sont d'ordre attributaire comme par exemple l'héritage de la numérotation entre les différentes primitives graphiques: du polygone jusqu'au segment de lignes. Cela a été résolu en utilisant des transformations dans un logiciel de calcul externe. A terme, ces transformations devront être directement prises en compte dans la méthode. Enfin, il est prévu d'automatiser la méthode et de proposer une application indépendante et complémentaire de l'outil de caractérisation de la fragmentation forestière, GUIDOS.

Cartolis, par un diagnostic paysager sur de larges emprises géographiques, fournit aux gestionnaires des espaces ruraux de nouveaux éléments d'analyse permettant de rendre compte du devenir des territoires et des usages qui en sont faits. Notre étude montre qu'il est possible d'extraire un certain nombre de données sur les lisières à partir d'image satellitale. Avec cette méthode, nous sommes en mesure de fournir aux gestionnaires des indications sur les attributs des lisières au sens de Strayer et al. (2003) mais également des informations sur le contexte local ou régional (Harper et al., 2005) ou encore sur la fragmentation (McGarigal et al., 2009). Dans un contexte de changement global, la méthode contribue efficacement à la détection de règles de comportement spatio-temporel des lisières pouvant servir de base à l'élaboration de scénarios d'évolution des paysages.

E. Conclusion et perspectives

Aujourd'hui, après plusieurs tests et analyse de sensibilité effectués, nous sommes en mesure de proposer une méthode qui combine plusieurs outils pour traiter des données spatiales et caractériser de façon originale les paysages, en complément d'outils standards comme GUIDOS. Le nombre de paramètres de l'outil a été réduit autant que possible et des règles explicites ont été définies pour choisir leurs valeurs afin de rendre la méthode la plus transparente et explicite pour les utilisateurs.

La méthode proposée permet d'identifier et caractériser des segments de lisières au moyen d'une sémiologie adaptée. Même si la méthode fait appel à de nombreuses étapes qui n'étaient pas prévues initialement, elle a montré son efficacité lors de la confrontation des résultats avec le terrain. La méthode n'est pas tributaire d'un type de données d'entrée. De plus, son découpage en trois phases chronologiques cohérentes nous semble primordial pour moduler cette maquette en fonction de nouvelles données ou de nouvelles variables à calculer en fonction des besoins. Ainsi, Cartolis est généralisable à n'importe quelle zone d'étude sans contrainte d'étendue spatiale (si ce n'est la contrainte associée au temps de calcul). Il est prévu d'appliquer cette méthode sur la couche forestière européenne de 2006 (ForestMap, Joint Research Center) combinée à la carte d'occupation des sols 2006 (Corine Land Cover, IFEN), de résolution identique et toutes deux libres de droit. Ceci nous permettra de tester Cartolis dans un paysage du Nord de l'Europe par exemple et de comparer les tendances observées sur la configuration spatiale des bois et la diversité de leurs lisières.

II. Cartolis : un projet à l'interface entre écologie et géomatique

Les changements d'occupation des sols conduisent à une modification de la proportion des différents habitats dans le paysage. Ces changements sont la première cause de déclin de la biodiversité (Sala et al., 2000). Dans une optique de gestion durable des territoires, il est nécessaire de comprendre les différents patrons et processus environnementaux à une échelle large (Burel & Baudry, 1999). « Penser globalement, planifier régionalement et agir localement » disait Forman (1995). Pour gérer de manière raisonnée l'environnement, des outils permettant de quantifier et qualifier les éléments paysagers à des échelles larges sont nécessaires (Zheng & Chen, 2000).

Dans les parties précédentes, nous avons montré que les lisières forestières modifient les conditions biotiques et abiotiques suivant un gradient, de la bordure vers l'intérieur du bois. Elles contribuent à la réduction de la proportion de cœur d'habitat dont les espèces forestières strictes dépendent (Young & Mitchell, 1994). Les lisières d'un paysage ne sont pas toutes équivalentes. Elles se caractérisent par de nombreux attributs reflétant leur origine, leur gestion, leur structure, leur fonction et leur dynamique (Cadenasso et al., 2003a; Strayer et al., 2003) qui modulent les effets de lisière sur la structure et la composition des communautés végétales (Partie 3). Pour intégrer ces effets dans les plans de gestion et de conservation de la biodiversité, il est nécessaire de connaître 1) la quantité de lisières dans le paysage, 2) le type, l'origine et la gestion des lisières, 3) la structure de la végétation des habitats adjacents et 4) les facteurs locaux tels que l'orientation des lisières (Saunders et al., 1991; Chen et al., 1996; Harper et al., 2005; Esseen et al., 2006).

Après une recherche bibliographique (Partie 5, I.), nous avons constaté qu'il n'existe pas d'outil reconnu pour aboutir à ce résultat. Pour combler cette lacune, nous nous sommes donnés pour objectif d'établir un outil standard, Cartolis, qui permette de quantifier la diversité des lisières d'un paysage. Cet outil a deux visées : contribuer d'une part à fournir aux chercheurs un outil d'évaluation des dynamiques spatiale et temporelle des lisières forestières et d'autre part, à proposer aux gestionnaires des espaces ruraux un nouvel outil d'analyse permettant un diagnostic paysager intégrant les lisières. L'élaboration d'un tel outil n'est pas une chose aisée. Si elle s'appuie sur les compétences des ingénieurs familiers avec les outils SIG classiques, elle nécessite les connaissances et les recommandations des écologues pour son paramétrage. Dans cette partie, je montrerai comment Cartolis concilie écologie et géomatique et j'exposerai les perspectives liées à cet outil.

A. Démarche

1. L'analyse des effets de lisière sur la végétation : de l'échelle locale à l'échelle du paysage

Dans les parties précédentes de ce travail, j'ai caractérisé les patrons de distribution des communautés végétales en réponse à l'influence de types contrastés de lisières dans quelques bois sélectionnés (Partie 3, 4 et 5). Ces analyses, à l'échelle locale (Figure 69), avaient pour but de fournir des estimations précises de la profondeur d'influence des lisières sur la végétation forestière en fonction de leur diversité. En transposant ces résultats à une échelle plus large, nous serons en mesure d'estimer les conséquences écologiques des lisières à l'échelle du paysage et de les intégrer dans les plans de gestion et d'aménagement du territoire. Cartolis est la méthode qui permet de faire

le lien entre ces deux échelles d'analyse. Dans ce travail, nous suivons le postulat de Collet (2005) qui est le suivant : « L'état des phénomènes de la réalité ainsi que les processus ne peuvent être étudiés qu'au travers de l'Information, mémoire du monde réel ». Il s'agit donc de développer un environnement méthodologique capable d'extraire l'information pertinente de la réalité, de la structurer et la mettre en forme, pour ensuite procéder à son analyse.

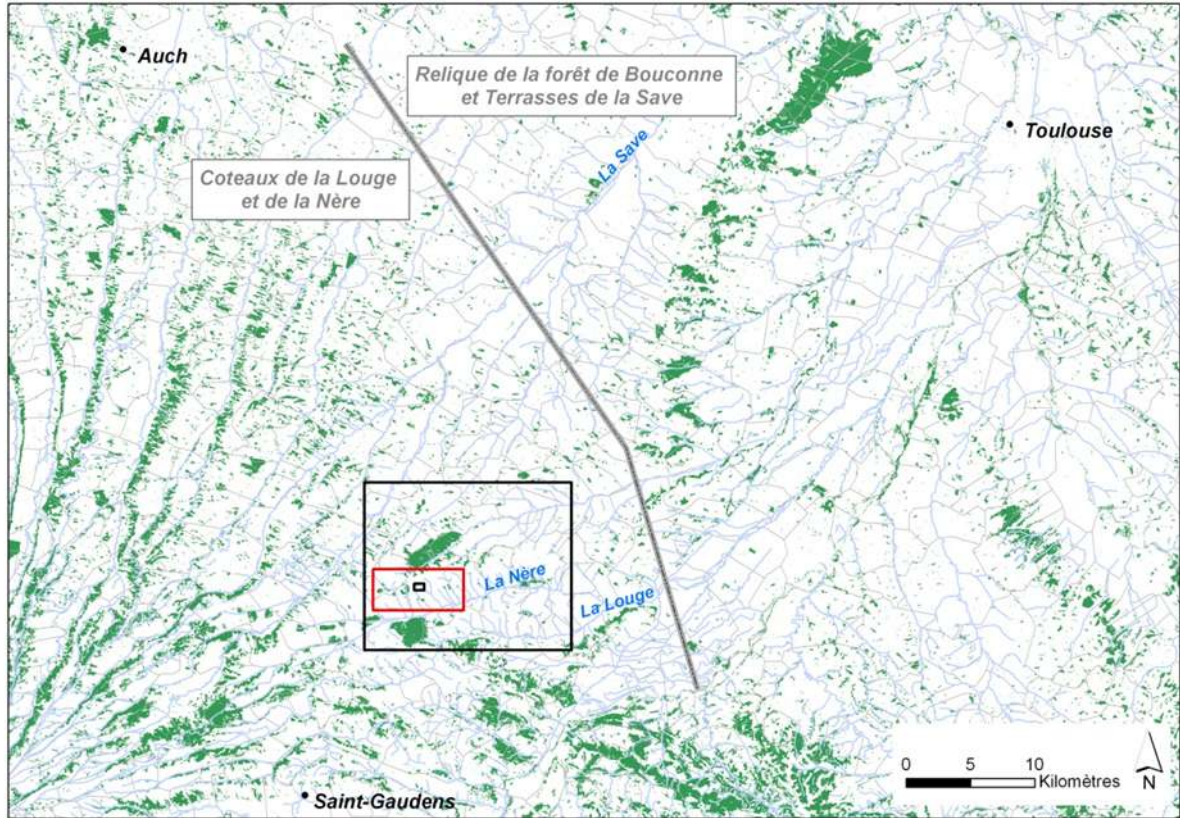


Figure 69 : Carte binaire bois/non bois des différentes emprises géographiques étudiées dans la thèse. En noir, l'emprise restreinte (0,5 km²) et étendue de Cartolis (193 km²). En rouge, la zone d'étude couvrant le Bois Fantôme et le Bois de La Broquère. Nous avons assuré un emboîtement des dispositifs étudiés pour asseoir une correspondance entre les résultats obtenus dans chaque partie de la thèse. La ligne grise sépare deux types de paysages dont l'histoire de fragmentation est différente. Ces deux paysages pourront être comparés à terme au moyen de Cartolis.

2. Une représentation spatiale et standardisée des objets d'étude de Cartolis

Pour être reproductible et utilisable par le plus grand nombre, l'outil Cartolis doit s'appuyer sur une représentation standardisée des éléments spatiaux. Aussi, une réflexion a été engagée sur la représentation spatialisée des bois et des lisières au moyen d'outils de la géomatique¹⁵. Ces objets ont été définis en accord avec la littérature et ce qui s'observe sur le terrain.

D'après la littérature, une lisière se définit comme la zone à l'intérieur du bois, à l'intérieur de laquelle les conditions biotiques et abiotiques varient en fonction de la distance à la bordure (Murcia, 1995). Elle est la zone de transition entre la matrice et le cœur d'habitat forestier. Tous les éléments boisés d'un paysage ne sont pas nécessairement assez grands ou de conformation assez compacte pour contenir une zone de lisière distincte d'une zone de cœur d'habitat. Les bois de très petite surface (1 ha) sont considérés par les scientifiques comme étant entièrement sous l'influence des lisières (Young & Mitchell, 1994). La première étape de la méthode consiste à identifier de manière standard les bois dans un paysage.

a) GUIDOS : un outil standard pour la classification des éléments boisés

GUIDOS¹⁶ est un outil standard mis au point par le Joint Research Center (JRC) pour classer les éléments boisés d'un paysage. L'analyse proposée par GUIDOS appelée MPSA (pour Morphological Pattern Spatial Analysis) fait intervenir différents filtres morphologiques (traitement des formes) (Ostapowicz et al., 2008; Soille & Vogt, 2009). A partir d'une carte binaire bois/non bois, ce logiciel identifie et classe les différents éléments boisés en sept classes (cœur de bois, lisière, trouées, branches, etc.) (Figure 70). Les lisières, selon GUIDOS, correspondent au contour des bois ayant un cœur, qui sont distincts d'autres taches, plus petites ou moins compactes telles que les haies isolées, les branches (haies connectées à des bois, etc.) (Vogt et al., 2007).

¹⁵ Collet (2005) propose de définir la géomatique de la façon suivante : « C'est un domaine méthodologique dont l'objet est le processus de traitement de l'information à référence spatiale ». A DYNAFOR, il est commun d'afficher la géomatique comme une discipline à part entière ou une science (Geographic Information Science) et pas uniquement comme un champ de compétences techniques (Geographic Information System). Aussi, dans le prochain quadriennal de l'unité, les enseignants-chercheurs et ingénieur en géomatique travailleront à la reconnaissance d'une véritable discipline, avec des questions de recherche propres, qui ne relèvent ni strictement à l'écologie du paysage, ni strictement de l'informatique, mais qui se nourrit d'un certain nombre de disciplines existantes et qui tentent de les intégrer de manière à répondre à des applications thématiques variées.

¹⁶ <http://forest.jrc.ec.europa.eu/download/software/guidos>

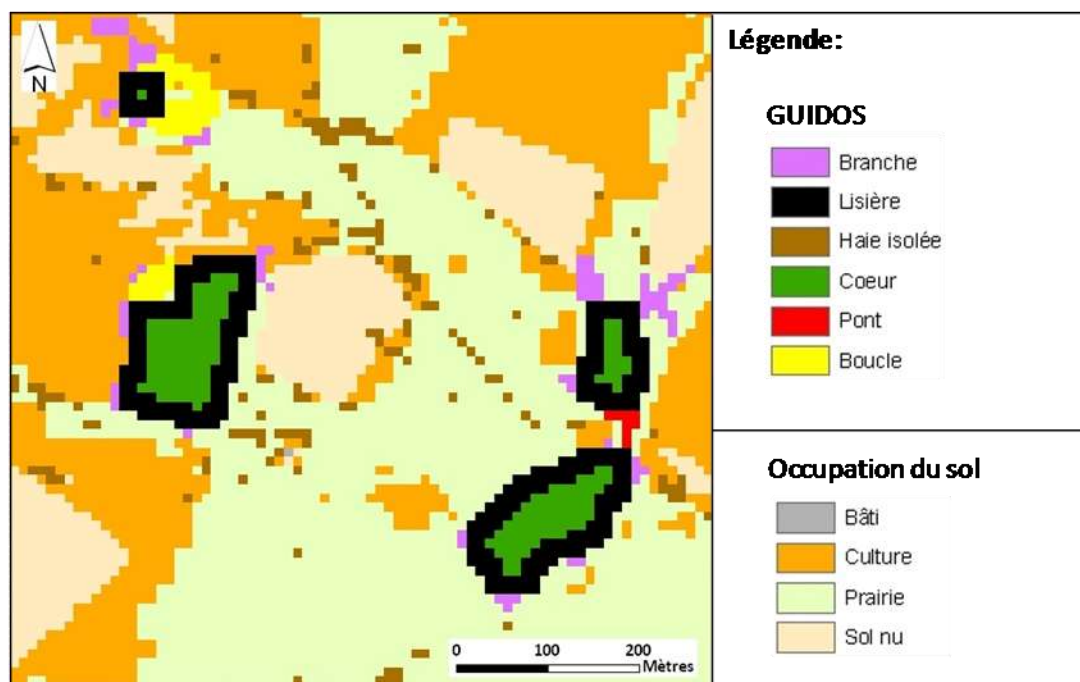


Figure 70 : Combinaison de la carte d'occupation du sol et de la classification MPSA sous GUIDOS appliquée à la zone test de Cartolis.

Cartolis, en intégrant GUIDOS s'appuie sur un outil de référence européenne pour définir de façon standardisée les bois.

b) Le « segment de lisière » comme unité géomatique

Les bois dans les régions tempérées présentent des formes polygonales qui résultent des contraintes sociales (cadastres) et techniques (linéarité des opérations agricoles). Certaines limites de bois, en contact avec des zones d'enrichissement, sont parfois moins rectilignes et difficiles à identifier, mais ces cas restent assez rares dans les paysages d'Europe atlantique pour être négligés. En géomatique, les bois sont communément représentés par des polygones et leur contour est représenté par une polyligne fermée (le périmètre).

En écologie, le terme de lisière est employé pour faire référence à une limite, une partie de limite ou encore à un type spécifique de limite, entre deux habitats adjacents qui diffèrent sur un ou plusieurs aspects (Forman, 1995; Fagan et al., 2003; Harper et al., 2005). La lisière forestière sépare le bois de l'habitat adjacent et possède divers attributs comme son orientation, sa topographie ou sa structure de végétation (Strayer et al., 2003). Cette définition trouve sa correspondance dans le concept de « segment de lisière » introduit par Zeng et Wu (2005) qui le définissent comme une portion continue de lisière d'un type donné (un type est défini par l'orientation des lisière ou encore la nature du milieu adjacent). Dans Cartolis, nous définissons une lisière comme une portion du contour de bois c'est-à-dire par un segment de polyligne de bois. Par définition, une polyligne est un ensemble fini de segments de ligne, tel que le point final d'un segment soit le point de départ du segment suivant (Bolstad, 2008) (Figure 71).

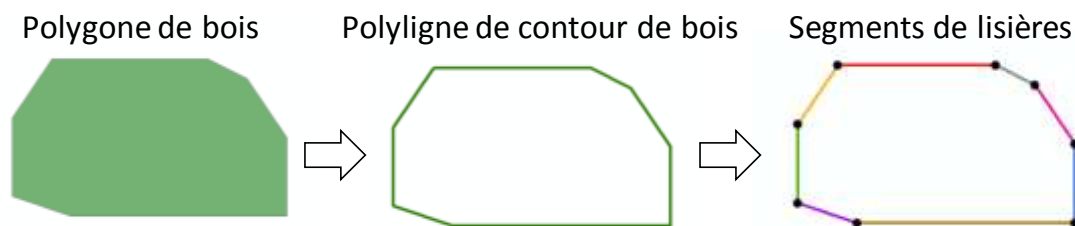


Figure 71 : Représentation spatiale des éléments « bois » et « lisière » dans Cartolis. Il est possible de passer d'un type de primitive à un autre par des outils de conversion (fonctionnalité « Polygon To Polyligne » de l'outil ET GeoWizards).

B. Les données spatiales et les outils de traitement pour une analyse à large échelle

De la même façon que pour les objets d'étude, une réflexion a été conduite sur la nature des données d'entrée. Les données doivent couvrir une emprise large et avoir une résolution assez fine pour détecter des bois de petite surface. Les progrès technologiques, ces trois dernières décennies, ont conduit au développement des techniques de télédétection (Zheng & Chen, 2000). En particulier, les images satellitaires couvrent de larges étendues avec des résolutions de plus en plus fines (30 m pour LANDSAT, 20 m pour les images SPOT 4 et 10 m pour les images SPOT 5). La classification automatisée de ces images permet d'obtenir, à partir d'une seule et même source, des cartes d'occupation du sol comprenant les bois et les taches d'habitat qui les entourent (culture, prairies, bâti, ...). Si les photographies aériennes ont une résolution plus fine (inférieure au mètre) et sont souvent utilisées pour la détection des limites de taches d'habitats (Esseen et al., 2006), leur classification manuelle par digitalisation ne permet pas le traitement rapide des informations sur une large étendue spatiale. C'est pourquoi nous avons opté pour l'imagerie satellitaire. La carte d'occupation du sol utilisée est issue d'une classification supervisée¹⁷ d'images SPOT 5 de 2005 réalisée par E. Barussaud, de 31 km de largeur * 43 km de hauteur et de résolution 10 m (Figure 72). A cette donnée d'entrée s'ajoute des données complémentaires comme le Modèle Numérique de Terrain (MNT) réalisé par l'Institut National Géographique (BD TOPO, IGN) de résolution 25 m qui permet de calculer des variables liées au relief de la zone.

¹⁷ La classification supervisée réalisée par E. Barussaud a été réalisée sur la base de zones d'entraînement dont l'occupation des sols est connue (observation de terrain). La signature spectrale de ces zones est identifiée et l'information déduite est étendue à la totalité de l'image de 31 km * 43 km.

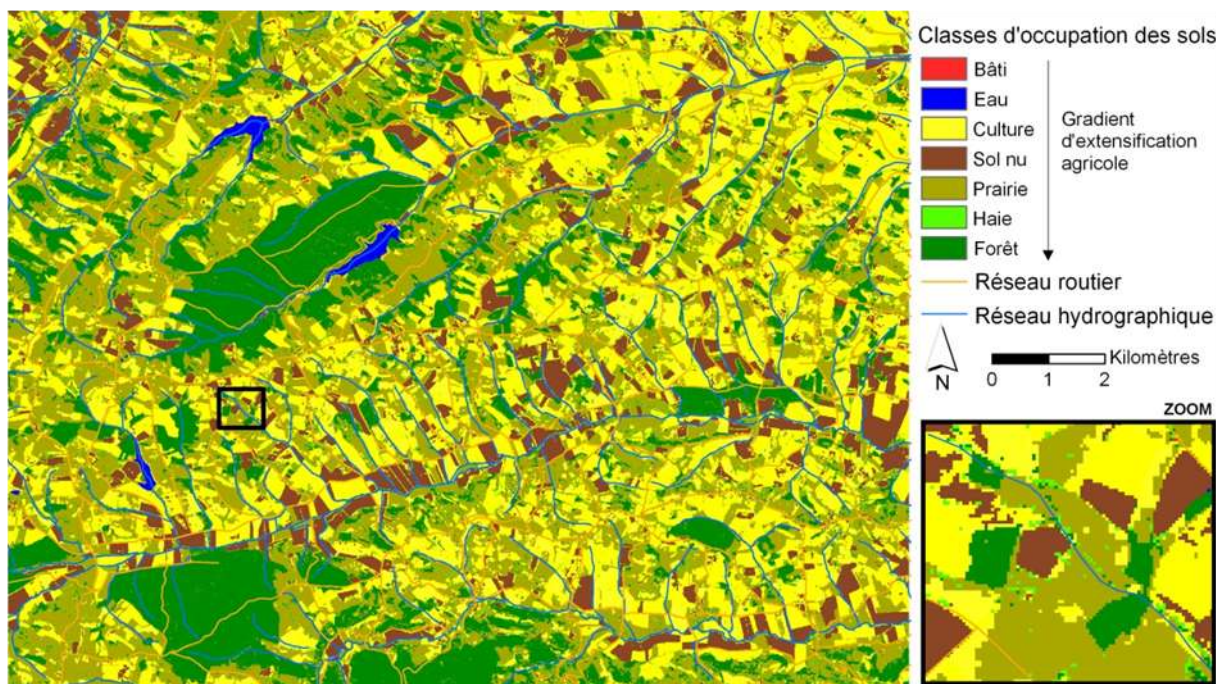


Figure 72 : Carte d'occupation du sol issue du travail de classification d'images satellitaires SPOT5 de 2005 par E. Barussaud en 2008. Les occupations des sols sont classées selon un gradient d'extensification agricole. Le zoom correspond à l'emprise restreinte sur laquelle a été testée la méthode Cartolis.

Les systèmes d'informations géographiques (SIG)¹⁸ permettent de produire une grande quantité d'indices (métriques paysagères) relatifs aux différentes propriétés du paysage (Cushman et al., 2008). Ces indicateurs spatiaux permettent de comparer objectivement différents types d'éléments au sein d'un même paysage. Nous avons choisi d'utiliser le logiciel ArcGis 9.3.1 (ESRI, 2006) personnalisable par de nombreuses extensions et mutualisable avec l'utilisation de scripts en accès libre. A terme, nous souhaitons intégrer les différentes étapes de la chaîne de traitement dans une interface simple et qui puisse être diffusable, indépendante d'un logiciel cartographique. Un rapprochement sera recherché avec les auteurs de la méthode GUIDOS pour proposer l'intégration de la méthode développée dans leurs outils afin d'en assurer la diffusion la plus large.

C. Des choix écologiques pour des paramètres géomatiques

Nous avons décomposé la méthode en trois phases : la simplification des contours de bois, l'identification des segments de lisière et leur caractérisation. Ces phases sont décrites en détail dans le chapitre précédent (Partie 6, I.). J'ai choisi de ne rendre compte ici que de la dimension thématique qui a guidé le paramétrage de la méthode.

¹⁸ Qu'est ce qu'un SIG ? La recherche d'une définition acceptée par tous est quasiment impossible tant elle varie en fonction des auteurs. Je reprends ici celle de l'université de géographie de Reno à savoir que le SIG est « un outil unique intégrant des données diverses mais localisées dans le même espace géographique, relatives à la fois à la terre et à l'homme, à leurs interactions et à leurs évolutions respectives, quels que soient les domaines concernés: physiques, sociaux, économiques, écologiques, culturels, etc. Ce rassemblement permet d'élaborer les synthèses indispensables à la prise de décision dans tous les domaines aussi bien dans les situations de crise que dans les évolutions à long terme». Ce qui nous intéresse dans cette définition est le fait que l'utilisation des outils SIG permet de faire émerger, de façon synchronique ou diachronique, les interactions entre les phénomènes écologiques et l'organisation du paysage et facilite la synthèse d'informations provenant de sources et de domaines divers.

Comme le rapporte le Tableau 19, chaque étape a fait l'objet d'un paramétrage des outils SIG utilisés. Les valeurs des différents paramètres s'appuient sur des considérations écologiques et ont été définies grâce à la littérature scientifique. La profondeur de lisière peut être paramétrée dans GUIDOS (EdgeWidth) en choisissant le nombre de pixels qui la constitue. La distance réelle en mètre correspond au nombre de pixels multiplié par la résolution en pixel de l'image, de 10 m ici. D'après la littérature, les effets de lisière en forêts tempérées ont une profondeur moyenne de 20 m (Ranney et al., 1981; Matlack, 1994; Piessens et al., 2006). Des modifications dans la structure et la composition des communautés végétales en relation avec la distance à la bordure s'opèrent jusqu'à ce point. Au-delà de 20 m, la végétation et les conditions environnementales locales sont indépendantes de la distance et caractérisent le cœur d'habitat. Le paramètre Edge Width a donc été fixé à 2 pixels, soit 20 m dans notre cas. En choisissant cette valeur, nous sommes proches des profondeurs d'effets de lisière communément observées dans la littérature.

L'étape de généralisation a pour objectif de simplifier les contours des bois. Elle limite le nombre de segments de lisière tout en restant proche de la forme du bois. Par conséquent, elle contraint la longueur minimale des segments de lisière. La simplification des polygones de bois utilise l'algorithme de Douglas-Poicker. Le principe de cet algorithme consiste à trouver dans un premier temps les deux sommets les plus éloignés d'une polygone puis, à réduire de manière récursive le nombre de ses sommets suivant le paramètre de tolérance choisi (technique de bande de tolérance). Il n'y a pas d'estimation de la longueur moyenne de segments de lisière dans la littérature. Seule la longueur totale de lisière par ha est rapportée (i. e. Esseen et al., 2006). Sur la base de nos observations sur le terrain, nous fixons le paramètre de tolérance (T) à 20 m.

D. Les données de sortie de Cartolis

1. Représentation graphique et tableau synthétique

A partir d'une carte d'occupation du sol, Cartolis offre une cartographie des segments de lisière avec une sémiologie graphique adaptée, assurant une transmission simple et visuelle de l'information (Figure 73). De plus, toutes les informations relatives aux lisières (longueur, orientation, topographie et nature du milieu voisin) ont été exportées dans un tableau synthétique. Une attention particulière a été portée à la numérotation des segments de lisière. Nous avons élaboré une numérotation logique qui permet 1) de retrouver facilement une lisière à l'aide de son identifiant unique, 2) d'identifier le bois (« mère ») auquel elle appartient et 3) d'identifier toutes ses lisières « sœurs », c'est-à-dire les lisières du même bois. Ainsi, tous les segments de lisière d'un même bois sont numérotés dans le sens anti-trigonométrique et portent, par concaténation, l'identifiant du bois auquel ils appartiennent. Dans l'environnement SIG, cette numérotation facilite les requêtes attributaires et permet de sélectionner les lisières de bois particuliers, par exemple. Pour les écologues qui ne seraient pas familiers des outils cartographiques, elle permet de s'affranchir du logiciel cartographique en autorisant le traitement direct par un tableur ou un logiciel statistique tel que R (R Development Core Team, 2008).

2. Le cas des lisières des coteaux de Gascogne : exemple de résultats

L'application de Cartolis à la zone d'étude des vallées et coteaux de Gascogne, d'une superficie de 193 km², permet de caractériser le paysage (Figure 73). Au total 101 bois de plus de 3 ha ont été identifiés. Ces bois ont une surface moyenne de 20 ha et un périmètre moyen de 1951 m. La densité

de lisières dans le paysage est de 1 km/km², ce qui est bien supérieur à la moyenne sur tout le territoire métropolitain (38 m/km²).

Les métriques de lisières révèlent que le paysage se compose de segments de lisière d'une longueur moyenne de 40 m, majoritairement exposés au Sud (38 km de lisières cumulés) et adjacents à une prairie (83 km de lisières cumulés) bien que cette occupation du sol ne soit pas la plus abondante dans le paysage (dominé à 35 % par les cultures). 47 % des lisières sont orientées dans le sens de la pente, 20 % en bas de pente. Le type de lisière « Prairie-Sud-Sens de pente » est la combinaison la plus courante dans les coteaux de Gascogne, avec 8863 m de lisières cumulés. Il n'y a pas de corrélation significative entre la superficie des bois et la longueur moyenne des lisières (test de corrélation de Spearman $\rho = -0,04$; $p = 0,67$). La longueur moyenne de lisière varie significativement en fonction de l'orientation cardinale (test de Kruskal Wallis $W = 25,62$; $df = 7$; $p < 0,01$), la topographie ($W = 203,39$; $df = 3$; $p < 0,01$) et la position dans la pente ($W = 123,09$; $df = 5$; $p < 0,01$). Ainsi, une lisière orientée au Sud mesure en moyenne 43 m alors qu'une lisière orientée à l'Est mesure en moyenne 35 m. Une lisière orientée en sens de pente mesure 46 m contre 32 m pour une lisière orientée vers le bas de la pente.

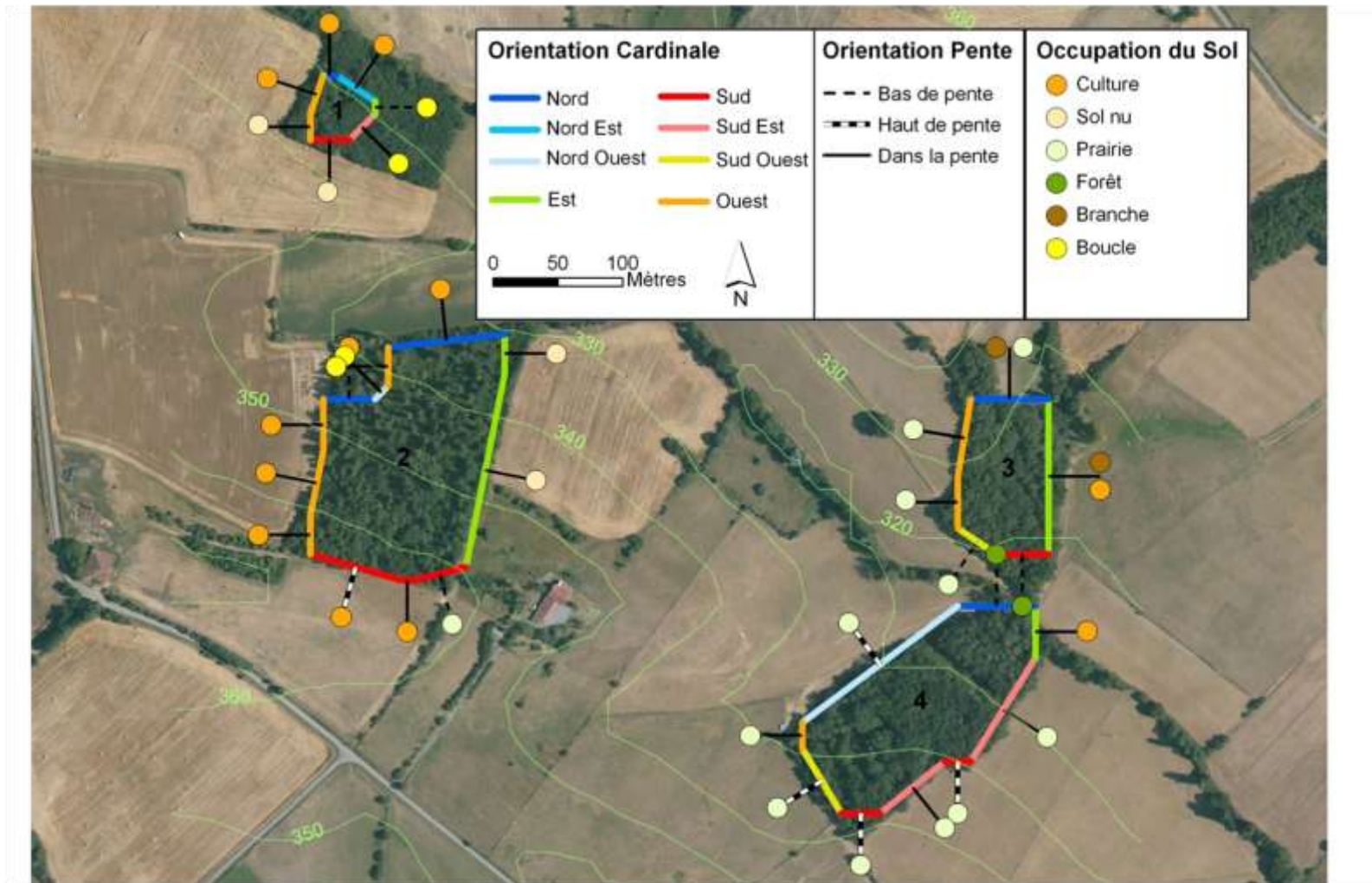


Figure 73 : Bilan de la méthode Cartolis selon la symbologie CartolisSymbol, appliquée sur une zone restreinte de 57 ha. Les segments de lisière, issus de Cartolis, sont classés en fonction de leur orientation, leur topographie et la nature du milieu adjacent. Les segments de lisière sont issus de la généralisation des contours des polygones de bois. Ces polygones sont identifiés par GUIDOS sur la base de la carte d'occupation des sols de 2006, issue de la classification supervisée d'images satellitaires SPOT5. Les segments de lisière sont superposés à la photographie aérienne de 2006. En vert clair, les principales isolignes d'altitude.

E. Discussion

L'objectif de ma thèse était de caractériser les effets de lisière sur la végétation dans des petits bois fragmentés du sud-ouest de la France. Pour évaluer l'influence des lisières sur la biodiversité à une plus large échelle, l'échelle du paysage, et proposer des recommandations pour leur gestion, un outil était nécessaire.

Cartolis est une méthode innovante et standardisée qui permet d'identifier, quantifier et cartographier la diversité des lisières dans un paysage de large étendue. Le nombre de paramètres de l'outil a été réduit autant que possible et des règles explicites, basées sur des données écologiques, ont été définies pour choisir leurs valeurs afin de rendre la méthode la plus transparente et explicite pour les utilisateurs. Néanmoins, l'élaboration et la mise en œuvre d'un tel outil n'est pas une chose aisée. La difficulté provient de l'enchaînement des opérations dans une méthode de traitement chronologique complète et complexe. Après plusieurs tests et analyses de sensibilité, nous sommes en mesure de proposer un outil pour traiter des données spatiales et caractériser de façon originale les lisières forestières au sein d'un paysage de large étendue.

L'outil Cartolis est à relier aux travaux du Joint Research Center (JRC) qui met à disposition l'outil standard GUIDOS de caractérisation de la fragmentation forestière (ou de tout autre habitat). GUIDOS a vocation à devenir la référence européenne pour les diagnostics paysagers sur les questions de fragmentation (Vogt, 2007). Cartolis est un outil complémentaire et offre l'avantage d'une caractérisation spécifique des lisières, qui sont des composantes importantes de la fragmentation.

Cartolis a plusieurs applications potentielles. Elle autorise des comparaisons à large échelle de la quantité de lisières et de variables clés associées aux lisières dans les paysages fragmentés. Elle permet d'évaluer de manière indirecte l'influence des lisières sur la biodiversité. Cartolis est avant tout un outil à vocation scientifique. Nous envisageons, à court terme, de déployer Cartolis sur deux paysages contrastés des Coteaux de Gascogne d'histoire différente (Figure 69) et de comparer objectivement leur structure. La méthode n'est pas tributaire d'un type de données d'entrée. Elle est généralisable à n'importe quelle zone d'étude et ne contraint pas l'étendue spatiale (si ce n'est la contrainte associée au temps de calcul). Ainsi, Cartolis sera également appliqué à diverses emprises géographiques de la carte forestière européenne de 2006 (Forestmap¹⁹ du JRC) combinée à la carte d'occupation des sols 2006 (Corine Land Cover, IFEN), de résolution identique et toutes deux libres de droit. Par ailleurs, en utilisant en données d'entrée des cartes d'occupation du sol à différentes dates (obtenues par classification d'images satellitales depuis 1990 pour le capteur SPOT voire par digitalisation de cartes anciennes), Cartolis permettra de retracer l'évolution des paysages et la dynamique des lisières. Enfin, Cartolis est applicable à des objets spatiaux différents des bois, comme les bordures de champs. En s'attachant à caractériser les contours simplifiés de taches d'habitat, cet outil a des applications dans différents domaines d'étude comme l'agronomie.

Cartolis, en proposant un diagnostic paysager sur de larges emprises géographiques, fournit aux gestionnaires des espaces ruraux de nouveaux éléments pour l'analyse permettant de rendre compte du devenir des territoires et des usages qui en sont faits. Cartolis est par conséquent un outil informatique d'aide à la décision dans l'aménagement mais aussi l'environnement. Dans un contexte

¹⁹ <http://forest.jrc.ec.europa.eu/forest-mapping/forest-cover-map>

de changement global, la méthode contribue efficacement à la détection de règles de comportement spatio-temporel des lisières pouvant servir à l'élaboration de scénarios d'évolution des paysages.

Pour être utilisé de manière efficace, les outils de la géomatique doivent être précédés d'une solide réflexion sur les attentes et la dimension spatiale de l'étude de l'écologie. C'est ce que j'ai souhaité illustré dans cette partie.

Discussion générale

Les changements d'occupations des sols sont la première cause de déclin de la biodiversité (Sala et al., 2000). Ces changements, liés aux pratiques agricoles et forestières et à l'urbanisation, modifient le contour des forêts et augmentent la proportion de lisières dans les paysages agriforestiers (Harper et al., 2005). Pour autant, les effets de lisière sur la biodiversité sont encore méconnus. Les travaux de Murcia (1995) ou encore le numéro spécial de Bioscience sur les bordures (Cadenasso et al., 2003a; Cadenasso et al., 2003b; Strayer et al., 2003) amorcent le développement d'une théorie sur les discontinuités écologiques dans différents systèmes et à diverses échelles. Ces auteurs soulignent la nécessité de comparer les structures et les fonctions des bordures, à des échelles et des sites spécifiques, pour alimenter les synthèses sur l'influence de ces entités particulières du paysage. Dans ce contexte, je me suis donnée pour objectif de contribuer à une **meilleure compréhension des effets de lisière sur la biodiversité végétale, par l'étude des patrons de distribution des communautés végétales forestières, en réponse à la diversité de ces discontinuités dans le paysage**. D'une part, j'ai montré que les effets de lisière sur la composition des communautés végétales dans les petits bois des coteaux de Gascogne sont plus variables qu'attendus d'après la littérature. La plupart des transects échantillonnés ne présentent pas d'effet de lisière sur la végétation et les conditions environnementales locales. L'âge, l'histoire et la surface des bois peuvent expliquer en partie ces résultats. D'autre part, j'ai montré que les conditions environnementales locales sont déterminantes de la composition des communautés végétales forestières et que le contexte historique et le contexte paysager ne sont pas à négliger. Enfin, j'ai illustré la variabilité spatiale et temporelle des effets de lisière qui implique de prendre en compte leur dynamique pour une gestion adaptée de leur biodiversité.

Dans un premier temps, je vais confronter les principaux résultats obtenus dans ce travail aux aspects théoriques et appliqués qui avaient été posés en introduction. La portée de ces résultats sera discutée en revenant sur les avantages et les limites de l'approche méthodologique. Puis, j'exposerai l'importance de prendre en compte différentes échelles de temps et d'espace pour expliquer les patrons de distribution des communautés végétales. Enfin, je terminerai en exposant quelques perspectives à l'étude des lisières en continuité avec ce travail de thèse.

I. Une variabilité inattendue des patrons de réponse à l'effet de lisière

A. Absence d'effet de lisière : artefact ou réalité ?

D'après la littérature, l'effet de lisière structure les communautés végétales (Fox et al., 1997; Gehlhausen et al., 2000). Cet effet prend la forme d'un patron délimitant deux zones dans la forêt (Murcia, 1995) : une première zone de « lisière » sous influence de la bordure où les conditions écologiques biotiques et abiotiques varient significativement en fonction de la distance et une zone d' « intérieur » en dehors de cette influence.

Nos résultats montrent que l'effet de lisière sur les communautés végétales, dans les petits bois fragmentés des coteaux de Gascogne, est variable et peut prendre différentes formes (Partie 3, II. et III.). La diversité des patrons de réponse des communautés végétales d'une part, et des conditions environnementales d'autre part, remet en question la généralité du patron théorique de réponse à l'effet de lisière. La majorité des transects étudiés ne présente pas de relation entre les variables de

réponse et la distance à la bordure. La revue récente de Ries et al. (2004), basée sur la littérature des 60 dernières années, montre que cette « réponse neutre » est assez courante dans la littérature malgré un biais dans la publication qui favorisent les résultats significatifs : dans 70 % des cas, les espèces de divers taxa ne répondent pas à l'effet de lisière. Ries et Sisk (2010) expliquent l'absence d'effet de lisière sur la distribution des espèces par leur insensibilité aux conditions environnementales des lisières. Toutefois, ces résultats s'appuient en grande partie sur la littérature concernant les oiseaux. Pour la végétation, seuls deux des 13 articles rassemblés par ces auteurs rapportent l'absence d'effet de lisière sur la composition spécifique (Ries et al., 2004).

Je propose trois hypothèses pour expliquer l'absence d'effet de lisière sur les communautés végétales et les conditions environnementales locales des petits bois des coteaux de Gascogne. Tout d'abord, les communautés végétales en lisière ne seraient pas à l'équilibre : l'âge et l'histoire des fragments forestiers seraient des facteurs prépondérants sur l'effet de lisière. Ainsi, l'absence de variation de la composition de la végétation en fonction de la distance à la bordure peut correspondre à une situation où la distinction entre une communauté d'espèces d'intérieur de bois et d'espèces de lisières, du même stade successional, ne s'est pas encore faite. Ce phénomène s'observe notamment après la fragmentation rapide de grands massifs forestiers (Dupré & Ehrlén, 2002). Vellend et al. (2006) ont montré que la végétation peut réagir avec un délai aux modifications des contours du bois. Il faut parfois plusieurs années voire plusieurs siècles avant que la végétation ne réponde à la création d'une nouvelle bordure ou à une perturbation et atteigne son équilibre (Kuussaari et al., 2009), d'où l'absence de DEI (Figure 74). Les lisières que nous avons étudiées sont issues de la fragmentation d'un même massif forestier (Figure 16). Leur diversité est peut être le reflet de cet habitat ancien où la différenciation des communautés de lisière et de cœur de bois ne s'est pas encore établie. Toutefois, cette hypothèse est discutable pour le cas des variables abiotiques. En effet, la création ou l'entretien des lisières entraînent des modifications instantanées des conditions environnementales en exposant l'habitat forestier à davantage de lumière et à la pénétration du vent. Aussi, l'hypothèse de l'âge des fragments n'explique pas l'absence d'effet de lisière sur les conditions environnementales locales.

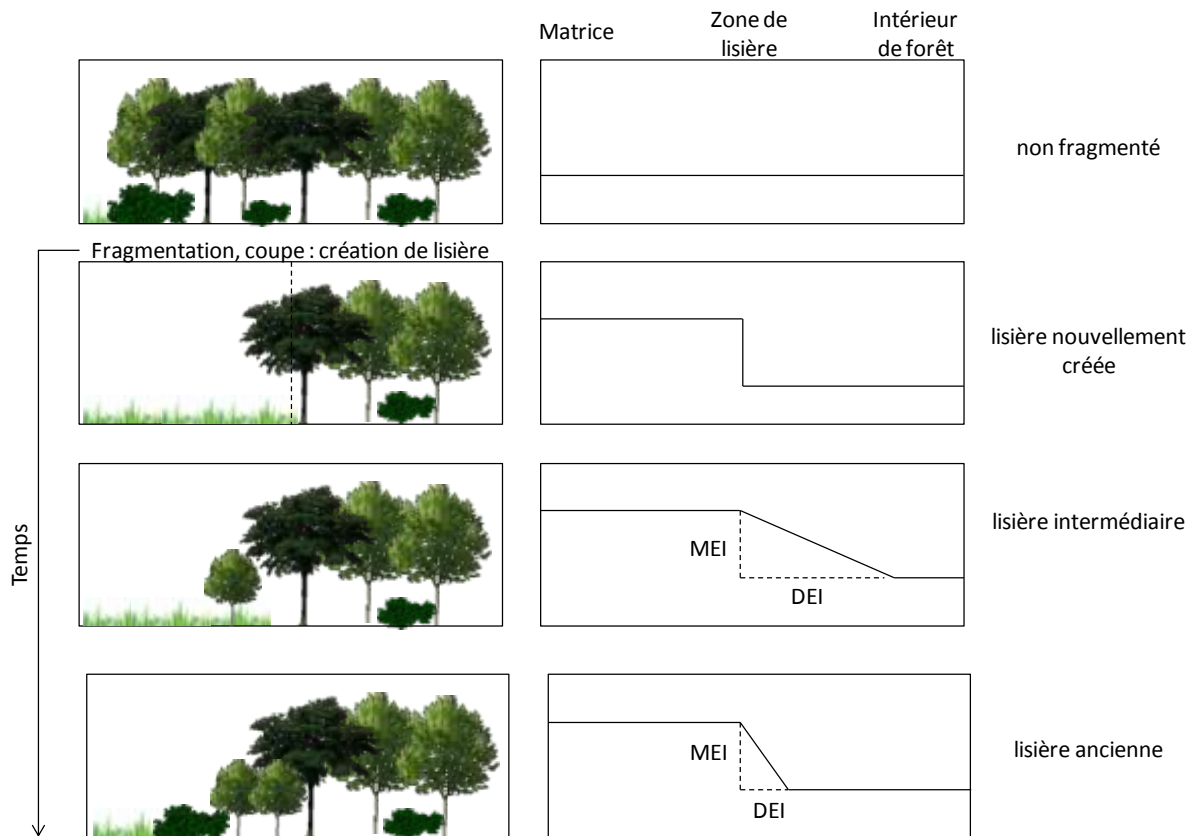


Figure 74 : Patrons généraux de réponse suite à la création d'une lisière. MEI : magnitude d'effet de lisière, DEI : profondeur d'effet de lisière. Avec le temps et la dynamique naturelle de la végétation, la profondeur d'effet de lisière diminue progressivement alors que la magnitude demeure inchangée voire s'accroît. Les lisières des coteaux de Gascogne correspondraient au cas des lisières « nouvellement créées ». Adapté de Ross (2005).

La seconde hypothèse est que la surface du bois influence les effets de lisière sur la végétation. En effet, la taille des fragments influence la proportion de lisières par rapport à la proportion de cœur d'habitat (Forman & Godron, 1986; Ross et al., 2002). Avec la fragmentation, la surface de cœur d'une tache d'habitat peut diminuer au profit de la lisière à tel point que le fragment entier se retrouve sous influence des lisières (Laurance & Yensen, 1991; Grashof-Bokdam, 1997). Du fait de cette propagation de l'effet de lisière à l'ensemble du bois, aucun patron particulier n'est détectable que ce soit pour la végétation ou les conditions environnementales locales. Les lisières étudiées appartiennent à des bois, d'une surface de 5 à 35 ha, pour lesquels la présence d'un cœur d'habitat est incertaine. Par ailleurs, nous avons montré que si les lisières structurent la biodiversité d'un fragment forestier selon un gradient de la bordure vers l'intérieur du bois, la surface de cœur de ce fragment influence en retour la composition végétale des lisières (Partie 4, III.). Le cœur d'habitat tiendrait le rôle de source qui alimenterait les lisières en espèces et sa surface serait un facteur déterminant de la richesse et la composition de la flore forestière. Dans ces conditions, on peut supposer que la diversité végétale dans les lisières de petits bois, à faible surface de cœur d'habitat, ne représenterait qu'un sous-échantillon des espèces des bois de surface plus grande, dans une même région. Les patrons de végétation des petits bois seraient alors différents des patrons empiriques rapportés pour des bois plus grands.

Enfin, la dernière hypothèse est que le grain d'étude ne permet pas de détecter les effets de lisière. Murcia (1995) constate que si les études s'accordent sur une profondeur d'effet de lisière sur la

végétation de moins de 50 m, très peu d'études utilisent un grain assez fin pour donner des estimations précises ou détecter des fluctuations significatives des effets de lisière. Par exemple, McDonald et Urban (2004) détectent dans les forêts de Caroline du Nord, un effet de lisière sur la végétation de 5 m alors que la résolution de leur échantillonnage est de 5 m. Le grain retenu pour l'analyse de la réponse d'une variable donnée à l'effet de lisière n'est pas systématiquement appropriée pour une autre variable (Fagan et al., 2003). Dans notre étude, le grain était de 2 m pour l'ensemble des variables à expliquer. Il est possible que les changements liés à une discontinuité, en particulier les changements microclimatiques, s'opèrent à un grain inférieur.

Ces trois hypothèses pointent du doigt la vision simpliste qui tend à considérer les lisières comme des entités homogènes le long du contour du bois. Cette vision ne tient pas compte des interactions qu'exercent les lisières avec les habitats adjacents, à différentes échelles de temps et d'espace (Herlin, 2001; Ries et al., 2004). Or, comme le montrent nos résultats, l'influence des lisières sur la végétation et les conditions du milieu n'est pas uniforme. Aussi, essayer d'établir un modèle sur les effets de lisière et leurs conséquences sur la biodiversité constitue un véritable challenge.

B. Diversité des facteurs impliqués dans la structuration des communautés végétales en lisière de forêt

1. A quelle échelle faut-il étudier les communautés végétales de lisière de forêt ?

Dans la Partie 4, j'ai cherché quels étaient les déterminants de la variabilité des patrons de distribution des communautés végétales en lisière de forêt. Un premier constat est que l'organisation de la végétation des lisières est un processus complexe faisant intervenir de nombreux facteurs opérant à diverses échelles spatio-temporelles. En affirmant que l'étude d'un processus à une échelle fine ne permet pas nécessairement d'inférer ce qui se passe à des échelles plus grandes, Bunnell et Huggard (1999) posent la question de l'échelle adéquate à l'étude de la biodiversité. A côté de l'impact prépondérant et souvent démontré de l'environnement local (Sarr et al., 2005; Bunn et al., 2010), nous montrons que le contexte paysager (surface et isolement des bois) et historique (continuité et gestion des lisières) ne doivent pas être négligés (Partie 4, III.).

L'étude des communautés végétales s'est pendant longtemps centrée autour de l'analyse de la réponse des espèces à des gradients environnementaux locaux (Dupré & Ehrlén, 2002) et en particulier aux propriétés des sol (e.g. Diekmann, 1996). Ce n'est que récemment que les conséquences de la structure des paysages sur la diversité forestière ont été prises en compte (Jacquemyn et al., 2001b; de Blois et al., 2002b). Ainsi, Kolb et Diekmann (2004) montrent que la configuration spatiale des habitats affectent davantage les espèces forestières spécialistes que les généralistes. L'échelle du paysage est une échelle de mesure qui contribue significativement à la compréhension des patrons de structure et de composition des communautés végétales (Kolb & Diekmann, 2004; Bartuszevige et al., 2006).

Un grand nombre d'études rendent compte de la nécessité de prendre en compte une dimension historique (âge des bois, continuité forestière) pour comprendre les patrons de distribution des espèces végétales forestières (Wulf, 2004; Koyanagi et al., 2009). Par exemple, Peterken et Game (1984) ont montré que la richesse spécifique est plus élevée dans les bois anciens que dans les bois récents. Certaines espèces forestières présentent une affinité pour les bois anciens, d'où la

différence de composition floristique entre peuplements d'âge différent (Hermy et al., 1999). Verheyen et al. (1999) constatent que les pratiques agricoles anciennes influencent la richesse spécifique des forêts mais également les propriétés des sols forestiers. En lisière, il est possible de trouver des espèces immigrantes, venues de la matrice, et des espèces relictuelles, indicatrices de forêt ancienne, présentes avant la fragmentation de l'habitat forestier (Watson 2002). Les plantes forestières, qui possèdent souvent des cycles de vie longs, ont la capacité de se maintenir dans des habitats où les conditions propices à leur survie ont disparu - on parle de dette d'extinction (Vellend et al. 2006; Kuussaari et al. 2009).

Les résultats de mon travail vont dans le sens d'une nécessaire intégration des facteurs locaux et régionaux mais également d'une dimension temporelle pour expliquer les patrons de distribution des communautés végétales de lisières.

2. Traits de vie : ébauche d'une approche fonctionnelle des lisières

Pour comprendre les mécanismes sous-jacents aux assemblages d'espèces et les relations des espèces à l'environnement, l'approche fonctionnelle s'avère un complément indispensable à l'approche taxonomique. Les relations fonctionnelles identifiées facilitent la détermination de patrons généraux et la prédiction, dans un contexte de paysages qui changent (McGill et al., 2006). L'utilisation des traits de persistance, de préférences écologiques, de régénération et de dispersion avait pour objectif d'expliquer la distribution des espèces en lisières de forêt et d'apporter des éléments de discussion sur le fonctionnement de ce système écologique particulier. Les traits de préférences écologiques et de régénération prédominent sur les traits de dispersion et de persistance dans la distribution des espèces au sein des lisières. De plus, nous montrons l'importance de la dynamique des lisières sur la composition des communautés végétales. Les traits biologiques et écologiques ordonneraient les espèces suivant un gradient d'ancienneté des lisières (Partie 4, II.). La dynamique des lisières, au travers de la continuité forestière et des pratiques de gestion, détermine les patrons de distribution des communautés végétales. Toutefois, ces résultats sont à considérer avec précaution. Les valeurs des traits utilisés n'ont pas été mesurées dans la zone d'étude mais proviennent de différentes sources bibliographiques. La plasticité écologique des espèces peut conduire à des écarts importants entre la moyenne générale pour un trait de vie et ce qui s'observe localement. Par ailleurs, le choix des traits de vie est subjectif et dépend de la disponibilité des données. Les variables retenues pour les analyses sont celles dont on pense qu'elles ont un lien avec l'environnement étudié (Lavorel et al., 1997) mais elles ne sont pas toujours suffisantes pour comprendre les patrons et des processus en réponse aux changements environnementaux (Bernhardt-Römermann et al., 2008).

Nous pouvons, sur la base de nos résultats, résumer l'ensemble des facteurs agissant sur les patrons de distribution des espèces végétales forestière en lisière et les mettre en lien avec la classification des bordures proposée par Strayer et al. (2003)(Figure 75).

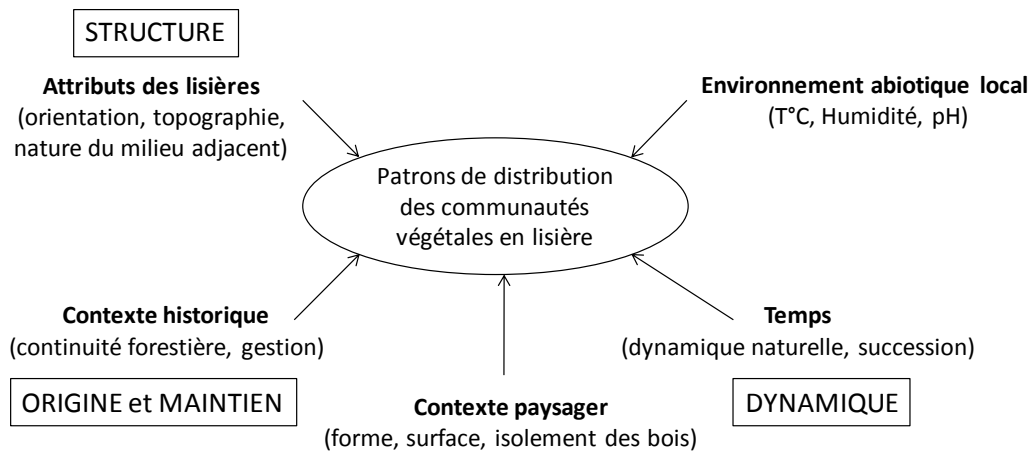


Figure 75 : Résumé des principaux facteurs qui agissent sur la répartition spatiale des communautés végétales en lisière de forêt. Dans les encadrés figurent les critères de classification des bordures proposés par Strayer et al. (2003).

3. Les lisières vues comme des filtres supplémentaires dans l'organisation des communautés végétales

La présence d'une espèce végétale au sein d'un site et d'une communauté est la résultante de l'interaction de deux processus biologiques fondamentaux : la dispersion et la persistance, c'est-à-dire la capacité à tolérer l'environnement local biotique et abiotique. La dispersion des propagules est le premier processus spatial qui va déterminer les patrons de recrutement d'une espèce dans un milieu (Nathan & Muller-Landau, 2000). Une espèce peut ainsi être absente d'un milieu non pas à cause d'interactions biotiques locales comme la compétition mais du fait de la limitation de la dispersion de ses propagules (Tilman, 1994). Cette limitation de la dispersion dans les forêts tempérées varie selon les espèces en fonction de leur vecteur de dispersion et de la qualité et la quantité des propagules (Myster & Pickett, 1993; Grashof-Bokdam, 1997). L'installation d'une plante, comprenant sa germination, sa croissance et sa survie est sans doute la phase la plus critique du cycle de vie d'une plante. C'est en effet aux stades juvéniles que les plantes connaissent les fluctuations démographiques les plus importantes (Nakashizuka, 2001). Dans le cas des communautés végétales forestières, la persistance des espèces dépendra en grande partie des conditions du milieu et en particulier besoins en lumière, dont la disponibilité est limitée par le couvert de la canopée et du stade successional de la communauté étudiée.

Assimilées à des filtres plus ou moins perméables, les lisières régulent les flux de matière, d'espèces et d'énergie. En modifiant les conditions environnementales locales, les lisières affectent les processus écologiques (Gosz, 1991; Forman, 1995; Herlin, 2001; Strayer et al., 2003). Elles déterminent la présence mais aussi l'abondance des espèces au sein des communautés. En ce sens, les lisières constituent des filtres supplémentaires aux filtres hiérarchiques à l'origine de la composition des communautés végétales. Si le modèle de filtres hiérarchiques s'intéresse aux processus biologiques (dispersion, tolérance des espèces aux facteurs abiotiques, interactions biotiques) qui déterminent la composition des communautés, les attributs de lisières représenteraient plutôt des causes de modification de l'état des lisières et ne sont pas hiérarchiques (Figure 75). On peut mettre les attributs des lisières (Figure 75) en regard du modèle de filtres hiérarchiques (Figure 9) pour mieux comprendre le rôle des lisières et leurs attributs dans la structure et la composition des communautés végétales (Figure 76). J'explicitai ci-après certaines de ces relations et je les illustrerai avec mes résultats.

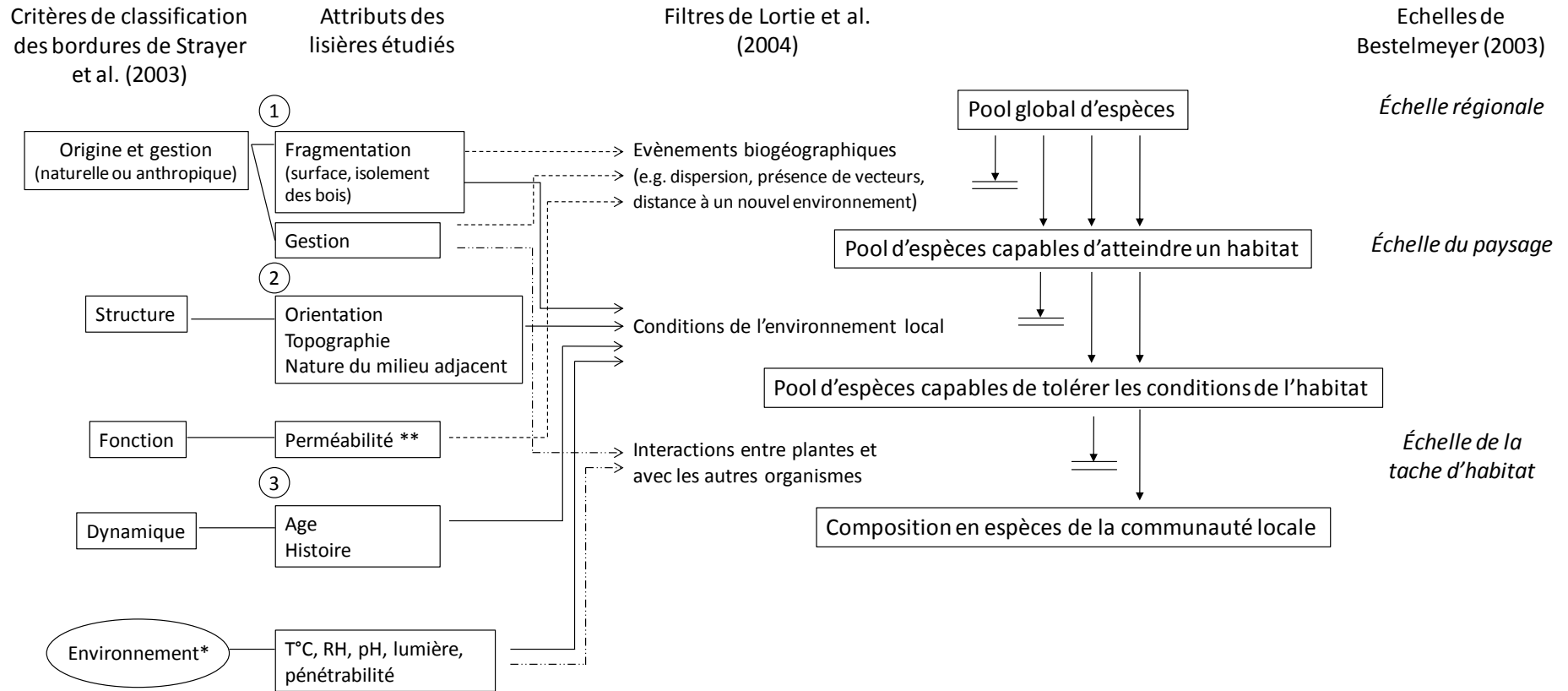


Figure 76 : Lien entre les critères de classification des bordures de Strayer et al. (2003) et un modèle hiérarchique de composition des communautés végétales (Lortie et al., 2004). Ne sont représentées par des flèches que les interactions les plus évidentes entre les deux modèles. * L'environnement n'est pas un attribut recensé par Strayer et al. (2003) mais étant donné son implication évidente dans la composition des communautés, il a été rajouté au schéma. ** La perméabilité n'a pas été étudiée dans ce travail mais elle est reportée sur le schéma à titre indicatif. Les chiffres indiquent les relations qui seront explicitées dans le texte sur la base de nos résultats.

1. Les changements d'occupation des sols conduisent, dans certains cas, à la fragmentation des massifs forestiers. Les îlots boisés qui en résultent sont plus isolés et de surface réduite. Nos résultats montrent que la surface des fragments et de cœur d'habitat influence la composition spécifique des lisières (Partie 4, III.). De la même façon, l'isolement, en augmentant la distance entre taches d'habitat, affecte les flux de propagules entre lisières et modifie la distribution des espèces qui les composent (Saunders et al., 1991). Les modes de gestion des lisières, en accentuant le contraste avec la matrice adjacente, affecte la perméabilité des lisières aux flux de matière, d'énergie et d'organismes (e.g. Lopez-Barrera et al., 2007). Cadenasso et Pickett (2001) montrent que les propagules dispersées par le vent pénètrent moins loin en lisière à faible contraste avec la matrice qu'en lisière à fort contraste. En modifiant la structure arborée des lisières et les conditions de luminosité, les pratiques de gestion peuvent influencer de manière indirecte les relations de compétition entre espèces (Cadenasso & Pickett, 2001; Tarmi et al., 2009).

2. Les attributs des lisières, qui caractérisent en partie leur structure, sont susceptibles de modifier les conditions environnementales. Nous avons montré que le premier quadrat des lisières exposées au sud est en moyenne plus chaud que celui des lisières exposées au nord (Partie 5, II.).

3. La dynamique des lisières, à travers l'âge et l'histoire des fragments forestiers, modifie l'environnement local. L'usage passé des forêts affecte, de manière parfois irréversible, la biodiversité et les sols forestiers (Verheyen et al., 1999; Dupouey et al., 2002). Koerner et al. (1997) ont montré que l'activité agricole ancienne augmente le taux de phosphore dans les couches superficielles des sols forestiers actuels, ce qui favoriseraient le développement des espèces rudérales comme l'ortie (*Urtica dioica*) au détriment des espèces forestières anciennes (Hermy et al., 1999).

Ces quelques exemples, fondés sur la littérature et nos résultats, illustrent les relations entre les causes et processus modifiant la composition végétale des lisières. Cette approche offre une vision synthétique permettant d'identifier des leviers pouvant aider à la gestion et à la conservation de la biodiversité végétale en lisières de forêt.

II. Méthodologie : limites et propositions

A. Les bois ruraux, un bon modèle d'étude ?

Nos résultats se basent sur l'analyse de la végétation en lisière de bois fragmentés en contexte agricole. Du fait de leurs particularités, les petits bois ruraux présentent des effets de lisière plus complexes que ceux rapportés pour des bois plus grands. Les diversités morphologiques (surface, forme), de contexte paysager (isolement, connectivité, nature de la matrice), d'origine (boisement naturel ou non, récent ou ancien) et de structure interne (objectifs de gestion et compétences différentes selon le propriétaire) des petits bois ruraux de la zone d'étude (Deconchat, 1999) posent des contraintes à l'étude des effets de lisière et illustrent leurs limites en tant que système de référence.

Nos résultats vont dans le sens d'un effet de la surface des fragments forestiers sur les effets de lisière (Partie 4, III.). Du fait de leur étroite co-variation, il est difficile d'évaluer leur contribution relative d'autant plus que les effets de surface peuvent être une manifestation des effets de lisière

(Laurance et al., 1998; Fletcher, 2005). Ainsi, plusieurs études ont montré que la richesse spécifique augmente à proximité des lisières mais que cet effet tend à diminuer quand la surface des fragments augmente (Kiviniemi & Eriksson, 2002; Ewers et al., 2007). Les lisières de petits bois ont donc des effets différents des lisières de grands bois sur la biodiversité. Isoler l'effet de lisière de l'effet de surface devient nécessaire pour évaluer leur contribution dans la structure des patrons de distribution des communautés végétales et sur les processus écologiques. Fletcher (2007) propose de se concentrer sur des processus fondamentaux comme l'immigration, influencés directement par la surface en tant que source et les lisières en tant que filtre et de mettre au point des plans d'expérience plus rigoureux pour isoler l'effet relatif de chacune de ces deux variables comme flux écologiques.

Les petits bois ruraux constituent un cadre complexe à l'étude des effets de lisière qui contraste avec les grands massifs forestiers. Pour autant, ils représentent plus de 70 % de la forêt française (IFN, 2008) et à ce titre, méritent d'être davantage considérés dans l'étude des lisières et de leurs conséquences sur la biodiversité. De plus, ils contribuent, par leur nature fragmentée, à la compréhension des patrons d'abondance et de répartition de la végétation à l'échelle du paysage.

B. Qualités et limites du dispositif d'échantillonnage

Un des choix méthodologiques déterminant de ce travail a été de choisir un dispositif en transect pour l'analyse des patrons de réponse à l'effet de lisière. Ce choix avait pour principaux avantages de spatialiser les données et de décrire les réponses des communautés végétales et des variables de milieu à la présence d'une discontinuité, à un grain fin. S'il a bien rempli cet objectif, ce dispositif s'avère discutable à plusieurs titres.

1. Des quadrats contigus qui limitent la longueur du transect

Le transect est une méthode d'échantillonnage adaptée à l'analyse de gradients environnementaux à une dimension. Il est particulièrement approprié dans le cadre d'analyses qui, plutôt que de couvrir une surface, détectent un point de rupture le long d'une série de relevés (Legendre & Fortin, 1989). En revanche, la structure des transects en quadrats contigus est une structure d'échantillonnage contraignante. Pour pouvoir apprécier une surface d'échantillonnage suffisante, il faut multiplier le nombre de quadrats ou augmenter leur dimension. C'est pourquoi, plusieurs études positionnent les transects, parallèlement à la bordure (e.g. Brothers & Spingarn, 1992; Matlack, 1994; Harper & Macdonald, 2002b; Honnay et al., 2002), à des distances de la bordure de plus en plus grandes, le plus souvent distribuées de manière exponentielle. Toutefois, cette méthode ne permet pas d'apprécier l'hétérogénéité environnementale à une échelle fine et donc de localiser avec précision les changements dans la réponse des variables mesurées. Avec des quadrats contigus, la longueur des transects est nécessairement limitée pour ne pas démultiplier le temps d'échantillonnage.

2. Une dépendance spatiale induite

L'échantillonnage par quadrat contigu induit une dépendance spatiale des relevés. La présence d'un individu d'une espèce dans un relevé n'est pas indépendante de la présence d'autres individus de cette même espèce dans des relevés voisins (Legendre & Fortin, 1989). Malgré les méthodes récemment développées, les relations de voisinage entre relevés contigus, dont

l'autocorrélation spatiale, ne sont que rarement intégrées dans les modèles de distribution de la végétation (Miller et al., 2007). Or, l'autocorrélation spatiale viole l'hypothèse d'indépendance des données. En apportant peu d'information indépendante tout en augmentant la taille de l'échantillon, elle augmente le nombre de degrés de liberté des résidus du modèle et par conséquent le risque d'erreur de type I (Dormann et al., 2007). Dans les analyses que j'ai effectuées, j'ai considéré les relevés au sein d'un transect comme étant indépendants les uns des autres, sans tenir compte de leurs relations de voisinage. Ce travail d'analyse spatiale reste à faire. Le package *ade4* (Dray & Dufour, 2007) du logiciel R intègre des méthodes qui permettent de conduire des analyses multivariées intégrant des paramètres spatiaux de voisinage (Thioulouse et al., 1995). Une alternative pour s'affranchir de cette dépendance spatiale est d'utiliser un dispositif d'échantillonnage aléatoire disposant plusieurs quadrats au hasard à différentes distances de la bordure (e.g. Benedet Fontoura et al., 2006).

C. Une démarche d'analyse élaborée

Les questions des écologues relatives à la biodiversité ont conduit à une multiplication des outils et méthodes d'analyses. En particulier, l'analyse des données écologiques s'est considérablement développée dans la seconde partie du XXe siècle (Thioulouse, 2010). Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que le choix de la méthode doit avant tout s'effectuer en fonction des objectifs et questions posés. Il n'y a pas « une bonne méthode » mais souvent plusieurs approches qui peuvent être redondantes ou complémentaires. La caractérisation des patrons de réponse à l'effet de lisière est éloquent à ce titre. Les méthodes d'analyse, de régression à deux phases (Partie 3, II.) et par modèles continus (Partie 3, III.), même si elles diffèrent dans leur fondement (discontinuité *versus* continuum de réponse), se sont révélées redondantes pour identifier la variabilité de réponse des communautés à l'effet de lisière alors que les méthodes multi-tableaux (i.e. RLQ, STATIS) se sont avérées un complément indispensable à la caractérisation de cette variabilité.

La représentation des données dans un schéma général facilite l'organisation et la description des analyses (Figure 25). Les analyses multivariées ont été privilégiées pour traiter l'ensemble des données écologiques et leurs relations. Pour rendre compte de la nature stratifiée de notre échantillonnage en transects, les données ont été structurées en k-tableaux appariés par les lignes (relevés). La plus simple des méthodes multi-tableaux est la méthode STATIS dont l'objectif est de définir la structure commune ou compromis aux k-tableaux (Partie 4, I.). Même si la structure globale des données est faible, le compromis est robuste puisqu'il tient compte de la contribution de chacun de ces tableaux dans sa construction. Par ailleurs, la méthode permet d'explorer la variabilité des tableaux autour de cette structure commune (par l'analyse de l'intrastructure) ainsi que la dynamique de cette structure dans le temps ou l'espace (évolution des typologies). Les méthodes d'analyse de la famille STATIS offre des perspectives dans l'analyse des patrons de réponse à une discontinuité tout en tenant compte de la variabilité des lisières. STATIS est par conséquent une méthode qui pourrait répondre avec succès au problème de méthodologie (hétérogénéité des dispositifs d'échantillonnage, des types de lisières observés) pointé par Murcia (1995) dans sa revue sur les effets de lisière.

Si le compromis obtenu permet d'identifier trois zones dans la forêt (une zone d'habitat de lisière, une zone de transition où la végétation varie en fonction de la distance à la bordure et une zone

d'intérieur), il faut être prudent quant à son interprétation. La position des relevés dans le plan du compromis suggère un effet apparenté à l'effet arche. L'effet arche (ou effet Guttman) est un phénomène qui se produit lors de l'ordination en ACP ou AFC de matrices espèces*relevés. La forte liaison entre les variables (espèces et relevés) fait que le second axe est une fonction polynomiale du premier (ou inversement). La pratique la plus courante consiste à ne considérer que l'axe 1 et à l'interpréter comme un gradient unique et fort (Dray, comm. pers.). Néanmoins, dire a priori que l'axe 2 est un artefact peut conduire à éliminer des caractéristiques intéressantes voire fondamentales dans les données (Legendre & Gallagher, 2001; Pavoine et al., 2007). Seule l'interprétation biologique des résultats obtenus, au travers des traits d'histoire de vie des espèces, permettrait de valider ou non cette structuration du patron de végétation en trois zones (Thioulouse, comm. pers.).

Comprendre les relations entre les espèces et leur environnement est une question centrale en écologie (Guisan & Zimmermann, 2000). Les méthodes, qui étudient cette relation, s'appuient sur le lien entre un tableau espèces*relevés et un tableau facteurs environnementaux*relevés. Les méthodes de liaison de tableaux les plus courantes sont les analyses canoniques de correspondance (ter Braak, 1986), les analyses de redondance (Wollenberg, 1977) et de co-inertie (Dray et al., 2003). Cette dernière approche permet des généralisations dans des analyses à trois tableaux (RLQ) et à k-tableaux juxtaposés par les lignes ou les colonnes. La dernière innovation est l'analyse COSTATIS, qui s'intéresse à la dynamique, spatiale ou temporelle, du lien consensus entre deux séries de tableaux (2 k-tableaux)(Thioulouse, 2010). Si les influences spatiales et temporelles rendent l'analyse du lien entre les espèces et leur environnement difficile, elles sont nécessaires à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes.

D. Une approche descriptive pour de futures approches semi-expérimentales

L'approche utilisée dans cette thèse est avant tout une approche descriptive des patrons de végétation en réponse à l'influence des lisières. Cette première étape est nécessaire pour évaluer l'implication des différents facteurs avant d'inférer sur les processus. L'avantage d'une telle approche est de ne pas réduire la complexité des phénomènes et de rester au plus proche de la réalité. Elle est parfois la seule possible quand les variables étudiées ne peuvent être manipulées. Toutefois, il faut être vigilant dans l'interprétation des résultats : une corrélation ne doit pas être considérée comme un lien de causalité (Scherrer, 1984).

Les lisières sont appropriées à la mise en place de dispositifs expérimentaux. Par exemple, Cadenasso et Pickett (2000) étudient l'influence de la structure des lisières sur le flux d'herbivores par la mesure des dommages sur des semis d'arbres transplantés. Le contraste dans la structure de la lisière est créé expérimentalement par défrichage de la strate arbustive. En contrôlant la structure des lisières et donc son contraste avec la matrice adjacente, on serait plus à même de comprendre comment les processus successionnels tels que la dispersion et la colonisation déterminent la structure des communautés végétales de lisière. Cette approche permettrait non seulement d'asseoir les connaissances sur le rôle de la structure de la végétation dans la perméabilité des lisières mais également d'explorer le rôle respectif des filtres de dispersion et de qualité locale de l'habitat.

III. Perspectives

A. Prendre en compte la dynamique des lisières pour une meilleure compréhension des patrons de distributions des communautés végétales forestières

1. De l'approche synchronique à l'approche diachronique : l'avantage des sites LTER

Les petits bois appartiennent et sont gérés le plus souvent par des exploitants agricoles. En raison de leur longue évolution en interaction avec les activités humaines, il est difficile de déterminer la part relative des pratiques de gestion de l'effet de lisière dans la structuration des communautés végétales observées, d'autant que les lisières sont parfois gérées différemment du reste du bois (Du Bus de Warnaffe et al., 2006). Pour appréhender la hiérarchie des facteurs environnementaux dans la réponse des communautés, j'ai utilisé une approche synchronique. J'ai exploité de façon indirecte les données historiques et de coupes forestières pour retracer partiellement la dynamique des lisières.

Une approche diachronique permettrait d'appréhender les différents stades successionnels dans la mise en place des communautés, de s'extraire d'une partie des facteurs covariants et de suivre l'évolution des effets de lisière dans le temps et l'espace. Cette approche contribuerait à évaluer les effets des changements globaux (changement d'occupation des sols voire changement climatique) sur l'écosystème forestier.

Un des objectifs du réseau LTER²⁰ est d'identifier les facteurs à l'origine des changements environnementaux. L'étude des processus à long terme et à une large échelle spatiale est encouragée. Dans ce cadre, des dispositifs de suivi sur plusieurs années peuvent être mis en place. Ils permettent d'avoir le recul temporel nécessaire pour tenir compte de l'âge et l'évolution de la structure de la végétation dans l'analyse des effets de lisière. La labellisation récente du site des vallées et coteaux de Gascogne en 2007 conforte l'engagement des travaux à long terme sur ce territoire. Il a pour vocation d'être un site où peut se faire l'intégration des recherches sur la gestion des paysages agricoles et des forêts et sur le fonctionnement des processus écologiques. Par conséquent, le site des vallées et coteaux de Gascogne offre un cadre propice à l'étude diachronique des effets de lisière.

2. Les apports de l'interdisciplinarité

Les études ponctuelles, les cartes ou diagrammes de lisières donnent l'impression que les lisières sont des entités statiques dans le temps. Or, leurs propriétés spatiales changent au cours du temps (Herlin, 2001; Strayer et al., 2003). Nous avons montré que la continuité forestière et les pratiques de gestion déterminent la composition des communautés végétales en lisière (Partie 4, III.). Notre travail soulève l'intérêt de prendre en compte la dynamique des lisières dans l'étude de la répartition des communautés végétales. L'état actuel de la biodiversité dans les petits bois ruraux est intimement lié à l'exploitation traditionnelle dont ils ont fait l'objet (Deconchat, 2008). La gestion plus intensive des lisières des coteaux de Gascogne (Du Bus de Warnaffe et al., 2006; Andrieu et al.,

²⁰ <http://www.lter-europe.net/>

2010) favorise le développement d'une flore souvent plus riche (Gonzalez, 2006). L'analyse des activités humaines en termes de pratiques de gestion offre une première approche de ces activités comme facteurs écologiques. Néanmoins, elle n'est pas toujours suffisante. Ces pratiques sont particulièrement diverses dans les coteaux de Gascogne du fait des objectifs, de la formation, de la disponibilité des gestionnaires souvent propriétaires. Les questions sur le devenir de la biodiversité dans les paysages ruraux semblent devoir être abordées dans un cadre interdisciplinaire (mêlant écologie, sociologie, économie et histoire), apportant un regard nouveau et intégratif sur les interactions entre les systèmes sociaux et écologiques (Deconchat, 2008).

3. Les progrès technologiques au service de l'histoire des lisières

Il y a une quarantaine d'années, la photographie aérienne était traditionnellement utilisée pour détecter les petits objets du paysage. L'extraction de ces objets se faisait manuellement par photo-interprétation et digitalisation. Avec l'avènement de nouvelles technologies comme les capteurs multi-spectraux à haute résolution spatiale, les capacités de télédétection sont fortement améliorées (Sheeren et al., 2010). La reconstitution de l'histoire des modes de gestion de petites forêts à partir de cartes anciennes nécessite de disposer de données altimétriques particulièrement précises (du Bus de Warnaffe et al. 2006). Ces données devraient être capables de mettre en évidence le microrelief caractérisant l'habitat de certaines espèces végétales, les limites d'anciennes parcelles agricoles, de chemins, etc. Un projet récemment publié dans le magazine de l'INRA (Janvier 2008) a mis en évidence l'intérêt des données LIDAR²¹ pour « radiographier » les forêts et mettre en évidence des traces d'anciens éléments du paysage (cf travaux de J.L Dupouey et E. Dambrine de l'UMR Écologie et écophysologie forestières, INRA Nancy). L'acquisition de telles données autorise une description et une analyse du paysage à différents grains et améliore la compréhension des patrons d'assemblage d'espèces dans l'espace et le temps.

4. Vers une cartographie de la dynamique des lisières

Avec le développement des outils cartographiques et des possibilités offertes par les SIG²², l'élaboration d'une cartographie de la dynamique des lisières est envisagée. Basée sur l'union de cartes statiques à différentes dates (cartes anciennes, cartes d'occupation du sol à différentes dates, photographies aériennes), l'évolution des lisières et son expression dans un paysage spatialisé peut être modélisée. L'outil Cartolis que nous avons développé est un premier pas dans cette voie (Partie 5). La cartographie de la dynamique des lisières à large échelle permettrait d'améliorer la compréhension des processus, d'entrevoir les divers scénarios d'évolution dans un contexte de changement d'occupation des sols et contribuer à approfondir les questionnements sur les relations entre écologie et pratiques dans une perspective de gestion durable des systèmes.

²¹ Light Detection and Ranging ou detection et télémétrie par la lumière

²² Systèmes d'Information Géographique

B. Des patrons aux processus : une approche plus fonctionnelle des lisières

1. L'étude des services écologiques associés aux lisières

Les lisières des paysages ruraux rendent de nombreux services écosystémiques. Elles régulent la dispersion des propagules (Cadenasso & Pickett, 2001), améliorent la pollinisation dans les milieux adjacents (Ries et al., 2004) et peuvent assurer une régulation naturelle des ravageurs (Sarhou et al., 2005). Les lisières influencent les processus écologiques, à l'échelle de la parcelle comme à l'échelle du paysage. L'étude de la modulation de ces services par les lisières, relativement aux milieux adjacents, permettrait d'affiner la connaissance du rôle fonctionnel de ces éléments, trop souvent perçus comme de simple milieux de transition. Par exemple, l'étude de la pollinisation en fonction de la distance à la bordure permettrait de mettre en exergue l'intérêt fonctionnel des lisières pour les activités agricoles. Dans un premier temps, il s'agirait d'évaluer le rôle potentiel de refuge des lisières pour les insectes pollinisateurs en échantillonnant des assemblages d'apoïdes pollinisateurs (comme les abeilles) circulant dans le milieu ouvert à plusieurs distances de la lisière forestière. Dans un second temps, il s'agirait de comptabiliser la fréquence de visites d'espèces ciblées d'apoïdes sur les fleurs cultivées en fonction de la distance à la bordure. Enfin, des manipulations de pollinisation contrôlées par rapport à une pollinisation « naturelle », à différentes distances à la lisière permettra d'évaluer l'impact de la distance sur le rendement agricole. Cette approche va être mise en place par le CEMAGREF de Nogent-sur-Vernisson dans le cadre du volet « Importance des interfaces bois / non bois dans les modulations de deux services écosystémiques » du programme de recherche BILISSE²³ dans lequel l'unité DYNAFOR est impliquée.

2. Un pas vers la modélisation

L'approche descriptive utilisée dans cette thèse permet de comparer les patrons de distribution des communautés en fonction de différents attributs des lisières. Cette approche exploratoire permet de bâtir des modèles mais elle ne permet pas de comparer les différentes situations à une référence commune qui serait le massif avant fragmentation. L'approche mécaniste basée sur l'identification de processus biophysiques autorise la simulation des changements environnementaux et permet d'analyser le comportement d'un système selon divers scénarios. Appliquée au cas des lisières, l'approche mécaniste permettrait d'évaluer la répartition spatiale des communautés végétales dans diverses situations (variations de la structure des lisières, des conditions climatiques, de l'organisation spatiale par exemple) ou encore d'évaluer l'impact des lisières sur le rendement agricole. L'implémentation informatique du modèle conceptuel élaboré sur la base de cette approche permettrait, à terme, d'apporter des précisions sur les dispositifs à privilégier ou les grandeurs clés dont il faudrait tenir compte pour une gestion intégrée des lisières.

C. Un nouveau paradigme des lisières

La question des relations entre la biodiversité et les lisières ne peut s'envisager sans prendre en compte les dimensions humaines et temporelles. Ce qui s'observe aujourd'hui n'est pas seulement le fruit de processus écologiques ou de la mise en œuvre de filtres hiérarchiques, c'est

²³ BILISSE : Comment la Biodiversité des Lisières renforce des Services Ecologiques ? Programme de recherche BGF 2011-2014

aussi le résultat d'interactions avec un paysage dynamique, façonné par les activités humaines récentes ou anciennes. L'importance du contexte paysager et historique pour expliquer la biodiversité des lisières le confirme. Dès lors, l'étude de la répartition des communautés végétales en lisières de forêt nécessite de prendre en compte ces deux dimensions. En s'appuyant sur l'hypothèse d'une réponse monotone et linéaire aux effets de lisière, je propose des patrons de réponse conceptuels qui tiennent compte à la fois de la dynamique et de la gestion des lisières. Si la magnitude (MEI) et la profondeur (DEI) des effets de lisière sont fonctionnellement indépendantes, elles ne répondent pas nécessairement de la même façon à la création d'une lisière et à leur dynamique subséquente (Harper et al., 2005). Avec la dynamique naturelle de la végétation, le phénomène de succession mais aussi d'acclimatation des espèces, la profondeur d'influence des lisières sur la végétation va peu à peu diminuer. Sans intervention humaine, le contraste avec la matrice adjacente va progressivement se réduire et la régénération forestière va conduire à une diminution de la magnitude d'effet de lisière. Si la lisière est maintenue c'est-à-dire entretenue régulièrement, on peut penser que le contraste entre la forêt et la matrice adjacente sera maintenu, voire accentué, et donc que la magnitude des effets de lisière augmentera (Figure 77).

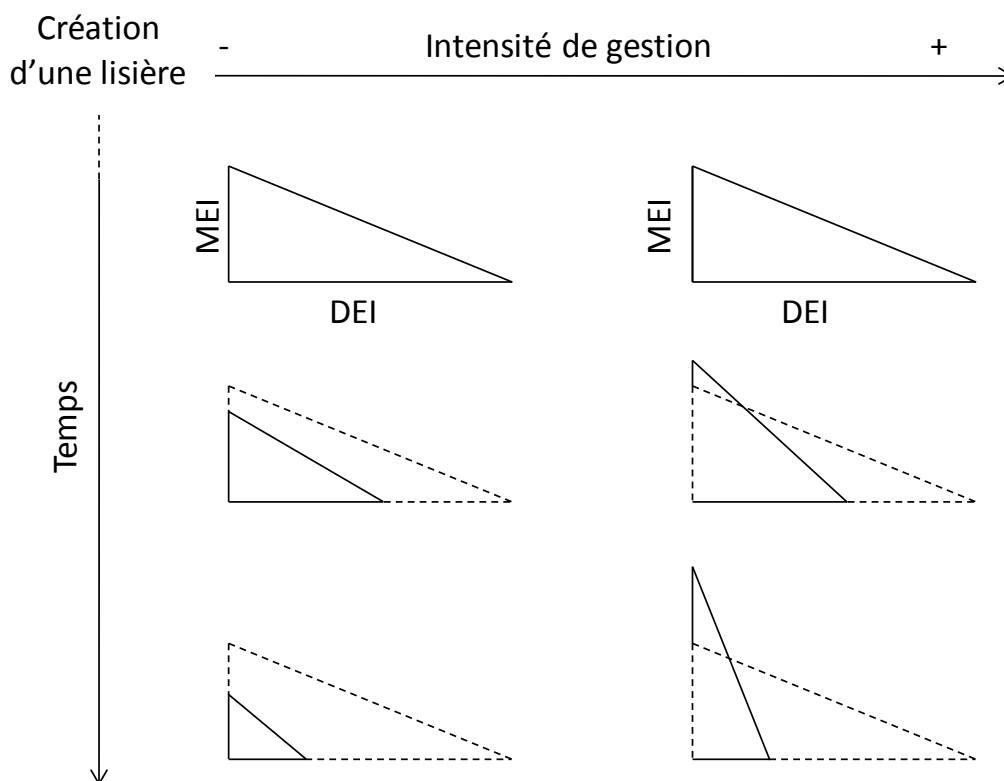


Figure 77 : Diagramme conceptuel des patrons d'effet de lisière suite à la création d'une lisière et leur évolution dans le temps selon l'intensité de gestion. A gauche, sans intervention humaine ; à droite, une gestion avec intervention humaine régulière assurant le maintien de la lisière à sa place et inhibant l'expansion naturelle de la végétation de lisière sur la matrice adjacente.

Ces patrons conceptuels constituent une étape dans l'élaboration d'une théorie générale sur les effets de lisière. Nous encourageons les études futures à tester ces hypothèses de manière à contribuer à une meilleure compréhension des relations entre patrons et processus écologiques.

D. Les lisières forestières : quelle gestion pour l'avenir ?

Dans un contexte de gestion durable des paysages, les conséquences des pratiques de gestion sur la biodiversité en lisière de forêt sont à diagnostiquer. Notre étude n'a évalué que de façon indirecte l'effet des pratiques de gestion sur la composition des communautés végétales de lisières (Partie 4). Cette étape, bien qu'utile, n'est pas suffisante pour contribuer significativement à fournir des recommandations aux différents acteurs et gestionnaires de la biodiversité. Néanmoins, ce travail nous permet de dégager deux implications visant à améliorer la gestion des lisières. D'une part, la répartition des communautés végétales en lisière de petits bois fragmentés présente une variabilité qui nécessite de prendre en compte l'âge et l'histoire des forêts et d'autre part, les lisières sont sensibles au contexte paysager. Dès lors, pour mettre en œuvre des pratiques de gestion destinées à améliorer la durabilité des systèmes de lisière, il semble nécessaire que la gestion soit conçue à différentes échelles : à l'échelle du bois, pour maintenir voire favoriser les communautés en place, et à l'échelle du paysage, pour veiller au maintien de cœur d'habitat forestier et assurer la connectivité entre fragments. A l'échelle du bois comme à celle du paysage, le souci de représentativité des différents compartiments écologiques doit guider les choix de gestion (Gosselin, 2008). Si d'un côté le forestier désire optimiser quantitativement et qualitativement sa production ligneuse, l'agriculteur, lui, recherche une exploitation la plus rentable possible de ses cultures ou pâtures. A priori peu compatibles, ces intérêts peuvent se rejoindre grâce à une gestion équilibrée conciliant les impératifs de production, sociaux et de conservation.

IV. Conclusion

Ce travail de thèse avait pour ambition première de quantifier la profondeur d'influence des lisières sur la végétation forestière dans des situations contrastées. Face à la variabilité inattendue des patrons de distribution des communautés végétales en fonction de la distance à la bordure, je me suis attachée à caractériser ces patrons et à identifier leurs déterminants. Nous montrons que la distance à la bordure structure la répartition des communautés végétales en lisières de forêt même si les patrons observés sont plus variables qu'attendus. Les conditions environnementales locales, associées à la qualité de l'habitat, déterminent la composition des communautés végétales de lisières. Néanmoins, la réponse fonctionnelle des espèces végétales montre que les communautés se structurent davantage suivant l'âge et l'histoire de gestion des fragments forestiers que selon la distance à la bordure. Les variations des conditions microclimatiques en lisière au cours des saisons confortent l'idée d'une dynamique des effets de lisière. De ce travail, nous retenons que **la prise en compte de diverses échelles spatio-temporelles est nécessaire pour appréhender de façon globale les effets de lisière sur la biodiversité et les composantes environnementales.**

Si la démarche adoptée visait à fournir des éléments pour une gestion adaptée à la diversité des situations de lisières, les résultats obtenus ne permettent pas d'aboutir à des recommandations. La variabilité des effets de lisière aussi bien spatiale que temporelle incite à considérer avec précaution l'application de « normes » de gestion systématique aux lisières. Le contexte historique et le contexte paysager déterminent en partie les patrons de distribution des communautés végétales de lisières. Nous engageons les gestionnaires d'une part à tenir compte de l'âge et de l'histoire des fragments auxquels appartiennent les lisières et d'autre part, à tenir compte de la structure des

éléments du paysage, en particulier la surface de cœur des fragments forestiers, pour maintenir et favoriser la diversité floristique des lisières.

A l'issue de ce travail, nous faisons le constat que l'étude des déterminants de la variabilité des effets de lisière mériterait d'être poursuivie. Notamment, il serait intéressant de développer des approches complémentaires pour mieux évaluer le rôle de certains facteurs comme celui de la structure de la végétation en lisière (déterminée à la fois par l'âge, la gestion et les dynamiques de succession) sur les processus de dispersion à travers l'étude de la perméabilité des lisières. Il serait également judicieux d'intégrer la dynamique des lisières dans l'étude des patrons de répartition spatiale de la végétation afin de préciser les principes d'organisation des communautés et de contribuer à une « gestion optimisée » des lisières. Enfin, l'approche interdisciplinaire, par la prise en compte de paramètres démographiques, socio-économiques, historiques ou encore juridiques ouvre la voie à une meilleure compréhension des relations entre nature et société, biodiversité et gestion.

Bibliographie

- Abdi, H. & Valentin, D. 2007. STATIS. In: *Encyclopedia of measurement and statistics* (Ed. by Salkind, N. J.), pp. 955-962. Thousand Oaks (CA): Sage.
- Acar, E. & Yener, B. 2008. Unsupervised multiway data analysis: a literature survey. *IEEE Transactions on Knowledge and Data Engineering*, 21, 6-20.
- Alignier, A. & Deconchat, M. 2010. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern. *Applied Vegetation Science*, in press.
- Andrieu, E., Du Bus de Warnaffe, G., Ladet, S., Heintz, W., Sourdril, A. & Deconchat, M. 2008. Cartographier l'histoire des coupes forestières dans les petits bois. *Revue Forestière Française*, 5, 667-676.
- Andrieu, E., Ladet, S., Heintz, W. & Deconchat, M. 2010. Reconstruction of the spatial complexity of management history in small private forests. *Landscape and Urban Planning*, soumis.
- Arrignon, F. 2006. HOVER-WINTER: un modèle multi-agent pour simuler la dynamique hivernale d'un insecte auxiliaire des cultures (*Episyrphus balteatus*, Diptera: Syrphidae) dans un paysage hétérogène. pp. 221. Toulouse: Université Paul Sabatier (Toulouse III).
- Aubin, I., Gachet, S., Messier, C. & Bouchard, A. 2007. How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. *Ecoscience*, 14, 259-271.
- Aubin, I., Ouellette, M.-H., Legendre, P., Messier, C. & Bouchard, A. 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science*, 20, 185-198.
- Aude, E. & Lawesson, J. E. 1998. Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecology*, 134, 53-65.
- Baez, S. & Balslev, H. 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2201-2211.
- Baker, S. C., Barmuta, L. A., McQuillan, P. B. & Richardson, A. M. M. 2007. Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clearfelled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management*, 239, 92-101.
- Balent, G. & Courtiade, B. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology*, 6, 195-211.
- Barbault, R., Cornet, A., Jouzel, J., Mégie, G., Sachs, I. & Weber, J. 2002. *Johannesburg, Sommet mondial du développement durable 2002. Quels enjeux? Quelle contribution des scientifiques?*. Paris, France: Ministère des Affaires étrangères, pp. 206.
- Barbier, S., Gosselin, F. & 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.
- Barbosa, O. & Marquet, P. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia*, 132, 296-306.
- Barthod, C. 1996. La gestion durable des forêts tempérées: aux racines du débat international actuel. *Revue Forestière Française*, XLVIII, 13-22.
- Bartuszevige, A. M., Gorshov, D. L. & Raab, L. 2006. The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography*, 29, 213-222.
- Bauer, H. L. 1943. The statistical analysis of chaparral and other plant communities by means of transect samples. *Ecology*, 24, 45-60.
- Beatty, S. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65, 1406-1419.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996. *Ecology*. Oxford: Blackwell Science, pp. 1068.
- Benedet Fontoura, S., Ganade, G. & Larocca, J. 2006. Changes in plant community diversity and composition across an edge between Araucaria forest and pasture in South Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29, 79-91.

- Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W. & Stadler, J. 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*, 117, 1533-1541.
- Bertin, J. 1998. *Sémiologie graphique: les diagrammes, les réseaux, les cartes*. Paris: EHESS, pp. 431.
- Bestelmeyer, B. T., Miller, J. R. & Wiens, J. A. 2003. Applying species diversity theory to land management. *Ecological Applications*, 13, 1750-1761.
- Bolstad, P. 2008. *GIS fundamentals: a first text on geographic information systems*. White Bear Lake, Minnesota: Eider Press, pp. 539.
- Bommarco, R. & Fagan, W. F. 2002. Influence of crop edges on movement of generalist predators: a diffusion approach. *Agricultural and Forest Entomology*, 4, 21-30.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045-1055.
- Bossuyt, B. & Hermy, M. 2000. Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forest. *Applied Vegetation Science*, 3, 43-50.
- Broadbent, E. N., Asner, G. P., Keller, M., Knapp, D. E., Oliveira, P. J. C. & Silva, J. N. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, 141, 1745-1757.
- Brososke, K. D., Chen, J. & Crow, T. R. 2001. Understorey vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. *Forest Ecology and Management*, 146, 75-87.
- Brososke, K. D., Chen, J., Crow, T. R. & Saunders, S. C. 1999. Vegetation responses to landscape structure at multiple scales across a Northern Wisconsin, USA, pine barrens landscape. *Plant Ecology*, 143, 203-218.
- Brothers, T. S. & Spingarn, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, 6, 91-100.
- Brunet, J., von Oheimb, G. & Diekmann, M. 2000. Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 11, 515-524.
- Bunn, W. A., Jenkins, M. A., Brown, C. B. & Sanders, N. J. 2010. Change within and among forest communities: the influence of historic disturbance, environmental gradients, and community attributes. *Ecography*, 33, 425-434.
- Bunnell, F. L. & Huggard, D. J. 1999. Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management*, 115, 113-126.
- Burel, F. & Baudry, J. 1999. *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Paris: Lavoisier, pp. 359.
- Burnel, L., Alignier, A. & Perrin, P. 2010. Présentation d'une méthode d'étalonnage de mini capteurs enregistreurs de température et d'humidité relative pour utilisation in situ. *Le Cahier des Techniques de l'INRA*, 70, 5-16.
- Burnel, L. & Perrin, P. 2009. Mode opératoire d'étalonnage et de vérification de mini-capteurs enregistreurs HOBO. pp. 7. Toulouse: INRA.
- Burton, P. J. 2002. Effects of clearcut edges on trees in the sub-boreal spruce zone of northwest-central British Columbia. *Silva Fennica*, 36, 329-352.
- Butaye, J., Jacquemyn, H., Honnay, O. & Hermy, M. 2002. The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation. *Journal of Vegetation Science*, 13, 27-34.
- Cadenasso, M. L. & Pickett, S. T. A. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88, 31-44.
- Cadenasso, M. L. & Pickett, S. T. A. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology*, 15, 91-97.
- Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A., Weathers, K. C., Bell, S. S., Benning, T. L., Carreiro, M. M. & Dawson, T. E. 2003a. An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 717-722.

- Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A., Weathers, K. C. & Jones, C. G. 2003b. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 750-758.
- Cadenasso, M. L., Traynor, M. M. & Pickett, S. T. A. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 774-782.
- Cancino, J. 2005. Modelling the edge effect in even-aged Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don) stands. *Forest Ecology and Management*, 210, 159-172.
- CBD. 2000. Sustaining life on Earth : How the Convention on Biological Diversity promotes nature and human well-being. pp. 20. Montreal, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Chaya, C., Perez-Hugalde, C., Judez, L., Wee, C. S. & Guinard, J. X. 2004. Use of the STATIS method to analyze time-intensity profiling data. *Food Quality and Preference*, 15, 3-12.
- Chen, J., Franklin, J. F. & Lowe, J. S. 1996. Comparison of abiotic and structurally defined patch patterns in a hypothetical forest landscape. *Conservation Biology*, 10, 854-862.
- Chen, J. Q., Franklin, J. F. & Spies, T. A. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 2, 387-396.
- Chen, J. Q., Franklin, J. F. & Spies, T. A. 1993. Contrasting microclimates among clear-cut, edge, and interior of old-growth douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63, 219-237.
- Chen, J. Q., Franklin, J. F. & Spies, T. A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clear-cut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5, 74-86.
- Chen, J. Q., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosofske, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L. & Franklin, J. F. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology - Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience*, 49, 288-297.
- Choesin, D. & Boerner, R. E. J. 2002. Vegetation boundary detection: a comparison of two approaches applied to field data. *Plant Ecology*, 158, 85-96.
- Clements, F. E. 1905. *Research method in ecology*. Lincoln Nebraska: University Publishing Company.
- CNUED. 1992. Convention sur la diversité biologique. pp. 32. Rio de Janeiro.
- Collet, C. 2005. Analyse spatiale, géomatique et systèmes d'information géographique. *Revue Internationale de Géomatique*, 15, 1-22.
- Coquet, R., Troxler, L. & Wipff, G. 1996. The STATIS method: Characterization of conformational states of flexible molecules from molecular dynamics simulations in solution. *Journal of Molecular Graphics & Modelling*, 14, 206-212.
- Cushman, S. A., McGarigal, K. & Neel, M. C. 2008. Parsimony in landscape metrics: strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators*, 8, 691-703.
- Daly, G. & Flye, H. J. 2000. Dataloggers deliver. *Engineered Systems*, 17, 84-89.
- Dauber, J. & Wolters, V. 2004. Edge effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. *Biodiversity and Conservation*, 13, 901-915.
- Davies-Colley, R. J., Payne, G. W. & van Elswijk, M. 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, 24, 111-121.
- de Albuquerque, F. S. & Rueda, M. 2010. Forest loss and fragmentation effects on woody plant species richness in Great Britain. *Forest Ecology and Management*, 260, 472-479.
- de Blois, S., Domon, G. & Bouchard, A. 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology*, 16, 421-436.
- de Blois, S., Domon, G. & Bouchard, A. 2002a. Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation*, 105, 355-367.
- de Blois, S., Domon, G. & Bouchard, A. 2002b. Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, 25, 244-256.
- De Frenne, P., Graae, B. J., Kolb, A., Brunet, J., Chabrerie, O., Cousins, S. A. O., Decocq, G., Dhondt, R., Diekmann, M., Eriksson, O., Heinken, T., Hermy, M., Jögar, Ü., Saguez, R., Shevtsova, A., Stanton, S., Zindel, R., Zobel, M. & Verheyen, K. 2010. Significant effects of temperature on the reproductive output of the forest herb *Anemone nemorosa* L. *Forest Ecology and Management*, 259, 809-817.

- De Keersmaecker, L., Martens, L., Verheyen, K., Hermy, M., De Schrijver, A. & Lust, N. 2004. Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). *Forest Ecology and Management*, 188, 291-304.
- Deckers, B., Hermy, M. & Muys, B. 2004a. Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica*, 26, 23-37.
- Deckers, B., Verheyen, K., Hermy, M. & Muys, B. 2004b. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Basic and Applied Ecology*, 5, 551-566.
- Deconchat, M. 1999. Exploitation forestière et biodiversité. Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. pp. 186. Toulouse: Université Paul Sabatier (Toulouse III).
- Deconchat, M. 2008. La biodiversité dans les petites forêts privées fragmentées. pp. 135. Toulouse, France: INRA.
- Deconchat, M., Gibon, A., Cabanettes, A., du Bus de Warnaffe, G., Hewison, M., Garine, E., Gavaland, A., Lacombe, J.-P., Ladet, S., Monteil, C., Ouin, A., Sarthou, J. P., Sourdril, A. & Balent, G. 2007. How to set up a research framework to analyze social-ecological interactive processes in a rural landscape. *Ecology and Society*, 12, 15.
- Delvingt, W. 1998. Vers une meilleure gestion des lisières forestières. pp. 28. Belgique: Ministère de la région wallonne, Direction générale des ressources naturelles et de l'environnement
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B. & Hermy, M. 2005. Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 107, 57-64.
- Didham, R. K. & Lawton, J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31, 17-30.
- Diekmann, M. 1996. Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 74, 528-537.
- Dignan, P. & Bren, L. 2003a. Modelling light penetration edge effects for stream buffer design in mountain ash forest in southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 179, 95-106.
- Dignan, P. & Bren, L. 2003b. A study of the effect of logging on the understorey light environment in riparian buffer strips in a south-east Australian forest. *Forest Ecology and Management*, 172, 161-172.
- Doak, D. F. & Mills, L. S. 1994. A useful role for theory in conservation. *Ecology*, 75, 615-626.
- Dolédec, S., Chessel, D., terBraak, C. J. F. & Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3, 143-166.
- Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, D. W., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. M. & Wilson, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. 30, 609-628.
- Dray, S., Chessel, D. & Thioulouse, J. 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84, 3078-3089.
- Dray, S. & Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-20.
- Drège, P.-O. 2006. Le bilan patrimonial des forêts domaniales. In: *Dossier n°3*, pp. 1-4: Office National des Forêts.
- Du Bus de Warnaffe, G., Deconchat, M., Ladet, S. & Balent, G. 2006. Variability of cutting regimes in small private woodlots of south-western France. *Annals of Forest Science*, 63, 915-927.
- Dufour, A. B. 2009. Les analyses en composantes principales inter et intra classes. <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/pdf/tdr621.pdf>.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169-175.
- Dupouey, J. L., Dambrine, E., Laffite, J. D. & Moares, C. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83, 2978-2984.

- Dupré, C. & Ehrlén, J. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, 90, 796-805.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81, 1667-1674.
- ESRI. 2006. *Using ArcGIS Desktop Version 9.3.1: The Geographic Information System for Everyone*. Redlands, California: Environmental Systems Research Institute Inc., pp. 446.
- Esseen, P. A., Jansson, K. U. & Nilsson, M. 2006. Forest edge quantification by line intersect sampling in aerial photographs. *Forest Ecology and Management*, 230, 32-42.
- Esseen, P. A. & Renhorn, K. E. 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology*, 12, 1307-1317.
- Euskirchen, E. S., Chen, J. Q. & Bi, R. C. 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management*, 148, 93-108.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006a. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117-142.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006b. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology*, 43, 527-536.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2008. Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 5426-5429.
- Ewers, R. M., Thorpe, S. & Didham, R. K. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, 88, 96-106.
- Fagan, W. E., Cantrell, R. S. & Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist*, 153, 165-182.
- Fagan, W. F., Fortin, M. J. & Soykan, C. 2003. Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 730-738.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010: key findings. pp. 11: www.fao.org/forestry/fra2010.
- Farina, A. 1998. *Principles and methods in landscape ecology: towards a science of landscape*. London: Springer, pp. 235.
- Fernández, C., Acosta, F. J., Abellá, G., López, F. & Díaz, M. 2002. Complex edge effect fields as additive processes in patches of ecological systems. *Ecological Modelling*, 149, 273-283.
- Fitter, A. H. & Peat, H. J. 1994. The Ecological Flora database. *Journal of Ecology*, 82, 415-425.
- Fletcher, J. R. J., Ries, L., Battin, J. & Chalfoun, A. D. 2007. The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, 85, 1017-1030.
- Fletcher, R. J. 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 74, 342-352.
- Forman, R. T. T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscape and regions*. New York, USA: Cambridge University Press, pp. 632.
- Forman, R. T. T. & Godron, M. 1986. *Landscape ecology*. New York, USA: John Wiley & Sons, pp. 610.
- Fortin, M. J. & Drapeau, P. 1995. Delineation of ecological boundaries: Comparison of approaches and significance tests. *Oikos*, 72, 323-332.
- Fortin, M. J., Olson, R. J., Ferson, S., Iverson, L., Hunsaker, C., Edwards, G., Levine, D., Butera, K. & Klemas, V. 2000. Issues related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology*, 15, 453-466.
- Fournier, P. 1947. *Les quatre Flores de France (Corse comprise): Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale*. Mouscron, Belgique: Le Chevallier, pp. 1093.
- Fox, B. J., Taylor, J. E., Fox, M. D. & Williams, C. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation*, 82, 1-13.
- Fraver, S. 1994. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in the mixed hardwood forests of the Roanoke river basin, North-Carolina. *Conservation Biology*, 8, 822-832.

- Frazer, G. W., Canham, C. D. & Lertzman, K. P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user manual and program documentation. pp. 32. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gaertner, J. C., Bertrand, J. A. & Souplet, A. 2002. STATIS-CoA: A methodological solution to assess the spatio-temporal organization of species assemblages. Application to the demersal assemblages of the French Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 66, 221-232.
- Gaertner, J. C., Chessel, D. & Bertrand, J. 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach *Aquatic Living Resources*, 11, 75-85.
- Gailhard, I., Durbec, J. P., Beliaeff, B. & Sabatier, R. 2003. Phytoplankton ecology along French coasts: inter-site comparison. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 853-863.
- Gaston, K. J. 1996. What is biodiversity ? In: *Biodiversity. A biology of numbers and difference* (Ed. by Gaston, K. J.), pp. 1-9. Oxford, UK: Blackwell Science.
- Gaston, K. J. & Fuller, R. A. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 14-19.
- Gehlhausen, S. M., Schwartz, M. W. & Augspurger, C. K. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, 147, 21-35.
- Gilbert, F. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography*, 7, 209-235.
- Gilliam, F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57, 845-858.
- Gitay, H. & Noble, I. R. 1997. What are functional types and how should we seek them ? In: *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change* (Ed. by Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I.), pp. 3-19. Cambridge: Cambridge University Press.
- Glavac, V., Grillenberger, C., Hakes, W. & Ziezdold, H. 1992. On the nature of vegetation boundaries, undisturbed flood plain forest communities as an example — a contribution to the continuum/discontinuum controversy. *Plant Ecology*, 101, 123-144.
- Godefroid, S., Rucquoj, S. & Koedam, N. 2006. Spatial variability of summer microclimates and plant species response along transects within clearcuts in a beech forest. *Plant Ecology*, 185, 107-121.
- Gonzalez, M. 2006. Diversité des plantes ligneuses de fragments forestiers dans les coteaux de Gascogne: importance des facteurs locaux et paysagers. pp. 208. Toulouse: Université Paul Sabatier (Toulouse III).
- Gonzalez, M., Ladet, S., Deconchat, M., Cabanettes, A., Alard, D. & Balent, G. 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, 259, 266-274.
- Gosselin, M. 2008. Biodiversité et gestion forestière: la gestion des lisières. *Forêt-entreprise*, 183, 58-62.
- Gosz, J. R. 1991. Fundamental ecological characteristics of landscape boundaries. In: *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments* (Ed. by Holland, M. M., Risser, P. G. & Naiman, R. J.), pp. 8-27. London, New York: Chapman and Hall.
- Graae, B. J. & Sunde, P. B. 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography*, 23, 720-731.
- Graae, B. J., Verheyen, K., Kolb, A., Van Der Veken, S., Heinken, T., Chabrierie, O., Diekmann, M., Valtinat, K., Zindel, R., Karlsson, E., Ström, L., Decocq, G., Hermy, M. & Baskin, C. C. 2009. Germination requirements and seed mass of slow- and fast-colonizing temperate forest herbs along a latitudinal gradient. *Ecoscience*, 16, 248-257.
- Grashof-Bokdam, C. 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: Effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, 8, 21-28.

- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Kluwer Academic Publishers, pp. 742.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Guyon, J.-P., Bessière, F., Faïgnaert, O. & Bois, J.-C. 1996. Evolution des formations boisées sur le territoire des deux communes d'Aurignac (Haute-Garonne) de 1942 à 1992. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, 29, 139-152.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12, 321-334.
- Hamberg, L., Lehvävirta, S. & Kotze, D. J. 2009. Forest edge structure as a shaping factor of understorey vegetation in urban forests in Finland. *Forest Ecology and Management*, 257, 712-722.
- Hamberg, L., Lehvävirta, S., Malmivaara-Lämsä, M., Rita, H. & Kotze, D. J. 2008. The effects of habitat edges and trampling on understorey vegetation in urban forests in Helsinki, Finland. *Applied Vegetation Science*, 11, 83-98.
- Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Fennici Zoologici*, 37, 271-280.
- Hanski, I. 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and societal response. *EMBO Reports*, 6, 388-392.
- Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. 1995. *Mosaic landscape and ecological processes*. London, UK Chapman and Hall, pp. 356.
- Harper, K. A., Lesieur, D., Bergeron, Y. & Drapeau, P. 2004. Forest structure and composition at young fire and cut edges in black spruce boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 289-302.
- Harper, K. A. & MacDonald, S. E. 2001. Structure and composition of riparian boreal forest: new methods for analyzing edge influence. *Ecology*, 82, 649-659.
- Harper, K. A. & Macdonald, S. E. 2002a. The critical values program for assessing edge influence. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 83, 60-62.
- Harper, K. A. & Macdonald, S. E. 2002b. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 13, 535-546.
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J. Q., Brososke, K. D., Saunders, S. C., Euskirchen, E. S., Roberts, D., Jaiteh, M. S. & Esseen, P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768-782.
- Harper, K. A., Mascarua-Lopez, L., Macdonald, S. E. & Drapeau, P. 2007. Interaction of edge influence from multiple edges: examples from narrow corridors. *Plant Ecology*, 192, 71-84.
- Harris, L. D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology*, 2, 330-332.
- Haynes, K. J. & Cronin, J. T. 2006. Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscape matrix. *Oikos*, 113, 43-54.
- Heegaard, E., Okland, R. H., Bratli, H., Dramstad, W. E., Engan, G., Pedersen, O. & Solstad, H. 2007. Regularity of species richness relationships to patch size and shape. *Ecography*, 30, 589-597.
- Hennenberg, K. J., Goetze, D., Kouamé, L., Orthmann, B. & Porembski, S. 2005. Border and ecotone detection by vegetation composition along forest-savanna transects in Ivory Coast. *Journal of Vegetation Science*, 16, 301-310.
- Hennenberg, K. J., Goetze, D., Szarzynski, J., Orthmann, B., Reineking, B., Steinke, I. & Porembski, S. 2008. Detection of seasonal variability in microclimatic borders and ecotones between forest and savanna. *Basic and Applied Ecology*, 9, 275-285.
- Herault, B. & Honnay, O. 2005. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *Journal of Biogeography*, 32, 2069-2081.
- Herault, B. & Honnay, O. 2007. Using life-history traits to achieve a functional classification of habitats. *Applied Vegetation Science*, 10, 73-80.

- Herault, B. & Thoen, D. 2009. How habitat area, local and regional factors shape plant assemblages in isolated closed depressions. *Acta Oecologica*, 35, 385-392.
- Herlin, I. L. S. 2001. Approaches to forest edges as dynamic structures and functional concepts. *Landscape Research*, 26, 27-43.
- Herlin, I. L. S. & Fry, G. L. A. 2000. Dispersal of woody plants in forest edges and hedgerows in a Southern Swedish agricultural area: the role of site and landscape structure. *Landscape Ecology*, 15, 229-242.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J. E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 9-22.
- Hobbs, R. J. & Yates, C. J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51, 471-488.
- Holl, K. D. & Lulow, M. E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*, 29, 459-468.
- Honnay, O., Hermly, M. & Coppin, P. 1999a. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, 87, 73-84.
- Honnay, O., Hermly, M. & Coppin, P. 1999b. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, 115, 157-170.
- Honnay, O., Verheyen, K. & Hermly, M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, 161, 109-122.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81-101.
- IFN. 2008. La forêt en chiffres et en cartes. pp. 28. Nogent sur Vernisson.
- Imbeau, L., Drapeau, P. & Mokkonen, M. 2003. Are forest birds categorised as "edge species" strictly associated with edges? *Ecography*, 26, 514-520.
- Jacquemyn, H., Butaye, J., Dumortier, M., Hermly, M. & Lust, N. 2001a. Effects of age and distance on the composition of mixed deciduous forest fragments in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 12, 635-642.
- Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermly, M. 2001b. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28, 801-812.
- Jansson, U. 2009. Forest edges in boreal landscapes - factors affecting edge influence. In: *Department of Ecology and Environmental Science*, pp. 138. Umea: Umea University.
- Johnson, J. B. & Omland, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 101-108.
- Jose, S., Gillespie, A. R., George, S. J. & Kumar, B. M. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management*, 87, 51-62.
- Jules, E. S. & Rathcke, B. J. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology*, 13, 784-793.
- Julve, P. 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version du 31/08/2007.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 173-185.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157-164.
- Kiviniemi, K. & Eriksson, O. 2002. Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. *Diversity and Distributions*, 8, 21-29.
- Kleijn, D. & Snoeiijing, G. I. J. 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: Botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology*, 34, 1413-1425.

- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, S., Poschod, P., van Groenendael, J. M., Klime, L., Klimesová, J., Klotz, S., Rusch, G. M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. G., Jackel, A. K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. H. C., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266-1274.
- Klotz, S., Kühn, I. & Durka, W. 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur flora in Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, 38, 1-334.
- Koerner, W., Dambrine, E., Dupouey, J. L. & Benoit, M. 1999. $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agriculture land use. *Oecologia*, 121, 421-425.
- Koerner, W., Dupouey, J. L., Dambrine, E. & Benoit, M. 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, 85, 351-358.
- Kolb, A. & Diekmann, M. 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science*, 15, 199-208.
- Kolb, A. & Diekmann, M. 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology*, 19, 929-938.
- Koyanagi, T., Kusumoto, Y., Yamamoto, S., Okubo, S. & Takeuchi, K. 2009. Historical impacts on linear habitats: the present distribution of grassland species in forest-edge vegetation. *Biological Conservation*, 142, 1674-1684.
- Kröger, R., Khomo, L. M., Levick, S. & Rogers, K. H. 2009. Moving window analysis and riparian boundary delineation on the Northern Plains of Kruger National Park, South Africa. *Acta Oecologica*, 35, 573-580.
- Kupfer, J. A. 1995. Landscape ecology and biogeography. *Progress in Physical Geography*, 19, 18-34.
- Kupfer, J. A., Malanson, G. P. & Franklin, S. B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology & Biogeography*, 15, 8-20.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 564-571.
- L'Hermier des Plantes, H. 1976. Structure of tables with three indices. Theory and application of a joint analysis method., pp. 98. Montpellier: University of Sciences and techniques.
- Laurance, W. F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 134-135.
- Laurance, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-De Merona, J. M. & Laurance, S. G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 79, 2032-2040.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G. & Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16, 605-618.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ewers, R. M., Harms, K. E., Luizão, R. C. C. & Ribeiro, J. E. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE*, 2, e1017.
- Laurance, W. F. & Yensen, E. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, 55, 77-92.
- Lavit, C., Escoufier, Y., Sabatier, R. & Traissac, P. 1994. The Act (Statis Method). *Computational Statistics & Data Analysis*, 18, 97-119.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J., Garnier, E., Harrison, S., McIntyre, S., Pausas, J., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. & Urcelay, C. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 149-164.

- Lavorel, S., McIntyre, S. & Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science*, 10, 661-672.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 474-478.
- Le Coeur, D., Baudry, J. & Burel, F. 1997. Field margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and Urban Planning*, 37, 57-71.
- Le Tacon, F., Selosse, M. A. & Gosselin, F. 2001. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Deuxième partie: interventions sylvicoles et biodiversité. *Revue Forestière Française*, 53, 55-80.
- Legendre, P. & Fortin, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- Legendre, P. & Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science, pp. 853.
- Lekve, K., Stenseth, N. C., Gjosaeter, J. & Doledec, S. 2002. Species richness and environmental conditions of fish along the Norwegian Skagerrak coast. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 757-769.
- Leopold, A. 1933. *Game management*. New York, USA: Charles Scribner & Sons.
- Leps, J. & Smilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 277.
- Li, L. G., He, X. Y., Li, X. Z., Wen, Q. C. & He, H. S. 2007. Depth of edge influence of the agricultural-forest landscape boundary, southwestern China. *Ecological Research*, 22, 774-783.
- Li, L. G., He, X. Y., Li, X. Z., Wen, Q. C. & Zhao, Y. H. 2005. Comparison of two approaches for detecting the depth of edge influence on vegetation diversity in the arid valley of southwestern China. *Journal of Forestry Research*, 16, 105-108.
- Lidicker, W. Z. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 14, 333-343.
- Lin, L. & Cao, M. 2009. Edge effects on soil seed banks and understory vegetation in subtropical and tropical forests in Yunnan, southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 257, 1344-1352.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, 85, 1840-1845.
- Lindenmayer, D. B. & Fischer, J. 2006. *Habitat fragmentation and landscape change*. Washington DC, pp. 328.
- Lindenmayer, D. B. & Franklin, J. F. 2002. *Conserving forest biodiversity*. Washington, DC: Island Press, pp. 351.
- Livingston, B. E. 1903. The distribution of the upland societies of Kent County, Michigan. *Botanical Gazette*, 35, 36-55.
- Lopez-Barrera, F., Manson, R. H., Gonzalez-Espinosa, M. & Newton, A. C. 2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, 225, 234-244.
- Lopez-Barrera, F., Manson, R. H., Gonzalez-Espinosa, M. & Newton, A. C. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology*, 22, 189-203.
- Lopez-Barrera, F. & Newton, A. 2005. Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 217, 67-79.
- Lortie, C. J., Brooker, R., W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. & Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433-438.
- Lovejoy, T. E. R., Bierregaard Jr, R. O., Rylands, A. B., Malcolm, J. R., Quintela, C. E., Harper, L. H., Brown Jr, K. S., Powell, A. H., Powell, G. V. N., Schubart, H. O. R. & Hays, M. B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (Ed. by Soulé, M. E.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Ludwig, J. A. & Cornelius, J. M. 1987. Locating discontinuities along ecological gradients. *Ecology*, 68, 448-450.
- Mabry, C., Ackerly, D. & Gerhardt, F. 2000. Landscape and species-level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. *Journal of Vegetation Science*, 11, 213-224.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge: University Press, pp. 185.
- Manson, R. H., Ostfeld, R. S. & Canham, C. D. 1999. Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges. *Landscape Ecology*, 14, 355-367.
- Marchand, P. & Houle, G. 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management*, 223, 113-124.
- Marloie, O. 2005. Instruction d'étalonnage d'un thermomètre à résistance. *Cahier des Techniques de l'INRA*, 56, 45-58.
- Matlack, G. 1993a. Sociological edge effects: spatial distribution of human impact in suburban forest fragments. *Environmental Management*, 17, 829-835.
- Matlack, G. R. 1993b. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United-States. *Biological Conservation*, 66, 185-194.
- Matlack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - Trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 82, 113-123.
- Matlack, G. R. & Litvaitis, J. A. 1999. Forest edges. In: *Maintaining biodiversity in forest ecosystems* (Ed. by Hunter, M. L. J.), pp. 210-233. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- McArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. USA: Princeton landmarks in biology, pp. 203.
- McCollin, D., Jackson, J. I., Bunce, R. G. H., Barr, C. J. & Stuart, R. 2000. Hedgerows as habitat for woodland plants. *Journal of Environmental Management*, 60, 77-90.
- McCune, B., Grace, J. B. & Urban, D. L. 2002. *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design, pp. 300.
- McDonald, R. I. & Urban, D. L. 2004. Forest edges and tree growth rates in the north Carolina Piedmont. *Ecology*, 85, 2258-2266.
- McDonald, R. I. & Urban, D. L. 2006. Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont. *Biological Invasions*, 8, 1049-1060.
- McGarigal, K., Cushman, S., Neel, M. C. & Ene, E. 2002. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. University of Massachusetts, Amherst: Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- McGarigal, K., Tagil, S. & Cushman, S. 2009. Surface metrics: an alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, 24, 433-450.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R. M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83, 31-44.
- Meiners, S. J. & LoGiudice, K. 2003. Temporal consistency in the spatial pattern of seed predation across a forest – old field edge. *Plant Ecology*, 168, 45-55.
- Meiners, S. J. & Pickett, S. T. A. 1999. Changes in community and population responses across a forest-field gradient. *Ecography*, 22, 261-267.
- Mesquita, R. C. G., Delamônica, P. & Laurance, W. F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 91, 129-134.
- Millar, R. B., Anderson, M. J. & Zunun, G. 2005. Fitting nonlinear environmental gradients to community data: a general distance-based approach. *Ecology*, 86, 2245-2251.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. (Ed. by Institute, W. R.), pp. 86. Washington DC: World Ressources Institute.
- Miller, J., Franklin, J. & Aspinall, R. 2007. Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological Modelling*, 202, 225-242.

- Montenegro, A. L. & Rios, O. V. 2008. Characterization of High Andean forest edges and implications for their ecological restoration (Colombia). *Revista De Biología Tropical*, 56, 1543-1556.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. Oxford, UK: Blackwell Science, pp. 424.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 58-62.
- Myster, R. W. & Pickett, S. T. A. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos*, 66, 381-388.
- Nakashizuka, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 205-210.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278-285.
- Nelson, C. R. & Halpern, C. B. 2005. Edge-related responses of understory plants of aggregated retention harvest in the Pacific northwest. *Ecological Applications*, 15, 196-209.
- Newmark, W. D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. *Biotropica*, 33, 2-11.
- Nickerson, D. M., Facey, D. E. & Grossman, G. D. 1989. Estimating physiological thresholds with continuous two-phase regression. *Physiological Zoology*, 62, 866-887.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4, 355-364.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. 2008. vegan: community ecology package.
- Orczewska, A. 2009. The impact of former agriculture on habitat conditions and distribution patterns of ancient woodland plant species in recent black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) woods in south-western Poland. *Forest Ecology and Management*, 258, 794-803.
- Ordoñez, J. C., van Bodegom, P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B. & Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137-149.
- Ostapowicz, K., Vogt, P., Riitters, K. H., Kozak, J. & Estreguil, C. 2008. Impact of scale on morphological spatial pattern of forest. *Landscape Ecology*, 23, 1107-1117.
- Otto, H. J. 1998. *L'écologie forestière*. Paris, pp. 397.
- Palik, B. J. & Murphy, P. G. 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments. *Forest Ecology and Management*, 32, 187-202.
- Pardow, A., Hartard, B. & Lakatos, M. 2010. Morphological, photosynthetic and water relations traits underpin the contrasting success of two tropical lichen groups at the interior and edge of forest fragments. *AoB Plants*, plq004.
- Patton, D. R. 1975. A diversity index for quantifying habitat "edge". *Wildlife Society Bulletin*, 3, 171-173.
- Pauchard, A. & Alaback, P. B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management*, 223, 327-335.
- Pavoine, S., Blondel, J., Baguette, M. & Chessel, D. 2007. A new technique for ordering asymmetrical three-dimensional data sets in ecology. *Ecology*, 88, 512-523.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S. & Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118, 391-402.
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine*, 2, 559-572.
- Peterken, G. F. & Game, M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, 72, 155-182.
- Peters, D. P. C., Gosz, J. R., Pockman, W. T., Small, E. E., Parmenter, R. R., Collins, S. L. & Muldavin, E. 2006. Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. *Landscape Ecology*, 21, 19-33.

- Philibert, M., Fortin, M.-J. & Csillag, F. 2008. Spatial structure effects on the detection of patches boundaries using local operators. *Environmental and Ecological Statistics*, 15, 447-467.
- Piessens, K., Honnay, O., Devlaeminck, R. & Hermy, M. 2006. Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 114, 335-342.
- Pocewicz, A., Morgan, P. & Kavanagh, K. 2007. The effects of adjacent land use on nitrogen dynamics at forest edges in northern Idaho. *Ecosystems*, 10, 226-238.
- Pohl, G. R., Langor, D. W. & Spence, J. R. 2007. Rove beetles and ground beetles (Coleoptera : Staphylinidae, Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. *Biological Conservation*, 137, 294-307.
- Prodon, R. & Lebreton, J.-D. 1981. Breeding avifauna of a mediterranean succession: The holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37, 21-38.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Rameau, J. C., Mansion, D. & Levenson, J. B. 1981. *Flore Forestière Française. Guide écologique illustré. Plaines et Collines*. Dijon, France: Institut Développement Forestier, pp. 1785.
- Ranney, J. W., Bruner, M. C. & Levenson, J. B. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: *Forest island dynamics in man-dominated landscapes* (Ed. by Burgess, R. L. & Sharpe, D. M.), pp. 67-95. New York, USA: Springer Verlag.
- Reino, L., Beja, P., Osborne, P. E., Morgado, R., Fabiao, A. & Rotenberry, J. T. 2009. Distance to edges, edge contrast and landscape fragmentation: Interactions affecting farmland birds around forest plantations. *Biological Conservation*, 142, 824-838.
- Richards, J. F. 1990. Land transformation. In: *The earth as transformed by human action* (Ed. by Turner II, B. L., Clark, W. C., Kates, R. W., Richards, J. F., Mathews, J. T. & Meyer, W.), pp. 163-178. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 158, 87-99.
- Ries, L. & Fagan, W. F. 2003. Habitat edges as a potential ecological trap for an insect predator. *Ecological Entomology*, 28, 567-572.
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. & Sisk, T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35, 491-522.
- Ries, L. & Sisk, T. D. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85, 2917-2926.
- Ries, L. & Sisk, T. D. 2010. What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos*, 1636-1642.
- Risser, P. G. 1995. The status of the science examining ecotones. *Bioscience*, 45, 318-325.
- Robert, P. & Escoufier, Y. 1976. A unifying tool for linear multivariate statistical methods: The RV-coefficient. *Journal of the Royal Statistical Society Series C (Applied Statistics)*, 25, 257-265.
- Roberts, M. R. 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in north American forests. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1273-1283.
- Rolland, A., Bertrand, F., Maumy, M. & Jacquet, S. 2009. Assessing phytoplankton structure and spatio-temporal dynamics in a freshwater ecosystem using a powerful multiway statistical analysis. *Water Research*, 43, 3155-3168.
- Rosenzweig, M. L. & Ziv, Y. 1999. The echo pattern of species diversity: pattern and processes. *Ecography*, 22, 614-628.
- Ross, K. A. 2005. Effects of fragmentation and disturbance on a eucalypt open-forest plant community in south-eastern Australia. In: *Philosophy*, pp. 296. Sydney NSW, Australia: University of New South Wales.
- Ross, K. A., Fox, B. J. & Fox, M. D. 2002. Changes to plant species richness in forest fragments: fragment age, disturbance and fire history may be as important as area. *Journal of Biogeography*, 29, 749-765.

- Sala, O. E., Chapin, F. S., III, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., iacute, Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Sarr, D. A., Hibbs, D. E. & Huston, M. A. 2005. A hierarchical perspective of plant diversity. *The Quarterly Review of Biology*, 80, 187-212.
- Sarthou, J. P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G. & Bouyjou, B. 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102, 539-545.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- Saunders, S. C., Chen, J., Drummer, T. D. & Crow, T. R. 1999. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management*, 117, 17-31.
- Scherrer, B. 1984. *Biostatistiques*. Chicoutimi, Québec, Canada, pp. 850.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.-L., Gonzalez, M. & Moares Domínguez, C. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management*, 258, 600-608.
- Sheeren, D., Ladet, S. & Heintz, W. 2010. MADONNA: Mission d'Acquisition de DONNées hyperspectrales et lidar par capteurs Aéroportées. Réponse à l'appel d'offre " Bases de données 2010" (obtenu). pp. 5.
- Simier, M., Blanc, L., Pellegrin, F. & Nandris, D. 1999. Simultaneous approach of K pairs of tables : Application to the study of the relations vegetal pathology - environment. *Revue de statistique appliquée*, 47, 31-46.
- Snoeck, B. & Baar, F. 2001. Aménager les lisières forestières. *Cahier technique n°16 Forêt Wallonne*, 53, 2-15.
- Soille, P. & Vogt, P. 2009. Morphological segmentation of binary patterns. *Pattern Recognition Letters*, 30, 456-459.
- Stanimirova, I., Walczak, B. & Massart, D. L. 2005. Multiple factor analysis in environmental chemistry. *Analytica Chimica Acta*, 545, 1-12.
- Stanimirova, I., Walczak, B., Massart, D. L., Simeonov, V., Saby, C. A. & Di Crescenzo, E. 2004. STATIS, a three-way method for data analysis. Application to environmental data. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 73, 219-233.
- Stephens, P. A., Buskirk, S. W. & del Rio, C. M. 2007. Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 192-197.
- Strayer, D. L., Power, M. E., Fagan, W. F., Pickett, S. T. A. & Belnap, J. 2003. A classification of ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 723-729.
- Tarmi, S., Helenius, J. & Hyvönen, T. 2009. Importance of edaphic, spatial and management factors for plant communities of field boundaries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131, 201-206.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167-1179.
- Ter Braak, C. J. F., Prentice, I. C. & Caswell, H. 2004. A theory of gradient analysis. In: *Advances in Ecological Research*, pp. 235-282: Academic Press.
- Thiébeau, P. 2003. Définition d'une procédure d'étalonnage de capteurs de température de type "thermistance", à l'aide d'un calibrateur de température à bain sec *Cahier des Techniques de l'INRA*, 48, 1-10.
- Thimonier, A., Dupouey, J. L. & Timbal, J. 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55, 149-167.
- Thioulouse, J. 2010. Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables: a comparison of several methods. *Annals of Applied Statistics*, in press.

- Thioulouse, J., Chessel, D. & Champely, S. 1995. Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics*, 2, 1-14.
- Thioulouse, J., Simier, M. & Chessel, D. 2004. Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables. *Ecology*, 85, 272-283.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2-16.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation*, 117, 509-519.
- Toms, J. D. & Lesperance, M. L. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84, 2034-2041.
- Torras, O., Gil-Tena, A. & Saura, S. 2008. How does forest landscape structure explain tree species richness in a Mediterranean context? *Biodiversity and Conservation*, 17, 1227-1240.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857-874.
- Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 319-344.
- Tutin, T. G., Burges, N. A., Chater, A. O., Edmondson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. 1993. *Flora europaea*. Cambridge, pp. 581.
- United Nations Population Fund. 2009. Etat de la population mondiale 2009. Face à un monde qui change: les femmes, la population et le climat. <http://www.unfpa.org/swp/2009/fr/index.shtml>.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F. & Pavoine, S. 2010. Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, in press.
- van der Maarel, E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science*, 1, 135-138.
- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G. & Hermy, M. 2006. Extinction debt for forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, 87, 542-548.
- Verheyen, K., Bossuyt, B., Hermy, M. & Tack, G. 1999. The land use history (1278-1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography*, 26, 1115-1128.
- Verheyen, K. & Hermy, M. 2001. The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen forest, Belgium. *Journal of Ecology*, 89, 829-840.
- Verheyen, K. & Hermy, M. 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science*, 15, 125-134.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M. & Foster, D. R. 2003. Response of forest plant species to land-use change: A life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, 91, 563-577.
- Vogt, P., Riitters, K. H., Estreguil, C., Kozak, J. & Wade, T. G. 2007. Mapping spatial patterns with morphological image processing. *Landscape Ecology*, 22, 171-177.
- von Wehrden, H., Hanspach, J., Bruelheide, H. & Wesche, K. 2009. Pluralism and diversity: trends in the use and application of ordination methods 1990-2007. *Journal of Vegetation Science*, 20, 695-705.
- Wales, B. A. 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, 42, 451-471.
- Watson, D. M. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography*, 29, 823-834.
- Watson, J. E. M., Whittaker, R. J. & Dawson, T. P. 2004. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biological Conservation*, 120, 311-327.

- Weathers, K. C., Cadenasso, M. L. & Pickett, S. T. A. 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, 15, 1506-1514.
- Whiteman, C. D., Hubbe, J. M. & Shaw, W. J. 2000. Evaluation of an inexpensive temperature datalogger for meteorological applications. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 17, 77-81.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279-338.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42, 207-264.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. & Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453-470.
- Willi, J. C., Mountford, J. O. & Sparks, T. H. 2005. The modification of ancient woodland ground flora at arable edges. *Biodiversity and Conservation*, 14, 3215-3233.
- Williams-Linera, G. 1990a. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica*, 22, 235-241.
- Williams-Linera, G. 1990b. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology*, 78, 356-373.
- Wollenberg, A. L. 1977. Redundancy analysis, an alternative for canonical analysis. *Psychometrika*, 42, 207-219.
- Wright, T. E., Kasel, S., Tausz, M. & Bennett, L. T. 2010. Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 1138-1146.
- Wulf, M. 2003. Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198, 444-460.
- Wulf, M. 2004. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management*, 195, 191-204.
- Wuyts, K., De Schrijver, A., Vermeiren, F. & Verheyen, K. 2009. Gradual forest edges can mitigate edge effects on throughfall deposition if their size and shape are well considered. *Forest Ecology and Management*, 257, 679-687.
- Wuyts, K., Verheyen, K., De Schrijver, A., Cornelis, W. M. & Gabriels, D. 2008. The impact of forest edge structure on longitudinal patterns of deposition, wind speed, and turbulence. *Atmospheric Environment*, 42, 8651-8660.
- Yahner, R. H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology*, 2, 333-339.
- Yarrow, M. M. & Marin, V. H. 2007. Toward conceptual cohesiveness: A historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems*, 10, 462-476.
- Young, A. & Mitchell, N. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation*, 67, 63-72.
- Zeng, H. & Wu, X. B. 2005. Utilities of edge-based metrics for studying landscape fragmentation. *Computers, Environment and Urban Systems*, 29, 159-178.
- Zheng, D. L. & Chen, J. Q. 2000. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling*, 132, 175-190.
- Zuidema, P. A., Sayer, J. A. & Dijkman, W. 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation*, 23, 290-297.

Annexes

Annexe 1 : Tableau récapitulatif des transects et des caractéristiques des lisières associées. La continuité forestière décrit le statut boisé (B) et non boisé (N) des lisières auxquelles appartiennent les transects sur la base des cartes de Cassini (1771), du cadastre napoléonien (1825) et des photographies aériennes de 1942 et 2006. Le nombre de coupes forestières et l'année de la dernière coupe résultent de l'interprétation d'une série de photographies aériennes de 1942 à 2006 (Andrieu et al. 2008). La distance au bois le plus proche de chacun des transect a été calculée après intégration des données dans un environnement SIG.

Transect	Bois	Nature du milieu adjacent	Orientation	Topographie	Continuité forestière	Nombre coupes depuis 1942	Année de la dernière coupe	Distance au bois le plus proche (m)
1	La Broquère	culture	sud	sens de pente	BBNB	2	1992	183,76
2	La Broquère	culture	sud	sens de pente	NNNB	1	1992	74,75
3	La Broquère	prairie	nord	sens de pente	NNNB	0	<1942	98,72
4	Fantôme	prairie	sud	sens de pente	BBBB	2	1962	83,22
5	Fantôme	culture	sud	haut de pente	BBBB	0	<1942	347,87
6	Fantôme	culture	sud	haut de pente	BBBB	2	1953	174,00
7	Fantôme	culture	sud	haut de pente	BBBB	2	1977	148,00
8	Fantôme	prairie	sud	haut de pente	BBBB	2	2006	37,83
9	Fantôme	prairie	sud	haut de pente	BBBB	4	1996	123,79
10	Fantôme	prairie	sud	haut de pente	BBBB	4	1996	261,10
11	Fantôme	prairie	sud	haut de pente	BBBB	2	1977	180,92
12	Fantôme	prairie	sud	sens de pente	NNBB	1	1953	157,17
13	Fantôme	prairie	nord	haut de pente	BBBB	2	1953	288,79
14	Fantôme	prairie	nord	haut de pente	BBNB	0	<1942	317,32
15	Fantôme	prairie	nord	haut de pente	BBNB	0	<1942	118,83
16	Fantôme	prairie	nord	haut de pente	BBNB	0	<1942	160,00
17	Fantôme	prairie	nord	sens de pente	BBBB	2	1996	117,24
18	Fantôme	prairie	nord	sens de pente	BBBB	2	1996	95,34
19	Fantôme	prairie	nord	sens de pente	BBBB	2	1996	329,43
20	Fantôme	culture	sud	sens de pente	NBBB	2	1984	284,85
21	Fantôme	culture	sud	sens de pente	NBBB	1	1984	249,65
22	Fantôme	culture	nord	sens de pente	BBBB	2	1962	455,44

Transect	Bois	Nature du milieu adjacent	Orientation	Topographie	Continuité forestière	Nombre coupes depuis 1942	Année de la dernière coupe	Distance au bois le plus proche (m)
23	Fantôme	culture	sud	haut de pente	BNNB	1	1977	451,28
24	Fantôme	prairie	sud	sens de pente	BBBB	2	1977	170,12
25	Fantôme	culture	nord	sens de pente	BBNB	1	1992	534,90
26	Fantôme	culture	nord	sens de pente	BBNB	0	<1942	190,07
27	Fantôme	culture	nord	sens de pente	BBNB	1	1984	224,20
28	Fantôme	prairie	sud	sens de pente	NNNB	1	1992	267,41

Annexe 2 : Liste des espèces contactées. La nomenclature des espèces suit Flore europaea (Tutin et al. 1993). Les espèces utilisées dans les différentes analyses statistiques sont indiquées par une *. Enfin, le nombre de transects où l'espèce a été contactée est indiqué.

Code espèce	Nom de l'espèce	Ligneux	RLQ	Partition	Nb transect (/28)
Acecam	Acer campestre	*		*	18
Acepla	Acer platanoides	*			1
Agrcap	Agrostis capillaris		*		4
Ajupyr	Ajuga pyramidalis		*		1
Ajurep	Ajuga reptans		*		11
Allpet	Alliaria petiolata		*		1
Anenem	Anemone nemorosa		*	*	10
Antodo	Anthoxantum odoratum		*		1
Aruita	Arum italica		*	*	23
Arumac	Arum maculatum		*	*	13
Athfil	Athyrium filix-femina		*		1
Atrbel	Atropa bella-donna		*		1
Brapin	Brachypodium pinnatum		*		2
Brasyl	Brachypodium sylvaticum		*	*	10
Brycre	Bryonia cretica		*		1
Calvul	Calluna vulgaris	*			1
Carbet	Carpinus betulus	*		*	22
Carfla	Carex flacca		*		8
Carpen	Carex pendula		*		2
Carpra	Cardamine pratensis		*	*	10
Carstr	Carex strigosa		*		1
Carsyl	Carex sylvatica		*		10
Carumb	Carex umbrosa		*	*	13
Cassat	Castanea sativa	*			6
Cirpal	Cirsium palustre		*		1
Clevit	Clematis vitalba		*	*	10
Consum	Conysa floribunda		*		2
Corave	Corylus avellana	*		*	17
Corsan	Cornus sanguinea	*		*	19
Cralae	Crataegus laevigata	*			5
Cramon	Crataegus monogyna	*		*	27
Crulae	Cruciata laevipes		*		3
Cytsco	Cytisus scoparius	*		*	14

Code espèce	Nom de l'espèce	Ligneux	RLQ	Partition	Nb transect (/28)
Dacglo	Dactylis glomerata		*		3
Desfle	Deschampsia flexuosa		*		3
Dryaff	Dryopteris filix-mas		*		1
Elycan	Elymus caninus		*		1
Erivag	Erica vagans	*			2
Euoeur	Euonymus europaeus	*			2
Eupdul	Euphorbia dulcis		*		2
Fagsyl	Fagus sylvatica	*			10
Feshet	Festuca heterophylla		*		2
Fraaln	Frangula alnus	*			3
Fraexc	Fraxinus excelsior	*		*	11
Fraves	Fragaria vesca		*		1
Galapa	Galium aparine		*	*	25
Genger	Genista germanica		*		1
Genpil	Genista pilosa		*		1
Gernod	Geranium nodosum		*		2
Gerrob	Geranium robertianum		*		3
Geuurb	Geum urbanum		*		1
Hedhel	Hedera helix	*		*	28
Hiemur	Hieracium murorum		*		2
Hollan	Holcus lanatus		*		2
Holmol	Holcus mollis		*		6
Hypand	Hypericum androsaemum	*			4
Hypper	Hypericum perforatum		*		1
Hyppul	Hypericum pulchrum		*		3
Ileaqu	Ilex aquifolium	*		*	11
Juninf	Juncus inflexus		*		2
Laslat	Laserpitium latifolium		*		2
Latmon	Lathyrus montanus		*	*	12
Ligvul	Ligustrum vulgare	*		*	24
Lonper	Lonicera periclymenum	*		*	28
Lonxyl	Lonicera xylosteum	*		*	13
Luzfor	Luzula forsteri		*		7
Malsyl	Malus sylvestris	*			3
Meluni	Melica uniflora		*	*	10
Mesger	Mespilus germanica	*			2
Molcae	Molinia caerulea		*		1

Code espèce	Nom de l'espèce	Ligneux	RLQ	Partition	Nb transect (/28)
Myosco	Myosotis scorpioides		*		1
Ororap	Orobanche rapum-genistae		*		1
Poaann	Poa annua		*		1
Poatri	Poa trivialis		*		4
Polset	Polystichum setiferum		*		2
Poptre	Populus tremula	*		*	8
Potere	Potentilla erecta		*		1
Potste	Potentilla sterilis		*		2
Pruavi	Prunus avium	*		*	28
Pruspi	Prunus spinosa	*		*	26
Pteaqu	Pteridium aquilinum		*		6
Pulaff	Pulmonaria affinis		*	*	17
Quepet	Quercus petraea	*		*	10
Quepub	Quercus pubescens	*		*	17
Querob	Quercus robur	*		*	27
Ranacr	Ranunculus acris		*		2
Ranfic	Ranunculus ficaria		*	*	9
Rannem	Ranunculus nemorosus		*	*	9
Ranrep	Ranunculus repens		*	*	11
Rhacar	Rhamnus catharticus		*		1
Robpse	Robinia pseudoacacia	*			1
Rosarv	Rosa arvensis	*		*	25
Roscan	Rosa canina	*			7
Rubfru	Rubus fruticosus Gr.	*		*	28
Rubper	Rubia peregrina		*	*	27
Rumace	Rumex acetosa		*		1
Rusacu	Ruscus aculeatus	*		*	26
Salcap	Salix caprea	*			1
Samnig	Sambucus nigra	*			5
Saneur	Sanicula europaea		*		3
Scilil	Scilla lilio-hyacinthus		*		1
Scrnod	Scrofularia nodosa		*		1
Sertin	Serratula tinctoria		*		3
Soldul	Solanum dulcamara	*			4
Sortor	Sorbus torminalis	*		*	20
Staoff	Stachys officinalis		*	*	8
Stehol	Stellaria holostea		*		7

Code espèce	Nom de l'espèce	Ligneux	RLQ	Partition	Nb transect (/28)
Stemed	Stellaria media		*		5
Steuli	Stellaria alsine		*		7
Sucpra	Succisa pratensis		*		3
Tamcom	Tamus communis		*	*	28
Taroff	Taraxacum officinale		*		2
Teusco	Teucrium scorodonia		*	*	14
Uleeur	Ulex europaeus	*			1
Ulmin	Ulmus minor	*			5
Valoff	Valeriana officinalis		*		3
Vercha	Veronica chamaedrys		*		5
Verhed	Veronica hederifolia		*		1
Vermon	Veronica montana		*		5
Veroff	Veronica officinalis		*		2
Verser	Veronica serpyllifolia		*		1
Viblan	Viburnum lantana	*			2
Vibopu	Viburnum opulus	*			1
Viohir	Viola hirta		*		2
Viorei	Viola reichenbachiana		*	*	21
Vioriv	Viola riviniana		*		2
Viosp.	Viola sp.		*	*	19

Annexe 3 : Liste des publications et communications associées à ce travail de thèse.

PUBLICATIONS À COMITÉ DE LECTURE INTERNATIONAL

Alignier A., Espy, P., Deconchat, M. & Ladet S. (2010) Cartolis : vers un outil géomatique pour identifier et caractériser les segments de lisières forestières. *Revue Internationale de Géomatique* (soumis).

Alignier A. & Deconchat M. (2010) Variability of forest edge effect on vegetation implies to reconsider its assumed hypothetical pattern. *Applied Vegetation Science* (in press, DOI: 10.1111/j.1654-109X.2010.01105.x).

PUBLICATIONS DANS DES ACTES À COMITÉ DE LECTURE

Deconchat M., **Alignier A.**, Espy P. & Ladet S. (2010) Identification and characterization of forest edge segments for mapping edge diversity in rural landscapes. In: *Forest Landscapes and Global Change-New Frontiers in Management, Conservation and Restoration. Proceedings of the IUFRO Landscape Ecology Working Group International Conference, September 21-27, 2010, Bragança, Portugal*. J.C. Azevedo, M. Feliciano, J. Castro & M.A. Pinto (eds.), pp.480-485, Instituto Politécnico de Bragança, Bragança, Portugal.

Alignier A. & Deconchat M. (2008) La variabilité des lisières et leur effet sur les communautés végétales forestières. In : *Actualité de la recherche en écologie des communautés végétales*. Ed Tec&Doc, pp151-156, Lavoisier, Paris.

PUBLICATION SANS COMITÉ DE LECTURE

Burnel L., **Alignier A.** & Perrin, P. (2010) Présentation d'une méthode d'étalonnage de mini capteurs enregistreurs de température et d'humidité relative pour utilisation in situ ». *Le Cahier des techniques de l'INRA*, 70, 5-16.

PUBLICATIONS EN PRÉPARATION

Alignier A. & Deconchat M. (2010) Assessing biotic and abiotic response to forest edge influence on a set of transects: use of a multi-way approach, *STATIS. Journal of Vegetation Science* (invité à resoumettre).

Alignier A. & Deconchat M. Continuous response functions for measuring edge effect in vegetation and environmental data: discrepancy from expected patterns.

COMMUNICATIONS ORALES ET POSTERS

Alignier A., Espy P., Deconchat M. & Ladet S. (2010) Cartolis : vers un outil géomatique pour identifier et caractériser les segments de lisières forestières. SAGEO 2010, Toulouse, le 17-19 novembre 2010. Communication orale.

Alignier A. & Deconchat M. (2010) Faibles variations microclimatiques dans les lisières de petits bois du sud-ouest de la France. Journée des doctorants SEVAB, Toulouse – France, 27 Octobre 2010. Poster.

Deconchat M., **Alignier A.**, Espy P. & Ladet S. (2010) Identification and characterization of forest edge segments for mapping edge diversity in rural landscapes. IUFRO Forest landscapes and global changes, Bragança - Portugal, 21-27 Septembre 2010. Communication orale.

Alignier A. & Deconchat M. (2010) Faibles variations microclimatiques dans les lisières de petits bois du sud-ouest de la France. Ecologie 2010, Montpellier – France, 2-4 Septembre 2010. Poster.

Alignier A. & Deconchat M. (2009) Les lisières forestières : quand la pratique remet en cause la théorie. Journée des doctorants SEVAB, Toulouse – France, 27 Novembre 2009. Communication orale.

Alignier A. & Deconchat M. (2009) Forest edge responses present a variety of patterns in southwestern France. 9th Annual Meeting of the British Ecological Society, Hertfordshire - UK, 8-10 Septembre 2009. Communication orale.

Alignier A. & Deconchat M. (2009) Comparaison des profils de composition des communautés végétales forestières en réponse à la lisière. ECOVEG 5, Gembloux - Belgique, 8-10 Avril 2009. Communication orale.

Alignier A. & Deconchat M. (2008) La variabilité des lisières et son effet sur les communautés végétales forestières. Journée des doctorants SEVAB, Toulouse – France, 21 Novembre 2008. Poster.

Alignier A. & Deconchat M. (2008) La variabilité des lisières et leur effet sur les communautés végétales forestières. ECOVEG 4, Rennes - France, 12-14 Mars 2008. Poster.

Index des figures

Figure 1 : Illustration des conséquences de la fragmentation avec le morcellement d'un massif forestier en plusieurs petits fragments de surface réduite et plus isolés.	3
Figure 2 : Modèle conceptuel des conséquences de la fragmentation forestière. Les flèches indiquent des relations causales. Adapté de Zuidema et al. (1996) et Lindenmayer et Franklin (2002).	4
Figure 3 : Relations spatiales entre limite, lisières et bordure. Adapté de Forman (1995).	7
Figure 4 : Photographies d'une lisière vue de l'extérieur (à gauche) et vue de l'intérieur (à droite). En rouge, la limite entre l'habitat forestier et l'habitat non forestier.	8
Figure 5 : Photographies de lisières forestières entretenues.	9
Figure 6 : Trois types d'effets de lisière. a) la variable de réponse présente un gradient monotone en fonction de la distance à la bordure jusqu'à un seuil ; b) patron complexe avec un pic à une distance intermédiaire ; c) absence d'effet de lisière observé (ligne en trait plein) du fait de l'interaction entre deux variables (lignes pointillées). Adapté de Murcia (1995).	10
Figure 7 : Caractérisation de l'effet de lisière par sa profondeur d'influence (DEI) et sa magnitude (MEI).	11
Figure 8 : Comportement des processus au niveau d'une discontinuité. La ligne en gras correspond à la lisière, les flèches indiquent les flux. La longueur des flèches indique la taille des flux. Adapté de Strayer et al. (2003).	14
Figure 9 : La composition en espèces d'une communauté locale est la conséquence de nombreux facteurs interagissant de façon hiérarchique. Adapté de Morin (1999), Bestelmeyer et al. (2003) et Lortie et al. (2004).	14
Figure 10 : Photo-interprétation des lisières d'un bois des vallées et coteaux de Gascogne.	16
Figure 11 : Photographies d'une lisière en été (à gauche) et en hiver (à droite). Le développement de la végétation influence probablement les effets de lisière sur les variables abiotiques, en limitant la pénétration des flux d'énergie comme la lumière.	17
Figure 12 : Schéma en coupe transversale d'une lisière pluristratifiée. Adapté de Snoek et Baar (2001).	18
Figure 13 : Photographies d'une lisière « soft », étagée, avec un cordon de buissons (à gauche) et d'une lisière « hard » à fort contraste avec la matrice agricole (à droite).	18
Figure 14 : Structure du manuscrit de thèse.	22
Figure 15 : Carte de localisation et photographie du site d'étude LTER Vallées et coteaux de Gascogne.	25
Figure 16 : Reconstitution de la continuité forestière des bois Fantôme et de La Broquère à partir des cartes historiques de Cassini (1771), du cadastre napoléonien (1825) et d'une série de photographies aériennes (1942-2006). Les fragments forestiers <i>anciens</i> sont ceux dont le boisement est antérieur à 1825. Les fragments forestiers <i>récents</i> sont ceux dont le boisement est ultérieur à 1825. Les fragments forestiers qui ont fait l'objet de boisement et reboisement successifs depuis 1771 sont qualifiés de boisement <i>perturbé</i>	26
Figure 17 : Carte des fréquences de coupes forestières, de 1942 à 2006, sur les bois Fantôme et de La Broquère.	27
Figure 18 : Schéma illustrant la topographie des lisières.	28
Figure 19 : Photographies de deux lisières étudiées, en contact direct avec la matrice adjacente de nature agricole (culture à gauche ; prairie à droite).	28

Figure 20 : Carte de localisation des 28 transects échantillonnés, répartis entre le Bois Fantôme et le Bois de La Broquère. Se reporter à l'Annexe 1 pour les caractéristiques des transects.	30
Figure 21 : Schéma de la stratégie d'échantillonnage au moyen de transects subdivisés en 20 quadrats contigus de 2 m × 2 m.	30
Figure 22 : Schéma d'un quadrat élargi pour le recensement des espèces dont les individus mesuraient plus de 2 m et d'un diamètre supérieur à 1 cm à 1,30 m de hauteur.	31
Figure 23 : Structure générale des données de communautés. Adapté de Deconchat (1999) et McCune et Grace (2002).	32
Figure 24 : Schéma d'une analyse RLQ. Adapté de Dolédec et al. (1996).	34
Figure 25 : Synthèse des principales relations étudiées dans chaque partie (dont le numéro est indiqué dans les bulles).	35
Figure 26 : Schéma du protocole expérimental de détermination du patron de réponse à l'effet de lisière. Les valeurs de la variable de réponse obtenues à chaque distance sont moyennées afin de créer un transect "composite" représentatif d'un type de lisière.	41
Figure 27 : Species composition (scores on the first PCA axis) in relation to distance from border for transect 15. a) The division point of the data into two groups was moved progressively further into the forest interior until all pairs of regression had been tested. b) The regression pair that had at least one significant regression ($p \leq 0.05$) and the minimal value for the sum of the error sum of squares gave the division point corresponding to depth of edge influence. --- indicates the limit between edge (●) and interior (○) zones.	53
Figure 28 : Regression coefficients, for a) species richness and b) composition, of the best pair of regressions obtained by means of the two-phase linear regression method for each transect. The first code letter stands for adjacent land cover (C=crop, square symbol; M=meadow, circle symbol), the second for orientation (N=north, black symbol; S=south, white symbol), and the last one for topographic position (I= inslope, line crossing the symbol; U=upslope) of boundaries. Transects 7, 14, 27 and 28 for species richness and transect 14 for composition are not shown as their regression coefficients could not be determined with the two-phase linear regression method. The transects considered as following the two-phase response pattern were underlined.	56
Figure 29 : Edge response curves describing variation in biotic (species richness, percent cover and composition) and abiotic (soil temperature, soil moisture, penetrability, pH and canopy openness) data as a function of distance from the border. Filled circles are mean values by distance and solid bars represent standard deviation.	67
Figure 30 : Representation for each transect (numbered T01 to T28) of the best model selected by the weighted AIC amongst the five statistical models tested (null, linear, exponential, logistic and unimodal). Rows: the biotic (3) and abiotic (5) variables tested; Columns: the five models tested with the method.	69
Figure 31 : STATIS analysis detects common structure upon a sequence of K tables matched in terms of statistical units. In our case, n=20 plots in each transect, p=127 plant species for biotic data, p=5 for abiotic data and K=28 transects or repetitions. Adapted from Stanimirova et al. (2004).	82
Figure 32 : The ade4 output of STATIS for the plant composition (presence/absence) matrix. The transects are numbered from T01 to T28. a) The interstructure takes into account the similarity between tables (transects). The correlations between tables were assessed by calculating the RV coefficient. The individual vectors shown in the correlation circle provide a Euclidean view of the	

similarity between tables measured by the RV coefficients. Here, the directions and norms of the vectors are similar: all the tables contribute similarly to the construction of the compromise.

b) The plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise. The individual values justify the retention of only the first two axes (accounting for 25% of the total variance). The mean quadrats are numbered from 1 to 20 as a function of their position along the transect. Mean quadrat 1 is found below quadrats 2 and 3. Quadrat 10 is hidden by quadrat 11. c) Representation of \cos^2 as a function of the weight attributed to each table (transect) in compromise construction. For example, transect 25 is one of the tables with a structure very similar to that of the compromise ($\cos^2=0.69$). d) Projection of the principal component of the PCA for each table on the plane 1-2 of the compromise. 84

Figure 33 : The ade4 output of STATIS for the percent cover (log-transformed) matrix for plant species. The transects are numbered from T01 to T28. a) The interstructure takes into account the similarity between tables (transects). The correlations between tables were assessed by calculating the RV coefficient. The individual vectors shown in the correlation circle provide a Euclidean view of the similarity between tables measured by the RV coefficients. Here, the directions and norms of the vectors are similar: all the tables contribute similarly to the construction of the compromise. b) The plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise. The individual values justify the retention of only the first two axes (accounting for 23% of the total variance). The mean quadrats are numbered from 1 to 20 as a function of their position along the transect. Mean quadrat 1 is hidden by quadrat 4, and quadrat 19 is hidden by quadrat 20. c) Representation of \cos^2 as a function of the weight attributed to each table (transect) in compromise construction. For example, transect 28 is the table with the structure most closely resembling that of the compromise ($\cos^2=0.79$). d) Projection of the principal component of the PCA for each table onto the plane 1-2 of the compromise..... 85

Figure 34 : The ade4 output of STATIS for the abiotic variables matrix. The transects are numbered from T01 to T28. a) The interstructure takes into account the similarity between tables (transects). The correlations between tables were assessed by calculating the RV coefficient. The individual vectors shown in the correlation circle provide a Euclidean view of the similarity between tables measured by the RV coefficients. Here, the directions and norms of the vectors are quite similar: all the tables contribute similarly to the construction of the compromise. b) The plane corresponding to factors 1 and 2 of the compromise. The individual values justify the retention of only the first two axes (accounting for 43% of the total variance). The quadrats are numbered from 1 to 20 as a function of their position along the transect. Quadrats 10 and 11 are hidden behind quadrat 12. Quadrat 15 is hidden by quadrat 14, and quadrat 16 is hidden by quadrat 17. c) Representation of \cos^2 as a function of the weight attributed to each table (transect) in compromise construction. For example, transect 20 is one of the tables with a structure closely resembling that of the compromise ($\cos^2=0.77$). d) Projection of the principal component of the PCA for each table onto the plane 1-2 of the compromise..... 86

Figure 35 : Premier axe d'ordination de l'analyse RLQ. Les ronds noirs indiquent la position moyenne des espèces en fonction des scores des relevés, les lignes horizontales représentent la déviation standard des espèces au niveau des relevés. Pour les abréviations des espèces, se reporter à l'Annexe 2. 96

Figure 36 : Lien entre la position des espèces sur le premier axe de la RLQ et leurs traits biologiques. Seuls les traits significativement associés au premier axe de la RLQ sont représentés. Les abréviations font référence au Tableau 7. 98

Figure 37 : Importance relative des variables paysagères, historiques et environnementales sur la variation de la composition en espèces des lisières forestières, obtenue à partir de CCA partielles. La part de variation non expliquée est indiquée sous le graphique.....	107
Figure 38 : Biplot espèces-environnement, présentant les résultats de la CCA après sélection ascendante hiérarchique des variables explicatives. Pour les abréviations d'espèces, voir l'Annexe 2 ; pour les abréviations des variables voir le Tableau 9.....	109
Figure 39 : Mini-capteur HOBO H08-004-02.	117
Figure 40 : Paliers de température ascendants et descendants, d'une durée de 2h chacun.	119
Figure 41 : Boîtes à moustache de 5 HOBO testés en humidité relative (H.R.) au palier de 61%.....	120
Figure 42 : Ecarts obtenus avant correction entre les températures enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.....	122
Figure 43 : Ecarts obtenus après correction entre les températures enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.....	123
Figure 44 : Ecarts obtenus avant correction entre les humidités relatives enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.....	123
Figure 45 : Ecarts obtenus après correction entre les humidités relatives enregistrées par les capteurs HOBO et les valeurs des étalons, pour chaque palier testé. Les lignes en gras indiquent les incertitudes de mesures fournies par le constructeur correspondant à notre EMT. A chaque HOBO correspond une couleur.....	124
Figure 46 : Schéma du dispositif d'échantillonnage des variables microclimatiques et édaphiques pour un transect.	128
Figure 47 : Photographies de HOBO mis en place sur le terrain.	128
Figure 48 : Boxplots de la température de l'air (en °C) par mois, sur une période de mesure de 365 jours (décembre 2008-novembre 2009) pour l'ensemble des 35 mini-capteurs enregistreurs HOBO.	130
Figure 49 : Boxplots de l'humidité relative de l'air (en %) par mois, sur une période de mesure de 365 jours (décembre 2008-novembre 2009) pour l'ensemble des 35 mini-capteurs enregistreurs HOBO.	130
Figure 50 : Diagramme ombrothermique obtenu à partir des données de la station météo sur le site de Saman (St-André), pour la période étudiée (décembre 2008-novembre 2009). D'après l'indice de Gaussen, la période juillet-octobre 2009 représente une période dite de sécheresse (P<2T). Le mois d'avril, quant à lui, a été particulièrement pluvieux.	131
Figure 51 : Température de l'air moyenne (en °C) enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour chacun des sept transects et la station météo de référence. Les courbes résultent d'un lissage par décade.	132
Figure 52 : Humidité relative de l'air moyenne (en %) enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour chacun des sept transects. Les courbes résultent d'un lissage par décade.	132

Figure 53 : Température de l'air moyenne (en °C) enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 3. Les courbes résultent d'un lissage par décade.	133
Figure 54 : Humidité relative de l'air moyenne (en %) enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 3. Les courbes résultent d'un lissage par décade.	133
Figure 55 : Importance relative de la saison, le transect et la distance sur la variation de la température de l'air, enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009. Les pourcentages de variance expliquée sont obtenus à partir de CCA partielles.....	134
Figure 56 : Amplitude de variation (max-min) journalière de la température de l'air (en °C), du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 5. Les courbes résultent d'un lissage par décade.....	135
Figure 57 : Amplitude de variation (max-min) de l'humidité relative de l'air (en %) journalière, du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 1. Les courbes résultent d'un lissage par décade.....	135
Figure 58 : Ecarts de la température de l'air (en °C) à la moyenne quotidienne du transect enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 3. Les courbes résultent d'un lissage par décade.....	136
Figure 59 : Ecarts à la moyenne quotidienne de l'humidité relative de l'air (en %), enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, à cinq distances de la bordure, pour le transect 5. Les courbes résultent d'un lissage par décade.....	137
Figure 60 : Ecarts à la moyenne quotidienne de la température de l'air (en °C), enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour tous les transects, à 1 m de la bordure. Les courbes résultent d'un lissage par décade.....	138
Figure 61 : Ecarts à la moyenne quotidienne de l'humidité relative de l'air (en %), enregistrée du 1 ^{er} décembre 2008 au 30 novembre 2009, pour tous les transects, à 1 m de la bordure. Les courbes résultent d'un lissage par décade.....	138
Figure 62 : Température de l'air (en °C) mensuelle moyenne des lisières exposées au Nord par rapport aux lisières exposées au Sud, à la distance = 1 m de la bordure. Les * indiquent des différences significatives entre Nord et Sud, à un mois donné.....	139
Figure 63 : Humidité relative de l'air (en %) mensuelle moyenne des lisières exposées au Nord par rapport aux lisières exposées au Sud, à la distance de 1 m de la bordure. Les * indiquent des différences significatives entre Nord et Sud, à un mois donné.....	140
Figure 64 : Etapes de la méthode Cartolis développée en utilisant les fonctionnalités par défaut dans ArcGis et d'autres outils additionnels (extension et scripts). En partie A, nous décrivons les étapes les plus importantes de la méthode Cartolis sur un extrait d'image comportant 2 bois. En partie B, la légende illustre les symboles utilisés.	149
Figure 65 : Bloc diagramme 3D illustrant les trois caractéristiques calculées des segments de lisière à savoir l'orientation, la position dans la pente et la nature du milieu voisin. Les lignes de niveaux aident à interpréter la position dans la pente. Pour la sémiologie, se reporter aux Figures 3 et 4. Par exemple, la lisière encerclée de rouge est une lisière Nord, orientée haut de pente, au voisinage d'un sol nu.	153
Figure 66 : Explication de la grille sémiologique « CartolisSymbol ».	154
Figure 67 : Carte synthétique des trois variables caractéristiques des segments de lisière, calculées pour la zone test composée de 4 bois et 34 segments de lisière et application de la sémiologie	

retenue. L'orientation cardinale (OC) est discrétisée en huit classes, l'orientation de pente (OP) est représentée selon les trois classes possibles et l'occupation du sol (OS) est représentée selon un gradient d'extensification croissant (des cultures jusqu'aux éléments boisés). Les branches et boucles sont deux milieux arborés interprétés par GUIDOS. On note qu'un segment de lisière peut être voisin de 2 occupations du sol (exemple de la lisière nord du bois n°3).....	155
Figure 68 : Nombre de lisières observées en fonction de leurs attributs (orientation, position dans la pente et nature du milieu voisin) sur la zone d'étude de 193 km ²	156
Figure 69 : Carte binaire bois/non bois des différentes emprises géographiques étudiées dans la thèse. En noir, l'emprise restreinte (0,5 km ²) et étendue de Cartolis (193 km ²). En rouge, la zone d'étude couvrant le Bois Fantôme et le Bois de La Broquère. Nous avons assuré un emboîtement des dispositifs étudiés pour assurer une correspondance entre les résultats obtenus dans chaque partie de la thèse. La ligne grise sépare deux types de paysage dont l'histoire de fragmentation est différente. Ces deux paysages pourront être comparés à terme au moyen de Cartolis.....	160
Figure 70 : Combinaison de la carte d'occupation du sol et de la classification MPSA sous GUIDOS appliquée à la zone test de Cartolis.....	162
Figure 71 : Représentation spatiale des éléments « bois » et « lisière » dans Cartolis. Il est possible de passer d'un type de primitive à un autre par des outils de conversion (fonctionnalité « Polygon To Polyligne » de l'outil ET GeoWizards).....	163
Figure 72 : Carte d'occupation du sol issue du travail de classification d'images satellitaires SPOT5 de 2005 par E. Barussaud en 2008. Les occupations des sols sont classées selon un gradient d'extensification agricole. Le zoom correspond à l'emprise restreinte sur laquelle a été testée la méthode Cartolis.	164
Figure 73 : Bilan de la méthode Cartolis selon la symbologie CartolisSymbol, appliquée sur une zone restreinte de 57 ha. Les segments de lisière, issus de Cartolis, sont classés en fonction de leur orientation, leur topographie et la nature du milieu adjacent. Les segments de lisière sont issus de la généralisation des contours des polygones de bois. Ces polygones sont identifiés par GUIDOS sur la base de la carte d'occupation des sols de 2006, issue de la classification supervisée d'images satellitaires SPOT5. Les segments de lisière sont superposés à la photographie aérienne de 2006. En vert clair, les principales isolignes d'altitude.....	167
Figure 74 : Patrons généraux de réponse suite à la création d'une lisière. MEI : magnitude d'effet de lisière, DEI : profondeur d'effet de lisière. Avec le temps et la dynamique naturelle de la végétation, la profondeur d'effet de lisière diminue progressivement alors que la magnitude demeure inchangée voire s'accroît. Les lisières des coteaux de Gascogne correspondraient au cas des lisières « nouvellement créées ». Adapté de Ross (2005).	173
Figure 75 : Résumé des principaux facteurs qui agissent sur la répartition spatiale des communautés végétales en lisière de forêt. Dans les encadrés figurent les critères de classification des bordures proposés par Strayer et al. (2003).	176
Figure 76 : Lien entre les critères de classification des bordures de Strayer et al. (2003) et un modèle hiérarchique de composition des communautés végétales (Lortie et al., 2004). Ne sont représentées par des flèches que les interactions les plus évidentes entre les deux modèles. * L'environnement n'est pas un attribut recensé par Strayer et al. (2003) mais étant donné son implication évidente dans la composition des communautés, il a été rajouté au schéma. ** La perméabilité n'a pas été étudiée dans ce travail mais elle est reportée sur le schéma à titre indicatif. Les chiffres indiquent les relations qui seront explicitées dans le texte sur la base de nos résultats.	177

Figure 77 : Diagramme conceptuel des patrons d'effet de lisière suite à la création d'une lisière et leur évolution dans le temps selon l'intensité de gestion. A gauche, sans intervention humaine ; à droite, une gestion avec intervention humaine régulière assurant le maintien de la lisière à sa place et inhibant l'expansion naturelle de la végétation de lisière sur la matrice adjacente..... 185

Index des tableaux

Tableau 1: Définitions d'écotone, bordure, lisière et lisière forestière utilisées dans la littérature. Adapté de Yarrow et Marin (2007). Les termes en anglais sont précisés entre parenthèses.....	7
Tableau 2 : Définitions des différents concepts associés aux lisières utilisés dans la littérature. Adapté de Harper et al. (2005).....	12
Tableau 3 : Répartition des différents transects selon leur numéro en fonction des attributs des lisières.....	29
Tableau 4 : Tableau synthétique des principales méthodes de détermination de la profondeur d'effet de lisière (DEI). / indique les données manquantes.....	48
Tableau 5 : F-values and significance for the effects of adjacent land cover, orientation and topography and their interactions on the regression coefficients for species richness and composition, as obtained from ANOVA. *: $p < 0.05$; ns: not significant.....	57
Tableau 6 : Proportion of the five statistical models selected by the weighted AIC for each transect overall variables (richness, percent cover, composition, soil temperature, soil moisture, soil penetrability, soil pH and percent canopy openness). For each transect, the nature of its adjacent land cover, its orientation and topography are indicated. In bold, the maximum occurrence frequencies amongst the five statistical models.	70
Tableau 7 : Traits biologiques des espèces végétales pris en considération lors des analyses.	93
Tableau 8 : Liens entre les traits biologiques et la position des espèces sur l'axe 1 de la RLQ. Les coefficients de corrélations de Spearman et les p-values sont donnés pour les variables ordinales et quantitatives. Les p-values des tests de Kruskal-Wallis sont données pour les autres variables.	97
Tableau 9 : Variables explicatives retenues pour les analyses.....	104
Tableau 10 : Résultats des analyses de CCA utilisant chacune des variables explicatives de chaque groupe comme variable contraignante. La proportion de variance expliquée par chaque variable est montrée. La significativité des axes et des variables est testée par un test de permutations de Monte-Carlo (1000 permutations). ** $p < 0,01$	106
Tableau 11 : Spécifications du constructeur pour le HOBO H08-004-02.....	117
Tableau 12 : Caractéristiques générales des étalons.....	118
Tableau 13 : Tableau récapitulatif des erreurs observées sur l'ensemble des capteurs HOBO pour la température et l'hygrométrie.	120
Tableau 14 : Valeurs des coefficients de la droite d'ajustement de la correction pour la température. Extrait pour 5 HOBO.	121
Tableau 15 : Valeurs des coefficients de la droite d'ajustement de la correction pour l'humidité. Extrait pour 5 HOBO.	122
Tableau 16 : Attributs des lisières pour les transects étudiés.....	127
Tableau 17 : Moyenne et écart-type des températures (en °C) de l'air et du sol, de l'humidité de l'air (en %) journalières et des différences ($\Delta = \text{max} - \text{min}$), sur une période de mesure de 365 jours (décembre 2008 – novembre 2009).....	129
Tableau 18 : Test de l'effet des attributs des lisières sur les moyennes mensuelles A) de température de l'air, B) d'humidité relative de l'air mesurées à la distance = 1m, par des comparaisons de moyennes (Wilcoxon test). ns : non significatif, * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.001	139

Tableau 19 : Description des paramètres utilisés dans les différentes étapes du processus de Cartolis. Les numéros d'étape sont détaillés dans la Figure 64.....	152
Tableau 20 : Statistiques générales sur les entités manipulées au cours des étapes de Cartolis. Les numéros d'étape sont détaillés dans la Figure 64.....	155

Table des matières

Partie 1. L'écologie végétale appliquée aux lisières de forêts : les concepts à l'épreuve des observations	1
I. De la transformation des paysages ruraux à de nouveaux enjeux environnementaux.....	2
A. Des préoccupations nouvelles autour de la biodiversité dans des paysages qui changent ...	2
B. Les lisières, premiers éléments du paysage concernés par les changements d'occupation des sols	3
C. Les lisières, utiles à l'homme et favorables à la biodiversité ?	4
II. Les lisières forestières et leurs effets sur les patrons de distribution des communautés végétales : cadre conceptuel.....	6
A. Qu'est-ce qu'une lisière ?.....	6
B. Bref aperçu historique du concept de lisière	8
C. Processus à l'origine des lisières : confrontation de deux régimes de perturbation.....	8
D. L'influence des lisières ou « effet de lisière »	9
1. Des patrons continus ou discontinus ?.....	9
2. Pourquoi et comment caractériser les effets de lisière ?.....	10
3. Les effets de lisière sur les variables abiotiques	12
4. Les effets de lisière <i>directs</i> sur les variables biotiques.....	13
5. Les effets de lisière <i>indirects</i> sur les variables biotiques.....	13
E. L'effet de lisière, un filtre écologique ?.....	14
F. Les facteurs qui influencent les effets de lisière	15
1. Les attributs des lisières	15
2. Le contexte paysager.....	16
3. Les variations temporelles : journalière, saisonnière et à long-terme.....	16
4. Les perturbations et dynamiques de végétation	17
III. Positionnement et problématique de la thèse	19
A. Objectifs	19
B. Choix stratégiques	19
1. Choix de petits bois fragmentés.....	19
2. Choix de la strate basse de la végétation forestière	20
3. Choix d'un dispositif en transects pour une étude à fine résolution	20
C. Positionnement dans le contexte de recherche de DYNAFOR.....	21
D. Organisation du manuscrit.....	22

Partie 2. Matériel et méthodes	24
I. Site d'étude	25
A. Un site d'étude à long terme.....	25
B. Caractéristiques du site d'étude	25
C. Des bois bien documentés	26
D. Des lisières contrastées.....	27
II. Méthodes d'échantillonnage	29
A. Inventaire de la composition des communautés végétales forestières (variable de réponse) 29	
B. Inventaire de la composition de la strate arbustive (>2 m) et arborée (variable explicative) 31	
C. Inventaire des variables environnementales (variables explicatives).....	31
III. Analyses statistiques des données.....	32
A. Structure des données	32
B. Analyses uni- et bivariées.....	33
C. Analyses multivariées.....	33
D. Synthèse des analyses principales.....	35
Partie 3. Un patron théorique de distribution de la végétation remis en cause dans les lisières des coteaux de Gascogne	36
I. Analyse comparative des méthodes statistiques pour la caractérisation des patrons de réponse à l'effet de lisière.....	39
A. Introduction.....	39
B. Pourquoi y a-t-il peu de consensus entre les méthodes ?	40
C. Les différentes méthodes d'étude des effets de lisière	42
1. Les méthodes faisant l'hypothèse d'un patron discontinu en réponse à l'effet de lisière	43
2. Les méthodes faisant l'hypothèse d'un patron continu en réponse à l'effet de lisière....	45
D. Discussion	46
II. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern.....	49
A. Introduction.....	50
B. Material and methods.....	51
1. Study site	51
2. Sampling design.....	51
3. Data analysis.....	52
C. Results	54

1.	Species richness and species composition	54
2.	Vegetation response profiles to edge influence	54
D.	Discussion	57
III.	Continuous response functions to measure edge effect in vegetation and environmental data: discrepancy from expected patterns	61
A.	Introduction.....	62
B.	Material and methods.....	63
1.	Study area.....	63
2.	Sampling design.....	63
3.	Vegetation data	64
4.	Environmental data	64
5.	Statistical analysis.....	64
C.	Results	66
1.	Vegetation and environmental data	66
2.	Mean response models overall the transects and variables.....	66
3.	Response models per variable	67
4.	Response models per transect	69
5.	Effect of the borders' attributes.....	70
D.	Discussion	71
	Partie 4. La variabilité de réponse des communautés végétales à l'effet de lisière et ses déterminants.....	74
I.	Assessing the biotic and abiotic response patterns to forest edge influence from a set of transects: use of the multi-way STATIS method	77
A.	Introduction.....	78
B.	Material and Methods.....	79
1.	Study area.....	79
2.	Sampling design.....	80
3.	Vegetation data	80
4.	Abiotic variables	80
5.	The STATIS method	81
C.	Results	83
1.	General results	83
2.	Presence/absence of plant species	83
3.	Abundance of plant species	84
4.	Abiotic variables	86

D.	Discussion	87
II.	Traits de vie des espèces impliqués dans la réponse à l'effet de lisière	90
A.	Introduction.....	90
B.	Matériel et méthodes.....	91
1.	Site d'étude	91
2.	Echantillonnage	91
3.	La matrice de végétation (L).....	92
4.	La matrice de variables environnementales (R).....	92
5.	Traits de vie des espèces (Q).....	93
6.	Analyses statistiques	94
C.	Résultats	95
D.	Discussion	98
III.	The relative importance of environmental, contextual and historical features for plant communities of forest edges.....	101
A.	Introduction.....	101
B.	Matériel et méthodes.....	102
1.	Zone d'étude	102
2.	Echantillonnage	103
3.	Végétation	103
4.	Variables environnementales, paysagères et historiques.....	103
5.	Analyses statistiques	105
C.	Résultats	106
1.	Sélection des variables explicatives	106
2.	Influence relative des ensembles de variables explicatives.....	106
3.	Modèle de CCA simplifié	107
D.	Discussion	109
	Partie 5. La variabilité temporelle des effets de lisière : approche par le microclimat.....	112
I.	Méthode d'étalonnage de mini capteurs enregistreurs de température et d'humidité relative pour utilisation in situ	115
A.	Introduction.....	115
B.	Objectifs de la méthode	116
C.	Matériel et Méthodes	116
1.	La chaîne des appareils.....	116
a)	Capteur de température et d'humidité relative à étalonner	116
b)	Les étalons	118

c) Le milieu de comparaison.....	118
2. Mode opératoire de l'étalonnage	119
a) Test en température.....	119
b) Test en hygrométrie	119
3. Traitement statistique des données.....	119
D. Résultats	120
1. Avant correction.....	120
a) Pour la température.....	121
b) Pour l'humidité relative.....	121
2. Après correction	121
a) Pour la température	121
b) Pour l'hygrométrie	121
E. Discussion et conclusion.....	124
II. Suivi intra-annuel des variations microclimatiques en lisière de forêt.....	126
A. Introduction.....	126
B. Matériel et méthodes.....	127
1. Matériel	127
2. Dispositif d'échantillonnage	127
3. Analyses statistiques	128
C. Résultats	129
1. Résultats généraux	129
2. Importance relative de la saison, du transect et de la distance à la bordure sur les variables microclimatiques.....	131
3. Amplitude de variation du microclimat plus importante en lisière	134
4. Faibles changements microclimatiques de la lisière vers l'intérieur du bois.....	136
5. Pas d'ordination des patrons microclimatiques en fonction des attributs des lisières ..	137
6. Effet de l'orientation sur le microclimat, à 1 m de la bordure.....	139
7. Pas de décalage dans le temps entre transects	140
D. Discussion	140
Partie 6. La variabilité spatiale des lisières : quantification et caractérisation dans un paysage de large étendue	143
I. Cartolis : un outil géomatique pour identifier et caractériser les segments de lisières forestières	146
A. Introduction.....	146
B. Mise au point de la chaîne de traitement	148

1.	Justification de la plateforme logicielle personnalisée	148
2.	Choix d'une représentation à base de lignes	148
3.	Application d'une représentation en segments de ligne pour les lisières	149
a)	Phase 1: localiser les bordures (étape 1 à 3 de la Figure 62)	150
b)	Phase 2: identifier les segments de lisière (étape 4 de la Figure 62)	150
c)	Phase 3 : caractérisation des segments de lisière (étape 5 de la Figure 62).....	152
4.	Recherche d'une sémiologie graphique personnalisée	154
C.	Résultats	154
1.	Représentations cartographique et tabulaire	154
2.	Analyses statistiques des variables	156
D.	Discussion	156
E.	Conclusion et perspectives.....	157
II.	Cartolis : un projet à l'interface entre écologie et géomatique	159
A.	Démarche	159
1.	L'analyse des effets de lisière sur la végétation : de l'échelle locale à l'échelle du paysage 159	
2.	Une représentation spatiale et standardisée des objets d'étude de Cartolis.....	161
a)	GUIDOS : un outil standard pour la classification des éléments boisés.....	161
b)	Le « segment de lisière » comme unité géomatique	162
B.	Les données spatiales et les outils de traitement pour une analyse à large échelle	163
C.	Des choix écologiques pour des paramètres géomatiques.....	164
D.	Les données de sortie de Cartolis.....	165
1.	Représentation graphique et tableau synthétique	165
2.	Le cas des lisières des coteaux de Gascogne : exemple de résultats	165
E.	Discussion	168
	Discussion générale	170
I.	Une variabilité inattendue des patrons de réponse à l'effet de lisière.....	171
A.	Absence d'effet de lisière : artefact ou réalité ?	171
B.	Diversité des facteurs impliqués dans la structuration des communautés végétales en lisière de forêt	174
1.	A quelle échelle faut-il étudier les communautés végétales de lisière de forêt ?	174
2.	Traits de vie : ébauche d'une approche fonctionnelle des lisières	175
3.	Les lisières vues comme des filtres supplémentaires dans l'organisation des communautés végétales	176
II.	Méthodologie : limites et propositions	178

A.	Les bois ruraux, un bon modèle d'étude ?	178
B.	Qualités et limites du dispositif d'échantillonnage	179
1.	Des quadrats contigus qui limitent la longueur du transect	179
2.	Une dépendance spatiale induite.....	179
C.	Une démarche d'analyse élaborée.....	180
D.	Une approche descriptive pour de futures approches semi-expérimentales.....	181
III.	Perspectives.....	182
A.	Prendre en compte la dynamique des lisières pour une meilleure compréhension des patrons de distributions des communautés végétales forestières	182
1.	De l'approche synchronique à l'approche diachronique : l'avantage des sites LTER	182
2.	Les apports de l'interdisciplinarité	182
3.	Les progrès technologiques au service de l'histoire des lisières	183
4.	Vers une cartographie de la dynamique des lisières.....	183
B.	Des patrons aux processus : une approche plus fonctionnelle des lisières	184
1.	L'étude des services écologiques associés aux lisières	184
2.	Un pas vers la modélisation	184
C.	Un nouveau paradigme des lisières	184
D.	Les lisières forestières : quelle gestion pour l'avenir ?	186
IV.	Conclusion	186
	Bibliographie	188
	Annexes.....	205
	Index des figures.....	214
	Index des tableaux.....	221
	Table des matières.....	223

Summary

Forest edges are a challenge for land management. They contain high biodiversity, regulate ecological processes and provide environmental services to agriculture and forestry. Therefore, it is necessary to evaluate and quantify precisely edge influence on vegetation to propose management measures adapted to edge diversity. Referring to the literature assumptions, this paper focuses on understanding the variation in the distribution patterns of forest plant communities in response to contrasted edge types in rural landscape.

All vascular plant species of the understorey forest vegetation have been identified along 28 transects, pertaining to seven edge types of "coteaux de Gascogne". Transects were perpendicular to the forest border and included 20 contiguous quadrats of 2 m × 2 m, towards forest interior.

I tried to measure the depth of edge influence on vegetation using the two-phase linear regression method. Facing to high heterogeneity, I characterized the distribution patterns of plant communities by five continuous models for comparison. Edge effect structure the distribution of plant communities along a gradient from the border toward the forest interior. Response patterns to edge influence were more variable than expected and challenge the hypothetical response model pattern widely accepted in the literature. However, a common pattern of vegetation for all transects was identified using the k-tables STATIS method.

Analysis of edge effects on a sub-sample of species was refined using on the one hand biological and ecological species traits and environmental variables at different spatio-temporal scales, on the other. The functional response of plant species better suited to the age and history of the edges than the distance from the border. Nevertheless, the hierarchy of environmental, landscape and historical context confirm the role of habitat quality on distribution patterns of forest vegetation.

Temporal variability of edge effects has been addressed by monitoring hourly microclimatic variations over one year. The small differences in microclimate between edge and forest interior over seasons suggest a weak role of microclimate on the structure of plant species assemblages. Finally, the spatial variability of edges at the landscape level has been evaluated. An original method, Cartolis, has been developed to characterize and map the diversity of forest edge segments.

Our results, calling into question the earlier theoretical models, provide opportunities for a better understanding of plant distribution patterns in forest edges. The complexity of responses obtained warrants to bring more attention to edge diversity for better management and conservation of plant species.

Keywords: forest edge, plant communities, distribution pattern, forest fragment, edge dynamic, biological traits

Résumé

Les lisières forestières constituent un enjeu pour la gestion des territoires, par la biodiversité qu'elles abritent, les processus écologiques qu'elles régulent et les services environnementaux qu'elles rendent à l'agriculture et à la foresterie. C'est pourquoi il est nécessaire de connaître et quantifier précisément leurs influences sur la végétation pour proposer des mesures de gestion adaptées à la variabilité des situations de lisière. En référence aux hypothèses de la littérature, ce travail vise à comprendre comment varie la répartition des communautés végétales forestières en réponse à la diversité des types de lisières, dans un paysage agriforestier.

Les espèces vasculaires de la strate basse de la végétation forestière ont été recensées le long de 28 transects, représentatifs de sept types de lisières des coteaux de Gascogne. Ces transects, perpendiculaires à la bordure et dirigés vers l'intérieur du bois, comportent 20 quadrats contigus de 2 m × 2 m.

J'ai cherché à mesurer la profondeur d'influence des effets de lisières sur la végétation par la méthode de régression à deux phases. Face à l'hétérogénéité observée, j'ai caractérisé les patrons de distribution des communautés végétales par cinq modèles continus pour les comparer. Les lisières structurent la répartition des communautés végétales suivant un gradient, de la bordure vers l'intérieur du bois, mais les patrons sont plus variables qu'attendus et remettent en cause la généralité du modèle théorique à deux phases largement admis dans la littérature. Néanmoins, un patron de distribution de la végétation commun à l'ensemble des lisières a été identifié au moyen de la méthode STATIS d'analyse à k-tableaux.

L'analyse des effets de lisière sur un sous-échantillon d'espèces a été affinée par la prise en compte des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces d'une part, et des variables environnementales, à différentes échelles spatio-temporelles d'autre part. Les traits biologiques et écologiques des espèces répondent davantage à l'âge et l'histoire des lisières qu'à la distance à la bordure. La hiérarchie des facteurs environnementaux, paysagers et historiques confirment le rôle prépondérant de la qualité locale de l'habitat dans la structure des communautés.

La variabilité temporelle des effets de lisière a été abordée par un suivi horaire des variations microclimatiques au cours d'une année. Les faibles écarts microclimatiques entre la lisière et l'intérieur du bois au cours des saisons suggèrent un rôle faible du microclimat sur la structure des assemblages d'espèces. Enfin, la variabilité spatiale des lisières dans un paysage de large étendue a été évaluée par la mise au point d'une méthode originale afin de caractériser et cartographier la diversité des segments de lisières.

Les résultats remettent en cause les modèles théoriques antérieurs et ouvrent des perspectives pour une meilleure compréhension des principes d'organisation des communautés végétales en lisières de forêt. La complexité des patrons de réponse aux effets de lisière justifie de porter une attention plus soutenue à la diversité des lisières dans la perspective de mieux les gérer.

Mots-clés : lisière forestière, communautés végétales, patron de distribution, forêt fragmentée, dynamique des lisières, traits biologiques